



**Genes asociados a la síntesis y resistencia de compuestos antimicrobianos en islas de recursos de un ambiente semiárido del Caribe Colombiano.**

**Tesis de Maestría**

**Martha Liliana Camargo Montoya**  
Código 11932011274

**Universidad Antonio Nariño**

Programa Maestría en Bioquímica

Facultad de Ciencias

Bogotá, Colombia

2021

**Genes asociados a la síntesis y resistencia de compuestos antimicrobianos en islas de  
recursos de un ambiente semiárido del Caribe Colombiano.**

**Martha Liliana Camargo Montoya**

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

**Magíster en Bioquímica**

Director:

Ph.D., Javier Vanegas Guerrero

Codirector:

Ph.D., Nelson Enrique Arenas Suárez

Línea de Investigación:

Biotecnología

Grupo de Investigación:

Grupo de investigación en Ciencias Biológicas y Químicas COL0027895

**Universidad Antonio Nariño**

Programa Maestría en Bioquímica

Facultad de Ciencias

Bogotá, Colombia

2021

## NOTA DE ACEPTACIÓN

El trabajo de grado titulado  
Genes asociados a la síntesis y resistencia de compuestos  
antimicrobianos en islas de recursos de un ambiente  
semiárido del Caribe Colombiano

Cumple con los requisitos para optar  
Al título de \_\_\_\_\_.

---

Firma del Tutor

---

Firma Jurado

---

Firma Jurado

## *Dedicatoria*

*A Dios, por ser mi soporte y mi guía, por permitirme cada triunfo y por llevarme cada segundo de su mano.*

*A mis padres y a mis hermanos, por su apoyo incondicional durante este proceso, especialmente a mi madre por ser siempre ese gran modelo a seguir y ser siempre cada día mi más grande apoyo.*

## **Agradecimientos**

A la **Universidad Antonio Nariño** por permitirme este proceso tan importante en mi formación personal y profesional.

Al **Dr. Javier Vanegas Guerrero** por abrirme las puertas para el desarrollo del proyecto, por su guianza, por compartir conmigo sus conocimientos, por su constante apoyo y sobre todo por su inmensa paciencia en este proceso.

Al **Dr. Nelson Enrique Arenas Suárez** por su orientación, su apoyo, su paciencia y toda su disposición para motivarme y ayudarme a culminar este proyecto.

A **mi familia** por ser mi apoyo, por sus palabras, su comprensión y por acompañarme en cada paso de este proyecto.

A **Hernando Gómez** por su incansable apoyo, por su compañía y por hacer más amenos los largos periodos de estudio.

Este trabajo fue financiado por la **Universidad Antonio Nariño**, la **Universidad de la Guajira**, la **Universidad Nacional de Colombia** y **MINCIENCIAS** mediante el Código 2019105 “Caracterización de microbiota y rasgos funcionales de flora asociada a islas de recursos en un ambiente semiárido de la alta Guajira y su relación con la materia orgánica y la calidad del suelo” Convocatoria 808-2018 Contrato 244 2019 MINCIENCIAS. Igualmente, agradecemos el apoyo técnico del personal de la Fundación la Granja del Cerrejón durante los muestreos.

## **TABLA DE CONTENIDO**

<b>RESUMEN</b>	<b>1</b>
<b>PALABRAS CLAVE</b>	<b>2</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>2</b>
<b>KEYWORDS</b>	<b>3</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>3</b>
<b>ESTADO DEL ARTE</b>	<b>5</b>
<b>OBJETIVOS</b>	<b>9</b>
<b>MARCO TEÓRICO</b>	<b>9</b>
La aridez del suelo, un limitante de la actividad biológica de los ecosistemas	14
Erosión y degradación del suelo en Colombia	15
Islas de Fertilidad, atenuantes de las condiciones ambientales adversas	16
Ecología microbiana en la recuperación del suelo	17
Mecanismos de resistencia antimicrobiana	18
Síntesis de compuestos antimicrobianos como mecanismo de competencia de los microorganismos	20
Actinobacterias y su importancia en la producción de compuestos antimicrobianos	21
<b>DISEÑO METODOLÓGICO</b>	<b>22</b>
<b>RESULTADOS</b>	<b>26</b>
Caracterización física y química de los suelos de islas de recursos	26
Abundancia de Actinobacterias	29
Genes asociados a biosíntesis de compuestos antimicrobianos	36
Abundancia de genes que confieren antibiótico resistencia	42
<b>DISCUSIÓN</b>	<b>49</b>
<b>CONCLUSIONES</b>	<b>59</b>

## LISTA DE TABLAS

**Tabla 1.** Diferenciación por parámetros físicos y químicos entre muestras, temporada seca (D), húmeda (W), vegetación (V) y el control sin vegetación (C). 28

**Tabla 2.** Vías asociadas a la biosíntesis de compuestos antimicrobianos para la estación seca (D) húmeda (W), vegetación (V) y el control sin vegetación (C). 37

**Tabla 3.** Genes de mayores abundancias asociados a la biosíntesis de compuestos antimicrobianos para la estación seca (D), húmeda (W), vegetación (V) y el control sin vegetación (C). 41

**Tabla 4.** Abundancia de diez rutas de genes asociados a la resistencia de compuestos antimicrobianos para la estación seca (D) húmeda (W), vegetación (V) y el control sin vegetación (C) y vegetación (V). 44

**Tabla 5.** Abundancias de genes asociados a la resistencia de compuestos antimicrobianos para la estación seca (D) húmeda (W), vegetación (V) y el control sin vegetación (C) 47

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Porcentaje de degradación del suelo a nivel global de acuerdo a los indicadores para el ODS-15 para 2015 . 17
- Figura 2.** Mapa de ubicación de los sitios de recolección de suelo en islas de recursos y controles. 24
- Figura 3.** Análisis de correspondencia entre (A) muestras, (B) parámetros físicos y químicos y su combinación (C).. 27
- Figura 4.** Abundancia relativa a nivel de Fila para la estación seca (D), húmeda (W) en una zona semiárida de La Guajira. Figura asociada al proyecto 30
- Figura 5.** Mapa de calor de las abundancias a nivel de orden. 31
- Figura 6.** Mapa de calor de las abundancias a nivel de familia. 33
- Figura 7.** Mapa de calor de las abundancias a nivel de género 35
- Figura 8.** Análisis de correlación (A) y componentes principales (B) entre variables física y químicas y genes asociados a la biosíntesis de compuestos antimicrobianos. 38
- Figura 9.** Análisis de correlación (A) y componentes principales (B) entre variables física y químicas y genes asociados a la resistencia de compuestos antimicrobianos. 45



## RESUMEN

El filo Actinobacteria es de gran importancia por su capacidad de biosíntesis y resistencia de compuestos antimicrobianos y dominancia en microbiomas de suelos. Se considera que ambientes inexplorados y extremos como las islas de recursos de zonas áridas y semiáridas del trópico pueden ser fuente de una gran diversidad de Actinobacterias y, por tanto, de potenciales compuestos de interés biotecnológico. El objetivo del trabajo fue determinar el efecto de la estacionalidad y la presencia de vegetación sobre la abundancia de Actinobacterias y genes asociados a la síntesis y resistencia de compuestos antimicrobianos asociados a tres islas de recursos de una región semiárida del Caribe Colombiano. Para esto se muestrearon tres árboles nodriza *Prosopis juliflora*, *Haematoxylum brasiletto* y *Pithecellobium dulce*, bajo el dosel (V) y suelo desnudo (C) tanto en temporada húmeda (W) y como en temporada seca (D). Se extrajo el DNA total y se secuenció. A partir de las secuencias se detectaron 16 órdenes, 28 familias y 52 géneros de Actinobacterias con mayores abundancias en CD. Adicionalmente se detectaron 16 vías de biosíntesis de compuestos antimicrobianos, de las cuales, las vías de síntesis de antibióticos monobactámicos, prodigiosina y estreptomycin fueron las de mayor abundancia. Estas vías presentaron mayores abundancias en VD. Se detectaron 10 vías de resistencia a antibióticos que incluyen las mayores abundancias para rifamicina en CD y estreptograminas (MLS) en VW. Se observó que la diversidad y abundancia de Actinobacterias y genes de biosíntesis y resistencia estuvieron influenciados por la estacionalidad y la presencia de vegetación en las islas de recursos.

## **PALABRAS CLAVE**

Metagenómica, islas de recursos, genes de resistencia a antibióticos, biosíntesis de compuestos antimicrobianos, desertificación.

## **ABSTRACT**

The phylum Actinobacteria is of great importance for its capacity for biosynthesis and resistance of antimicrobial compounds and dominance in soil microbiomes. It is considered that unexplored and extreme environments such as resource islands in arid and semi-arid zones of the tropics can be a source of a great diversity of Actinobacteria and therefore of potential compounds of biotechnological interest. The objective of this study was to determine the effect of seasonality and the presence of vegetation on the abundance of actinobacteria and genes associated with the synthesis and resistance of antimicrobial compounds associated with three resource islands in a semiarid region of the Colombian Caribbean. For this purpose, three nurse trees *Prosopis juliflora*, *Haematoxylum brasiletto* and *Pithecellobium dulce* were sampled under canopy (V), bare soil (C) both in wet (W) and dry season (D). Total DNA was extracted and sequenced. From the sequences, 16 orders, 28 families and 52 genera of actinobacteria with higher abundances in CD were detected. In addition, 16 antimicrobial compound biosynthesis pathways were detected, of which the synthesis pathways of monobactam antibiotics, prodigiosin and streptomycin were the most abundant. These pathways showed higher abundances in DV. Ten antibiotic resistance pathways were detected including the highest abundances for rifamycin in CD and streptogramins (MLS) in VW. It was observed that the diversity and abundance of

actinobacterial biosynthesis and resistance genes were influenced by seasonality and the presence of vegetation in the resource islands.

## **KEYWORDS**

Metagenomics, resource islands, antibiotic resistance genes, antimicrobial compound biosynthesis, desertification.

## **INTRODUCCIÓN**

La erosión y desertificación del suelo son una problemática global que se caracteriza por la reducción o pérdida de la productividad biológica o económica del suelo, la vegetación, diferentes componentes de la biota y procesos ecológicos e hidrológicos principalmente en zonas secas que afectan al bienestar de las personas (Reynolds et al., 2005; UNGRD, 2020). La desertificación resulta de una degradación constante de las tierras de zonas áridas, semiáridas y subhúmedas secas por causa de actividades humanas como la minería, la sobreexplotación de la tierra, la tala indiscriminada de árboles, el sobrepastoreo y los cambios climáticos (Convención de Las Naciones Unidas de Lucha Contra La Desertificación, 2021).

Asociado a las islas de fertilidad, la biomasa microbiana es indispensable en el mantenimiento de la fertilidad del suelo debido al gran potencial para reciclar los nutrientes, influir en el control de la acidez y las reservas orgánicas del suelo; y así mejorar las condiciones de las plantas en estos ecosistemas (Mora Delgado, 2006). Se ha demostrado que los biomasa del desierto difieren de otros en su función y composición, y paradójicamente se caracterizan por ser muy diversos a nivel taxonómico (Makhalanyane et al., 2015). Dentro

de la biomasa microbiana, se puede resaltar la capacidad que tienen las bacterias del suelo para producir metabolitos secundarios y diversas sustancias antimicrobianas como antibióticos de forma natural para competir con otros microorganismos, también pueden llevar a cabo el intercambio por transferencia genética horizontal de diversos mecanismos de resistencia a antibióticos (Van Goethem et al., 2018).

Los ecosistemas influenciados por actividad humana son afectados con la aparición de bacterias resistentes a los antibióticos debido al uso de antibióticos en salud humana, la cría de animales y algunas prácticas agrícolas (Arenas & Moreno Melo, 2018; Naidoo et al., 2020), lo que constituye un problema de salud pública (Cabrera et al., 2007; Oromí Durich, 2000) y ambiental (Essack, 2018; Naidoo et al., 2020); Essack, 2018; Naidoo et al., 2020). El suelo se considera un reservorio de genes de resistencia, origen de muchos microorganismos patógenos clínicos y fuente de especies productoras de nuevas moléculas para controlar la resistencia bacteriana (Cabrera et al., 2007; Essack, 2018). En el suelo coexisten diferentes mecanismos de resistencia; sin embargo, podrían existir mecanismos no descritos en ecosistemas de menor actividad humana como los desiertos (Larsson et al., 2018; Naidoo et al., 2020; Van Goethem et al., 2018). La síntesis de compuestos antimicrobianos en desiertos podría ser un factor clave para la supervivencia de ciertas especies y se constituye un mecanismo de adaptación basado en la producción de una amplia gama de metabolitos secundarios (Sengupta et al., 2015; Sepúlveda-Correa et al., 2021; Tyc et al., 2017). Estos compuestos presentan interés biotecnológico por la capacidad de controlar o inhibir el crecimiento de ciertos patógenos tanto humanos como en animales (Mullis et al., 2019).

La exploración de ecosistemas extremos es una estrategia para la búsqueda de nuevos antibióticos (Mohammadipanah & Wink, 2016), en especial por la alta diversidad de

Actinobacterias que son consideradas fuentes de nuevos antibióticos (Rateb et al., 2018). Las Actinobacterias suelen adaptarse a temperaturas, radiación y concentraciones salinas significativamente altas por lo que los hábitats áridos pueden ser una fuente importante para el aislamiento y estudio de dichos microorganismos (Mohammadipanah & Wink, 2016). Las Actinobacterias producen diversos metabolitos secundarios como alcaloides, péptidos, policétidos, macrólidos y terpenos con actividad antibacteriana, citotóxica y antiviral (Rateb et al., 2018). Este estudio determinó la abundancia de Actinobacterias y genes asociados a la síntesis y resistencia de compuestos antimicrobianos asociados a tres islas de recursos en temporada seca y húmeda y la presencia de vegetación de los árboles nodriza *Prosopis juliflora*, *Haematoxylum brasiletto* y *Pithecellobium dulce* del departamento de La Guajira, Colombia.

## **ESTADO DEL ARTE**

Las Actinobacterias se caracterizan por su biodiversidad y producción de metabolitos secundarios. Sin embargo, son pocas las investigaciones que se han desarrollado en torno al análisis y evaluación de genes de resistencia y compuestos antimicrobianos en ecosistemas áridos o semiáridos. Holmes et al., (2000) construyeron una biblioteca de genes ribosomales en una región árida de Australia. Los clones presentaron una abundancia relativa de las Rubrobacterias en 21 muestras ambientales como suelos marinos y suelos de zonas áridas (Holmes et al., 2000). Busarakam et al., (2016) aislaron tres Actinobacterias *Modestobacter* de un suelo extremadamente hiperárido del desierto de Atacama (Chile) y por secuenciación se determinaron la presencia de genes asociados a la adaptabilidad a condiciones hiperáridas

(Busarakam et al., 2016). Por otra parte, Ouchari et al., (2019) aislaron 163 Actinobacterias del desierto de Merzouga del Sahara (Marruecos) y encontraron una alta diversidad taxonómica e importante inhibición contra cuatro patógenos humanos (Ouchari et al., 2019).

Otra característica importante del filo Actinobacteria, es su capacidad para adaptarse a ambientes extremos con nutrientes limitados y altas temperaturas. Diversos trabajos de investigación han resaltado el efecto de las condiciones ambientales en la abundancia y diversidad del microbioma del suelo. McHugh et al (2014); exploraron las respuestas de comunidades de bacterias y hongos en un pastizal semiárido de Arizona y Nuevo México al efecto de la humedad natural mediante la pirosecuenciación 454 del gen de ARNr 16S y la región ITS, detectaron que mientras la abundancia de unos filos eran favorecidos por la humedad como los Firmicutes, los taxones del filo Actinobacteria dominantes en ese sitio, se vieron afectados negativamente por la disponibilidad de agua (McHugh et al., 2014). Otro proyecto cuyo objeto de estudio fueron los pastizales alpinos en los que se analizaron la composición y los patrones de distribución de elevación de las comunidades de Actinobacterias del suelo utilizando la secuenciación de alto rendimiento del rDNA 16S encontraron también fuertes correlaciones positivas entre el carbono orgánico del suelo, el nitrógeno total y la abundancia de Actinobacterias (X. Liu et al., 2017). Ouyang et al (2020) también encontraron disminuciones significativas de la abundancia relativa de Actinobacterias por efectos de la lluvia, en este proyecto las características de la composición de la comunidad bacteriana y los ARG en PM<sub>2.5</sub> bajo diferentes condiciones de lluvia se estudiaron con base en las mediciones sincrónicas in situ en el centro de Beijing (Ouyang et al., 2019).

Por otro lado, en desiertos fríos de los círculos ártico y antártico se ha encontrado una alta diversidad de Actinobacterias y por ende suponen un fuerte potencial como reservorios de nuevos metabolitos secundarios; Bernaud et al., (2019) por secuenciación PacBio RSII estudiaron más de 200 suelos de la Antártida oriental y del Ártico alto en busca de genes que codifican productos naturales, específicamente dirigidos a péptidos no ribosomales (NRPS) y policétidos tipo I. Los investigadores encontraron secuencias de aminoácidos nuevos, dada su baja similitud con secuencias de proteínas conocidas. Con un análisis multivariado mostraron factores de fertilidad del suelo de carbono, nitrógeno y humedad con relaciones negativas significativas con la riqueza de genes de productos naturales. Los resultados sugieren la probabilidad de que la producción de metabolitos secundarios desempeñe un componente fisiológico importante para los microorganismos que habitan en suelos áridos y con carencia de nutrientes. El análisis filogenético reveló por su parte, una alta proporción de agrupaciones similares a antifúngicos y biosurfactantes (Benaud et al., 2019).

En cuanto al tópico de resistencia a antibióticos, son muy pocos los trabajos desarrollados en torno a los suelos desérticos. El primer análisis comparativo de metagenomas de comunidades hipolíticas, dominadas por cianobacterias, en desiertos hiperáridos cálidos y fríos fue desarrollado por (Le et al., 2016). Los metagenomas comparados, son provenientes del desierto de Namibia (cálido) y el desierto de Valle de Miers, Antártida (frío). Los autores a partir de la secuenciación de extractos de ARNm de estas dos comunidades hipolíticas obtuvieron información sobre adaptación al estrés. Para el proceso de secuenciación emplean la tecnología Illumina HiSeq-2000 ( $2 \times 101$  bases). Los resultados muestran que los filos más abundantes en los dos metagenomas hipolíticos fueron Actinobacteria, Proteobacteria, Cianobacterias y Bacteroidetes con cianobacterias

dominantes en los hipolitos antárticos, los resultados también sugieren una amplia diferenciación de nichos en comunidades microbianas hipolíticas de estos dos ambientes extremos, así como una alta capacidad genética para sobrevivir en condiciones ambientales extremas. Por otra parte, aunque no encontraron diferencias significativas entre los dos metagenomas, el metagenoma hipolítico antártico mostró un gran número de secuencias asignadas a factores sigma, replicación, recombinación y reparación, traducción, estructura ribosómica y biogénesis. Por el contrario, el metagenoma del desierto de Namibia mostró una gran abundancia de secuencias asignadas al transporte y metabolismo de carbohidratos. También encontraron diferencias significativas en los determinantes genéticos del metabolismo de aminoácidos y nucleótidos entre los dos metagenomas (Le et al., 2016).

Otra investigación realizada en el desierto de Namibia, es desarrollada por Naidoo et al., (2020), en este trabajo estudiaron los suelos del desierto de Namibia los cuales son poco afectados por actividades humanas mediante metagenómica de escopeta o “shotgun”. Los investigadores exponen la presencia de una  $\beta$ -lactamasa de espectro extendido con alta importancia a nivel clínico (TEM-116), en un plásmido similar a ColE1 que también lleva un gen de resistencia a metales (*arsC*). Naidoo et al., (2020) muestran que la coexistencia de resistencia a fármacos antimicrobianos y metales codificados en un único elemento genético móvil puede aumentar la probabilidad de diseminación de estos determinantes de resistencia y la posible selección de múltiples mecanismos de resistencia. Por otra parte, la presencia de un enterobacteriófago P7 en el mismo plásmido, puede representar un nuevo vehículo para la propagación de TEM-116 en los suelos de Namibia (Naidoo et al., 2020)



## **OBJETIVOS**

### **Objetivo General**

Determinar el efecto de la estacionalidad y la presencia de vegetación sobre la abundancia de Actinobacterias y genes asociados a la síntesis y resistencia de compuestos antimicrobianos asociados a tres islas de recursos de una región semiárida del Caribe Colombiano.

### **Objetivos Específicos**

1. Comparar la diversidad de Actinobacterias en tres islas de recursos de una región semiárida del Caribe Colombiano.

2. Determinar la abundancia de genes asociados a la síntesis de compuestos antimicrobianos y las diferencias asociadas a la estacionalidad y la presencia de vegetación.

3. Determinar la abundancia de genes de resistencia de compuestos antimicrobianos y diferencias asociadas a la estacionalidad y la presencia de vegetación.

## **MARCO TEÓRICO**

El suelo es un recurso natural que proporciona agua, minerales y nutrientes para las plantas, también tiene la capacidad de almacenar carbono y servir de hábitat para millones de especies. El suelo es considerado como soporte de infraestructura y un medio esencial de

producción agrícola, sin embargo, los servicios ambientales que provee no son valorados y por el contrario, son poco conocidos (Ayala-Niño et al., 2018). La reducción de la calidad de los recursos naturales, principalmente los suelos, se exterioriza en procesos de degradación que generan preocupación mundial, en Colombia, se han incrementado principalmente en áreas afectadas por influencia urbana, donde se ejercen actividades agropecuarias, mineras y turísticas; esto eleva la vulnerabilidad del entorno afectando no solo productividad de los suelos y las tierras, sino también la sostenibilidad del país. Se estima que el 44.6% (50 798 393 ha) de los suelos del país presentan algún grado de riesgo o amenaza por la degradación de suelos por factores como la salinización, esta se origina por actividades humanas inadecuadas o de forma natural (IDEAM, 2019).

Los ecosistemas desérticos son característicos de zonas áridas de baja productividad debido a las bajas precipitaciones y su poca capacidad de retención de agua. En general, los desiertos están marcados por una aridez crónica; asociada a una persistente falta de humedad en la atmósfera y en el suelo, alta evaporación y transpiración de las plantas, altas temperaturas durante el día y bajas en las noches (Magaña Rueda, 2006). Estas condiciones han dirigido diversos procesos evolutivos para que los organismos puedan adaptarse y sobrevivir (Magaña Rueda, 2006).

### **Características de los suelos semiáridos de la Guajira (Uribia)**

Los suelos del departamento se originaron por el levantamiento de la Sierra Nevada de Santa Marta y de los montes de Oca en las estribaciones de la serranía de Perijá, generando suelos jóvenes sobre las laderas con poca profundidad, altas pendientes y muy susceptibles a

la erosión; la constante erosión provocada por el hielo y el agua de dichas estructuras rellena de materiales las zonas más bajas principalmente los valles del río Cesar y Ranchería, en forma de abanicos postglaciares, mesetas, terrazas, formando suelos viejos y evolucionados con procesos de translocación de materia orgánica y arcillas de los horizontes superiores a los inferiores lo cual afecta la productividad y la regulación hídrica. De la misma manera, en las inmediaciones de los cauces de los ríos en coluviones y vegas aluviales se pueden encontrar suelos jóvenes provenientes de materiales recientes derivados de la erosión y transporte de las zonas más altas, en donde se encuentran bajo la influencia de la oscilación del nivel freático y el aporte constante de sedimentos (Corpoguajira, 2011).

Al norte del departamento de la Guajira, se ubica el municipio de Uribia, este cuenta con un clima desértico con déficit hídrico y 105 000 personas de la población indígena Wayúu quienes dependen de las actividades de producción caprina (Araujo Carrillo et al., 2019). El municipio de Uribia presenta un relieve plano ondulado por acción del viento y del mar (modelados marino y eólico) y es atravesado por corrientes intermitentes de ríos, caños y quebradas lo cual otorga a los suelos una distribución caótica y compleja. Estas planicies eólicas y marinas forman paisajes conformados por dunas. Estos suelos presentan un desarrollo genético medio a alto en ambientes costeros salados originando órdenes como los Inceptisoles, Vertisoles, Mollisoles y Aridisoles, los cuales tienen en común una reacción neutra alcalina, también poseen presencia de sales y sodio, elevados contenidos de calcio y magnesio, niveles medios de potasio y fósforo. Las texturas de sus suelos pueden ser arenosas ricas en cuarzo en las plataformas marinas y en las barras y playas o arcillosas en los Vertisoles ricos en arcillas susceptibles a formar grietas cuando se encuentran secas (Corpoguajira, 2011).

### **Clima de la región semiárida de la Guajira (Uribia).**

En el municipio de Uribia las lluvias son de ~300 mm al año con sequía estacional durante la mayor parte del año, sin embargo, en años de baja precipitación las lluvias no superan los 46 mm al año con temperaturas máximas de 31°C y mínimas anuales de 24°C (IDEAM, 2015). El departamento presenta una temporada de lluvias entre septiembre y noviembre, sin exceder los 50 días de lluvias al año. El departamento registra temperaturas medias superiores a los 28°C y una clasificación climática de Cálido Desértico y Cálido Árido. Uribia se clasifica con un clima Semiárido. Al sur y en dirección a la frontera con Venezuela, el clima puede ser semiárido (IDEAM, 2015).

### **Descripción de la flora predominante de la región semiárida de la Guajira**

*Prosopis juliflora*, es una de las especies vegetales más representativas y emblemáticas de la región de La Guajira, esta pertenece a la familia Leguminosae, género *Prosopis* es una especie propia de ecosistemas áridos y semiáridos que caracterizan estas zonas (Corpoguajira, 2011). Esta especie ha sido introducida en diversos países como recurso de extracción de leña, forraje, es reconocida por hacer parte de cortavientos y su capacidad para sobrevivir en condiciones ambientales extremas con suelos con nutrientes limitados (Pasiiecznik et al., 2001; Saravanakumar et al., 2013), tolera temperaturas muy altas (48°C), índices de precipitación anuales de 150 a 750 mm (Geilfus & Catie, 1994; Saravanakumar et al., 2013), metales pesados (Sinha et al., 2005), índices de precipitación anuales de 150 a 750 mm. Las hojas de *Prosopis juliflora* sirven de alimento a diferentes animales en el

departamento de la Guajira, que hacen parte de la actividad pecuaria de la región (Corpoguajira, 2011).

*Haematoxylum brasiletto*, especie originaria de México de donde se ha extendido hacia Centroamérica y América del Sur, es conocida en Centroamérica como “palo de Brasil” y se emplea con fines medicinales para el tratamiento del cáncer y úlceras gástricas, entre otras enfermedades (Ávila-Calderón & Rutiaga-Quiñones, 2014), pertenece a la familia Leguminosae, género *Haematoxylum*, crece en las selvas bajas caducifolias y bosques deciduos entre los 100 msnm y los 1000 msnm, en terrenos abiertos de suelos someros y pedregosos y en cañadas de suelos profundos (Ávila-Calderón & Rutiaga-Quiñones, 2014; Bello-Martínez et al., 2017). Además de los usos medicinales, su madera se emplea para muebles, artesanías, construcción de vivienda rural y leña (Olivares-Pérez et al., 2011). Este árbol hace parte de las especies características del departamento de La Guajira (Corpoguajira, 2011).

*Pithecellobium dulce*, es un árbol espinoso de tamaño pequeño y mediano, siempre verde, de hasta 18 m de altura, Adecuado para: suelos ligeros (arenosos), medios (arcillosos) y pesados (arcillosos), prefiere suelos bien drenados y pueden crecer en suelos nutricionalmente pobres, en diferentes pH, incluso suelos muy alcalinos y salinos. No es común su crecimiento en la sombra, prevalece en suelos secos o húmedos y puede tolerar la sequía, así como vientos fuertes, pero no exposición marítima. Pertenece a la familia Leguminosae y al género *Pithecellobium*. Se emplea para usos medicinales y sirve como cerco vivo en campos de cultivo (Kumar et al., 2013; Monroy, 2004), este árbol hace parte de la vegetación común de La Alta Guajira (Villalobos et al., 2007).

## **La aridez del suelo, un limitante de la actividad biológica de los ecosistemas**

Los desiertos son ambientes estresantes para la flora y fauna con altas pérdidas de agua por evapotranspiración por año que puede superar la cantidad de agua obtenida por precipitación siendo bastante impredecible y esporádica (García Hernández, 2015). En los desiertos la media de precipitación anual debe ser de 250 mm, con temperaturas entre 40 - 50°C (García Hernández, 2015). Por otra parte, un ecosistema árido comprende los desiertos extremos que son regiones con lluvias por debajo de 70 mm por año y los desiertos verdaderos con lluvias por debajo de 120 mm por año (Shmida, 1985).

De acuerdo con la taxonomía de suelos, aquellos que mayoritariamente se encuentran en ecosistemas áridos y semiáridos son los Aridisoles. Según Moreno, et al., 2011, los procesos formadores que se dan en los Aridisoles son: a) Lavado o eluviación/iluviación de arcillas, este proceso permite la formación de horizontes argílicos; b) Silicación, conocida como el proceso de acumulación de silicio que da lugar al duripán; c) Calcificación, entendida como un proceso de acumulación de carbonato cálcico que da lugar a la formación de horizontes cálcicos o petrocálcicos dependiendo de si están o no endurecidos; d) Encostramiento por causa de los procesos de humectación-deseccación, que disminuyen la permeabilidad de los suelos; y e) Rubefacción o enrojecimiento del suelo como consecuencia de la oxidación de los minerales de hierro, dado que en estos ambientes se favorece la oxidación del suelo frente a la reducción de los minerales (Moreno Ramón et al., 2011).

La aridez es una característica de los ecosistemas desérticos y dado su déficit hídrico, son producto de distintos procesos de erosión. La erosión se puede definir como un desgaste del suelo por causa de diferentes factores ambientales como el viento, la lluvia, los procesos

fluviales, marítimos o glaciales, también por actividades como la minería, la agricultura y la ganadería, también por acción natural de los seres vivos quienes llevan a cabo la construcción de guaridas. Estos son en su mayoría procesos naturales cuyo crecimiento se ha acelerado a nivel mundial (Prada Ruiz et al., 2015).

### **Erosión y degradación del suelo en Colombia**

Según el IDEAM, en la actualidad, cerca del 40% del área de Colombia sufre algún grado de erosión y de esta el 3% presenta severidad, el 455 del total del país es susceptible a la degradación de suelos por salinización y, además, se considera que el 11.6% sufre algún grado de salinización, encontrándose el 1.5% de estos casos en grados severos y muy severos. El IDEAM lidera actualmente la implementación de la línea estratégica cuatro de la Política para la gestión Sostenible de los Suelos-PGSS mediante el programa de monitoreo y seguimiento de la degradación de suelos y tierras en Colombia, este programa busca la elaboración de instrumentos y protocolos que permitan la identificación y evaluación de los procesos de degradación con el objetivo de establecer las líneas base para el monitoreo y seguimiento y del estado de la calidad de los suelos del país, como referentes para la toma de decisiones en la gestión integral y sostenible del recurso suelo (IDEAM, 2015).

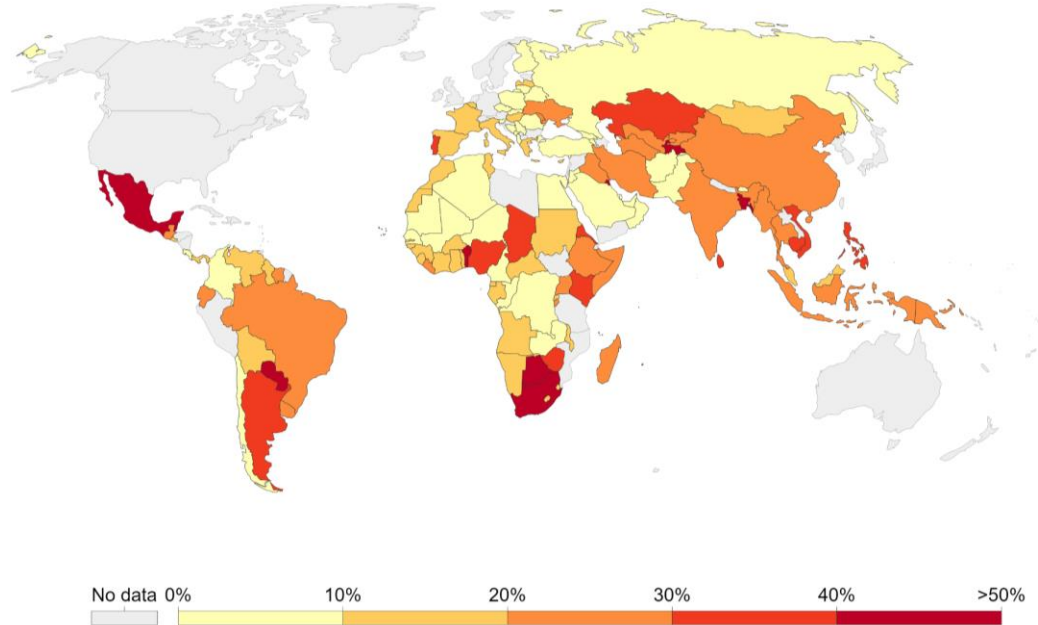
### **Islas de Fertilidad, atenuantes de las condiciones ambientales adversas**

Las islas de fertilidad, se encuentran en las zonas áridas o semiáridas, son también conocidas como islas fértiles, de recursos, o islas de intensidad biogeoquímica. Estas aparecen como un mosaico que incluye un patrón de parches formados por agrupaciones

vegetales que cuentan con una biomasa relativamente alta (Muñoz Iniestra et al., 2017). Las islas operan como unidades funcionales básicas del ecosistema, otorgando al suelo condiciones de calidad y fertilidad superiores a las del suelo fuera de las islas (Muñoz Iniestra et al., 2017). Las islas de recursos constituyen el fenómeno más común del patrón de vegetación natural en los desiertos, en estas las plantas logran atenuar las condiciones ambientales adversas de crecimiento a las que están sometidas, modificando su hábitat, generando cambios en el microclima y el suelo, estas propiedades y características pueden beneficiar a la futura vegetación (Bashan et al., 2012).

El estudio de las islas de recursos se enmarca en el Objetivo de desarrollo sostenible (ODS) número 15 que establece “Vida de ecosistemas terrestres”. Este ODS promueve la necesidad de la restauración del suelo para evitar sequías, desertificación, inundaciones, y evitar la degradación de la tierra. En Colombia, se estima que un 7% del territorio se encontraba en estado de degradación hacia el año 2015, sin embargo, no se tiene información de cómo el problema ha ido avanzado hasta la actualidad (Figura 1). El departamento de la Guajira es el más afectado por la erosión en Colombia con una magnitud del 79.3% (Área afectada con algún grado de erosión) y una severidad del 28.1% (Porcentaje de área con grado severo) (IDEAM, 2015).





**Figura 1.** Porcentaje de degradación del suelo a nivel global de acuerdo a los indicadores para el ODS-15 para 2015 (Fuente: <https://sdg-tracker.org/biodiversity>).

### Ecología microbiana en la recuperación del suelo

La actividad microbiana, constituye un indicador de la dinámica y salud del suelo dado que se desarrolla en función de factores intrínsecos y extrínsecos al recurso, en otras palabras, la actividad de microorganismos en el suelo puede constituir un reflejo de las óptimas condiciones física y químicas que posibilitan el desarrollo de los procesos metabólicos de hongos, bacterias, algas y Actinomicetos así como de su acción sobre los substratos orgánicos (Mora Delgado, 2006). Aunque se conoce que la actividad microbiana tiene un rol muy importante en la fertilidad del suelo y nutrición de las plantas, muy pocos estudios han estimado la renovación microbiana y existe un bajo análisis de los perfiles completos del suelo. Sin embargo, se conoce que las proporciones de C orgánico a C orgánico total y de N microbiano a N total pueden ser indicadores útiles de la calidad del suelo. Debido

a que la biomasa microbiana tiene recursos limitados, la relación entre C microbiano a C orgánico del suelo ha sido utilizada como un indicador de la disponibilidad de C o la susceptibilidad del sustrato a descomponerse (Bauhus & Khanna, 2015).

### **Mecanismos de resistencia antimicrobiana**

La resistencia a antibióticos es un proceso que se debe a mutaciones y la capacidad que tienen las bacterias de transferir su material genético horizontalmente. Ello pone de manifiesto una correlación entre el uso de antibióticos y la resistencia a los mismos por parte de las bacterias (OMS, 2001). La relación entre el antibiótico y la bacteria se ve influenciada por otros factores como la farmacocinética del antibiótico, la dosis, la duración del tratamiento, el tamaño de inóculo bacteriano, etc. (Andersson & Hughes, 2010). Los principales mecanismos de resistencia antibiótica son: la inactivación enzimática, alteraciones en el sitio blanco y alteraciones en la permeabilidad (Tenover, 2006). El uso de agentes antibacterianos genera una presión selectiva para la aparición de cepas resistentes. El intercambio de genes comprende la intervención de elementos genéticos de transferencia o unidades de captura de genes como los plásmidos, las secuencias de inserción, los integrones, los transposones y los bacteriófagos (Sánchez B. et al., 2012).

La transferencia de genes entre bacterias se produce mediante los procesos de recombinación, que se da por intercambio directo de material genético; la transducción, que es la incorporación de ADN portado por un bacteriófago y transformación genética, mediante el cual, ADN libre se incorpora a la célula (Sánchez B. et al., 2012). No es necesario solamente, que la bacteria tenga genes de resistencia; es enormemente importante, que dichos

genes sean expresados en la cantidad y calidad suficiente. Un caso muy conocido es de la expresión de la Betalactamasa clase C (tipo AmpC) en *E. coli*. El gen codifica esta enzima tiene la capacidad de romper diferentes antibióticos del grupo de los betalactámicos, pero su expresión es mínima debido a que no posee el promotor natural (AmpR). De esta manera, el patógeno es sensible a la ampicilina (Vignoli & Seija, 2006). Es bien conocido, que los ambientes más ocupados por los humanos son aquellos en los que se localizan altas tasas de contaminación con antibióticos y, por ende, más casos de resistencia antibiótica. Sin embargo, en ambientes más deshabitados, como es el caso de los desiertos y el ártico, también es posible encontrarlos. Tal es el caso en el desierto de Namib, de una  $\beta$ -lactamasa de espectro extendido y de importancia clínica, la TEM-16, en un plásmido similar a ColE1; en el mismo plásmido fue encontrado un enterobacteriófago P7, el cual puede representar un posible vehículo de propagación (Naidoo et al., 2020).

Las bacterias se caracterizan por una gran capacidad de supervivencia frente a los agentes antimicrobianos y estos, a pesar de constituir productos que son derivados del interés de la industria farmacéutica por enfrentar de manera efectiva las enfermedades, han sido superados por los mecanismos de resistencia y también, por la capacidad de transmisión de estos mecanismos entre especies iguales y diferentes (Sánchez B. et al., 2012).

### **Síntesis de compuestos antimicrobianos como mecanismo de competencia de los microorganismos**

Los microorganismos establecen relaciones con los demás componentes bióticos del suelo y desarrolla estrategias para asegurar su supervivencia como: a) superan a las poblaciones vecinas mediante adaptación o evolución, b) trabajan con sus vecinos a través

de la cooperación mutualista y c) inhiben o matan a sus vecinos (Mullis et al., 2019). En este último aspecto, la acción inhibitoria, está a cargo de compuestos antibacterianos y antifúngicos. Tal es el caso de los géneros *Actinomadura*, *Micromonospora*, *Nocardia*, *Saccharopolyspora*, *Amycolatopsis*, *Rhodococcus*, *Actinoplanes* y *Streptomyces*; este último uno de los más estudiados por su capacidad para producir compuestos útiles para el biocontrol de microorganismos fitopatógenos (Escobar et al., 2020; Perez Rojas et al., 2015). Las trufas del desierto de Arabia, *Irmania pinoyi*, *Terfezia claveryi* y *Picoa juniperi* han mostrado alto potencial en ensayos contra cepas de *Staphylococcus aureus* ATCC 29213 y la cepa Gram-negativa *Pseudomonas aeruginosa* ATCC 15442 (Nadhim Owaid et al., 2018).

Desde el punto de vista de los estudios metagenómicos, hasta el momento los estudios han podido explorar solamente uno de los tres dominios de los genes PKS y NRPS (genes productores de antimicrobianos). Las investigaciones que en adelante se emprendan tienen como objetivo descubrir especies con el potencial genético de producir compuestos antimicrobianos nuevos, para ello es necesario explorar diversos ambientes para recopilar la mayor cantidad de información posible por medio de métodos tradicionales y bioinformáticos (Mullis et al., 2019).

### **Actinobacterias y su importancia en la producción de compuestos antimicrobianos**

Las Actinobacterias o Actinomicetos son bacterias Gram positivas presentes en el suelo de todos los ecosistemas, son descomponedores de la materia orgánica y productores de una gran variedad de compuestos antimicrobianos (Kresge et al., 2004). Los suelos del desierto son particularmente biodiversos y cuentan con una abundante microbiota con

potencial para producir nuevos fármacos contra enfermedades infecciosas. Tal es el caso de *Streptomyces hygroscopicus* subsp. *ossamyceticus* (cepa D10) aislada del suelo del desierto de Thar (Selvameenal et al., 2009). Esta bacteria produce un pigmento de color amarillo con actividad antimicrobiana. Esta actividad fue evaluada en cepas patógenas resistentes a la meticilina (*Staphylococcus aureus*); a la vancomicina (*S. aureus*) y que tienen el mecanismo de resistencia de la  $\beta$ -lactamasa de espectro extendido (*E. coli*, *Pseudomonas aeruginosa* y *Klebsiella* sp.). El pigmento obtenido mostró efectos antibióticos importantes sobre diferentes patógenos de interés en salud humana (Selvameenal et al., 2009). También, se aislaron y secuenciaron cientos de morfotipos diferentes de los géneros *Actinomadura*, *Nocardia*, *Nonomuraea*, *Spirillispora* y *Streptomyces* a partir de muestras en el mismo desierto y se identificaron nuevos compuestos de interés farmacológico (Tiwari et al., 2015).

Se ha estimado que un gramo de suelo puede contener 8.3 millones de especies procariotas, mientras que se ha considerado que el número total de células procariotas presentes en los hábitats naturales es de  $4$  a  $6 \times 10^{30}$  células. Se han descrito  $\sim 10\,000$  especies, lo que quiere decir, que aún falta por aislarse el 99% de los procariotas del planeta (Schloss & Handelsman, 2004). Los desiertos suponen entonces, una gran reserva de futuros hallazgos, importantes para el avance de la medicina, tal como lo demuestran algunos estudios tendientes a descubrir ese potencial (Fatahi-Bafghi et al., 2019; Hozzein et al., 2011; Ouchari et al., 2019). Dentro de los metabolitos secundarios que expresan las Actinobacterias se han encontrado compuestos con actividad antibióticas, antimicrobianas, antibacterianas anticancerígenas, antiinflamatorias y antifúngicas (Azman et al., 2015; Bull & Asenjo, 2013). Esto adquiere importancia dada la necesidad de nuevas estructuras bioactivas ante la resistencia de patógenos a los antibióticos, lo que ha estimulado la búsqueda de

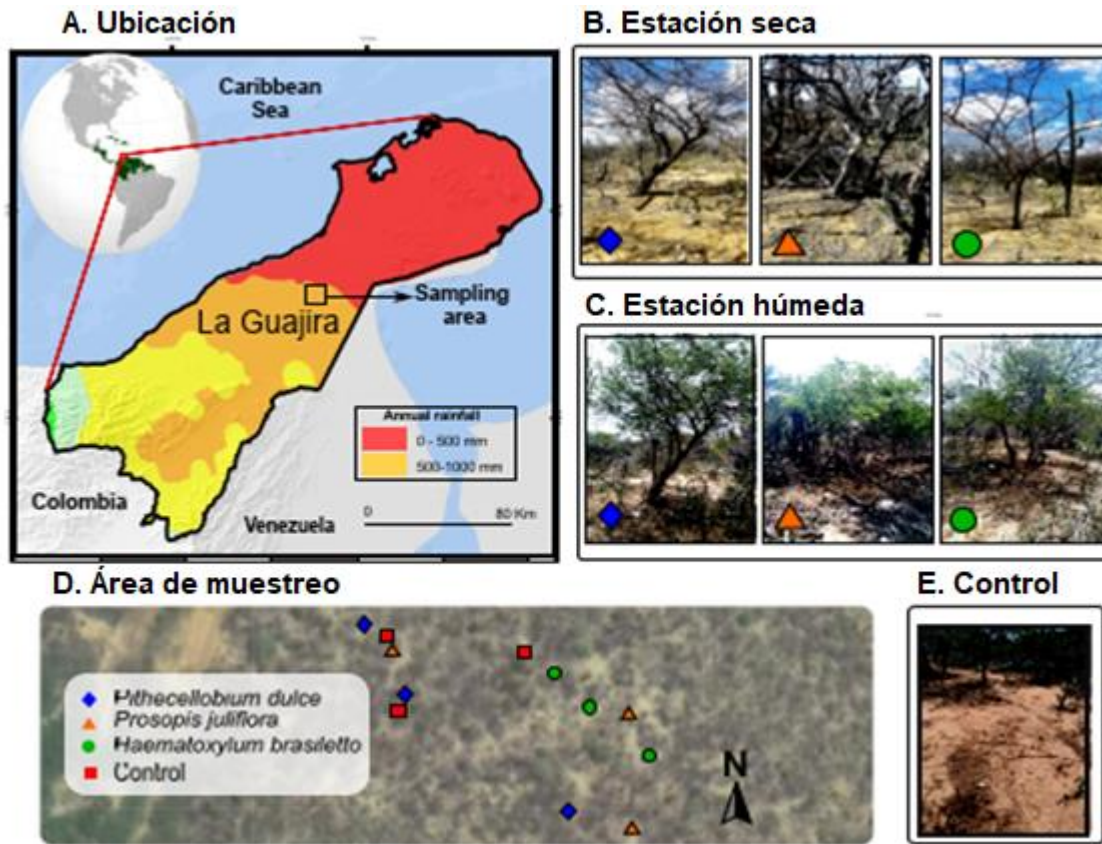
Actinobacterias en diversos nichos y ecosistemas (Mohammadipanah & Wink, 2016) que puedan producir nuevos compuestos químicos (Bull & Asenjo, 2013), por ejemplo, en ecosistema áridos como el desierto de Atacama, estos microorganismos son capaces de producir aminoquinonas, policétidos como las ansamicinas, glucósidos de dieno,  $\beta$ -dicetonas, Aminoheptosil glucósidos y otras clases de productos naturales como Totomicina, conocida como higromicina (Rateb et al., 2018). Interesantemente, se ha encontrado que las poblaciones microbianas también pueden actuar como barreras que previenen la diseminación de genes que confieren resistencia a antibióticos (Chen et al., 2019).

## **DISEÑO METODOLÓGICO**

En el marco del proyecto: “Caracterización de microbiota y rasgos funcionales de flora asociada a islas de recursos en un ambiente semiárido de la alta Guajira y su relación con la materia orgánica y la calidad del suelo” (Código de registro: 63056) que es financiado por MINCIENCIAS se obtuvieron los datos de metagenómica de suelo asociados a tres islas de recursos en dos periodos (época seca y húmeda) de una región semiárida de departamento de La Guajira, Colombia. En el proyecto se llevaron a cabo los procesos de extracción y secuenciación del ADN, la anotación de los genes y caracterización física y química de suelos. En el proyecto mencionado se llevaron a cabo los procesos de extracción y secuenciación del ADN, así como la anotación de los genes. Este proyecto parte de la anotación funcional y taxonómica para resolver los objetivos planteados.

*Recolección de las muestras de suelo.* Se censaron los árboles nodriza de una zona semiárida ubicados en un transecto 300 m en zig zag en la Fundación Cerrejón del municipio

de Uribia de La Guajira (Figura 2). Se seleccionaron tres árboles de cada especie más abundante *Phitecellobium dulce* (Torin), *Prosopis juliflora* (Trupillo) y *Haematoxylum brasileto* (Brasil). Bajo el dosel de cada árbol (n=9) se tomó una muestra integral para el análisis metagenómico y fisicoquímico del suelo. En cada isla de recursos se recolectó 50 g de suelo de ~1 cm de profundidad en diferentes puntos aleatorios con influencia del dosel del árbol nodriza, desde el tronco hasta el borde de dosel. Todas las muestras fueron mezcladas en un solo contenedor para asegurar una muestra integral de toda la isla de fertilidad. El muestreo de época seca se realizó en julio y la época húmeda en diciembre. Para la caracterización física y química de suelos se tomaron 1000 g de suelo entre 2 y 5 cm de profundidad en los mismos puntos de las muestras de metagenómica. Las muestras control consistieron en suelos desnudos sin influencia del árbol nodriza. Las propiedades física y químicas del suelo se determinaron para cada una de las muestras de acuerdo con protocolos estandarizados (Horwitz, 2010). Para cada muestra se determinó el pH, la conductividad eléctrica (CE), el contenido de carbono orgánico (OC), los contenidos de iones intercambiables de Ca, K, Mg y Na, la capacidad de intercambio catiónico efectivo (CICE), la disponibilidad de P, S e iones metálicos como el Cu, Fe, Mn y Zn. Al igual que el contenido de nitrógeno total y materia orgánica.



**Figura 2.** Mapa de ubicación de los sitios de recolección de suelo en islas de recursos y controles.

El ADN metagenómico de las muestras de suelo de las dos temporadas (húmeda y seca) se extrajo con el kit de ADN de heces E.Z.N.A (OmegaBio-tek, Norcross, GA) siguiendo el protocolo del fabricante. La concentración de ADN se midió con un fluorímetro Qubit 2.0 y la integridad del ADN se comprobó mediante electroforesis en gel de agarosa al 1%. La secuenciación se llevó a cabo mediante la plataforma BGI NGS DNBseq, la biblioteca de ADN se preparó de acuerdo con las instrucciones del fabricante y se secuenció utilizando DNBseq-PE100 generando lecturas de 150 pb. La calidad de las secuencias se evaluó con FastQC v0.11.8 (Andrews, 2010). Los adaptadores y las lecturas con puntuación Phred < 20 se filtraron utilizando cutadapt v3.4 (Martin, 2011). Para describir la composición taxonómica basada en la reconstrucción del gen de la subunidad pequeña de rRNA, se



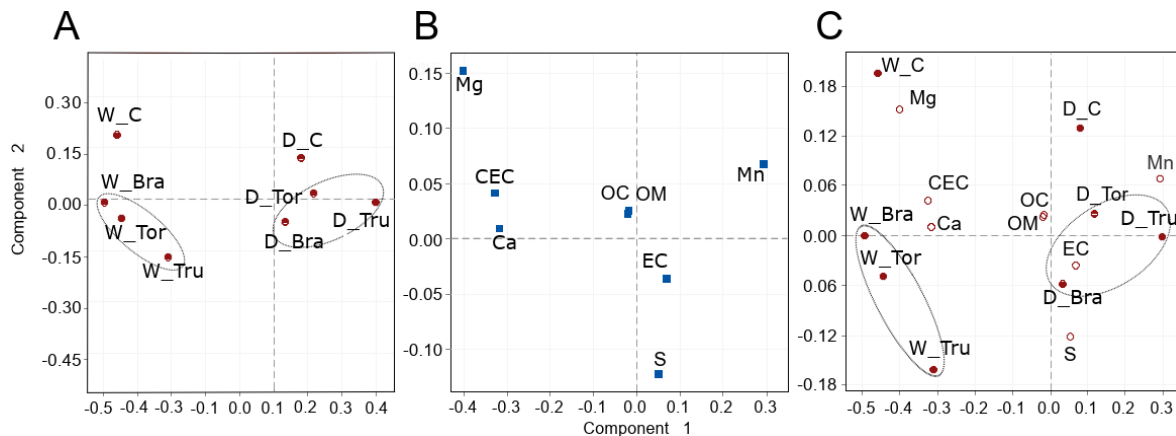
analizaron las lecturas de alta calidad utilizando phyloFlash v3.4, mediante la opción -everything-, que incluye el protocolo de reconstrucción EMIRGE (Miller et al., 2011). La clasificación taxonómica se realizó contra la base de datos SILVA (v138). El análisis funcional se realizó por la comparación con la base de datos NCBI NR utilizando el software DIAMOND (Buchfink et al., 2015) con ajustes de lecturas cortas. Las alineaciones se compararon con megan-map-Jan2021.db, que incluye la base de datos KEGG. Los resultados se visualizaron y compararon en MEGAN6 ultimate edition. (Huson et al., 2007). Los módulos KO se exportaron y analizaron con los softwares STAMP (Parks et al., 2014) y Microbiome Analyst (Dhariwal et al., 2017). A partir de esta anotación se identificaron los genes asociados a síntesis y resistencia de compuestos antimicrobianos, teniendo en cuenta las pathways y orthology en KEGG. Los recuentos de OTU se normalizaron de acuerdo con el método de escala de suma total (Paulson et al., 2013). Las diferencias estadísticas entre las abundancias de los genes de interés y la diversidad de Actinobacterias fueron evaluados por un análisis de varianzas ANOVA o pruebas no paramétricas con el software STAMP v.2.1.3.

## **RESULTADOS**

### **Caracterización física y química de los suelos de islas de recursos**

La estacionalidad y la presencia de vegetación presentaron diferencias significativas en los parámetros físicos y químicos de los suelos de islas de recursos (Tabla 1). Entre árboles nodriza de la misma estación no se detectaron diferencias significativas. La época seca presentó concentraciones significativamente mayores en 15 parámetros frente a la época húmeda como la arena, EC, OM, OC, P, TN, S, CEC, B, Ca, Mg, K, Mn, Zn y K sat.

Similarmente, en la época seca las islas presentaron concentraciones significativamente mayores que los controles sin vegetación para EC, OM, OC, TN, S, CEC, B, Ca, Mn y Zn. Excepto para Fe que fue mayor en los controles sin vegetación. En términos generales, los suelos en temporada seca presentaron un pH ligeramente ácido, suelos no salinos, bajo contenido de materia orgánica, una fertilidad alta para P, S y B, K, Mn, una fertilidad media para Ca y Fe y una fertilidad baja para Mo y Cu. Para la temporada húmeda se presentó un pH casi ligero, suelos no salinos, bajo contenido de materia orgánica, una fertilidad alta para B, K, Mn, una fertilidad media para Ca y P y una fertilidad baja para Mo, S, Mg, Fe, Cu y Zn. Estas diferencias entre temporadas fueron apreciadas en el análisis de correspondencia (Figura 3). Los parámetros físicos y químicos que más contribuyeron a esta diferenciación fueron Ca, Mg, Mn, S, EC, CEC, OC y OM (Figura 3B y 3C).



**Figura 3.** Análisis de correspondencia entre (A) muestras, (B) parámetros físicos y químicos y su combinación (C). Las muestras corresponden a los árboles Brasil (Bra), Torino (Tor) y Trupillo (Tru) y el Control sin vegetación (\_C) bajo la estación seca (D\_) y húmeda (W\_). Las abreviaciones para parámetros físicos y químicos corresponden a carbono orgánico (OC), materia orgánica (OM), conductividad eléctrica (EC) y capacidad de intercambio catiónico (CEC).

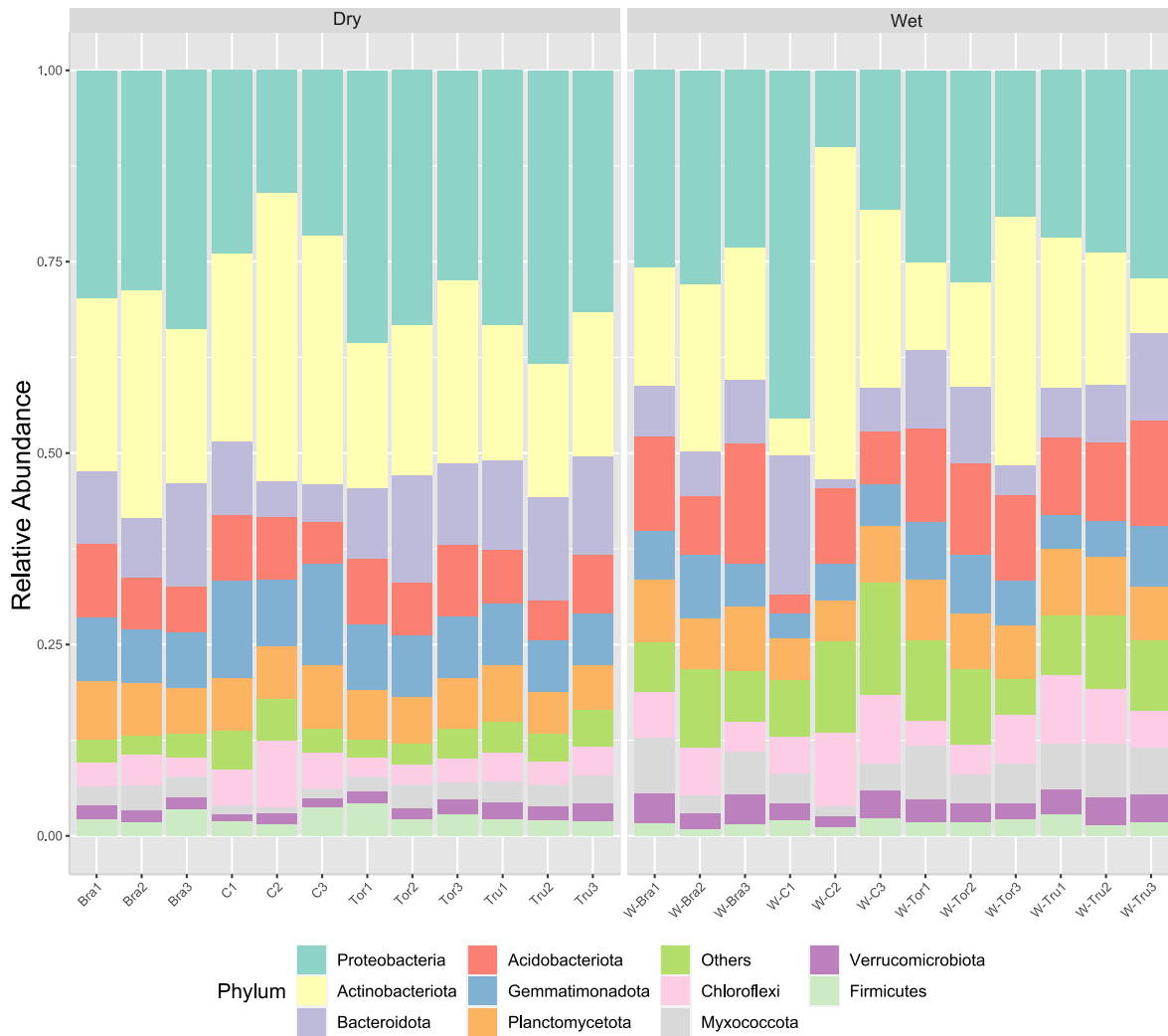
**Tabla 1.** Diferenciación por parámetros físicos y químicos entre muestras, temporada seca (D), húmeda (W), vegetación (V) y el control sin vegetación (C).

Condición	EC (dS/m)	OM (g/100g)	OC (g/100g)	S (mg/kg)	CEC (cmol(+)/kg)	Ca (cmol(+)/kg)	Mg (cmol(+)/kg)	Mn (mg/kg)
Muestras*	0.22 (0.04)	0.75 (0.13)	0.43 (0.08)	8.93 (1.44)	5.24 (0.57)	3.9 (0.46)	0.96 (0.09)	9.96 (1.93)
Valor p	0.035	0.026	0.026	0.031	0.026	0.042	0.013	0.038
Seco (D)	0.35 (0.05) A	1.15 (0.21) A	0.67 (0.12) A	13.79 (1.97) A	6.56 (0.95) A	4.94 (0.78) A	1.12 (0.14) A	17.41 (2.27) A
Húmedo (W)	0.09 (0.01) B	0.35 (0.05) B	0.20 (0.03) B	4.08 (0.72) B	3.92 (0.37) B	2.86 (0.25) B	0.8 (0.12) B	2.5 (0.55) B
Valor p	0	0	0.021	0	0.006	0.007	0.048	0
VD	0.42 (0.05) A	1.41 (0.21) A	0.82 (0.12) A	16.78 (1.6) A	7.63 (1.02) A	5.79 (0.85) A	1.27 (0.15) A	20.6 (2.09) A
CD	0.14 (0.02) B	0.38 (0.07) B	0.22 (0.04) B	4.82 (0.88) B	3.36 (0.6) B	2.39 (0.58) B	0.66 (0.03) AB	7.84 (0.3) B
VW	0.09 (0.01) B	0.3 (0.05) B	0.17 (0.03) B	4.41 (0.93) B	3.66 (0.25) B	2.76 (0.19) B	0.66 (0.08) B	2.25 (0.33) B
CW	0.09 (0.01) B	0.5 (0.01) B	0.29 (0.01) B	3.08 (0.62) B	4.7 (1.33) AB	3.16 (0.93) AB	1.19 (0.35) AB	3.28 (2.21) B
Valor p	0	0	0	0	0.004	0.006	0.009	0

Muestras (n: 24): Valores promedios para todas las muestras asociadas a tres árboles y un control sin vegetación en temporada seca (D) y húmeda (W); VD: Vegetación en temporada seca; CD: Control sin vegetación de temporada seca; VW: Vegetación en temporada húmeda; CW: Control sin vegetación de temporada húmeda. Las letras indican diferencias significativas entre tratamiento y el error estándar entre paréntesis.

### **Abundancia de Actinobacterias**

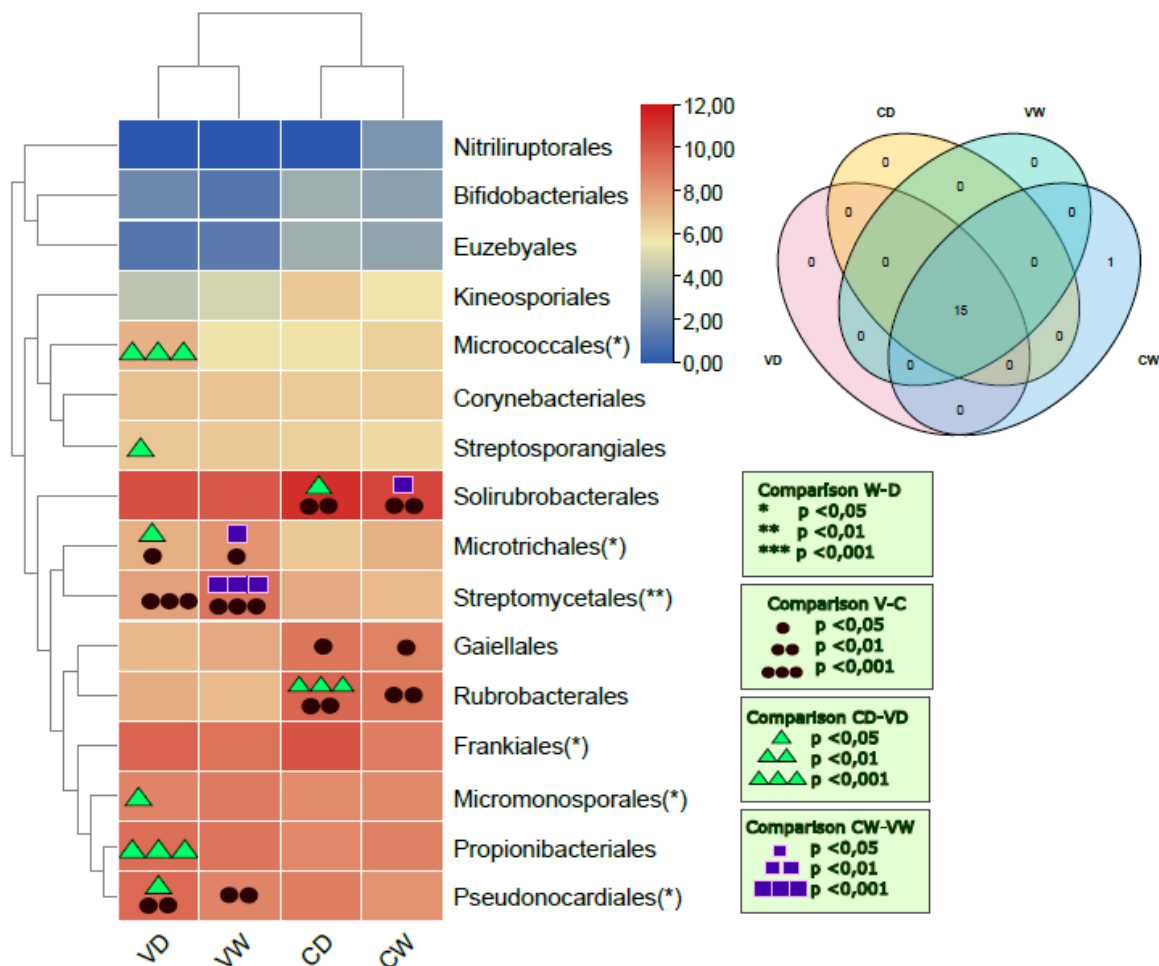
El análisis metagenómico mostró que el 97.35% del microbioma de las islas de fertilidad fue representado por bacterias, el 0.54% por arqueobacterias y el 2.11% por eucariotas. Se detectaron 14 filos como Proteobacteria (38.28%), Actinobacteriota (32.90%), Bacteroidota (9.62%), Acidobacteria (5.79%) y Gemmatimonadota (4.94%) (Figura 4). Entre W y D, se detectó mayor abundancia de Actinobacterias en época seca, las mayores abundancias de Actinobacterias se detectaron en CD y los menores recuentos se reportaron para VW.



**Figura 4.** Abundancia relativa a nivel de Fila para la estación seca (D), húmeda (W) en una zona semiárida de La Guajira. Figura asociada al proyecto

Se detectaron 16 órdenes de Actinobacteriota con predominio de Solirubrobacterales, Frankiales, Propionibacterales y Pseudonocardiales (Figura 5). Entre W y D se encontraron seis órdenes con diferencias significativas, tres para D, y tres para W. Se registraron seis órdenes con diferencias significativas entre V y C, tres para V y tres para C. Solo el orden Nitriliruptorales fue exclusivo de CW. Ocho órdenes presentaron diferencias entre VD y CD, de los cuales seis órdenes presentaron mayor abundancia en VD. El cladograma mostró que

los suelos sin vegetación (C) se agruparon sin importar la temporada a nivel de orden. Similares resultados presentaron los suelos con vegetación (Figura 5).



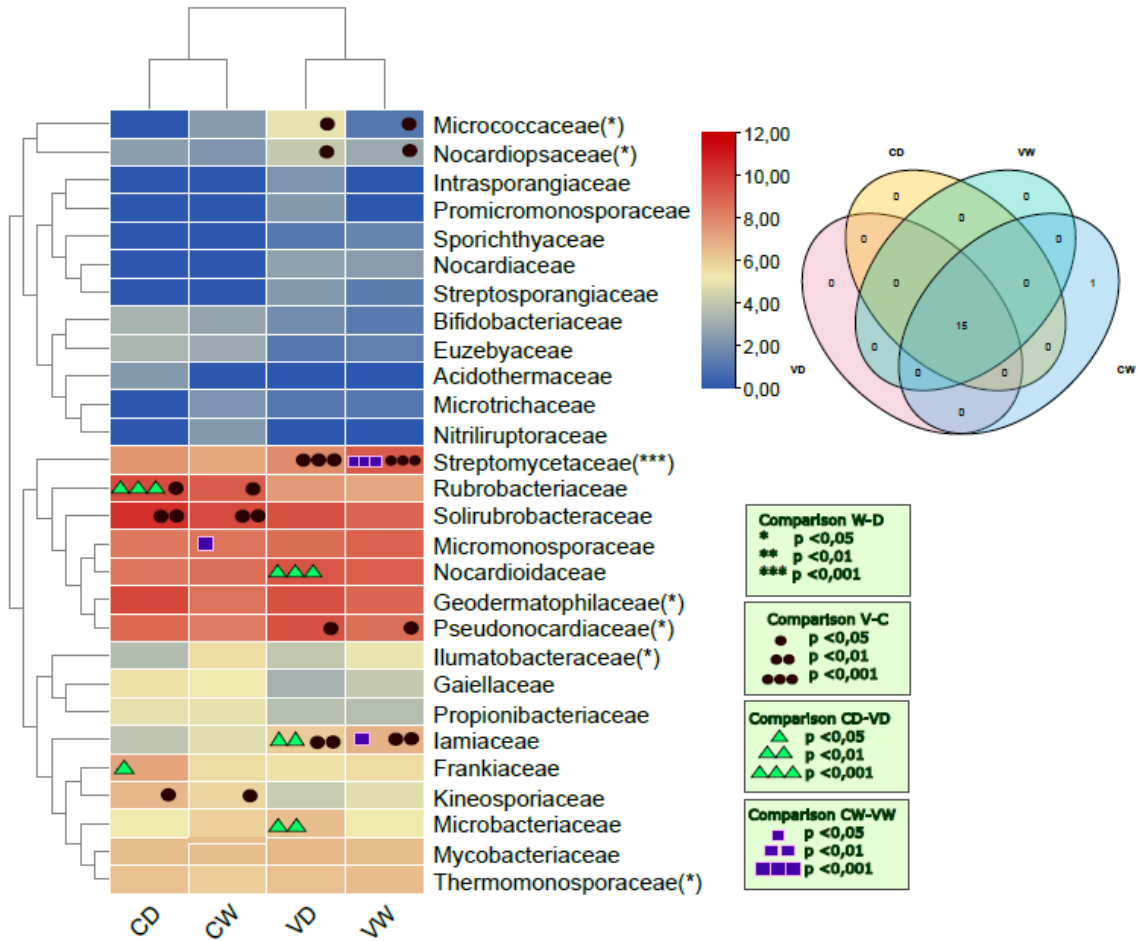
**Figura 5.** Mapa de calor de las abundancias a nivel de orden para la estación seca (D), húmeda (W) con vegetación (V) y sin vegetación (C) en una zona semiárida de la Guajira. Las diferencias significativas entre estaciones (W-D) se simbolizan con asteriscos (\*), entre vegetación y control (V-C) con un círculo, entre CD y VD con triángulos y entre CW y VW con cuadrados. B. Representa un diagrama de Venn entre los órdenes compartidos entre CW, CV, CD y VD.

Se identificaron 28 familias de Actinobacterias incluyendo Solirubrobacteraceae, Geodermatophilaceae, Nocardioideaceae, Pseudonocardiceae, Micromonosporaceae y

Streptomycetaceae que presentaron las mayores abundancias (Figura 6). Ocho de estas familias con diferencias significativas entre W y D como Geodermatophilaceae, Pseudonocardiaceae, Micromonosporaceae, Streptomycetaceae, Thermomonosporaceae, Ilumatobacteraceae, Micrococcaceae y Nocardiosporaceae. En general, los recuentos en D fueron mayores que en W. Entre V y C se detectaron ocho familias con diferencias significativas, de las cuales seis reportaron mayores abundancias en V. Sin embargo, los recuentos totales fueron mayores en C que en V. Cinco familias presentaron diferencias significativas entre VD y CD, Rubrobacteriaceae y Frankiaceae con abundancias mayores en CD y Nocardiodaceae, Iamiaceae y Microbacteriaceae con recuentos mayores en VD. Solo tres familias mostraron diferencias significativas entre CW y VW. Los recuentos más altos de abundancias fueron detectados en CD. La única familia exclusiva de CW fue Nitriliruptoraceae.

Se detectaron 52 géneros (Figura 7). Los géneros de mayor abundancia fueron *Nocardioides*, *Solirubrobacter*, *Pseudonocardia*, *Streptomyces* y *Rubrobacter*. Quince géneros fueron exclusivos, es decir que fueron detectados en una sola categoría. Uno para CD y CW; seis para VW y siete en VD. Adicionalmente, se detectaron seis géneros con diferencias significativas en su abundancia entre época húmeda (W) y época seca (D). En general, fueron superiores las abundancias de los géneros identificados de Actinobacterias en D frente a los identificados en W. Se detectaron 14 géneros con diferencias significativas en abundancia entre vegetación (V) y el control de suelos desnudo (C), nueve de estos géneros con mayores abundancias en los suelos de islas de recursos (V) (64% de las abundancias) y cinco en los controles - C (suelos sin influencia de vegetación) (36%). En

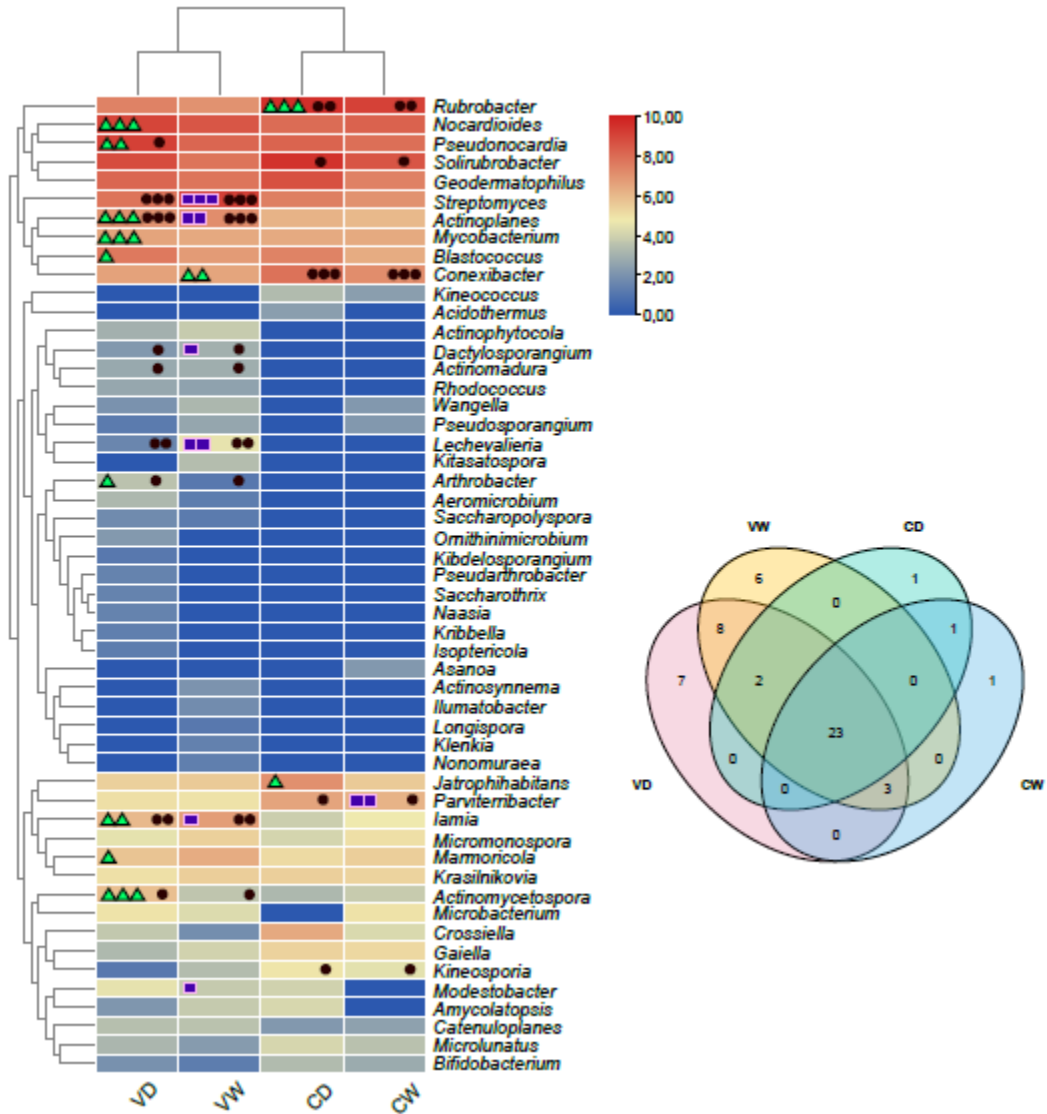
general, los recuentos de abundancia de géneros de Actinobacterias en los controles (suelo sin vegetación) (7232) fueron superiores a los recuentos de los suelos bajo el dosel de los árboles nodriza (V) (5872).



**Figura 6.** Mapa de calor de las abundancias a nivel de familia para la estación seca (D), húmeda (W) con vegetación (V) y sin vegetación (C) en una zona semiárida de la Guajira. Las diferencias significativas entre estaciones (W-D) se simbolizan con asteriscos (\*), entre vegetación y control (V-C) con un círculo, entre CD y VD con triángulos y entre CW y VW con cuadrados. B. Representa un diagrama de Venn entre los órdenes compartidos entre CW, CV, CD y VD.



Entre VD y CD se identificaron 13 géneros con diferencias significativas, nueve (69%) con abundancias mayores en VD y el 31% correspondiente a cuatro géneros con abundancias superiores en CD como *Solirubrobacter*, *Rubrobacter*, *Conexibacter* y *Jatrophihabitans*. Se detectaron siete géneros con diferencias entre CW y VW, seis de estos (86%) con abundancias mayores en VW y el otro 14% correspondiente al género *Parviterribacter*, que fue el único que presentó mayores recuentos en CW. Los valores de abundancias fueron superiores en CD (8408) frente a VD (6105). Al comparar los suelos control (sin vegetación) en la época seca frente a la temporada húmeda, solo el género *Modestobacter* presentó diferencias significativas estando ausente en CW y siendo exclusivo de CD. En general, la abundancia de Actinobacterias fue superior en CD frente a CW. Al comparar VD y VW se detectaron diferencias significativas en seis géneros. Cuatro de estos con mayores abundancias en VD y dos en VW. Entre VD y VW se detectaron mayores abundancias en VD.



**Figura 7.** Mapa de calor de las abundancias a nivel de género para la estación seca (D), húmeda (W) con vegetación (V) y sin vegetación (C) en una zona semiárida de la Guajira. Las diferencias significativas entre estaciones (W-D) se simbolizan con asteriscos (\*), entre vegetación y control (V-C) con un círculo, entre CD y VD con triángulos y entre CW y VW con cuadrados. B. Representa un diagrama de Venn entre los órdenes compartidos entre CW, CV, CD y VD.

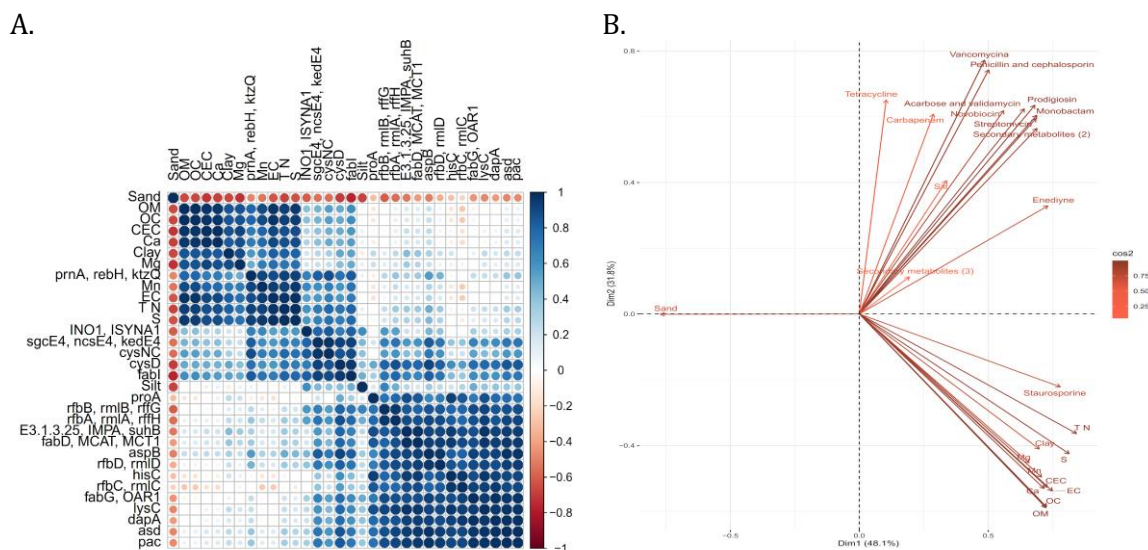
### **Genes asociados a biosíntesis de compuestos antimicrobianos**

Se obtuvieron 3 429 233 lecturas de abundancia de genes asociados a biosíntesis de compuestos antimicrobianos. De estas lecturas se detectaron 16 vías metabólicas y 307 genes asociados a la biosíntesis de metabolitos secundarios. Las vías de biosíntesis con mayores abundancias fueron monobactámicos (25.0), prodigiosina (14.8) y estreptomicina (14.7) (Tabla 2.). Siete vías metabólicas mostraron diferencias significativas entre época seca y época húmeda. La vía de biosíntesis de la estreptomicina y enediynes presentaron las mayores abundancias, en especial para la época seca. Mientras que la novobiocina, penicilina, cefalosporinas y carbapenems predominantes en W. Entre V y C se detectaron cinco vías metabólicas con diferencias significativas con mayores abundancias en V. Al comparar CD con VD se detectaron diferencias significativas en la biosíntesis de Acarbosa y validamicina, novobiocina con abundancias mayores en VD, el grupo de la vancomicina con recuentos superiores en CD. VD presentó los mayores recuentos. El análisis de componentes principales explicó en un 79.9% la variabilidad de los datos (Figura 8). La mayoría de las rutas de biosíntesis se correlacionaron negativamente con el contenido de arena y de forma positiva con la mayoría de los parámetros físicos y químicos (Figura 8).

**Tabla 2.** Vías asociadas a la biosíntesis de compuestos antimicrobianos para la estación seca (D) húmeda (W), vegetación (V) y el control sin vegetación (C).

Vía	Estación			Tipo			Estación seca (D)			Estación húmeda (W)			VD-VW	%
	D	W	p	V	C	p	CD	VD	p	CW	VW	p	p	
Monobactámicos	36113	35440		36651	33155		33472	36994		32838	36307			25.0
Prodigiosin	21357	20913		21731	19347		20172	21752		18522	21710			14.8
Streptomycin	21831	20043	*	21497	19257		21258	22022		17256	20972			14.7
Acarbose and validamycin	17374	16458		17082	16419	***	17355	17381	*	15482	16783			11.8
Novobiocin	14410	15158	*	15226	13459		12469	15057	**	14448	15394			10.3
Enediynes antibiotics	11948	9971	*	11562	9152		11417	12125		6886	10999			7.7
Penicillin and cephalosporin	7626	8180	**	8285	6755	*	6931	7857		6579	8713		***	5.5
Carbapenem	5336	5914	*	5626	5621		4948	5466		6294	5787		*	3.9
Staurosporine	4161	2499	***	3692	2245	*	2946	4566		1543	2817		***	2.3
Various secondary metabolites (2)	3095	2976		3213	2501	**	2760	3206	**	2242	3220	*		2.1
Vancomycin group	1049	1394		1237	1175	**	1174	1008	*	1175	1467		***	0.9
Various secondary metabolites (3)	856	927		941	745		738	896		752	986			0.6
Tetracycline	289	303		297	292		382	258		203	337			0.2
Various secondary metabolites (1)	80	50	*	71	46		74	81		18	60	**		0.0
Clavulanic acid	9	8		8	11		12	8		9	8			0.0
Neomycin, kanamycin, gentamicin	2	2		2	2		3	1		1	3			0.0
Total	145 536	140 234	7	147 120	130 180	5	136 111	148 677	4	124 248	145 562	2	4	

Las diferencias significativas son indicadas con el valor p. Valor p menor a 0.05: \*; p menor a 0.01: \*\*; p menor a 0.001: \*\*\*



**Figura 8.** Análisis de correlación (A) y componentes principales (B) entre variables física y químicas y genes asociados a la biosíntesis de compuestos antimicrobianos.

Los genes de biosíntesis que presentaron mayores abundancias fueron *fabG*, *OAR1* (K00059) (9.3%), importante en la biosíntesis de prodigiosina, *rfbB*, *rmlB*, *rffG* (K01710) (6.2%), implicado en la biosíntesis de la estreptomina y *sgcE4*, *ncsE4*, *kedE4* (K21162), importante en la síntesis de antibióticos enediinos (5.6%) (Tabla 3). Entre W y D se detectaron 79 genes con diferencias significativas, el 66% de estas con mayores abundancias en W. Dentro de estas diferencias los que presentaron mayores recuentos fueron *fabG*, *OAR1* (K00059), *sgcE4/ncsE4/kedE4* (K21162) y *lysC* (K00928) importante en la biosíntesis de monobactámicos. Entre V y C, dentro de los 44 genes que presentaron diferencias significativas, los de mayores abundancias fueron *rfbB*, *rmlB*, *rffG* (K01710), *aspB* (K00812) y *prnA*, *rebH*, *ktzQ* (K14266) esenciales en la biosíntesis de estreptomina, novobiocina y

estaurosporina todos con mayores abundancias en V. El 100% de los genes con diferencias significativas presentaron abundancias mayores en V.

Entre VD y CD se detectaron 32 genes con diferencias significativas como *rfbB*, *rmlB*, *rffG* (K01710), implicado en la biosíntesis de estreptomicina y con mayores abundancias en CD, *asd* (K00133) asociado a la biosíntesis de monobactámicos con mayores abundancias en VD y *INO1*, *ISYNA1* (K01858) involucrado en la biosíntesis de estreptomicina con abundancias mayores en CD. El 69% de los genes con diferencias significativas presentó mayores abundancias en VD, mientras que el 31% tuvo mayores abundancias en CD. Entre VW y CW de 41 diferencias significativas, las de mayor abundancia correspondieron a los genes *IAL* (K19200) involucrado en la síntesis de penicilina y cefalosporina, *aspC* (K00813) implicado en la biosíntesis de novobiocina e *iucD* (K03897) asociado a la biosíntesis de varios metabolitos secundarios parte tres; todos con mayores abundancias en VW. El 100% de los genes con diferencias significativas entre VW y CW presentaron mayores abundancias en VW.

Se detectaron 14 diferencias significativas al comparar CD y CW, los genes con mayores abundancias que presentaron diferencias fueron *sgcE4*, *ncsE4*, *kedE4* (K21162) asociado a la síntesis de antibióticos enediynes y con mayores abundancias en CD, *rfbC*, *rmlC* (K01790) con mayores abundancias en CW e implicado en la biosíntesis de estreptomicina y *bacC* (K19548), importante en la biosíntesis de varios metabolitos secundarios parte dos y con recuentos mayores en CD. El 79% de los genes que presentaron diferencias, tuvieron mayores abundancias en CD, el 21% en CW. Entre VD y VW se detectaron 90 diferencias significativas en genes como *fabG*, *OAR1* (K00059) implicado en

la biosíntesis de prodigiosina y con abundancias superiores en VW, *sgcE4*, *ncsE4*, *kedE4* (K21162) asociado a la biosíntesis de antibióticos enediynes y con mayores abundancias en VD y *lysC* (K00928) implicado en la biosíntesis de monobactámicos y con abundancias más altas en VW. El 70% de los genes que presentaron diferencias significativas tuvieron mayores abundancias en VW, el 30% presentó mayores abundancias en VD.

**Tabla 3.** Genes de mayores abundancias asociados a la biosíntesis de compuestos antimicrobianos para la estación seca (D), húmeda (W), vegetación (V) y el control sin vegetación (C).

Gen	Vía	Estación			Tipo			Estación seca			Estación húmeda			CD/CW	VD/VW	%
		D	W	p	V	C	p	VD	CD	p	VW	CW	p	p	p	
fabG, OAR1	P	13177	13516	*	13701	12283		13279	12871		14124	11694			*	9.3
rfbB, rmlB, rffG	S	9014	8683		8868	8788	**	8909	9328	*	8827	8249				6.2
sgcE4, ncsE4, kedE4	E	9063	7019	**	8609	6336		9380	8114		7839	4558		*	*	5.6
rfbA, rmlA, rffH	S	7174	6869		7108	6761		7241	6971		6975	6551				4.9
aspB	N	6979	6640		7132	5843	*	7266	6118		6997	5567				4.8
lysC	M	6519	6700	**	6736	6231		6657	6105		6814	6357			**	4.6
asd	M	6174	6214	*	6399	5578		6360	5615	*	6438	5541			*	4.3
rfbD, rmlD	S	6072	5925		6251	5241		6274	5466		6228	5016				4.2
dapA	M	5470	5691	***	5737	5113		5590	5110		5883	5116			**	3.9
INO1, ISYNA1	S	6430	4350	***	5400	5359		6193	7140	***	4607	3579			***	3.8
hisC	N	4584	5077	***	4928	4540		4729	4151		5126	4930			**	3.4
cysD	M	4852	4312	**	4732	4131		5012	4372	*	4452	3889			***	3.2
cysNC	M	4990	3930	***	4706	3721		5119	4601		4293	2841			***	3.1
fabI	P	4805	3923	**	4491	3983		4936	4409		4045	3557			***	3.1
E3.1.3.25, IMPA, suhB	S	3769	3814		3868	3561		3902	3369		3834	3754				2.7
fabD, MCAT, MCT1	P	3349	3430		3500	3059		3511	2863		3488	3254				2.4
pac	PyC	3318	3346		3483	2879		3444	2940		3522	2818				2.3
proA	C	3127	3366	*	3241	3264		3189	2942		3292	3585				2.3
prnA, rebH, ktzQ	S	3914	2247	***	3438	2007	*	4336	2647		2540	1366			***	2.2
<b>Total</b>		145 536	140 234	79	147 120	130 180	44	148 677	136 111	32	145 562	124 248	41	14	90	

Las diferencias significativas son indicadas con el valor p. Valor p menor a 0.05: \*; p menor a 0.01: \*\*; p menor a 0.001: \*\*\*

P: Prodigiosina; S: Estaurosporina; E: Enedina; N: Novobiocina; M: Monbactámicos; PyC: Penicilina y Cefalosporina; C: Carbapenémicos; St: Estaurosporina.



Los genes más prevalentes por sus altas abundancias fueron *fabG*, *OAR1* (K00059, biosíntesis de prodigiosina) con el 8.1% de lecturas, seguido de *rfbB*, *rmlB*, *rffG* (K01710, producción de vancomicina, estreptomicina, acarbosa y validamicina) con 5.22%, *sgcE4*, *ncsE4*, *kedE4* (K21162, biosíntesis de enedina) con 4.2% *rfbA*, *rmlA*, *rffH* (K00973, esencial en la biosíntesis de estreptomicina, acarbosa y validamicina) con 4.1% y *lysC* (K00928, biosintética de monobactámicos) con 4% de las lecturas. Estos genes presentaron mayores abundancias en la especie *P. juliflora*. Similares abundancias fueron reportadas en temporada seca con predominio en *P. juliflora*.

### **Abundancia de genes que confieren antibiótico resistencia**

Se detectaron 10 grupos asociados a genes que confieren resistencia a antibióticos (ARG) incluyendo a rifampicina, macrólidos, lincosamidas, estreptograminas (MLS) y tetraciclina (Tabla 4). En menores abundancias se detectaron ARG frente a betalactámicos, trimetoprim y sulfonamidas. Se encontraron diferencias significativas en seis grupos al comparar W y D; se destacó la resistencia a la rifampicina, a aminoglucósidos, a quinolonas, betalactámicos y fenicoles. La abundancia de genes fue mayor en W para los 4 primeros antibióticos, los genes de resistencia a fenicoles fueron más abundantes en D. Al comparar V y C, se encontró que las abundancias de aminoglucósidos y quinolonas eran significativamente mayores en V.

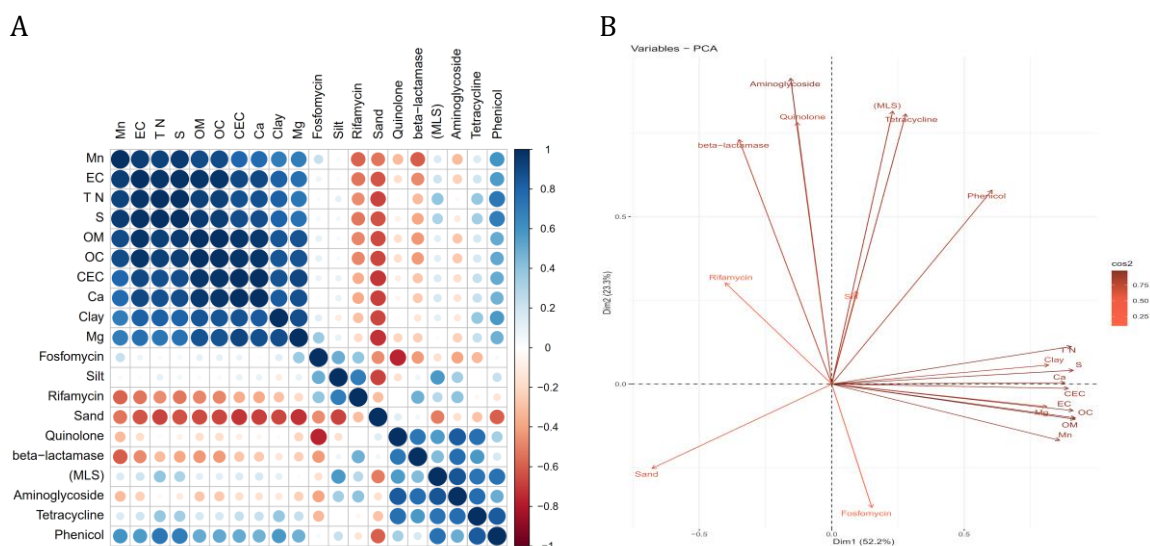
Al comparar VD y CD se identificaron abundancias significativamente mayores en VD para tetraciclina, quinolonas y fenicoles. Mientras, que las abundancias de genes de resistencia a rifamicina fueron mayores en CD. Entre VW y CW las diferencias se

encontraron en la resistencia a aminoglucósidos y sulfonamidas con mayores abundancias en VW. Entre CD y CW no se encontraron diferencias significativas. Entre VD y VW se detectaron diferencias significativas en los genes de resistencia a aminoglucósidos, fenicoles, betalactamasas y sulfonamidas, todos con mayores abundancias en WV exceptuando la resistencia a fenicoles que mostró mayores abundancias en VD. El análisis de componentes principales explicó la variabilidad de los datos en un 79.9%. La rifamicina se correlacionó negativamente con la mayoría de los parámetros físicos y químicos, mientras los MLS y la tetraciclina presentaron ligeras correlaciones positivas con la mayoría de los parámetros físicos y químicos, excepto la arena (Figura 9).

**Tabla 4.** Abundancia de diez rutas de genes asociados a la resistencia de compuestos antimicrobianos para la estación seca (D) húmeda (W), vegetación (V) y el control sin vegetación (C) y vegetación (V).

Resistencia a	Estación			Tipo			Estación seca (D)			Estación húmeda (W)			CD-CW	VD-VW	%
	W	D	p	C	V	p	VD	CD	p	VW	CW	p	p	p	
Rifamycin	3710	3470	*	3385	3470		2945	4062	*	3667	3837				30.6
MLS	3010	3139		2345	3187		2838	3093		3220	2379				26.2
Tetracycline	2630	2492		1782	2722		2431	1868	*	2744	2290				21.8
Aminoglycoside	1431	1219	*	949	1398	*	1105	1194		1569	1021	*		**	11.3
Quinolone	926	759	*	563	904	*	727	610	*	1000	704				7.2
Phenicol	266	315	*	199	310		308	232	*	277	231			**	2.5
Fosfomicin	34	39		38	33		33	45		30	44				0.3
Beta-lactamase	17	10	*	9	15		9	8		19	14			**	0.1
Trimethoprim	4	3		2	4		3	2		5	3				0.0
Sulfonamide	4	1	*	1	3		1	1		5	2	*		*	0.0
Total	12 033	11 448	6	9275	12 047	2	10 402	11 116	4	12 536	10 525	2		0	4

MLS: estreptograminas. Las diferencias significativas son indicadas con el valor p. Valor p menor a 0.05: \*; p menor a 0.01: \*\*; p menor a 0.001: \*\*\*



**Figura 9.** Análisis de correlación (A) y componentes principales (B) entre variables física y química y genes asociados a la resistencia de compuestos antimicrobianos.

Se detectaron un conjunto de datos de 108 ARG genes, de los cuales predominaron los que confieren resistencia a beta-lactámicos (31 genes), aminoglucósidos (28) y macrólidos, lincosamidas y estreptograminas (MLS) (17) con el 70% de los conteos. Entre V y W se detectaron 29 genes con diferencias significativas, diez para aminoglucósidos y seis betalactamasas. Los ARG con mayores abundancias y diferencias significativas correspondieron a *eA\_B*, *aacC* y *mef*. Entre V y C se detectaron 26 genes con diferencias significativas, 11 para aminoglucósidos y cuatro para trimetoprim. La mayoría de estas diferencias presentaron mayores recuentos en V. Los genes con mayores abundancias y diferencias significativas entre V y C fueron *cmr* (MLS) y *aac3-I* con mayores abundancias en V. Entre VD y CD se detectaron 28 genes con diferencias, 10 para aminoglycoside y 7

para MLS. Los ARG con mayores abundancias y diferencias fueron *rph* (Rifamycin), *tetA*, (Tetracycline) y *vgb* (MLS). Los genes con mayores abundancias y diferencias significativas entre VW y CW fueron *aacC* (Aminoglycoside) y *oleC5* (Tetracycline). Entre VW y VD se detectaron 25 diferencias significativas, mientras que entre CW y CD sólo se detectaron 16 genes con diferencias donde predominaron las abundancias en CD.

**Tabla 5.** Abundancias de genes asociados a la resistencia de compuestos antimicrobianos para la estación seca (D) húmeda (W), vegetación (V) y el control sin vegetación (C)

Gen	Resistencia	Mecanismo	Estación			Tipo			Estación seca (D)			Estación húmeda (W)			VW	CW-	%
			W	D	p	V	C	p	VD	CD	p	VW	CW	p	-VD	CD	
rph	R	IG (Phosphotransferases)	3467	3203		3199	3208		2697	3820	*	3401	3666				28.4
tetA	T	EF	2004	1915		2134	1230		1927	1238	*	2127	1632				16.7
ereA_B	MLS	IG (Esterases)	676	998	***	844	699		882	1054		709	577		***	*	7.1
vgb	MLS	IG (Lyases)	753	846		782	730		688	1090	***	799	613			**	6.8
smvA	Quinolone	EF (MFS)	849	700		832	516	**	670	568	**	920	635				6.6
cmr	MLS	EF (MFS)	522	404		534	215	**	425	200	*	595	301				3.9
tetM, tetO	T	Target protecting genes	314	302		298	289		248	381		321	292				2.6
aacC	A	N-Acetyl-transferases	316	253	*	300	204		223	271		353	205	*	***		2.4
strB	A	O-Phospho-transferases	294	267		300	192		247	245		325	202				2.4
vat	MLS	IG (Transferases)	281	245		261	232		225	232		272	309				2.2
iri, rox	R	IG (Monooxygenases)	241	265		269	175		246	239		265	169				2.2
mef	MLS	EF (MFS)	308	189	**	265	170		181	151		329	245		**		2.1
oleC4	MLS	EF (ABC)	181	210		207	139		192	200		201	124				1.7
aac3-I	A	N-Acetyl-transferases	156	166		176	100	**	163	122	**	170	111				1.4
oleC5	T	EF	132	151		155	85		144	123		151	76	*			1.2
aacA	A	N-Acetyl-transferases	128	134		138	97		123	126		138	99				1.1
catA	Phenicol	IG (Acetyltransferases)	83	169	**	138	77		174	96		83	84		**		1.1
	MLS	EF (ABC)	108	115		130	50	***	119	66	**	127	49	*			1.0
tetB	T	EF	103	82		81	108		71	89		83	163				0.8
aac6-I, aacA7	A	N-Acetyl-transferases	100	79		94	64		69	87		112	63		*		0.8
Total			12 033	11 448	29	12 047	9275	26	14 402	11 116	28	12 536	10 525		18	25	

smvA: smvA, qacA, lfrA; tylC: tylC, oleB, carA, srmB; R: Rifamycin, T: Tetracycline, A; Aminoglycoside, MLS: estreptograminas; IG: Inactivación de genes, EF: Eflujo de genes. Las diferencias significativas son indicadas con el valor p. Valor p menor a 0.05: \*; p menor a 0.01: \*\*; p menor a 0.001: \*\*\*

## DISCUSIÓN

La mayor diversidad microbiana de la Tierra se encuentra en el trópico; pero en zonas desérticas, áridas y semiáridas del trópico americano es poco conocida. En parte por su reducida área y poca atención frente a ecosistemas altamente diversos. Este trabajo determina por primera vez el efecto de la estacionalidad y plantas nodrizas sobre la abundancia de Actinobacterias y genes asociados a la síntesis y resistencia de compuestos antimicrobianos asociados a tres islas de recursos de una región semiárida del Caribe Colombiano.

En términos generales la fertilidad del suelo disminuyó con la temporada húmeda (Tabla 1). Además, la humedad también afectó los taxones de Actinobacterias dado que presentaron abundancias más bajas en la época de lluvia, lo cual confirma que en los ecosistemas áridos el agua es la mayor limitante en la diversidad microbiana. (Neilson et al., 2017). Berg et al., (2015) reportan que los cambios de humedad del suelo y el contenido orgánico del suelo durante las estaciones fueron los principales factores que influyeron en la diversidad bacteriana (Berg et al., 2015), de esta manera, los escasos eventos de precipitación en ecosistemas áridos son responsables de un incremento en la biomasa microbiana (Clark et al., 2009) . En la temporada seca las bacterias permanecen bajo un estado de latencia dadas las condiciones de sequía (Lebre et al., 2017); pero las lluvias rompen esta dormancia y se incrementa la diversidad taxonómica. Incluso, a pesar de años sin llover (Schulze-Makuch et al., 2018), además, la tasa de evaporación es significativamente menor bajo el dosel de las plantas nodrizas en las islas de recursos lo cual también tiene una incidencia sobre la diversidad microbiana (Kidron, 2009). En la medida que la humedad disminuye la actividad

microbiana, las abundancias microbianas y la diversidad también lo hacen (Neilson et al., 2017; Schulze-Makuch et al., 2018). La lluvia cambia el paisaje y los suelos desprovistos de vegetación son colonizados por pequeñas hierbas que podrían ser dinamizadores de la comunidad microbiana en esta temporada por sus aportes de materia orgánica y exudados rizosféricos.

El presente estudio se enfocó en las Actinobacterias dado el potencial biotecnológico que presentan en el desarrollo de productos nuevos para el control de enfermedades provocadas por microorganismos patógenos (Evangelista Martínez et al., 2017). Actinobacteria fue el segundo filo más abundante. Este filo es cosmopolita en la biósfera y es frecuente en ambientes extremos y abundante en suelos desérticos (Bai et al., 2020; Bull & Asenjo, 2013; Zhang et al., 2019). Sin embargo, el 46.6% de los recuentos taxonómicos corresponden a especies no clasificadas o no cultivables, esto demuestra que los desiertos son ecosistemas muy inexplorados y abre la oportunidad al conocimiento de nuevas especies. Las mayores abundancias de Actinobacterias fueron favorecidas en CD. Datos similares fueron observados en suelos desérticos sin vegetación en China (Zhang et al., 2019).

Las Actinobacterias son frecuentes en ecosistemas oligotróficos con altas temperaturas, alta radiación y baja disponibilidad de agua (Arocha-Garza et al., 2017) debido a su capacidad para formar esporas, zoosporas o propágulos especializados como respuesta a factores como la salinidad, el calor y la desecación (Goodfellow & Williams, 1983). Al igual, que mecanismos de reparación del ADN que les confiere resistencia a la radiación ionizante como la UV y gamma en zonas desérticas (Mohammadipanah & Wink, 2016). La diferencia en abundancia de actinobacterias en las temporadas seca y húmeda con respecto a



los demás filos puede explicarse por las estrategias que adoptan estos microorganismos, en los que los grupos oligotróficos abundantes durante la sequía como los actinomycetes tienen una estrategia de crecimiento lento, mientras que los grupos copiotróficos favorecidos durante la estación húmeda, pueden tener respuestas rápidas frente a la elevada disponibilidad de recursos (Nessner Kavamura et al., 2013). La mayor abundancia de microorganismos durante la época húmeda, así como en el suelo con vegetación, traducirá en mejores condiciones para el crecimiento de diferentes grupos de bacterias, esto significará también mayor competencia por nutrientes para las actinobacterias, lo cual explica las mayores abundancias de este filo en la temporada seca.

Los órdenes más abundantes fueron Solirubrobacterales, Frankiales, Propionibacteriales y Pseudonocardiales (Figura 3). (Bai et al., 2020) detectaron diversas abundancias de estos órdenes en un desierto del Norte de China. Las abundancias de Solirubrobacterales fueron mayores en CD. Este orden muestra mayores abundancias en bajas concentraciones de carbono orgánico del suelo (Zhang et al., 2019) y pueden degradar compuestos aromáticos con actividad bactericida como el sulfametoxazol (Ouyang et al., 2019). Esta versatilidad metabólica les permite usar limitadas y complejas fuentes de carbono para producir energía, mantener su biomasa e inducir enzimas relevantes para estas poblaciones bacterianas (J. Wang & Wang, 2018). Las Solirubrobacterales fueron representadas principalmente por géneros como *Solirubrobacter*, *Parviterribacter* y *Conexibacter*. *Solirubrobacter* fue el segundo género más abundante, favorecido principalmente en la temporada seca y el suelo sin vegetación (CD). Este género ha sido detectado en suelos áridos de China y se caracteriza por una tolerancia extrema a la

deseccación (Sun et al., 2018; Zhang et al., 2019). Sin embargo, a pesar de presentar mayores abundancias en C, este género presentó también altas abundancias en suelos con vegetación (Figura 6). Las especies de este género son ubicuas en el suelo y pueden establecer relaciones benéficas con especies pioneras vegetales (C. Li et al., 2020; Singleton et al., 2003) para favorecer el crecimiento de las plantas por fijación de nitrógeno, producción de sideróforos y disponibilidad de minerales; mientras que la planta les proporciona condiciones adecuadas para su crecimiento en la rizósfera (Tóth et al., 2017).

El orden Frankiales presento altas abundancias, principalmente bajo condiciones secas. Este orden ha sido detectado en suelos áridos como en el desierto Cholistan, Pakistán (S.-W. Liu et al., 2020) y en desiertos polares del Alto Ártico Noruego (Choe et al., 2018). Este orden presenta una alta versatilidad metabólica para degradar diversos compuestos orgánicos complejos (DeAngelis & Pold, 2020) como celulosa, lignina (Abdelshafy Mohamad et al., 2018; Ogola et al., 2021) y plásticos (L.-L. Li et al., 2020; Wright et al., 2021); que le confiere una gran ventaja competitiva para sobrevivir en ambientes oligotróficos como los desiertos. Sin embargo, algunos órdenes como las Micromonosporales fueron favorecidas por las condiciones de humedad. Las Micromonosporales se caracterizan por la producción de sustancias antimicrobianas (Chaudhary et al., 2013) y potencial para degradar complejos compuestos como los plásticos (L.-L. Li et al., 2020; Wright et al., 2021). Su abundancia se puede asociar a la ubicuidad en la naturaleza, capacidad de establecer consorcios microbianos y tolerancia a condiciones limitantes de crecimiento (Molina-Menor et al., 2020).

El orden Propionibacteriales fue representado principalmente por la familia

Nocardiaceae y el género *Nocardioides*, el de mayor abundancia. Las Nocardiaceae tiene la capacidad de degradar compuestos aromáticos como el sulfametoxazol (Ouyang et al., 2019), antibiótico que ha sido clasificado como contaminante emergente en América Latina (Ramírez et al., 2020), estos microorganismos son frecuentes en suelos desérticos (Sun et al., 2018; Zhang et al., 2019) y fueron favorecidas por el suelo con vegetación. Esto se podría deber al eficiente ciclaje de nutrientes como carbono, nitrógeno, fósforo y potasio que hacen estos microorganismos (Zhang et al., 2019). Por otra parte, algunos estudios han demostrado el potencial de *Nocardioides* para producir enzimas y compuestos antimicrobianos, Gesheva y Tonkova (2012) revelaron el potencial de cepas identificadas como *Nocardioides*sp cultivado en diferentes fuentes de carbono para producir un amplio espectro de enzimas hidrolíticas; encontraron que las fuentes de carbono favorecían la producción de enzimas y compuestos con actividad antimicrobiana contra bacterias como *Staphylococcus aureus* y *Xanthomonas oryzae*, estos antimicrobianos son glicolípidos o lipopéptidos dependiendo de la fuente de carbono empleada (Gesheva & Vasileva-Tonkova, 2012).

Otros estudios han reportado la producción de actinomicina por *Nocardioides luteus* aislado en la ubicación de la tumba de Tell Basta (el sitio de las ruinas del antiguo templo de Bast) localizado al sureste del Delta del Nilo en el municipio de Zagazig en Egipto (El-Refai et al., 2011). También se ha encontrado altas abundancias de *Nocardioides* en suelos con plantas resistentes a los patógenos fúngicos *Verticillium dahliae* y *Macrophomina phaseolina*, el género nocardioides juega un papel importante en estos cultivares resistentes dado que se ha determinado que son bien conocidas por ser antagonistas de hongos y promotores del crecimiento de las plantas (Lazcano et al., 2021). Igualmente, géneros de altas

abundancias como *Pseudonocardia* (Pseudonocardiales) y *Streptomyces* presentaron sus mayores abundancias en suelo con vegetación y en la temporada seca. Estos grupos se caracterizan por la producción de sustancias antimicrobianas. Por ejemplo, varios géneros de Pseudonocardiales producen antibióticos y otros metabolitos secundarios bioactivos que son de interés comercial y uso clínico como la rifamicina, del cual se detectaron altas abundancias de genes de resistencia. Los pseudonocardiales también sintetizan compuestos como Balhimicina, Avoparcina entre otros (Franco & Labeda, 2014). Las Streptomycetales son de relevancia por su producción de metabolitos secundarios bioactivos (Glaeser & Kämpfer, 2001).

El género *Streptomyces* es el más importante productor de antibióticos hasta la fecha, este género es el responsable de la síntesis de antibióticos comerciales como las tetraciclinas, así como de la vancomicina y la estreptomina (Evangelista & Moreno, 2007) de las cuales se encontraron abundancias de genes de biosíntesis en el presente trabajo. La producción de estos compuestos les permite disminuir la competencia por espacio y hacer una mejor explotación de nutrientes limitados en estos ecosistemas áridos. En términos generales, las mayores diferencias a nivel de taxones fueron detectadas entre vegetación y suelo desnudo, en especial en temporada húmeda. Estas diferencias entre suelo con vegetación y el suelo desnudo ya se han detectado y está relacionado con la disponibilidad de recursos para su supervivencia y la propia tolerancia a condiciones extremas (Saul-Tcherkas & Steinberger, 2011), en parte esto explicaría la presencia de géneros exclusivos, principalmente entre estaciones.

Los monobactámicos, prodigiosina y estreptomina fueron las vías de biosíntesis de

compuestos antimicrobianos con mayores abundancias, todas con abundancias superiores en VD. Los monobactámicos son antibióticos que inhiben la biosíntesis de la pared celular bacteriana (Zango et al., 2019) y están presentes en bacterias intrínsecamente resistentes a betalactámicos (Sepúlveda Correa, 2021). Los genes con mayores abundancias en esta vía fueron *lysC* que codifica para la aspartoquinasa y es responsable de la resistencia a aminoetil cisteína y la producción de lisina, y el gen *asd* ubicado aguas abajo de *lysC* que codifica para el aspartato J-semialdehído deshidrogenasa (Kalinowski et al., 1991).

La prodigiosina fue la vía de biosíntesis con la segunda mayor abundancia. Sajjad et al., (2018) caracterizaron un *Streptomyces* radio-resistente de suelo de desierto productora de prodigiosina, este compuesto mostró una fuerte actividad antioxidante y acción inhibidora significativa contra los daños oxidativos (Sajjad et al., 2018). La prodigiosina presenta actividad antimicrobiana contra patógenos como *Listeria* sp, *Pseudomonas* sp, *Yersinia* sp y *Shigella* sp (Gondil et al., 2017). Los genes detectados con mayores abundancias como *fabG*, *OAR1* corresponden a la vía de la prodigiosina. Este gen sintetiza una reductasa portadora acilo involucrada en la biosíntesis de ácidos grasos, además, está implicado en la síntesis de fenilpropanoides (Mukhtar et al., 2021) los cuales cuentan con amplias funciones biológicas, algunos por ejemplo, han demostrado tener efecto repelente, insecticida, atrayente fagodisuasivo sobre diversos insectos plaga (Pérez, 2016).

La estreptomicina fue uno de los antibióticos con mayores abundancias. Este aminoglucósido es producido por *Streptomyces griseus*, del género *Streptomyces*, el cual presentó mayores abundancias. La estreptomicina inhibe la subunidad 30 del ribosoma al unirse ARNr 16 S y a la proteína S12 controlando microorganismos gramnegativos aerobios.

La síntesis de estreptomicina fue representada principalmente por los genes *rfbB/rmlB/rffG* (6.2%), y los genes *rfbA/rmlA/rffH* (4.9%) y *rfbD/rmlD* (4.2%). Los genes *rfbA* y *rfbB* son importantes en la biosíntesis de policétidos (L.-L. Li et al., 2020), están involucrados en la biosíntesis de dTDP-L-ramnosa, forman el O-antígeno en bacterias gramnegativas y son esenciales para el crecimiento de bacterias grampositivas (Shornikov et al., 2017) como las Actinobacterias. La producción de este monosacárido podría explicar la abundancia de grupos de bacterias tan diverso. Además, el gen *rfbB* codifica la dTDP-glucosa 4,6-deshidratasa y cataliza la conversión de dTDP- d- glucosa para formar dTDP-6-desoxi-D-xilo-4-hexulosa. Este gen también participa en la biosíntesis de estreptomicina y vancomicina (Sepúlveda Correa, 2021). El gen *rffH/rffG* codifica actividades de dTDP-glucosa deshidratasa y glucosa-1-fosfato timidililtransferasa (Marolda & Valvano, 1995).

En términos generales, las mayores abundancias para biosíntesis fueron detectadas en suelo con vegetación en la temporada seca y se correlacionaron positivamente con la mayoría de los parámetros físicos y químicos. Esto concuerda con que la estación seca con vegetación (VD) presentó un mayor nivel de fertilidad. Una mayor oferta de materia orgánica, nitrógeno y fosforó implica una mayor competencia entre los microorganismos por estas fuentes de energía y nutrientes, por lo tanto, una fuerza selectiva por la producción de sustancias antimicrobiales. Igualmente, en la medida que los nutrientes se diluyeron en la temporada húmeda, las diferencias y abundancias de las vías de biosíntesis disminuyeron.

Las abundancias de genes de resistencia a compuestos antimicrobianos fueron menores que los de síntesis. Esto podría indicar un bajo impacto ambiental y la adquisición de la resistencia de forma natural (Belov et al., 2018; Naidoo et al., 2020). Lamentablemente,

la resistencia a compuestos antimicrobianos en desiertos y suelos naturales con reducida actividad humana se encuentra inexplorada (Naidoo et al., 2020). Se detectó la resistencia a diez antibióticos, que incluyen la rifamicina, la estreptograminas y la tetraciclina. No se encontraron reportes de abundancia de genes de resistencia a rifamicina en suelos de desierto. Sin embargo, algunos géneros como *Nocardia* (Nocardiaceae), *Rhodococcus* y *Micobacterium*, detectadas en altas abundancias, son resistentes naturalmente a la rifamicina al inducir la síntesis de proteínas de novo que modifican este antibiótico (Floss & Yu, 2005). En cuanto a la resistencia a tetraciclina, coincide con la detección de genes de resistencia a tetraciclina en los desiertos de Gibson (Australia) y el Sahara (Egipto) (Belov et al., 2018).

Los genes con mayores recuentos fueron el gen *rph*, resistente a la rifamicina, el gen *tetA*, implicado en la resistencia a la tetraciclina y el gen *ereAB* involucrado en la resistencia a MLS. El gen *tetA* presentó mayores abundancias en CD. Este gen no ha sido reportado en suelos de desiertos y es afectado en suelos con vegetación a causa de los exudados de las raíces que pueden generar una baja presión selectiva sobre los antibióticos (F.-H. Wang et al., 2015). El gen *ereAB* no ha sido reportado en desiertos y se ha detectado en suelos tratados con estiércol y lodos (J. Li et al., 2017; Rahube et al., 2016; F.-H. Wang et al., 2015). Las altas abundancias de este gen se podrían relacionar con la presencia natural de metales pesados (Chen et al., 2019) Mn. Chen et al., (2019) reportaron que genes de resistencia a antibióticos pueden responder a metales pesados como el Al, Mn y Pb e inducir un incremento de bacterias del suelo con resistencia (Chen et al., 2019; Knapp et al., 2017; Tan et al., 2018). Nuestros datos muestran que la resistencia a fenicol, tetraciclina y MLS se relacionaron positivamente con el Mn, al igual que genes de resistencia como el *ereAB* y

catA. Esta relación entre ARG y metales pesados se puede deber a una resistencia cruzada, en la cual un solo gen es responsable de la resistencia tanto al metal como al antibiótico o la co-resistencias que ocurre cuando los dos rasgos relacionados se dan por separado como en un operón transferible o elemento genético y juntos son transferidos (Knapp et al., 2017).

En términos generales, las mayores abundancias para genes de resistencia se presentaron en la estación húmeda con vegetación. La resistencia a compuestos antimicrobianos se da por una presión selectiva frente a compuestos antimicrobianos (Chen et al., 2019). Esta relación no fue detectada entre las vías de biosíntesis y la resistencia. Lo que sugiere que otros factores podrían estar mediando las abundancias de estos ARG. El incremento de la humedad se relacionó con la aparición de nuevos grupos taxonómicos que se encontraban en estado de latencia, una mayor actividad microbiana y una disminución de nutrientes. Estos factores podrían jugar un papel relevante en las abundancias de ARG. En suelos más diversos existe una mayor competencia entre los microorganismos por colonizar y por recursos lo cual genera un incremento en la propagación de la resistencia, lo que podría ser una ventaja competitiva y un parámetro de éxito de permanencia.

Las abundancias de Actinobacterias fueron favorecida por el suelo desnudo, mientras, la síntesis de compuestos antimicrobianos y de resistencia fueron favorecidos por la presencia vegetación. Esto nos indica que otros grupos taxonómicos podrían estar jugando un papel relevante en estas dos actividades. Por lo tanto, ante el acelerado incremento de microorganismos resistentes a antibióticos comerciales, la importancia de las Actinobacterias en la síntesis de antimicrobianos, y la poca información funcional de Actinobacterias en zonas áridas del trópico se recomienda el aislamiento de bacterias, en especial de



Actinobacterias y la caracterización de compuestos antimicrobianos dado el potencial de estos ecosistemas para obtener microorganismos con potencial biotecnológico (Mohammadipanah & Wink, 2016).

## **CONCLUSIONES**

Los resultados de este trabajo contribuyen al conocimiento de la biodiversidad de Actinobacterias en suelo desértico y su posible papel en la síntesis y resistencia de compuestos antimicrobianos. La abundancia de Actinobacterias, genes de síntesis y resistencia de compuestos antimicrobianos fue influenciada por cambios estacionales y por la presencia o ausencia de vegetación, las condiciones de las islas de fertilidad favorecen la abundancia de genes biosíntesis de compuestos antimicrobianos y de los genes resistencia a estos compuestos, sin embargo, la época seca favorece la abundancia de genes de biosíntesis mientras que la abundancia de genes de resistencia se ve favorecida por la humedad.

La abundancia de géneros de Actinobacterias fue mayor en el suelo sin vegetación en la temporada seca, esto confirma la capacidad de estos microorganismos para sobrevivir en condiciones extremas. Los géneros más abundantes de Actinobacterias se caracterizaron por presentar una gran diversidad metabólica para degradar complejas fuentes de energía, desarrollar estructuras ante la sequía y la producción de compuestos antimicrobianos. Características que hacen de las Actinobacterias un grupo de altas abundancias en suelos semiáridos de la Guajira a pesar de no proliferar ante eventos como las lluvias y el aporte de materia orgánica y nutrientes por la planta nodriza. Elementos limitantes para el desarrollo de la mayoría de macroorganismos no extremófilos.

Las principales rutas asociadas a la síntesis de compuestos antimicrobianos fueron la prodigiosina (*fabG*, *OAR1*, *fabI*), la vía de los monobactámicos (*lysC*, *asd*, *dapA*, *cysD*, *cysNC*), y la estreptomicina (*rfbB*, *rmlB*, *rffG*, *rfbA*, *rmlA*, *rffH*, *rfbD*, *rmlD*). Estas abundancias fueron mayores en suelo con vegetación y temporada seca donde se presentaron las mayores concentraciones de nutrientes y por lo tanto una mayor competencia por fuentes de energía.

Los mayores recuentos de genes de resistencia correspondieron a la rifamicina (*rph*, *iri*, *rox*), la estreptograminas (*ereA\_B*, *vgb*, *cmr*, *vat*, *mef*, *oleC4*, *tylC*, *oleB*, *carA*, *srmB*) y la tetraciclina (*tetA*, *tetM*, *tetO*, *oleC5*, *tetB*). Esto indica que la resistencia puede ocurrir de forma natural, sin la intervención del ser humano. En general, la abundancia de genes de resistencia se favoreció en suelo con vegetación y la temporada húmeda, condiciones donde aparecieron nuevos géneros exclusivos que podrían portar estos genes de resistencia como una ventaja competitiva y de permanencia ante suelos pobres en nutrientes y de mayor actividad microbiana en esta época.

## REFERENCIAS

- Abdelshafy Mohamad, O. A., Li, L., Ma, J.-B., Hatab, S., Rasulov, B. A., Musa, Z., Liu, Y.-H., & Li, W.-J. (2018). Halophilic actinobacteria biological activity and potential applications. In D. Egamberdieva, N.-K. Birkeland, H. Panosyan, & W.-J. Li (Eds.), *Extremophiles in eurasian ecosystems: ecology, diversity, and applications* (Vol. 8, pp. 333–364). Springer Singapore. [https://doi.org/10.1007/978-981-13-0329-6\\_12](https://doi.org/10.1007/978-981-13-0329-6_12)
- Andersson, D. I., & Hughes, D. (2010). Antibiotic resistance and its cost: is it possible to reverse resistance? *Nature Reviews. Microbiology*, 8(4), 260–271. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2319>
- Araujo Carrillo, G. A., Martínez Maldonado, F. E., Deantonio Florido, L. Y., & Gómez Latorre, D. A. (2019). Agroclimatic zoning: a planning strategy for agricultural and livestock systems in Alta Guajira, Colombia. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*.
- Arenas, N. E., & Moreno Melo, V. (2018). Producción pecuaria y emergencia de antibiótico resistencia en Colombia: Revisión sistemática. *Infectio*, 22(2), 110. <https://doi.org/10.22354/in.v22i2.717>
- Arocha-Garza, H. F., Canales-Del Castillo, R., Eguiarte, L. E., Souza, V., & De la Torre-Zavala, S. (2017). High diversity and suggested endemicity of culturable Actinobacteria in an extremely oligotrophic desert oasis. *PeerJ*, 5, e3247. <https://doi.org/10.7717/peerj.3247>
- Ávila-Calderón, L. E. A., & Rutiaga-Quñones, J. (2014). Componentes químicos de la madera y la corteza de *Haematoxylum brasiletto* Karsten (Leguminosae). *Madera y*

*Bosques*, 20(2), 153–158. <https://doi.org/10.21829/myb.2014.202171>

Ayala-Niño, F., Maya-Delgado, Y., & Troyo-Diéguéz, E. (2018). Almacenamiento y flujo de carbono en suelos áridos como servicio ambiental: Un ejemplo en el noroeste de México. *Revista Terra Latinoamericana*, 36(2), 93. <https://doi.org/10.28940/terra.v36i2.334>

Azman, A.-S., Othman, I., Velu, S. S., Chan, K.-G., & Lee, L.-H. (2015). Mangrove rare actinobacteria: taxonomy, natural compound, and discovery of bioactivity. *Frontiers in Microbiology*, 6, 856. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00856>

Bai, Y., She, W., Miao, L., Qin, S., & Zhang, Y. (2020). Soil microbial interactions modulate the effect of *Artemisia ordosica* on herbaceous species in a desert ecosystem, northern China. *Soil Biology and Biochemistry*, 150, 108013. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.108013>

Bashan, Y., Salazar, B. G., Moreno, M., Lopez, B. R., & Linderman, R. G. (2012). Restoration of eroded soil in the Sonoran Desert with native leguminous trees using plant growth-promoting microorganisms and limited amounts of compost and water. *Journal of Environmental Management*, 102, 26–36. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2011.12.032>

Bauhus, J., & Khanna, P. K. (2015). The significance of the microbial biomass in forest soils. *Going Underground - Ecological Studies in Forest Soils*, 77–110.

Bello-Martínez, J., Jiménez-Estrada, M., Rosas-Acevedo, J. L., Avila-Caballero, L. P., Vidal-Gutierrez, M., Patiño-Morales, C., Ortiz-Sánchez, E., & Robles-Zepeda, R. E. (2017). Antiproliferative activity of *Haematoxylum brasiletto* H. Karst. *Pharmacognosy Magazine*, 13(Suppl 2), S289–S293. [https://doi.org/10.4103/pm.pm\\_466\\_16](https://doi.org/10.4103/pm.pm_466_16)

- Belov, A. A., Cheptsov, V. S., & Vorobyova, E. A. (2018). Soil bacterial communities of Sahara and Gibson deserts: Physiological and taxonomical characteristics. *AIMS Microbiology*, 4(4), 685–710. <https://doi.org/10.3934/microbiol.2018.4.685>
- Benaud, N., Zhang, E., van Dorst, J., Brown, M. V., Kalaitzis, J. A., Neilan, B. A., & Ferrari, B. C. (2019). Harnessing long-read amplicon sequencing to uncover NRPS and Type I PKS gene sequence diversity in polar desert soils. *FEMS Microbiology Ecology*, 95(4). <https://doi.org/10.1093/femsec/fiz031>
- Berg, N., Unc, A., & Steinberger, Y. (2015). Examination of biotic and abiotic controls of soil bacterial diversity under perennial shrubs in xeric soils. *Catena*, 127, 124–128. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2014.12.029>
- Buchfink, B., Xie, C., & Huson, D. H. (2015). Fast and sensitive protein alignment using DIAMOND. *Nature Methods*, 12(1), 59–60. <https://doi.org/10.1038/nmeth.3176>
- Bull, A. T., & Asenjo, J. A. (2013). Microbiology of hyper-arid environments: recent insights from the Atacama Desert, Chile. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 103(6), 1173–1179. <https://doi.org/10.1007/s10482-013-9911-7>
- Busarakam, K., Bull, A. T., Trujillo, M. E., Riesco, R., Sangal, V., van Wezel, G. P., & Goodfellow, M. (2016). *Modestobacter caceresii* sp. nov., novel actinobacteria with an insight into their adaptive mechanisms for survival in extreme hyper-arid Atacama Desert soils. *Systematic and Applied Microbiology*, 39(4), 243–251. <https://doi.org/10.1016/j.syapm.2016.03.007>
- Cabrera, C. E., Gómez, R. F., & Zúñiga, A. E. (2007). La resistencia de bacterias a antibióticos, antisépticos y desinfectantes una manifestación de los mecanismos de supervivencia y adaptación. *Colombia Medica*, 38(2), 149–158.

- Chaudhary, H., Soni, B., Shrivastava, A., & Shrivastava, S. (2013). *Diversity and Versatility of Actinomycetes and its Role in Antibiotic Production*.
- Chen, J., Li, J., Zhang, H., Shi, W., & Liu, Y. (2019). Bacterial Heavy-Metal and Antibiotic Resistance Genes in a Copper Tailing Dam Area in Northern China. *Frontiers in Microbiology*, *10*, 1916. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01916>
- Choe, Y.-H., Kim, M., Woo, J., Lee, M. J., Lee, J. I., Lee, E. J., & Lee, Y. K. (2018). Comparing rock-inhabiting microbial communities in different rock types from a high arctic polar desert. *FEMS Microbiology Ecology*, *94*(6). <https://doi.org/10.1093/femsec/fiy070>
- Clark, J. S., Campbell, J. H., Grizzle, H., Acosta-Martínez, V., & Zak, J. C. (2009). Soil microbial community response to drought and precipitation variability in the Chihuahuan Desert. *Microbial Ecology*, *57*(2), 248–260. <https://doi.org/10.1007/s00248-008-9475-7>
- Corpogujaira. (2011). *Atlas Ambiental del Departamento de La Guajira by Corpogujaira Colombia - Issuu*. [https://issuu.com/corpogujaira/docs/atlas\\_ambiental\\_guajira](https://issuu.com/corpogujaira/docs/atlas_ambiental_guajira)
- DeAngelis, K. M., & Pold, G. (2020). Genome Sequences of Frankineae sp. Strain MT45 and Jatrophihabitans sp. Strain GAS493, Two Actinobacteria Isolated from Forest Soil. *Microbiology Resource Announcements*, *9*(38). <https://doi.org/10.1128/MRA.00614-20>
- Dhariwal, A., Chong, J., Habib, S., King, I. L., Agellon, L. B., & Xia, J. (2017). MicrobiomeAnalyst: a web-based tool for comprehensive statistical, visual and meta-analysis of microbiome data. *Nucleic Acids Research*, *45*(W1), W180–W188. <https://doi.org/10.1093/nar/gkx295>
- El-Refai, H. A., AbdElRahman, H. Y., Abdulla, H., Hanna, A. G., Hashem, A. H., El-Refai,

- A. H., & Ahmed, E. M. (2011). Studies on the Production of Actinomycin by *Nocardioides luteus*, a Novel Source-Indian Journals. *Current Trends in Biotechnology and Pharmacy*, 5(3), 1282–1297.
- Escobar, N., Arenas, N. E., & Marquez, S. M. (2020). Characterization of microbial populations associated with different organic fertilizers. *International Journal of Recycling of Organic Waste in Agriculture*, 9(2), 171–182.
- Essack, S. Y. (2018). Environment: the neglected component of the One Health triad. *The Lancet. Planetary Health*, 2(6), e238–e239. [https://doi.org/10.1016/S2542-5196\(18\)30124-4](https://doi.org/10.1016/S2542-5196(18)30124-4)
- Evangelista Martínez, Z., Quiñones Aguilar, E. E., & Rincón Enríquez, G. (2017). Potencial biotecnológico de las actinobacterias aisladas de suelos de México como fuente natural de moléculas bioactivas: compuestos antimicrobianos y enzimas hidrolíticas. *Temas de Ciencia y Tecnología*, 21(63), 39–51.
- Evangelista, Z. M., & Moreno, A. E. (2007). Metabolitos secundarios de importancia farmacéutica producidos por actinomicetos. *Bio T Ecnología*.
- Fatahi-Bafghi, M., Rasouli-nasab, M., Yasliani-Fard, S., Habibnia, S., Gharehbaghi, F., Eshraghi, S. S., Kabir, K., & Heidarieh, P. (2019). Diversity and Antimicrobial Activity of Actinomycetes Isolated from Lut Desert: The Extremely Arid Climatic Zones of Iran. *International Journal of Peptide Research and Therapeutics*, 25(3), 1201–1207. <https://doi.org/10.1007/s10989-018-9767-9>
- Floss, H. G., & Yu, T.-W. (2005). Rifamycin-mode of action, resistance, and biosynthesis. *Chemical Reviews*, 105(2), 621–632. <https://doi.org/10.1021/cr030112j>
- Franco, C. M. M., & Labeda, D. P. (2014). The Order Pseudonocardiales. In E. Rosenberg,

- E. F. DeLong, S. Lory, E. Stackebrandt, & F. Thompson (Eds.), *The Prokaryotes* (pp. 743–860). Springer Berlin Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-30138-4\\_190](https://doi.org/10.1007/978-3-642-30138-4_190)
- García Hernández, D. E. (2015). *Estructura, diversidad y perfil fisiológico de la comunidad bacteriana del suelo en las islas de recursos del Mezquite Amargo ( Prosopis articulata S. Watson) en relación con la diversidad de plantas* [Undergraduate thesis].
- Geilfus, F., & Catie. (1994). *El árbol al servicio del agricultor: manual de agroforestería para el desarrollo rural. Volumen 2. Guía de especies*. CATIE, Turrialba (Costa Rica).
- Gesheva, V., & Vasileva-Tonkova, E. (2012). Production of enzymes and antimicrobial compounds by halophilic Antarctic Nocardioideae sp. grown on different carbon sources. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, 28(5), 2069–2076. <https://doi.org/10.1007/s11274-012-1009-2>
- Glaeser, S. P., & Kämpfer, P. (2001). Streptomycetaceae: phylogeny, ecology and pathogenicity. In John Wiley & Sons Ltd (Ed.), *eLS* (pp. 1–12). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0020392.pub2>
- Gondil, V. S., Asif, M., & Bhalla, T. C. (2017). Optimization of physicochemical parameters influencing the production of prodigiosin from *Serratia nematodiphila* RL2 and exploring its antibacterial activity. *3 Biotech*, 7(5), 338. <https://doi.org/10.1007/s13205-017-0979-z>
- Goodfellow, M., & Williams, S. T. (1983). Ecology of actinomycetes. *Annual Review of Microbiology*, 37, 189–216. <https://doi.org/10.1146/annurev.mi.37.100183.001201>
- Holmes, A. J., Bowyer, J., Holley, M. P., O'Donoghue, M., Montgomery, M., & Gillings, M. R. (2000). Diverse, yet-to-be-cultured members of the Rubrobacter subdivision of the Actinobacteria are widespread in Australian arid soils. *FEMS Microbiology Ecology*,



33(2), 111–120. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2000.tb00733.x>

Horwitz, W. (Ed.). (2010). (17th ed.). Aoac Intl.

Hozzein, W. N., Rabie, W., & Ali, M. I. A. (2011). Screening the Egyptian desert actinomycetes as candidates for new antimicrobial compounds and identification of a new desert *Streptomyces* strain. *African Journal of Biotechnology*.

Huson, D. H., Auch, A. F., Qi, J., & Schuster, S. C. (2007). MEGAN analysis of metagenomic data. *Genome Research*, 17(3), 377–386. <https://doi.org/10.1101/gr.5969107>

IDEAM. (2015). *Estudio nacional de la degradación de suelos por erosión en Colombia* (U.D.C.A, Trans.). Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales – IDEAM.

IDEAM. (2019). *Lanzamiento Estudio Nacional de la Degradación de Suelos por Salinización*. IDEAM.

Kalinowski, J., Cremer, J., Bachmann, B., Eggeling, L., Sahm, H., & Pühler, A. (1991). Genetic and biochemical analysis of the aspartokinase from *Corynebacterium glutamicum*. *Molecular Microbiology*, 5(5), 1197–1204. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2958.1991.tb01893.x>

Kidron, G. J. (2009). The effect of shrub canopy upon surface temperatures and evaporation in the Negev Desert. *Earth Surface Processes and Landforms*, 34(1), 123–132. <https://doi.org/10.1002/esp.1706>

Knapp, C. W., Callan, A. C., Aitken, B., Shearn, R., Koenders, A., & Hinwood, A. (2017). Relationship between antibiotic resistance genes and metals in residential soil samples from Western Australia. *Environmental Science and Pollution Research International*,

24(3), 2484–2494. <https://doi.org/10.1007/s11356-016-7997-y>

Kresge, N., Simoni, R. D., & Hill, R. L. (2004). Selman Waksman: the Father of Antibiotics.

*The Journal of Biological Chemistry*, 279(48), 101–102.

Kumar, M., Nehra, K., & Singh Duhan, J. (2013). Phytochemical analysis and antimicrobial

efficacy of leaf extracts of *Pithecellobium dulce*. *Journal of Pharmac Eutic al and Clinic*

*al R Ese Ar Ch*, 6(1), 70–76.

Larsson, D. G. J., Andremont, A., Bengtsson-Palme, J., Brandt, K. K., de Roda Husman, A.

M., Fagerstedt, P., Fick, J., Flach, C.-F., Gaze, W. H., Kuroda, M., Kvint, K.,

Laxminarayan, R., Manaia, C. M., Nielsen, K. M., Plant, L., Ploy, M.-C., Segovia, C.,

Simonet, P., Smalla, K., ... Wernersson, A.-S. (2018). Critical knowledge gaps and

research needs related to the environmental dimensions of antibiotic resistance.

*Environment International*, 117, 132–138. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2018.04.041>

Lazcano, C., Boyd, E., Holmes, G., Hewavitharana, S., Pasulka, A., & Ivors, K. (2021). The

rhizosphere microbiome plays a role in the resistance to soil-borne pathogens and

nutrient uptake of strawberry cultivars under field conditions. *Scientific Reports*, 11(1),

3188. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82768-2>

Lebre, P. H., De Maayer, P., & Cowan, D. A. (2017). Xerotolerant bacteria: surviving

through a dry spell. *Nature Reviews. Microbiology*, 15(5), 285–296.

<https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.16>

Le, P. T., Makhalanyane, T. P., Guerrero, L. D., Vikram, S., Van de Peer, Y., & Cowan, D.

A. (2016). Comparative Metagenomic Analysis Reveals Mechanisms for Stress

Response in Hypoliths from Extreme Hyperarid Deserts. *Genome Biology and*

*Evolution*, 8(9), 2737–2747. <https://doi.org/10.1093/gbe/evw189>

- Liu, S.-W., Ye, J.-J., Lu, Q.-P., Cheema, M. T., Abbas, M., Huang, D.-L., Sajid, I., & Sun, C.-H. (2020). *Motilibacter deserti* sp. nov. and *Motilibacter aurantiacus* sp. nov., two novel actinobacteria isolated from soil of Cholistan Desert and emended description of the genus *Motilibacter*. *Systematic and Applied Microbiology*, 43(6), 126150. <https://doi.org/10.1016/j.syapm.2020.126150>
- Liu, X., Cong, J., Lu, H., Xue, Y., Wang, X., Li, D., & Zhang, Y. (2017). Community structure and elevational distribution pattern of soil Actinobacteria in alpine grasslands. *Acta Ecologica Sinica*, 37(4), 213–218. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2017.02.010>
- Li, C., Cao, P., Jiang, M., Hou, Y., Du, C., Xiang, W., Zhao, J., & Wang, X. (2020). *Rhodococcus oryzae* sp. nov., a novel actinobacterium isolated from rhizosphere soil of rice (*Oryza sativa* L.). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 70(5), 3300–3308. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.004171>
- Li, J., Xin, Z., Zhang, Y., Chen, J., Yan, J., Li, H., & Hu, H. (2017). Long-term manure application increased the levels of antibiotics and antibiotic resistance genes in a greenhouse soil. *Applied Soil Ecology*, 121, 193–200. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.10.007>
- Li, L.-L., Amara, R., Souissi, S., Dehaut, A., Duflos, G., & Monchy, S. (2020). Impacts of microplastics exposure on mussel (*Mytilus edulis*) gut microbiota. *The Science of the Total Environment*, 745, 141018. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141018>
- Magaña Rueda, P. (2006). Reseña de “la vida en los desiertos mexicanos” de M. H. Hernández. *Red de Revistas Científicas de América Latina y El Caribe, España y Portugal*, 76–78.
- Makhalanyane, T. P., Valverde, A., Gunnigle, E., Frossard, A., Ramond, J.-B., & Cowan, D.

- A. (2015). Microbial ecology of hot desert edaphic systems. *FEMS Microbiology Reviews*, *39*(2), 203–221. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuu011>
- Marolda, C. L., & Valvano, M. A. (1995). Genetic analysis of the dTDP-rhamnose biosynthesis region of the *Escherichia coli* VW187 (O7:K1) *rfb* gene cluster: identification of functional homologs of *rfbB* and *rfbA* in the *rff* cluster and correct location of the *rffE* gene. *Journal of Bacteriology*, *177*(19), 5539–5546. <https://doi.org/10.1128/jb.177.19.5539-5546.1995>
- Martin, M. (2011). Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. *EMBnet.Journal*, *17*(1), 10. <https://doi.org/10.14806/ej.17.1.200>
- McHugh, T. A., Koch, G. W., & Schwartz, E. (2014). Minor changes in soil bacterial and fungal community composition occur in response to monsoon precipitation in a semiarid grassland. *Microbial Ecology*, *68*(2), 370–378. <https://doi.org/10.1007/s00248-014-0416-3>
- Miller, C. S., Baker, B. J., Thomas, B. C., Singer, S. W., & Banfield, J. F. (2011). EMIRGE: reconstruction of full-length ribosomal genes from microbial community short read sequencing data. *Genome Biology*, *12*(5), R44. <https://doi.org/10.1186/gb-2011-12-5-r44>
- Mohammadipanah, F., & Wink, J. (2016). Actinobacteria from Arid and Desert Habitats: Diversity and Biological Activity. *Frontiers in Microbiology*, *6*, 1541. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01541>
- Molina-Menor, E., Gimeno-Valero, H., Pascual, J., Peretó, J., & Porcar, M. (2020). High culturable bacterial diversity from a european desert: the tabernas desert. *Frontiers in Microbiology*, *11*, 583120. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.583120>

- Monroy, R. (2004). El guamúchil *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth, un ejemplo de uso múltiple (H. Colín, Trans.). *Madera y Bosques*, *10*(1), 36.
- Mora Delgado, J. R. (2006). La actividad microbiana: Un indicador integral de la calidad del suelo. *Seminario Académico Del Programa de Biología Del Suelo, Doctorado En Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia-Palmira*.
- Moreno Ramón, H., Ibáñez Asensio, S., & Gisbert Blanquer, J. M. (2011). Aridisoles. *Repositorio Institucional Universidad Politécnica de Valencia*.
- Mukhtar, S., Farooq, M., Baig, D. N., Amin, I., Lazarovits, G., Malik, K. A., Yuan, Z.-C., & Mehnaz, S. (2021). Whole genome analysis of *Gluconacetobacter azotocaptans* DS1 and its beneficial effects on plant growth. *3 Biotech*, *11*(10), 450. <https://doi.org/10.1007/s13205-021-02996-1>
- Mullis, M. M., Rambo, I. M., Baker, B. J., & Reese, B. K. (2019). Diversity, ecology, and prevalence of antimicrobials in nature. *Frontiers in Microbiology*, *10*, 2518. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02518>
- Muñoz Iniestra, D. J., Chávez Mosqueda, M., Godínez Álvarez, H. O., & Cuéllar Arellano, N. A. (2017). Cambios edáficos en islas de fertilidad y su importancia en el funcionamiento de un ecosistema del valle de Tehuacán Puebla, México. *Revista Terra Latinoamericana*, *35*(2), 123. <https://doi.org/10.28940/terra.v35i2.142>
- Nadhim Owaid, M., Razzaq Hamad, H. A., & Farraj Muslim, R. (2018). Mycosynthesis of Silver Nanoparticles using *Terminia* sp. Desert Truffle, Pezizaceae, and their Antibacterial Activity. *Jordan Journal of Biological Sciences*, *11*(4), 401–405.
- Naidoo, Y., Valverde, A., Cason, E. D., Pierneef, R. E., & Cowan, D. A. (2020). A clinically important, plasmid-borne antibiotic resistance gene ( $\beta$ -lactamase TEM-116) present

- in desert soils. *The Science of the Total Environment*, 719, 137497.  
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137497>
- Neilson, J. W., Califf, K., Cardona, C., Copeland, A., van Treuren, W., Josephson, K. L., Knight, R., Gilbert, J. A., Quade, J., Caporaso, J. G., & Maier, R. M. (2017). Significant impacts of increasing aridity on the arid soil microbiome. *MSystems*, 2(3).  
<https://doi.org/10.1128/mSystems.00195-16>
- Nessner Kavamura, V., Taketani, R. G., Lançon, M. D., Andreote, F. D., Mendes, R., & Soares de Melo, I. (2013). Water regime influences bulk soil and Rhizosphere of *Cereus jamacaru* bacterial communities in the Brazilian Caatinga biome. *Plos One*, 8(9), e73606. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073606>
- Ogola, H. J. O., Selvarajan, R., & Tekere, M. (2021). Local geomorphological gradients and land use patterns play key role on the soil bacterial community diversity and dynamics in the highly endemic indigenous afrotemperate coastal scarp forest biome. *Frontiers in Microbiology*, 12, 592725. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.592725>
- Olivares-Pérez, J., Avilés-Nova, F., Albarrán-Portillo, B., Rojas-Hernández, S., & Castelán-Ortega, O. A. (2011). Identificación, usos y medición de leguminosas arbóreas forrajeras en ranchos ganaderos del sur del Estado de México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*.
- OMS. (2001). Estrategia mundial de la OMS para contener la resistencia a los antimicrobianos. *Revista Panamericana de Salud Publica = Pan American Journal of Public Health*, 10(4), 284–293. <https://doi.org/10.1590/S1020-49892001001000014>
- Oromí Durich, J. (2000). Resistencia bacteriana a los antibióticos. *Medicina Integral*.
- Ouchari, L., Boukeskase, A., Bouizgarne, B., & Ouhdouch, Y. (2019). Antimicrobial

- potential of actinomycetes isolated from the unexplored hot Merzouga desert and their taxonomic diversity. *Biology Open*, 8(2). <https://doi.org/10.1242/bio.035410>
- Ouyang, W.-Y., Su, J.-Q., Richnow, H. H., & Adrian, L. (2019). Identification of dominant sulfamethoxazole-degraders in pig farm-impacted soil by DNA and protein stable isotope probing. *Environment International*, 126, 118–126. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2019.02.001>
- Parks, D. H., Tyson, G. W., Hugenholtz, P., & Beiko, R. G. (2014). STAMP: statistical analysis of taxonomic and functional profiles. *Bioinformatics*, 30(21), 3123–3124. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu494>
- Pasiecznik, N. M., Felker, P., Harris, P. J. C., Harsh, L. N., & Maldonado, L. J. (2001). *The Prosopis juliflora-Prosopis pallida complex: a monograph. HDRA, Coventry.*
- Paulson, J. N., Stine, O. C., Bravo, H. C., & Pop, M. (2013). Differential abundance analysis for microbial marker-gene surveys. *Nature Methods*, 10(12), 1200–1202. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2658>
- Pérez, M. E. (2016). *Preparación sustentable y evaluación de actividad biológica de fenilpropanoides frente a la polilla del tomate Tuta absoluta (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae).*
- Perez Rojas, F., León Quispe, J., & Galindo cabello, N. (2015). Actinomicetos aislados del compost y su actividad antagonista a fitopatógenos de la papa ( *Solanum tuberosum* spp. *andigena* Hawkes) . *Revista Mexicana de Fitopatología : La Revista Oficial de La Sociedad Mexicana de Fitopatología*, 33(2), 116–139.
- Prada Ruiz, S., Prieto Martínez, P. viviana, & Vergara, C. A. (2015). La erosión en el suelo de la zona costera de la Guajira desde 1975 a la actualidad y su relación con las

- actividades económicas de la región. *Revista Estudiantes Fac.Cienc.Econ.*, 1, 31–39.
- Rahube, T. O., Marti, R., Scott, A., Tien, Y.-C., Murray, R., Sabourin, L., Duenk, P., Lapen, D. R., & Topp, E. (2016). Persistence of antibiotic resistance and plasmid-associated genes in soil following application of sewage sludge and abundance on vegetables at harvest. *Canadian Journal of Microbiology*, 62(7), 600–607. <https://doi.org/10.1139/cjm-2016-0034>
- Ramírez, R. F., Meléndez Marmolejo, J., García Saavedra, Y., Galván Romero, V., Díaz de León Martínez, L., Vargas Berrones, K., Mejía Saavedra, J., & Flores Ramírez, R. (2020). Contaminantes emergentes. Problemática ambiental asociada al uso de antibióticos. Nuevas técnicas de detección, remediación y perspectivas de legislación en América Latina. *Revista de Salud Ambiental*, 20(1).
- Rateb, M. E., Ebel, R., & Jaspars, M. (2018). Natural product diversity of actinobacteria in the Atacama Desert. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 111(8), 1467–1477. <https://doi.org/10.1007/s10482-018-1030-z>
- Reynolds, J. F. R., Maestre, F. T., Huber-Sannwald, E., Herrick, J., & Kemp, P. R. (2005). Aspectos socioeconómicos y biofísicos de la desertificación. *Revista Científica y Técnica de Ecología y Medio Ambiente*.
- Sajjad, W., Ahmad, S., Aziz, I., Azam, S. S., Hasan, F., & Shah, A. A. (2018). Antiproliferative, antioxidant and binding mechanism analysis of prodigiosin from newly isolated radio-resistant *Streptomyces* sp. strain WMA-LM31. *Molecular Biology Reports*, 45(6), 1787–1798. <https://doi.org/10.1007/s11033-018-4324-3>
- Sánchez B., M. del P., Gutierrez, N. P., & Muñoz, R. (2012). Resistencia bacteriana a los antibióticos: mecanismos de transferencia. Bacterial Resistance to Antibiotics:



Mechanisms of Transfer. *Revista Spei Domus*, 8(17).

Saravanakumar, S. S., Kumaravel, A., Nagarajan, T., Sudhakar, P., & Baskaran, R. (2013).

Characterization of a novel natural cellulosic fiber from *Prosopis juliflora* bark.

*Carbohydrate Polymers*, 92(2), 1928–1933.

<https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2012.11.064>

Saul-Tcherkas, V., & Steinberger, Y. (2011). Soil microbial diversity in the vicinity of a

Negev Desert shrub--*Reaumuria negevensis*. *Microbial Ecology*, 61(1), 64–81.

<https://doi.org/10.1007/s00248-010-9763-x>

Schloss, P. D., & Handelsman, J. (2004). Status of the microbial census. *Microbiology and*

*Molecular Biology Reviews*, 68(4), 686–691. [https://doi.org/10.1128/MMBR.68.4.686-](https://doi.org/10.1128/MMBR.68.4.686-691.2004)

[691.2004](https://doi.org/10.1128/MMBR.68.4.686-691.2004)

Schulze-Makuch, D., Wagner, D., Kounaves, S. P., Mangelsdorf, K., Devine, K. G., de Vera,

J.-P., Schmitt-Kopplin, P., Grossart, H.-P., Parro, V., Kaupenjohann, M., Galy, A.,

Schneider, B., Airo, A., Frösler, J., Davila, A. F., Arens, F. L., Cáceres, L., Cornejo, F.

S., Carrizo, D., ... Zamorano, P. (2018). Transitory microbial habitat in the hyperarid

Atacama Desert. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*

*of America*, 115(11), 2670–2675. <https://doi.org/10.1073/pnas.1714341115>

Selvameenal, L., Radhakrishnan, M., & Balagurunathan, R. (2009). Antibiotic pigment from

desert soil actinomycetes; biological activity, purification and chemical screening.

*Indian Journal of Pharmaceutical Sciences*, 71(5), 499–504.

<https://doi.org/10.4103/0250-474X.58174>

Sengupta, S., Pramanik, A., Ghosh, A., & Bhattacharyya, M. (2015). Antimicrobial activities

of actinomycetes isolated from unexplored regions of Sundarbans mangrove ecosystem.

*BMC Microbiology*, 15, 170. <https://doi.org/10.1186/s12866-015-0495-4>

Sepúlveda-Correa, A., Daza-Giraldo, L. V., Polanía, J., Arenas, N. E., Muñoz-García, A., Sandoval-Figueroa, A. V., & Vanegas, J. (2021). Genes associated with antibiotic tolerance and synthesis of antimicrobial compounds in a mangrove with contrasting salinities. *Marine Pollution Bulletin*, 171, 112740.

<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.112740>

Sepúlveda Correa, A. (2021). *Caracterización metagenómica de genes asociados a la síntesis de resistencia de compuestos antimicrobianos en suelos de manglar.pdf* [Master thesis].

Shmida, A. (1985). *Biogeography of the desert floras of the world* (Elsevier Amsterdam, Ed.; Vol. 12a, p. 23).

Shornikov, A., Tran, H., Macias, J., Halavaty, A. S., Minasov, G., Anderson, W. F., & Kuhn, M. L. (2017). Structure of the Bacillus anthracis dTDP-L-rhamnose-biosynthetic enzyme dTDP-4-dehydrorhamnose 3,5-epimerase (RfbC). *Acta Crystallographica. Section F, Structural Biology Communications*, 73(Pt 12), 664–671. <https://doi.org/10.1107/S2053230X17015849>

Singleton, D. R., Furlong, M. A., Peacock, A. D., White, D. C., Coleman, D. C., & Whitman, W. B. (2003). *Solirubrobacter pauli* gen. nov., sp. nov., a mesophilic bacterium within the Rubrobacteridae related to common soil clones. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 53(Pt 2), 485–490. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.02438-0>

Sinha, S., Rai, U. N., Bhatt, K., Pandey, K., & Gupta, A. K. (2005). Fly-ash-induced oxidative stress and tolerance in *Prosopis juliflora* L. grown on different amended

- substrates. *Environmental Monitoring and Assessment*, 102(1–3), 447–457.  
<https://doi.org/10.1007/s10661-005-6397-4>
- Sun, Y., Shi, Y.-L., Wang, H., Zhang, T., Yu, L.-Y., Sun, H., & Zhang, Y.-Q. (2018). Diversity of bacteria and the characteristics of actinobacteria community structure in badain jaran desert and tengger desert of china. *Frontiers in Microbiology*, 9, 1068.  
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01068>
- Tan, L., Li, L., Ashbolt, N., Wang, X., Cui, Y., Zhu, X., Xu, Y., Yang, Y., Mao, D., & Luo, Y. (2018). Arctic antibiotic resistance gene contamination, a result of anthropogenic activities and natural origin. *The Science of the Total Environment*, 621, 1176–1184.  
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.10.110>
- Tenover, F. C. (2006). Mechanisms of antimicrobial resistance in bacteria. *The American Journal of Medicine*, 119(6 Suppl 1), S3-10; discussion S62.  
<https://doi.org/10.1016/j.amjmed.2006.03.011>
- Tiwari, K., Upadhyay, D. J., Mösker, E., Süssmuth, R., & Gupta, R. K. (2015). Culturable bioactive actinomycetes from the Great Indian Thar Desert. *Annals of Microbiology*, 65(4), 1901–1914. <https://doi.org/10.1007/s13213-014-1028-3>
- Tóth, Z., Táncsics, A., Kriszt, B., Kröel-Dulay, G., Ónodi, G., & Hornung, E. (2017). Extreme effects of drought on composition of the soil bacterial community and decomposition of plant tissue. *European Journal of Soil Science*, 68(4), 504–513.  
<https://doi.org/10.1111/ejss.12429>
- Tyc, O., Song, C., Dickschat, J. S., Vos, M., & Garbeva, P. (2017). The ecological role of volatile and soluble secondary metabolites produced by soil bacteria. *Trends in Microbiology*, 25(4), 280–292. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2016.12.002>

- Convención de las Naciones Unidas de Lucha Contra la Desertificación, (2021).
- UNGRD. (2020, June 17). *Día Mundial de Lucha Contra la Desertificación y la Sequía*.  
<http://portal.gestiondelriesgo.gov.co/Paginas/Noticias/2020/Dia-Mundial-de-Lucha-Contra-la-Desertificacion-y-la-Sequia.aspx>
- Van Goethem, M. W., Pierneef, R., Bezuidt, O. K. I., Van De Peer, Y., Cowan, D. A., & Makhalanyane, T. P. (2018). A reservoir of “historical” antibiotic resistance genes in remote pristine Antarctic soils. *Microbiome*, 6(1), 40. <https://doi.org/10.1186/s40168-018-0424-5>
- Vignoli, R., & Seija, V. (2006). Principales mecanismos de resistencia antibiótica. *Temas de Bacteriología y Virología Médica*.
- Villalobos, S., Vargas, O., & Melo, S. (2007). Uso, manejo y conservación de “yosú”, *Stenocereus griseus* (cactaceae), en La Alta Guajira Colombiana. *Acta Biol. Colomb*, 12(1), 99–112.
- Wang, F.-H., Qiao, M., Chen, Z., Su, J.-Q., & Zhu, Y.-G. (2015). Antibiotic resistance genes in manure-amended soil and vegetables at harvest. *Journal of Hazardous Materials*, 299, 215–221. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2015.05.028>
- Wang, J., & Wang, S. (2018). Microbial degradation of sulfamethoxazole in the environment. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 102(8), 3573–3582. <https://doi.org/10.1007/s00253-018-8845-4>
- Wright, R. J., Langille, M. G. I., & Walker, T. R. (2021). Food or just a free ride? A meta-analysis reveals the global diversity of the Plastisphere. *The ISME Journal*, 15(3), 789–806. <https://doi.org/10.1038/s41396-020-00814-9>
- Zango, U. U., Ibrahim, M., Abubakar Shawai, S. A., & Shamsuddin, I. M. (2019). Some of

the authors of this publication are also working on these related projects: *MOJ Drug Design Development & Therapy*, 3(2), 52–58.

Zhang, B., Wu, X., Tai, X., Sun, L., Wu, M., Zhang, W., Chen, X., Zhang, G., Chen, T., Liu, G., & Dyson, P. (2019). Variation in actinobacterial community composition and potential function in different soil ecosystems belonging to the arid heihe river basin of northwest china. *Frontiers in Microbiology*, 10, 2209. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02209>