

Implicaciones del microbioma rizosférico en el éxito de las plantas invasoras en ecosistemas semiáridos

Gema Rodríguez-Caballero¹ , Antonio Roldán² , Fuensanta Caravaca^{2,*} 

- (1) Departamento de Bioquímica y Biología Molecular, Edificio Severo Ochoa, Campus de Rabanales, Universidad de Córdoba, 14071-Córdoba, España.
(2) CSIC-Centro de Edafología y Biología Aplicada del Segura. Departamento de Conservación de Suelos y Agua y Manejo de Residuos Orgánicos. P.O. Box 164, Campus de Espinardo 30100-Murcia, España.

* Autora para correspondencia / Corresponding author: Fuensanta Caravaca [fcb@cebas.csic.es]

> Recibido / Received: 27/09/2024 – Aceptado / Accepted: 08/06/2025

Cómo citar / How to cite: Rodríguez-Caballero, G., Roldán, A., Caravaca, F. 2025. Implicaciones del microbioma rizosférico en el éxito de las plantas invasoras en ecosistemas semiáridos. *Ecosistemas* 34(3): 2871. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2871>

Implicaciones del microbioma rizosférico en el éxito de las plantas invasoras en ecosistemas semiáridos

Resumen: En el marco de la problemática de la invasión por especies vegetales alóctonas en suelos de áreas mediterráneas semiáridas, se ha evaluado, mediante técnicas de secuenciación masiva, cómo las invasiones vegetales afectan a la composición, estructura y funcionalidad del microbioma rizosférico, (hongos micorrícicos arbusculares, hongos saprófitos y bacterias). En estos estudios se ha comprobado si tales efectos varían con las propiedades edáficas de los ecosistemas invadidos, con la localización biogeográfica de los mismos, con el estado sucesional del proceso de invasión, así como con las condiciones previstas de cambio climático. Se proponen diversos mecanismos mediante los cuales el microbioma rizosférico, modificado por la presencia de las plantas alóctonas, puede favorecer el proceso de invasión. Como especies vegetales alóctonas catalogadas como invasoras se han estudiado: *Carpobrotus edulis* (L.) N.E. Br, *Pennisetum setaceum* (Forssk.) Chiov., *Nicotiana glauca* R.C. Graham y *Mirabilis jalapa* L.. Las especies invasoras estudiadas pueden alterar la composición y estructura de las comunidades de bacterias y hongos saprófitos, promoviendo una microbiota con características funcionales diferenciadoras, particularmente en cuanto a las funciones relacionadas con el ciclo de nutrientes del suelo y a los mecanismos de defensa frente al estrés biótico y abiótico. Asimismo, se ha constatado que las especies invasoras pueden establecer diferentes asociaciones micorrícicas a lo largo del proceso de invasión, las cuales fueron específicas de la planta huésped invasora en las primeras fases de su establecimiento y podrían haber contribuido al éxito de la invasión.

Palabras clave: comunidades microbianas; funcionalidad microbiana; plantas invasoras; rizosfera

Implications of the rhizosphere microbiome on the success of invasive plants in semi-arid ecosystems

Abstract: Within the framework of the invasion by non-native plant species problem in soils from semi-arid Mediterranean areas, an assessment has been conducted using mass sequencing techniques to analyze how plant invasions affect the composition, structure, and functionality of the rhizosphere microbiome (arbuscular mycorrhizal fungi, saprophytic fungi, and bacteria). These studies have examined whether such effects vary with the edaphic properties of the invaded ecosystems, their biogeographical location, the successional stage of the invasion process, as well as the predicted conditions of climate change. Several mechanisms are proposed through which the rhizosphere microbiome, altered by the presence of non-native plants, may promote the invasion process. The following non-native plant species, categorized as invasive, have been studied: *Carpobrotus edulis* (L.) N.E. Br, *Pennisetum setaceum* (Forssk.) Chiov., *Nicotiana glauca* R.C. Graham y *Mirabilis jalapa* L.. The invasive species studied can alter the composition and structure of communities of bacteria and saprophytic fungi, promoting a microbiota with distinctive functional characteristics, particularly in terms of functions related to soil nutrient cycling and defense mechanisms against biotic and abiotic stress. It has also been found that invasive species can establish different mycorrhizal associations throughout the invasion process, which were specific to the invading host plant in the early stages of its establishment and could have contributed to the success of the invasion.

Keywords: invasive plants; microbial communities; microbial functioning; rhizosphere

Introducción

En enero de 2016 se produjo la entrada en vigor de los 17 Objetivos de Desarrollo Sostenible (ODS) contemplados en la Agenda 2030 de la Organización de Naciones Unidas (UN General Assembly 2015). De entre ellos, el ODS 15 busca promover un uso responsable y sostenible de los ecosistemas terrestres, enfocándose principalmente en combatir la deforestación y la degradación del suelo, así como en implementar acciones para preservar la diversidad biológica. No obstante, la pérdida de biodiversidad viene siendo objeto de preocupación desde décadas anteriores, siendo la introducción de especies exóticas

invasoras una de las principales causas de la pérdida de biodiversidad, junto con la destrucción de hábitats, la sobreexplotación de recursos, la contaminación y el cambio climático (SCBD 2006).

Se prevé que el proceso de globalización mundial provoque un incremento en la dispersión de organismos exóticos fuera de su área de origen. Por otro lado, los cambios ambientales asociados al cambio climático podrían facilitar el establecimiento de especies exóticas fuera de su rango nativo (Caravaca et al. 2022a; Lopez et al. 2022; Osland et al. 2023). El cambio global, entendido como el conjunto de cambios ambientales globales influenciados por la actividad humana (Camill 2010), puede reducir las ventajas evolutivas que las especies nativas han alcanzado mediante adaptación a las condiciones de un hábitat concreto. Esto podría beneficiar a las especies exóticas invasoras con mayor plasticidad fenotípica o diversidad genética, generando importantes impactos en la biodiversidad y en el funcionamiento del ecosistema (Korpelainen y Pietiläinen 2023).

De todos los organismos clasificados como invasores en distintas bases de datos, las plantas son las que cuentan con mayor presencia (Fig. 1). La capacidad de una planta para invadir un ecosistema, distinto al de su origen, depende de características específicas propias y del hábitat a colonizar (Richardson y Pyšek 2006). Entre los rasgos que incrementan el potencial invasor de una planta, se consideran una rápida capacidad de crecimiento, una prolífica producción de semillas, la capacidad de reproducirse tanto sexual como asexualmente (Korpelainen y Pietiläinen 2023), un tamaño de genoma pequeño (Guo et al. 2024) la emisión de sustancias alelopáticas y una alta capacidad para capturar carbono, entre otras (Godoy et al. 2012; Kato-Noguchi et al. 2014; Meyer et al. 2014). En cuanto a la invasibilidad del ecosistema a colonizar, entran en juego tanto factores abióticos como bióticos. Pueden ser de relevancia las características edáficas del suelo, la disponibilidad de recursos, las condiciones climatológicas o el grado de alteración del ecosistema, así como la influencia de las especies nativas o la ausencia de competidores (Gioria et al. 2023).

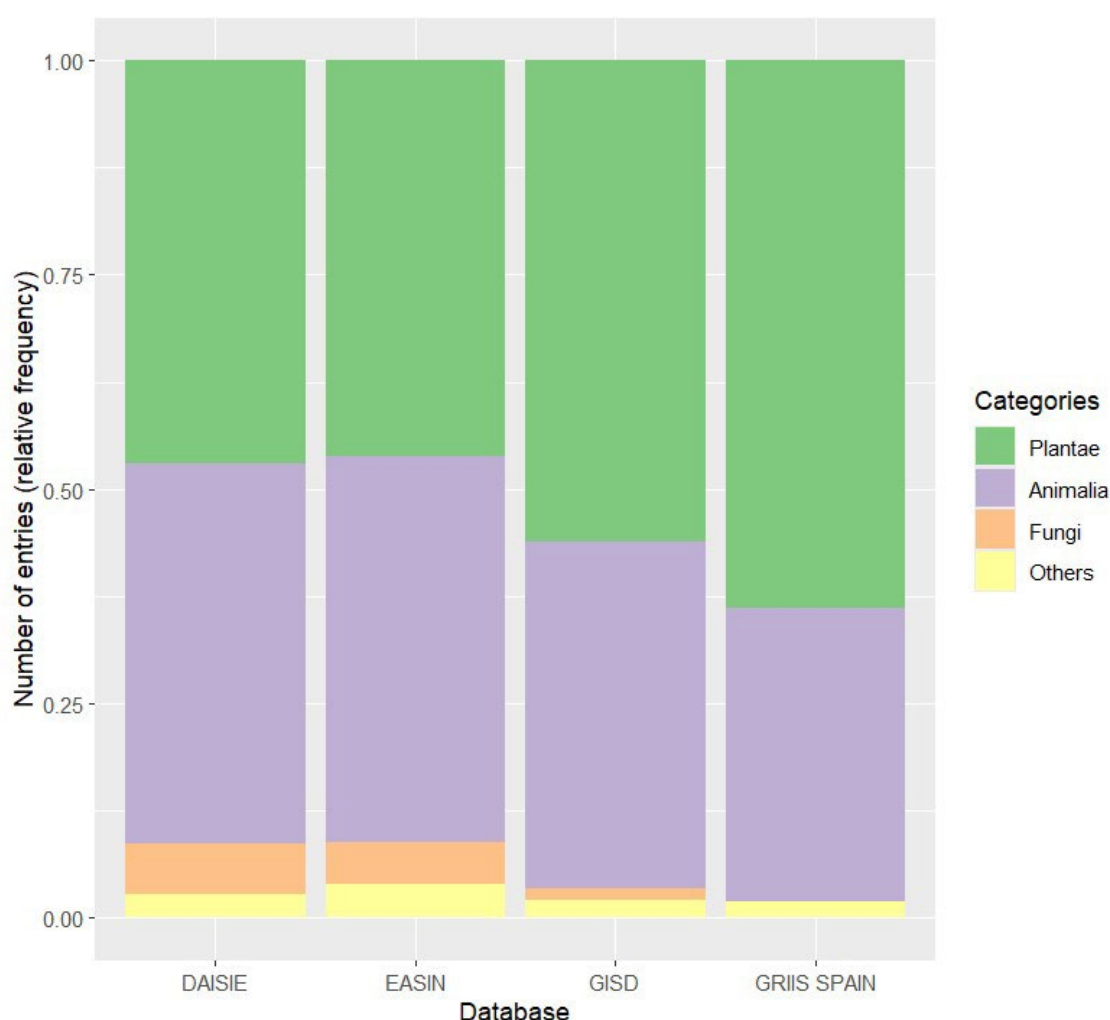


Figura 1. Frecuencias relativas de las categorías taxonómicas principales representadas en cuatro de las bases de datos más comunes para especies exóticas e invasoras: "Delivering Alien Invasive Species Inventories in Europe" (DAISIE); "Global Invasive Species Database" (GISD); "Global Register of Introduced and Invasive Species" (GRIIS), todas consultadas vía <https://www.gbif.org/>; y European Alien Species Information Network (EASIN, <https://easin.jrc.ec.europa.eu/easin>).

Figure 1. Relative frequencies of the principal taxonomic categories represented in four of the most common databases of exotic and invasive species: "Delivering Alien Invasive Species Inventories in Europe" (DAISIE); "Global Invasive Species Database" (GISD); and "Global Register of Introduced and Invasive Species" (GRIIS), all accessed via <https://www.gbif.org/>, and European Alien Species Information Network (EASIN, <https://easin.jrc.ec.europa.eu/easin>).

Entre los factores bióticos implicados en los procesos de invasión se incluye la relación entre plantas y microorganismos rizosféricos. Numerosos estudios han confirmado la importancia de estas relaciones para el rendimiento de la planta y para el funcionamiento y estabilidad del ecosistema (Hall et al. 2018; Prescott et al. 2019; Osburn et al. 2023). Teniendo en cuenta este precedente, es lógico que, durante los últimos años, se haya puesto el foco en discernir el papel que la microbiota rizosférica, entendida como el conjunto de microorganismos que habitan en la porción de suelo firmemente adherida a las raíces, puede desempeñar en los procesos de invasión por plantas. Asimismo, el desarrollo de técnicas de secuenciación masiva que, entre otras funcionalidades, permiten la obtención de una imagen global de la diversidad y estructura de las comunidades microbianas edáficas, ha supuesto una poderosa herramienta para abordar el estudio del papel que los hongos y bacterias rizosféricos, así como los simbioses micorrícicos, pueden desempeñar en el éxito de los procesos de invasión.

El grupo de investigación “Sostenibilidad de Sistemas Suelo-Planta” del CEBAS-CSIC ha llevado a cabo varios estudios dirigidos a evaluar el efecto de la invasión por distintas especies vegetales sobre la composición, estructura y funcionalidad de las comunidades microbianas de la rizosfera mediante técnicas de secuenciación masiva tales como el “DNA metabarcoding”, de las regiones rRNA 16S en el caso de las comunidades bacterianas, de la región ITS para las comunidades de hongos saprófitos o de la región 18S para las comunidades de hongos micorrícicos arbusculares. En estos trabajos se han incluido, además, otros factores experimentales que pudieran influir en la variabilidad de dicho efecto. De esta manera, se han tenido en cuenta ecosistemas con distintas propiedades edáficas y distinta localización biogeográfica. También se ha estudiado la microbiota rizosférica durante distintos estados sucesionales del proceso de invasión, así como posibles escenarios previstos de cambio climático. Las plantas invasoras que se han estudiado son *Carpobrotus edulis* (L.) N.E. Br, *Pennisetum setaceum* (Forssk.) Chiov., *Nicotiana glauca* R.C. Graham y *Mirabilis jalapa* L., todas ellas consideradas como invasoras en España y especialmente presentes en los suelos mediterráneos semiáridos (Fig. 2). A su vez, en estos estudios se han propuesto diversos mecanismos mediante los cuales el microbioma rizosférico, modificado por la presencia de las plantas alóctonas, puede favorecer el proceso de invasión. Esta revisión recoge los principales resultados obtenidos en dichos estudios y su relación con los últimos trabajos publicados en la materia, así como consideraciones y enfoques para futuras investigaciones.



Figura 2. Especies invasoras estudiadas en los trabajos del grupo de Sostenibilidad de Sistemas Suelo-Planta (CEBAS-CSIC). *Pennisetum setaceum* (Forssk.) Chiov. (A), *Nicotiana glauca* R.C. Graham (B), *Carpobrotus edulis* (L.) N.E. Br (C) y *Mirabilis jalapa* L. (D, Fuente: KENPEI, CC BY-SA 3.0 <http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>, via Wikimedia Commons).

Figure 2. Invasive species included in the works of the Group of Sustainability of Soil-Plant Systems (CEBAS-CSIC) *Pennisetum setaceum* (Forssk.) Chiov. (A), *Nicotiana glauca* R.C. Graham (B), *Carpobrotus edulis* (L.) N.E. Br (C) y *Mirabilis jalapa* L. (D, Fuente: KENPEI, CC BY-SA 3.0 <http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>, via Wikimedia Commons).

Efecto de las plantas invasoras sobre el microbioma rizosférico en ecosistemas con diferentes propiedades edáficas

Las propiedades físico-químicas y bioquímicas del suelo pueden tener relevancia en la configuración de la microbiota rizosférica, tal y como se ha mostrado en numerosos trabajos que incluyen distintos tipos de suelo y de plantas (Andrew et al. 2012; Berg et al. 2016; Kim et al. 2016; Nuccio et al. 2016). Las propiedades edáficas, por tanto, pueden tener influencia en la manera en que una planta invasora regula o modifica las comunidades microbianas rizosféricas del hábitat invadido. Del mismo modo, la propia planta puede modificar las propiedades del suelo, ya sea a través de alteraciones de la microbiota rizosférica o de manera directa mediante sus exudados radiculares o la aportación de hojarasca (Xu et al. 2022). Es por esta razón por lo que consideramos que es de gran importancia incluir en los análisis variables ambientales relacionadas con las características edáficas del suelo en el que crece la planta invasora.

A continuación, se recogen los principales resultados obtenidos al respecto para los casos de las plantas invasoras *P. setaceum* y *N. glauca*. No obstante, a lo largo de esta revisión también se exponen otros ejemplos con distintas especies invasoras y en los que además de la variabilidad en las propiedades edáficas se consideran otros factores. De manera general, las propiedades físico-químicas de los suelos invadidos que se incluyen en estos estudios son el pH, los contenidos en nitrógeno y carbono total, el potasio y fósforo disponibles, la conductividad eléctrica, el carbono orgánico hidrosoluble y la estabilidad de agregados, las cuales pueden tener un impacto importante en la fertilidad y sostenibilidad de los ecosistemas edáficos. Como propiedades bioquímicas y biológicas del suelo se analizan las actividades de enzimas relacionadas con la actividad biológica y con el ciclo de los principales macronutrientes de las plantas esenciales para su crecimiento y desarrollo (P y N) tales como la deshidrogenasa, β -glucosidasa, fosfomonoesterasa alcalina, ureasa, proteasa y la respiración del suelo.

Pennisetum setaceum es una herbácea perenne con metabolismo C4, tolerante a la sequía y con una gran plasticidad fenotípica en general (Rahlao et al. 2014). Para el estudio de esta planta invasora, se seleccionaron cinco localizaciones diferentes en el sureste español, todas ellas expuestas a clima mediterráneo semiárido y altamente invadidas por *P. setaceum*, pero con características edáficas distintas: un Regosol calcárico, un Solonchak gleico, y tres suelos altamente alterados por procesos antrópicos. En cada una de las localizaciones también coexistía, como especie nativa predominante, la también herbácea perenne *Hyparrhenia hirta* (L.) Stapf. Para averiguar si existían diferencias entre la microbiota rizosférica de *P. setaceum* y la anteriormente dominante pero ahora desplazada *H. hirta* se analizaron tanto las comunidades bacterianas de sus rizosferas como las de hongos micorrícicos en las raíces de estas plantas (Rodríguez-Caballero et al. 2017; Rodríguez-Caballero et al. 2018). Por otro lado, también se pretendía evaluar si la posible variabilidad en dichas comunidades estaba relacionada con los cambios en las propiedades edáficas del suelo.

Los resultados para la microbiota bacteriana reflejaban diferencias significativas entre las comunidades albergadas por la planta invasora con respecto a la nativa, aunque no había diferencias en cuanto a los índices de alfa diversidad analizados (Shannon, Pielou y Chao). Con respecto a las propiedades del suelo, se observaron diferencias debidas al tipo de suelo, pero éstas no diferían en los suelos procedentes de la rizosfera de la planta invasora con respecto a la nativa. Sólo el pH y la actividad de la enzima proteasa, implicada en la liberación de N de fuentes complejas, aumentaron significativamente en la rizosfera de *P. setaceum* con respecto a la de la planta nativa. Este hallazgo podía estar relacionado con una mayor liberación de compuestos nitrogenados a través de la producción de una hojarasca con una ratio C/N menor en el caso de la planta invasora (Kourtev et al. 2002; Kuebbing et al. 2014; McLeod et al. 2016). En estudios recientes se indica también un efecto sobre el ciclo del nitrógeno mediado por la planta invasora *Megathyrus maximus* (Jacq.) B.K. Simon & S.W.L. Jacobs (Thomas et al. 2023). La influencia de la invasora sobre el ciclo del nitrógeno también puede verse reflejada en el análisis de especies indicadoras llevado a cabo para las comunidades bacterianas. Este análisis permite encontrar especies que son características de un tipo concreto de comunidad o grupo (Dufrêne y Legendre 1997). En nuestro caso, varias de las especies indicadoras de la rizosfera de *P. setaceum* estaban relacionadas con procesos pertenecientes al ciclo del nitrógeno. Por ejemplo, el género indicador más abundante, *Ohtaekwangia* ha sido descrito como nitrificante además de productor de sustancias con propiedades antibióticas y antifúngicas (Okanya et al. 2011; Tabassum et al. 2015), mientras que los géneros indicadores *Opitut* e *Hyphomicrobium* son capaces de reducir nitrato a nitrito, y de fijar N₂ y realizar la desnitrificación, respectivamente (Kloos et al. 1995; Chin et al. 2001).

En referencia a las comunidades de hongos micorrícicos arbusculares, y al contrario de lo que ocurría con las comunidades bacterianas, no existían diferencias significativas entre las rizosferas de la planta invasora y de la nativa, siendo ambas similares. De manera coherente a este resultado, no se encontraron especies indicadoras según el carácter invasor de la planta. Sin embargo, sí se encontraron diferencias en la composición y estructura de las comunidades micorrícicas según el tipo de suelo invadido. La variabilidad observada al respecto se relacionaba con parámetros como el carbono orgánico total del suelo, la conductividad eléctrica, la respiración del suelo o las actividades enzimáticas proteasa y ureasa. En distintos trabajos se han publicado efectos de las invasoras sobre las comunidades de hongos micorrícicos tanto positivos, como negativos o neutrales (Sun et al. 2022), lo cual podría explicarse según las semejanzas filogenéticas existentes entre la planta invasora estudiada y la vegetación nativa con la que se compara (Lanfranco et al. 2018).

En el caso de la invasora *N. glauca*, una especie de la familia Solanaceae distribuida ampliamente en regiones semiáridas y con un fuerte carácter invasor, los estudios realizados revelaron cambios tanto en las comunidades bacterianas como en las fúngicas (Rodríguez-Caballero et al. 2020a). Los muestreos se realizaron, de nuevo, en localizaciones con suelos de distintas características edáficas, todos ellos en la Región de Murcia: dos Regosoles lépticos con un alto nivel de alteración por el ser humano, un suelo salino, y un Gipsisol pétrico con alto contenido en yeso. La planta invasora fue capaz de modificar su microbiota rizosférica con respecto a la de la flora nativa en todas las localizaciones estudiadas. Esto sugiere una elevada capacidad de alteración de las comunidades microbianas por parte de la planta invasora, independiente de las características edáficas de cada lugar invadido. No obstante, en la microbiota de la rizosfera de *N. glauca* también se observaba influencia de las características

de cada suelo estando relacionada con la disponibilidad de potasio del suelo o con la actividad de enzimas como la deshidrogenasa y la proteasa. El análisis predictivo de las posibles rutas metabólicas implicadas en la funcionalidad de la microbiota rizosférica de *N. glauca* indicó un incremento del metabolismo de los compuestos de carbono y azufre. En los suelos salinos y yesíferos la planta invasora mostró, sin embargo, un decrecimiento de la potencial actividad relacionada con el ciclo de nutrientes, lo cual podría tener un efecto negativo en los ecosistemas invadidos a largo plazo.

El género *Aspergillus* (familia Trichocomaceae) fue propuesto como especie indicadora de la rizosfera de *N. glauca*. Los hongos pertenecientes a este género tienen reconocida capacidad para solubilizar el fosfato del suelo (Caravaca et al. 2005; Mengual et al. 2016; Doilom et al. 2020), lo cual podría promover una mayor adquisición de fósforo por parte de la planta invasora. En cuanto a las comunidades bacterianas, se observó una predominancia general de taxones pertenecientes al orden Actinomycetales, y en particular del género *Streptomyces*, como indicadores de la rizosfera de la planta invasora. En la rizosfera de la invasora *Flaveria bidentis* (L.) Kuntze también se observó una mayor abundancia de este género con respecto a la flora nativa (Song et al. 2017). Recientemente, además, se ha analizado el potencial del género *Streptomyces* como herramienta de control biológico debido a su capacidad para producir compuestos antimicrobianos (Khan et al. 2023). Esto podría suponer un claro beneficio para la planta invasora y podría ser la explicación por la que el único indicador fúngico para la rizosfera de la flora nativa sea el hongo patógeno *Didymella phacae*, lo cual sugiere que este hongo no es capaz de parasitar a la planta invasora.

Efecto de las plantas invasoras sobre el microbioma rizosférico en ecosistemas con distinta localización biogeográfica

Algunas plantas invasoras son capaces de colonizar hábitats muy alejados geográficamente entre sí. Es el caso de *C. edulis*, una suculenta perenne, originaria de Sudáfrica, que está presente en ecosistemas costeros repartidos por hasta 24 países distintos (GBIF 2023; GISD 2023). Con el objetivo de averiguar si *C. edulis* es capaz de seleccionar una microbiota rizosférica diferente a la de la flora nativa (considerando muestras compuestas, formadas por el suelo rizosférico procedente de distintas especies locales vegetales) en una variedad de hábitats de diferente distribución geográfica, se llevó a cabo un estudio en el que se compararon las comunidades microbianas de la rizosfera según el carácter invasor de la planta y según su biogeografía. Para el análisis metagenómico de las secuencias se siguió una aproximación mediante la construcción de OTUs (unidades taxonómicas operativas) (Rodríguez-Caballero et al. 2020b) y también mediante la generación de ASVs (variantes de secuencias de amplicones) (Caravaca et al. 2022b). Se seleccionaron siete localizaciones donde realizar los muestreos, tanto de *C. edulis* como de la vegetación autóctona de cada zona: Valparaíso (Chile), Almería (España), La Llana (España) El Prat de Llobregat (España) y Túnez (Túnez), todas ellas sometidas a clima mediterráneo; mientras que como localizaciones de clima atlántico se seleccionaron lugares de muestreo en Santoña (España) y Cádiz (España). Los resultados obtenidos tras las secuenciación y generación de OTUs/ASVs mostraron que había diferencias significativas en la composición y estructura de la microbiota rizosférica según el carácter invasor de la planta y también dependientes de la localización geográfica de las muestras. Estas diferencias eran patentes tanto para las comunidades de bacterias como para las de hongos, independientemente de la aproximación utilizada. Sin embargo, la resolución alcanzada mediante la construcción de ASVs fue mayor que con la aproximación de OTUs, obteniéndose una mayor riqueza taxonómica y una descripción más completa de las comunidades microbianas rizosféricas. En el caso de los ASVs, además, se pudo corroborar que las comunidades bacterianas y fúngicas procedentes de la planta invasora eran distintas de las procedentes de la flora nativa en todas las localizaciones estudiadas (Fig. 3). También se han registrado cambios en la estructura y funcionalidad de la comunidad bacteriana como consecuencia de la invasión de *C. edulis* en las dunas costeras, empleando la técnica de PCR-DGGE (Souza-Alonso et al. 2022).

Tras la realización de un análisis de especies indicadoras para las comunidades fúngicas (Rodríguez-Caballero et al. 2020b), se detectaron como indicadores de la rizosfera de *C. edulis* varios miembros del género *Aspergillus*. Este género fúngico se había detectado en estudios realizados con la invasora *N. glauca*, como se ha indicado anteriormente (Rodríguez-Caballero et al. 2020a) y se relaciona con procesos de solubilización de fosfato en el suelo (Caravaca et al. 2005; Mengual et al. 2016; Doilom et al. 2020). En cuanto a las comunidades bacterianas rizosféricas, la familia Methylocystaceae fue propuesta como indicadora de la rizosfera de *C. edulis*. Miembros de esta familia tienen la capacidad de fijar nitrógeno en un proceso dependiente de la oxidación de metano (Cui et al. 2022), lo cual produce un enriquecimiento nutricional de la rizosfera en compuestos nitrogenados que beneficiaría a la planta invasora.

Al realizar un análisis de correspondencias canónicas (CCA), la variabilidad en la composición y estructura de las comunidades microbianas, especialmente en bacterias, seguía patrones biogeográficos, de tal manera que podía observarse cómo estaba fuertemente relacionada con los gradientes de latitud y precipitación anual media para las distintas localizaciones. Para las comunidades fúngicas la relación con este último parámetro era más importante que la distancia geográfica, de manera análoga a como se había reportado previamente en otros trabajos (Glynou et al. 2016). Con respecto a las propiedades edáficas de los suelos invadidos, el CCA también reveló la relación entre la variabilidad en la estructura de la microbiota rizosférica y la variabilidad de parámetros como la concentración de potasio y fósforo disponibles en el suelo, o los carbohidratos hidrosolubles, según la localización o el carácter invasor de la planta. *C. edulis* produjo cambios en las actividades enzimáticas del suelo y en parámetros como la respiración del suelo, pero no se pudo observar un patrón concreto que se repitiera en todas las localizaciones, lo cual coincidía con otros estudios como el de Novoa et al. 2014. La variabilidad en la respuesta de la microbiota rizosférica de *C. edulis*, dependiente de las características del lugar invadido y relacionada con las condiciones ambientales locales, se ha corroborado en estudios posteriores como el de Canini et al. (2024) y se ha observado también en trabajos realizados con otras especies invasoras (Kamutando et al. 2017; Farrer et al. 2021).

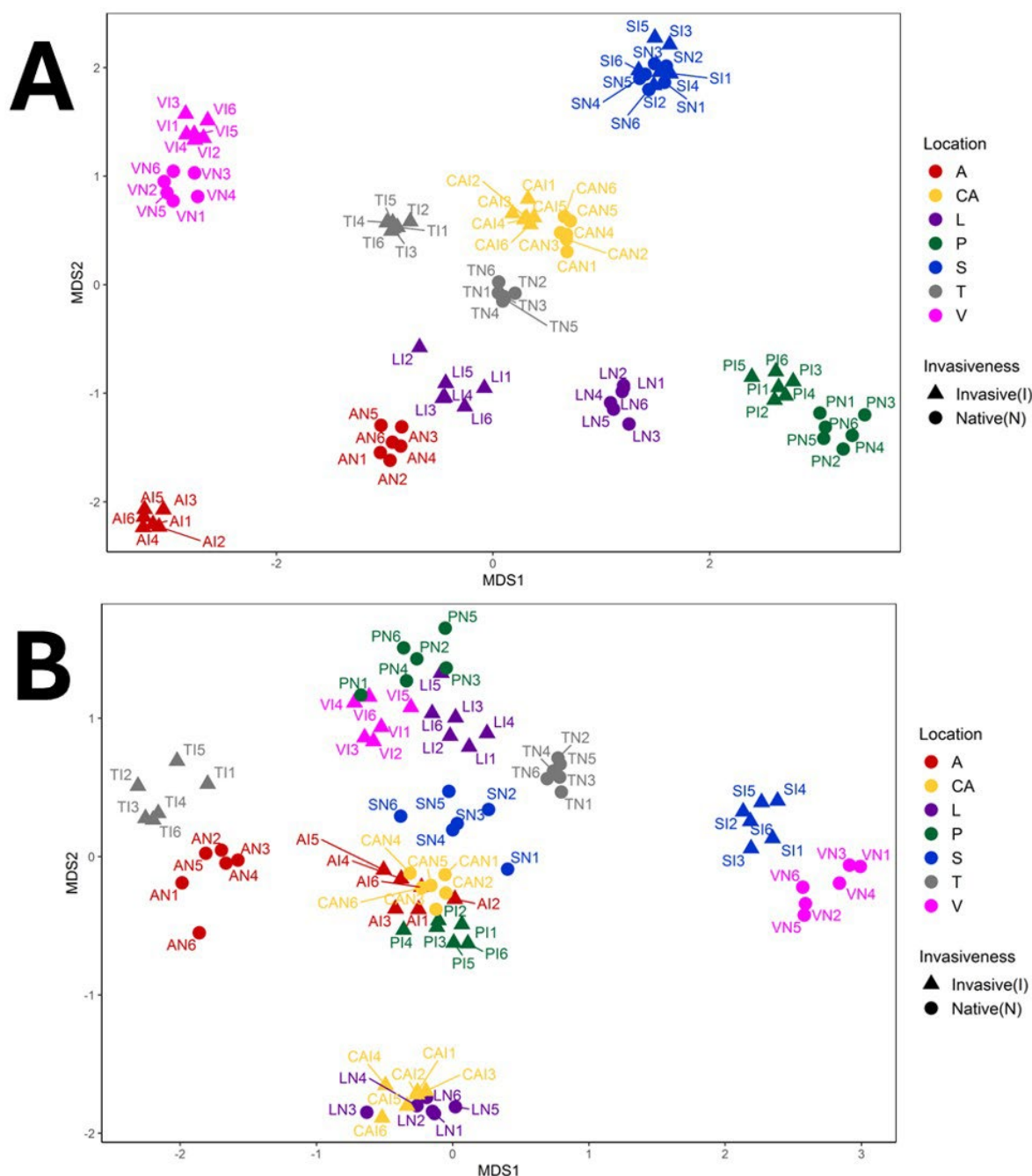


Figura 3. Gráfico de ordenación NMDS (Bray-Curtis), basado en los ASVs generados para las comunidades bacterianas (**A**) o fúngicas (**B**) de la rizosfera de la planta invasora *C. edulis* y de la flora nativa en siete ecosistemas costeros localizados en diferentes regiones biogeográficas (datos publicados en Caravaca et al. 2022b).

Figure 3. NMDS ordination plot (Bray-Curtis) dissimilarity matrix based on the ASVs dataset generated for the bacterial (**A**) or fungal (**B**) communities from the rhizosphere of the invasive plant *C. edulis* and native flora in coastal ecosystems located in different biogeographical regions (data published in Caravaca et al. 2022b).

Por otro lado, cuando se llevó a cabo un análisis predictivo de la distribución de distintos grupos funcionales en las comunidades fúngicas de *C. edulis* con respecto a las de la vegetación nativa, se observó una predominancia de los patógenos y saprófitos en la rizosfera de la invasora. Esto puede estar relacionado con la hipótesis de que una planta invasora es capaz de acumular microorganismos patógenos que afecten negativamente a la vegetación autóctona del ecosistema invadido (Hiero et al. 2005), y se ha podido observar también en experimentos llevados a cabo con las invasoras *Chromolaena odorata* (L.) R.M. King & H. Rob. (Mangla et al. 2008), *Alliaria petiolata* (M.Bieb.) Cavara & Grande (Duchesneau et al. 2021), *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Schroeder et al. 2020) y *Cirsium arvense* (L.) Scop. (Eberly et al. 2024).

En cuanto al análisis funcional predictivo para las comunidades bacterianas, se detectó en la planta invasora una mayor abundancia de rutas metabólicas relacionadas con la biodegradación de compuestos orgánicos de distinto grado de complejidad, así como de enzimas implicadas en el ciclo del nitrógeno, del fósforo y, en general, de la degradación de la materia orgánica. También se encontraron rutas asociadas a la producción y reserva de energía a través de la biosíntesis de lípidos y carbohidratos,

siendo de especial relevancia para este último la biosíntesis de almidón. Todo ello conduce a pensar que *C. edulis* es capaz de fomentar especies bacterianas en su rizosfera que conduzcan a un mayor aprovechamiento de los recursos nutricionales del suelo. Es también destacable la presencia de rutas metabólicas implicadas en la síntesis de compuestos antibacterianos, como estreptomicina o quinolonas, sólo en la rizosfera de la planta invasora, lo cual sugiere que *C. edulis* podría estar ejerciendo una presión selectiva sobre la microbiota edáfica de los ecosistemas invadidos. Por último, según la composición de la microbiota bacteriana de la planta invasora también se predijo una mayor producción de los nucleótidos ppGpp y pppGpp, para los cuales se ha descrito su posible implicación en mecanismos de resistencia a condiciones ambientales desfavorables como el estrés nutricional (Das y Bhadra 2020).

Efecto del estado sucesional de las plantas invasoras sobre el microbioma rizosférico en ecosistemas con diferentes propiedades edáficas

Otra de las preguntas que se pueden plantear sobre el proceso de invasión es si la interacción de las plantas invasoras con respecto a las comunidades microbianas edáficas varía en el transcurso de la invasión. Para contrastar esta hipótesis se llevó a cabo un estudio en el que se compararon las comunidades de hongos micorrícicos arbusculares (HMA) que colonizaban las raíces de la planta invasora *N. glauca* analizando ejemplares de distinta edad (uno o 20 años, aproximadamente) con respecto a las comunidades de HMA de la vegetación nativa de cuatro localizaciones distintas (Caravaca et al. 2020). Este diseño experimental permitió comprobar, por un lado, si la interacción entre *N. glauca* y las comunidades de HMA dependían de la etapa del desarrollo en la que se encontraba la planta invasora mientras que también se analizó si existía variabilidad dependiente de las características bióticas y abióticas de los cuatro ecosistemas invadidos que se contemplaron. El análisis metagenómico llevado a cabo reveló diferencias significativas entre las comunidades de HMA procedentes de los ejemplares jóvenes de *N. glauca* con respecto a las comunidades de la flora nativa. Sin embargo, estas diferencias no se encontraron cuando se analizó el sistema radicular de la planta invasora pasados 20 años desde su establecimiento en el ecosistema invadido. Tal y como se explicó anteriormente, esta similitud encontrada entre las comunidades de HMA de la planta invasora con respecto a las de la vegetación nativa ya se observó cuando se estudió la rizosfera de ejemplares plenamente desarrollados de *P. setaceum* con respecto a ejemplares de la especie nativa y concurrente, *H. hirta*, en la misma etapa de desarrollo (Rodríguez-Caballero et al. 2018). Estos resultados podrían indicar que la planta invasora se asocia inicialmente con especies de HMA que favorecen su establecimiento y supervivencia en estadios tempranos de desarrollo en los que es más vulnerable (Caravaca et al. 2003; Querejeta et al. 2006), lo cual concuerda con otros trabajos en los que, tras monitorizar las comunidades de HMA de una especie vegetal concreta, se han observado patrones de sucesión y variación en la composición de las mismas a lo largo del tiempo (Hart et al. 2001; Gao et al. 2019; Qiao et al. 2022). Como especies indicadoras de las rizosferas de las plantas nativas o de las de *N. glauca* adultas se encontraron dos especies de *Glomus*, siendo *Glomus* VeGlo18 la especie más abundante en el conjunto de secuencias analizadas.

Por otro lado, la composición y estructura de las comunidades micorrícicas también variaba dependiendo de si las rizosferas estudiadas procedían de un ecosistema u otro y de sus características edáficas (Rodríguez-Caballero et al. 2018), siendo especialmente relevante su relación con la conductividad eléctrica del suelo. También se observó una alteración de algunas propiedades físico-químicas y biológicas del suelo tras el establecimiento de la planta invasora, independientemente de la etapa de desarrollo en la que se encontrase. Así, se produjo un descenso de la actividad deshidrogenasa en la rizosfera de *N. glauca* así como una disminución de la respiración basal del suelo y, de manera general, también se observó un efecto negativo en otras enzimas implicadas en los procesos de mineralización de la materia orgánica relacionados con los ciclos del nitrógeno, carbono y fósforo. Estas actividades enzimáticas están estrechamente ligadas a los procesos metabólicos llevados a cabo por la microbiota rizosférica y los cambios descritos en ellas pueden deberse a alteraciones en las comunidades de HMA pero también de bacterias y hongos saprófitos.

Efecto de las plantas invasoras sobre el microbioma rizosférico en ecosistemas sometidos a condiciones simuladas de cambio climático

Los cambios ambientales globales a los que nos enfrentamos pueden afectar a los procesos de invasión e incluso en algunas situaciones facilitarlos (Dukes y Mooney 1999; Dai et al. 2022). En el caso del aumento de la concentración de CO₂ atmosférico, los efectos sobre las comunidades vegetales podrían ser consecuencia no sólo de la influencia de este gas de efecto invernadero sobre el clima (Stachowicz et al. 2002; Bradley et al. 2010), sino también debidos al propio incremento de este compuesto en la atmósfera (Bradley et al. 2010). El incremento de CO₂ atmosférico puede suponer una ventaja para las plantas alóctonas invasoras con metabolismo C3 (Poorter y Navas 2003). Niveles elevados de CO₂ aumentan la abundancia de carbono en la raíz de la planta con el consiguiente incremento de la liberación de fotosintatos al suelo, de tal manera que su contenido en carbono orgánico puede aumentar alrededor de un 20%. Esto conlleva un efecto sobre la microbiota rizosférica, incrementándose no sólo su biomasa o su tasa de respiración sino también produciendo cambios en su diversidad y estructura (Tariq et al. 2024).

Con el objetivo de conocer si el incremento de CO₂ atmosférico afecta a la función que la microbiota rizosférica desempeña en los procesos de invasión vegetal, se llevó a cabo un experimento de mesocosmos, bajo condiciones controladas, en el que se consideraron tres factores experimentales: se cultivaron dos especies invasoras (*N. glauca* y *M. jalapa*), con exposición a dos niveles de CO₂ distintos (nivel ambiental actual, 410 ppm; y nivel elevado previsto, 760 ppm) y, como sustrato, se utilizaron cinco suelos semiáridos con características edáficas distintas (salino, margoso, yesífero, forestal y un suelo altamente alterado por procesos antrópicos) (Caravaca et al. 2022a).

Los resultados obtenidos mostraron que sólo en el caso de *N. glauca* el incremento de CO₂ produjo un efecto beneficioso en la biomasa foliar de la planta (Fig. 4). Este efecto positivo era, de hecho, más pronunciado en los suelos margosos y yesíferos con respecto a los mismos casos para *M. jalapa*. Ambas plantas fijan CO₂ mediante la ruta metabólica C3. Sin embargo, *N. glauca* es considerada como una invasora de carácter mucho más agresivo que *M. jalapa* (Sanz Elorza et al. 2004; Florentine et al. 2016). Con respecto a la microbiota rizosférica, se encontró un efecto significativo del tipo de planta invasora y del tipo de suelo sobre la composición y estructura de las comunidades tanto bacterianas como fúngicas. La búsqueda de especies indicadoras para cada especie invasora generó un mayor número de bacterias y hongos indicadores en la rizosfera de *N. glauca*, siendo las especies bacterianas *Bacillus simplex* y *Phormidiaceae cyanoabacterium* 11P sus indicadoras más abundantes. Estas especies tienen actividad antifúngica y antimicrobiana respectivamente (Soltani et al. 2005; Schwartz et al. 2013). Además, *B. simplex*, que ha sido descrita como bacteria promotora del crecimiento vegetal (Schwartz et al. 2013), también puede promover la formación de agregados en suelos salinos (Kucuk 2020). El género bacteriano *Skermanella* se obtuvo como indicador de la rizosfera de *M. jalapa*. La presencia de este organismo está relacionada con niveles más altos de ácido gamma-aminobutírico (Badri et al. 2013), cuya producción por la planta es estimulada por la presencia de HMA (Okada y Matsubara 2012; Saia et al. 2015). En cuanto a las comunidades fúngicas, cabe destacar la presencia de *Mortierella alpina* como indicadora de la rizosfera de *N. glauca*. Esta especie es un hongo oleaginoso que induce resistencia en la planta huésped contra patógenos mediante la producción y liberación de ácido araquidónico (Wani et al. 2017).

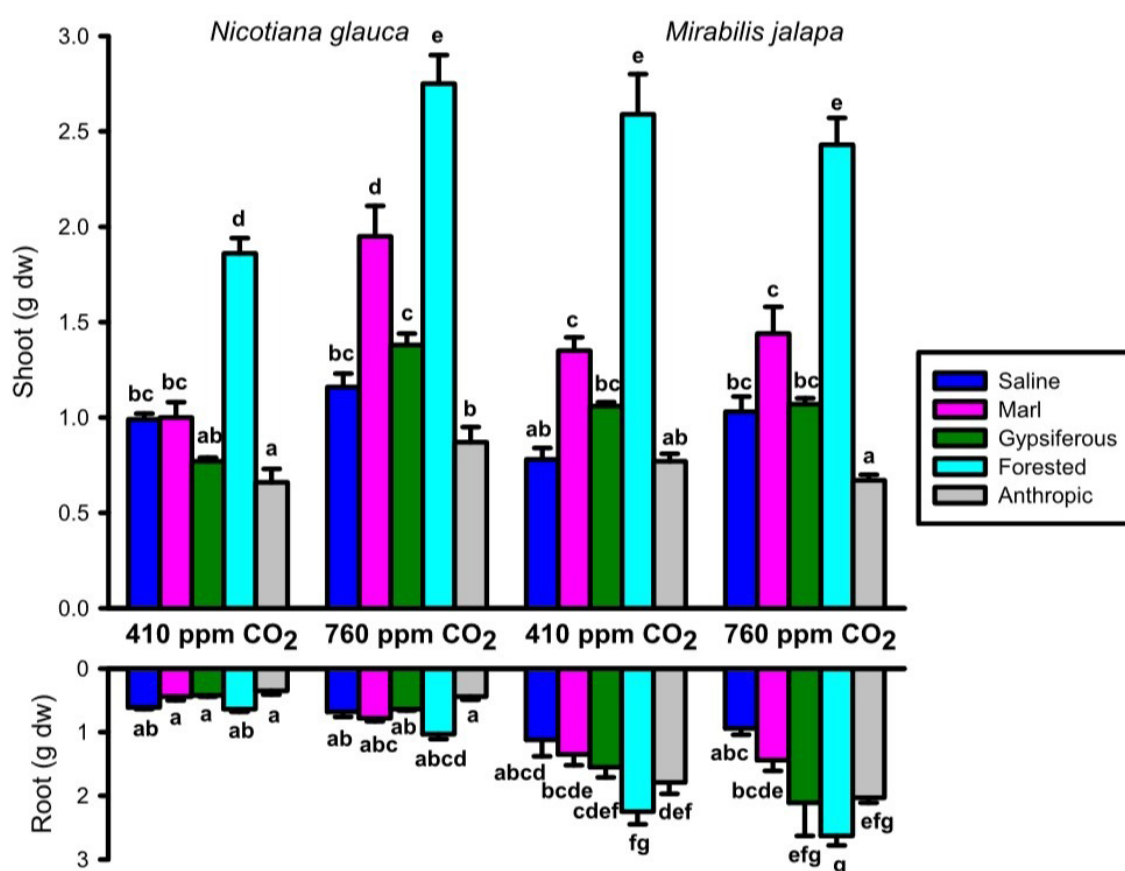


Figura 4. Biomasa foliar y radicular de ejemplares de *N. glauca* y *M. jalapa* cultivados en cinco suelos diferentes y expuestos a dos niveles diferentes de CO₂ atmosférico. Para cada especie vegetal y parámetro de crecimiento, los valores representados por las barras que contienen la misma letra no diferían significativamente entre sí, de acuerdo con el test Tukey-HSD ($p < 0.05$) realizado (datos publicados en Caravaca et al. 2022a).

Figure 4. Foliar and root biomass of *N. glauca* and *M. jalapa* specimens grown in five different soils and exposed to two different atmospheric CO₂ levels. For each plant species and growth parameter, the values represented by bars with the same letter did not differ significantly from each other, according to the Tukey-HSD test ($p < 0.05$) performed (data published in Caravaca et al. 2022a).

Por otro lado, y solo en el caso de las bacterias, el factor “nivel de CO₂” produjo un efecto en dichas comunidades, pero únicamente cuando se consideraba su interacción con el factor “tipo de suelo” o con el factor “especie de planta invasora”, siendo las diferencias únicamente significativas cuando se comparaban las rizosferas de *N. glauca* expuestas a los dos niveles de CO₂ para todos los suelos excepto el margoso. En estudios posteriores, como el de Liu et al. (2023), se observaron cambios en las comunidades rizosféricas, en este caso de hongos micorrícicos arbusculares, cuando la planta crecía expuesta a niveles elevados de CO₂, pero estos cambios eran también dependientes de la especie vegetal hospedadora, puesto que se observaron en la rizosfera de trigo, pero no así en la de maíz. Como especies indicadoras de las rizosferas expuestas al nivel elevado de CO₂ se obtuvieron los géneros bacterianos *Sphingomonas*, *Stenotrophobacter* y *Gaiella*, los cuales eran más abundantes en las

rizosferas de *N. glauca* que en las de *M. jalapa*. *Stenotrophobacter* es una bacteria quimiorganotrofa aerobia capaz de utilizar sustratos como el protocatecolato procedente de la despolimerización de sustancias húmicas y otros hidrocarburos de cierta complejidad (Ryu et al. 2021; Dai et al. 2024). De manera análoga, *Gaiella* y *Sphingomonas* son géneros bacterianos asociados con la degradación de materia orgánica de naturaleza recalcitrante, como la lignocelulosa y los hidrocarburos poliaromáticos, respectivamente (Leys et al. 2004; Zhang et al. 2019). La predominancia de estos géneros bacterianos en la rizosfera de plantas que han crecido bajo niveles elevados de CO₂ podría estar relacionada con el aumento de la biomasa radicular de *N. glauca* y, en consecuencia, con una mayor secreción radicular de compuestos orgánicos biodisponibles que se produjo bajo estas condiciones. En cuanto a los indicadores fúngicos de las plantas expuestas a elevado CO₂ destacó *Mycosphaerella tassiana*, particularmente abundante en la rizosfera de *M. jalapa*. Este hongo fitopatógeno ha sido considerado como persistente pese a ser sometido a las condiciones previstas de cambio climático (Wahdan et al. 2020).

Los resultados del trabajo de Caravaca et al. (2022a) también demuestran, una vez más, que la variabilidad observada, tanto en las comunidades de hongos como de bacterias, se relaciona con cambios en las propiedades edáficas de los suelos estudiados. En este sentido, la concentración de potasio disponible y el grado de estabilidad de los agregados guardaban relación con la composición de las comunidades fúngicas mientras que la composición de las comunidades bacterianas se relacionaba, además, con los niveles de enzimas hidrolíticas asociadas a los ciclos del fósforo y nitrógeno o con el contenido en carbono orgánico total. En un estudio más reciente, llevado a cabo por Jin et al. (2022) también se observó que niveles elevados de CO₂ atmosférico no sólo produjeron modificaciones sobre las comunidades microbianas en la rizosfera de *Triticum aestivum*. L. sino que, además, estos cambios favorecieron la mineralización y biodisponibilidad del fósforo del suelo. Jin et al. (2022) también reportan en su trabajo una presencia predominante de las rutas metabólicas relacionadas con la biosíntesis de precursores de RNA/DNA en las comunidades bacterianas expuestas a elevado CO₂. Esto coincide con los resultados de Caravaca et al. (2022a) en los que, tras el mismo análisis predictivo mediante PICRUST (Douglas et al. 2020), se observó igualmente un aumento significativo de las rutas metabólicas relacionadas con la síntesis de nucleósidos y nucleótidos, compuestos en los que el fósforo es un constituyente esencial.

Conclusiones

En los trabajos recogidos en esta revisión se ha puesto de manifiesto el papel modulador que ejercen distintas especies vegetales alóctonas con carácter invasor sobre la microbiota rizosférica en el ecosistema invadido. Si bien cada suelo estudiado se caracterizaba por su propia microbiota debido a las características edáficas del mismo, todas las especies invasoras analizadas albergaban comunidades rizosféricas bacterianas significativamente distintas a las de la flora nativa en cuanto a su composición, estructura y funcionalidad. De manera análoga, las plantas invasoras también eran capaces de modificar las comunidades rizosféricas de hongos saprófitos en los casos estudiados. Sin embargo, cuando se estudiaron las comunidades de hongos micorrícicos arbusculares (HMA) no se observó ningún cambio en estas comunidades en respuesta a la presencia de las invasoras *P. setaceum* y *N. glauca*, salvo en el caso de esta última, donde sí se notaron diferencias cuando se compararon las raíces de plántulas jóvenes con las de la flora nativa. Esto podría indicar que los HMA juegan un papel determinante en las primeras fases del establecimiento de la planta invasora en el ecosistema invadido mientras que las modificaciones producidas en las comunidades de hongos saprófitos y bacterias son de carácter permanente, y parecen ir encaminadas a una mejora en la obtención de nutrientes mediante la optimización de ciclos como el del nitrógeno, carbono o fósforo, así como a promover mecanismos de defensa frente al estrés biótico y abiótico en la rizosfera de la planta.

Por otro lado, se ha comprobado que las diferencias observadas en la microbiota rizosférica entre planta invasora y nativa es también dependiente de parámetros globales como las variables geográficas, en particular la latitud, así como de variables climáticas, específicamente la precipitación anual media de los ecosistemas invadidos. Además, algunos cambios globales como el incremento previsto de CO₂ atmosférico, pueden tener influencia sobre la regulación que la planta invasora establece sobre la microbiota edáfica, particularmente en plantas invasoras muy agresivas. En esta línea y de cara a futuras investigaciones, creemos necesario incluir la influencia que otros factores ambientales relacionados con el cambio climático, tales como el incremento de la temperatura o la menor disponibilidad de recursos hídricos, puedan tener sobre las relaciones establecidas entre la planta invasora y la microbiota edáfica.

El impacto que una planta invasora es capaz de generar sobre el ecosistema invadido queda patente en los resultados obtenidos en estos estudios en los que se ponen de manifiesto las alteraciones que la especie invasora genera sobre las propiedades edáficas y microbiológicas del suelo de manera directa o a través de la modificación de la microbiota rizosférica. Estos hallazgos refuerzan la necesidad de proteger los ecosistemas semiáridos de la invasión de plantas exóticas, no solo para preservar su biodiversidad y funcionalidad, sino también para garantizar su resiliencia frente a las presiones ambientales futuras. En nuestros estudios se ha utilizado una aproximación metagenómica enfocada al análisis de la biodiversidad microbiana de los suelos rizosféricos, mientras que los análisis de la funcionalidad de las comunidades microbianas se han abordado mediante métodos predictivos sobre los anteriores resultados. No obstante, dada la implicación comprobada de la microbiota rizosférica en los procesos de invasión vegetal, creemos necesario seguir ampliando el conocimiento de las relaciones planta-microorganismo en este sentido mediante aproximaciones multiómicas que combinen técnicas como la metagenómica shotgun, metatranscriptómica, metaproteómica o metabolómica para alcanzar una caracterización funcional completa de rutas y mecanismos implicados en el proceso de invasión.

Contribución de los autores

G. Rodríguez-Caballero: Conceptualización, Preservación de datos, Análisis formal, Visualización, Redacción - preparación del borrador original, Validación. **A. Roldán:** Conceptualización, Administración del proyecto, Adquisición de fondos, Recursos, Redacción - revisión y edición, Supervisión. **F. Caravaca:** Conceptualización, Investigación, Análisis formal, Recursos, Administración del proyecto, Supervisión, Redacción - revisión y edición.

Disponibilidad de los datos

Los ficheros con las secuencias analizadas en los trabajos de los propios autores de este artículo de revisión se encuentran depositados en el repositorio público "NCBI Sequence Read Archive" (www.ncbi.nlm.nih.gov/sra) y pueden ser consultados a través de los siguientes códigos: BioProject PRJNA521301 (Caravaca et al. 2020), BioProject PRJNA312563 (Rodríguez-Caballero et al. 2017), BioProject PRJNA386742 (Rodríguez-Caballero et al. 2018), BioProject PRJNA437444 (Rodríguez-Caballero 2020a) and BioProject PRJNA472435 (Rodríguez-Caballero 2020b).

Financiación, permisos requeridos, potenciales conflictos de interés y agradecimientos

Los trabajos realizados por los propios autores de este artículo de revisión han sido financiados a través de los Proyectos del Plan Nacional Español – FEDER con las referencias CGL-2015-64168-R (Rodríguez-Caballero et al. 2017; Rodríguez-Caballero et al. 2018), RTI2018-094731-B-I00 (Caravaca et al. 2020; Rodríguez-Caballero 2020a; Rodríguez-Caballero 2020b; Caravaca et al. 2022a; Caravaca et al. 2022b).

Los autores/as declaran no tener ningún conflicto de intereses.

Referencias

- Andrew, D., Fitak, R., Munguia-Vega, A., Racolta, A., Martinson, V., Dontsova, K. 2012. Abiotic factors shape microbial diversity in sonoran desert soils. *Applied and Environmental Microbiology* 78: 7527-7537. <https://doi.org/10.1128/AEM.01459-12>
- Badri, D., Chaparro, J., Zhang, R., Shen, Q., Vivanco, J. 2013. Application of natural blends of phytochemicals derived from the root exudates of *Arabidopsis* to the soil reveal that phenolic-related compounds predominantly modulate the soil microbiome. *Journal of Biological Chemistry* 288: 4502-4512. <https://doi.org/10.1074/jbc.M112.433300>
- Berg, G., Rybakova, D., Grube, M., Köberl, M. 2016. The plant microbiome explored: implications for experimental botany. *Journal of Experimental Botany* 67: 995-1002. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv466>
- Bradley, B., Blumenthal, D., Wilcove, D., Ziska, L. 2010. Predicting plant invasions in an era of global change. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 310-318. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.12.003>
- Camill, P. 2010. Global Change. *Nature Education Knowledge* 3: 49.
- Canini, F., Borruso, L., Magrini, S., D'Acqui, L., Buzzini, P., Cavallini, G., Zucconi, L. 2024. Soil microbial communities dynamics in response to invasive groundcover *Carpobrotus*: Insights into native species interactions and edaphic influence. *Applied Soil Ecology* 202: 105537. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2024.105537>
- Caravaca, F., Figueroa, D., Roldán, A., Azcón-Aguilar, C. 2003. Alteration in rhizosphere soil properties of afforested *Rhamnus lycioides* seedlings in short-term response to mycorrhizal inoculation with *Glomus intraradices* and organic amendment. *Environmental Management* 31: 412-420. <https://doi.org/10.1007/s00267-002-2879-0>
- Caravaca, F., Alguacil, M., Azcón, R., Parladé, J., Torres, P., Roldán, A. 2005. Establishment of two ectomycorrhizal shrub species in a semiarid site after in situ amendment with sugar beet, rock phosphate, and *Aspergillus niger*. *Microbial Ecology* 49: 73-82. <https://doi.org/10.1007/s00248-003-0131-y>
- Caravaca, F., Rodríguez-Caballero, G., Campoy, M., Sanleandro, P., Roldán, A. 2020. The invasion of semiarid Mediterranean sites by *Nicotiana glauca* mediates temporary changes in mycorrhizal associations and a permanent decrease in rhizosphere activity. *Plant and Soil* 450: 217-229. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04497-1>
- Caravaca, F., Torres, P., Díaz, G., Roldán, A. 2022a. Elevated CO₂ affects the rhizosphere microbial community and the growth of two invader plant species differently in semiarid Mediterranean soils. *Land Degradation and Development* 33: 117-132. <https://doi.org/10.1002/ldr.4133>
- Caravaca, F., Torres, P., Díaz, G., Roldán, A. 2022b. Elevated functional versatility of the soil microbial community associated with the invader *Carpobrotus edulis* across a broad geographical scale. *Science of the Total Environment* 813: 152627. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.152627>
- Chin, K., Liesack, W., Janssen, P. 2001. *Opiritatus terrae* gen nov, sp nov, to accommodate novel strains of the division «Verrucomicrobia» isolated from rice paddy soil. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 51: 1965-1968. <https://doi.org/10.1099/00207713-51-6-1965>
- Cui, J., Zhang, M., Chen, L., Zhang, S., Luo, Y., Cao, W., Zhao, J., et al. 2022. Methanotrophs contribute to nitrogen fixation in emergent macrophytes. *Frontiers in Microbiology* 13: 851424. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.851424>
- Dai, Z., Zhu, B., Wan, J., Rutherford, S. 2022. Editorial: global changes and plant invasions. *Frontiers in Ecology and Evolution* 10: 845816. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.845816>
- Dai, N., Yao, D., Li, Y., Xie, H., Hu, Z., Zhang, J., Liang, S. 2024. Enhanced adaptability of pyrite-based constructed wetlands for low carbon to nitrogen ratio wastewater treatments: Modulation of nitrogen removal mechanisms and reduction of carbon emissions. *Bioresource Technology* 395: 130348. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2024.130348>
- Das, B., Bhadra, R. 2020. (p)ppGpp metabolism and antimicrobial resistance in bacterial pathogens. *Frontiers in Microbiology* 11: 563944. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.563944>
- Doilom, M., Guo, J., Phookamsak, R., Mortimer, P., Karunarathna, S., Dong, W., Liao, C., et al. 2020. Screening of phosphate-solubilizing fungi from air and soil in Yunnan, china: four novel species in *Aspergillus*, *Gongronella*, *Penicillium*, and *Talaromyces*. *Frontiers in Microbiology* 11: 585215. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.585215>

- Douglas, G., Maffei, V., Zaneveld, J., Yurgel, S., Brown, J., Taylor, C., Huttenhower, C., Langille, M. 2020. PICRUST2 for prediction of metagenome functions. *Nature Biotechnology* 38: 685-688. <https://doi.org/10.1038/s41587-020-0548-6>
- Duchesneau, K., Golemić, A., Colautti, R., Antunes, P. 2021. Functional shifts of soil microbial communities associated with *Alliaria petiolata* invasion. *Pedobiologia* 84: 150700. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2020.150700>
- Dufrene, M., Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAIJST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIJST]2.0.CO;2)
- Dukes, J., Mooney, H. 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution* 14: 135-139. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01554-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01554-7)
- Eberly, J., Hurd, A., Oli, D., Dyer, A., Seipel, T., Carr, P. 2024. Compositional profiling of the rhizosphere microbiome of Canada thistle reveals consistent patterns across the United States northern Great Plains. *Scientific Reports* 14: 18016. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-69082-3>
- Farrer, E., Birnbaum, C., Halbrook, S., Brady, M., Bumby, C., Candaele, H., Kulick, N., et al. 2021. Plant and microbial impacts of an invasive species vary across an environmental gradient. *Journal of Ecology* 109: 2163-2176. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13629>
- Florentine, S., Weller, S., Graz, P., Westbrooke, M., Florentine, A., Javaid, M., Fernando, N., et al. 2016. Influence of selected environmental factors on seed germination and seedling survival of the arid zone invasive species tobacco bush (*Nicotiana glauca* R. Graham). *Rangeland Journal* 38: 417-425. <https://doi.org/10.1071/RJ16022>
- Gao, C., Montoya, L., Xu, L., Madera, M., Hollingsworth, J., Purdom, E., Hutmacher, R., et al. 2019. Strong succession in arbuscular mycorrhizal fungal communities. *ISME Journal* 13: 214-226. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0264-0>
- GBIF 2023. *Backbone Taxonomy. Checklist dataset. Carpobrotus edulis* (L.) N.E.Br. in GBIF Secretariat. [usado 6 septiembre 2024]. <https://doi.org/10.15468/39omei>
- Gioria, M., Hulme, P., Richardson, D., Pyšek, P. 2023. Why are invasive plants successful? *Annual Review of Plant Biology* 74: 635-670. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-070522-071021>
- GISD 2023. *Global Invasive Species Database*. [usado 6 septiembre 2024]. Disponible en: <http://www.iucngisd.org/gisd/search.php>
- Glynou, K., Ali, T., Buch, A., Kia, S., Ploch, S., Xia, X., Çelik, A., et al. 2016. The local environment determines the assembly of root endophytic fungi at a continental scale. *Environmental Microbiology* 18: 2418-2434. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13112>
- Godoy, O., Valladares, F., Castro-Díez, P. 2012. The relative importance for plant invasiveness of trait means, and their plasticity and integration in a multivariate framework. *New Phytologist* 195: 912-922. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04205.x>
- Guo, K., Pyšek, P., van Kleunen, M., Kinlock, N., Lucanová, M., Leitch, I., Pierce, S., et al. 2024. Plant invasion and naturalization are influenced by genome size, ecology and economic use globally. *Nature Communications* 15: 1330. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-45667-4>
- Hall, E., Bernhardt, E., Bier, R., Bradford, M., Boot, C., Cotner, J., del Giorgio, P., et al. 2018. Understanding how microbiomes influence the systems they inhabit. *Nature Microbiology* 3: 977-982. <https://doi.org/10.1038/s41564-018-0201-z>
- Hart, M., Reader, R., Klironomos, J. 2001. Life-history strategies of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to their successional dynamics. *Mycologia* 93: 1186-1194. <https://doi.org/10.1080/00275514.2001.12063251>
- Hierro, J., Maron, J., Callaway, R. 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology* 93: 5-15. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00953.x>
- Jin, J., Krohn, C., Franks, A., Wang, X., Wood, J., Petrovski, S., McCaskill, M., et al. 2022. Elevated atmospheric CO₂ alters the microbial community composition and metabolic potential to mineralize organic phosphorus in the rhizosphere of wheat. *Microbiome* 10: 12. <https://doi.org/10.1186/s40168-021-01203-w>
- Kamutando, C., Vikram, S., Kamgan-Nkuekam, G., Makhallanyane, T., Greve, M., Le Roux, J., Richardson, D. et al. 2017. Soil nutritional status and biogeography influence rhizosphere microbial communities associated with the invasive tree *Acacia dealbata*. *Scientific Reports* 7: 6472. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-07018-w>
- Kato-Noguchi, H., Kobayashi, A., Ohno, O., Kimura, F., Fujii, Y., Suenaga, K. 2014. Phytotoxic substances with allelopathic activity may be central to the strong invasive potential of *Brachiaria brizantha*. *Journal of Plant Physiology* 171: 525-530. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.11.010>
- Khan, S., Srivastava, S., Karnwal, A., Malik, T. 2023. *Streptomyces* as a promising biological control agents for plant pathogens. *Frontiers in Microbiology* 14: 1285543. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1285543>
- Kim, J., Roh, A., Choi, S., Kim, E., Choi, M., Ahn, B., Kim, S., et al. 2016. Soil pH and electrical conductivity are key edaphic factors shaping bacterial communities of greenhouse soils in Korea. *Journal of Microbiology* 54: 838-845. <https://doi.org/10.1007/s12275-016-6526-5>
- Kloos, K., Fesefeldt, A., Gliesche, C., Bothe, H. 1995. DNA-probing indicates the occurrence of denitrification and nitrogen-fixation genes in *Hyphomicrobium* - distribution of denitrifying and nitrogen-fixing isolates of *Hyphomicrobium* in a sewage-treatment plant. *FEMS Microbiology Ecology* 18: 205-213. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.1995.tb00177.x>
- Korpeläinen, H., Pietiläinen, M. 2023. What makes a good plant invader? *Life-Basel* 13: 1596. <https://doi.org/10.3390/life13071596>
- Kourtev, P., Ehrenfeld, J., Huang, W. 2002. Enzyme activities during litter decomposition of two exotic and two native plant species in hardwood forests of New Jersey. *Soil Biology and Biochemistry* 34: 1207-1218. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00057-3](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00057-3)
- Kucuk, C. 2020. In vitro exopolysaccharide production of some soil bacterial isolated from soil affected by salt. *European Journal of Biology and Biotechnology* 14: 1-6. <https://doi.org/10.24018/ejbio.2020.14.56>
- Kuebbing, S., Classen, A., Simberloff, D. 2014. Two co-occurring invasive woody shrubs alter soil properties and promote subdominant invasive species. *Journal of Applied Ecology* 51: 124-133. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12161>
- Lanfranco, L., Fiorilli, V., Gutjahr, C. 2018. Partner communication and role of nutrients in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* 220: 1031-1046. <https://doi.org/10.1111/nph.15230>
- Leys, N., Ryngaert, A., Bastiaens, L., Verstraete, W., Top, E., Springael, D. 2004. Occurrence and phylogenetic diversity of *Sphingomonas* strains in soils contaminated with polycyclic aromatic hydrocarbons. *Applied and Environmental Microbiology* 70: 1944-1955. <https://doi.org/10.1128/AEM.70.4.1944-1955.2004>
- Liu, Z., Yu, Z., Song, B., Li, Y., Fang, J., Guo, Y., Jin, J., Adams, J. 2023. Elevated CO₂ and temperature increase arbuscular mycorrhizal fungal diversity, but decrease root colonization, in maize and wheat. *Science of the Total Environment* 873: 162321. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.162321>
- Lopez, B.E., Allen, J.M., Dukes, J.S., Lenoir, J., Vilà, M., Blumenthal, D.M., Beaury, E.M., et al. 2022. Global environmental changes more frequently offset than intensify detrimental effects of biological invasions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119: e2117389119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2117389119>

- Mangla, S., Inderjit, Callaway, R. 2008. Exotic invasive plant accumulates native soil pathogens which inhibit native plants. *Journal of Ecology* 96: 58-67. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01312.x>
- McLeod, M., Cleveland, C., Lekberg, Y., Maron, J., Philippot, L., Bru, D., Callaway, R. 2016. Exotic invasive plants increase productivity, abundance of ammonia-oxidizing bacteria and nitrogen availability in intermountain grasslands. *Journal of Ecology* 104: 994-1002. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12584>
- Mengual, C., Schoebitz, M., Caravaca, F., Roldán, A. 2016. Assessment of the potential role of *Streptomyces* strains in the revegetation of semiarid sites: the relative incidence of strain origin and plantation site on plant performance and soil quality indicators. *Biology and Fertility of Soils* 52: 53-64. <https://doi.org/10.1007/s00374-015-1052-x>
- Meyer, S., Franke, J., Baughman, O., Beckstead, J., Geary, B. 2014. Does *Fusarium*-caused seed mortality contribute to *Bromus tectorum* stand failure in the Great Basin? *Weed Research* 54: 511-519. <https://doi.org/10.1111/wre.12094>
- Novoa, A., Rodríguez, R., Richardson, D., González, L. 2014. Soil quality: a key factor in understanding plant invasion? The case of *Carpobrotus edulis* (L.) N.E.Br. *Biological Invasions* 16: 429-443. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0531-y>
- Nuccio, E., Anderson-Furgeson, J., Estera, K., Pett-Ridge, J., de Valpine, P., Brodie, E., Firestone, M. 2016. Climate and edaphic controllers influence rhizosphere community assembly for a wild annual grass. *Ecology* 97: 1307-1318. <https://doi.org/10.1890/15-0882.1>
- Okada, T., Matsubara, Y. 2012. Tolerance to *Fusarium* root rot and the changes in free amino acid contents in mycorrhizal *Asparagus* plants. *Hortscience* 47: 751-754. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.47.6.751>
- Okanya, P., Mohr, K., Gerth, K., Jansen, R., Müller, R. 2011. Marinoquinolines A-F, pyrroloquinolines from *Ohtaekwangia kribbensis* (Bacteroidetes). *Journal of Natural Products* 74: 603-608. <https://doi.org/10.1021/np100625a>
- Osburn, E., Yang, G., Rillig, M., Strickland, M. 2023. Evaluating the role of bacterial diversity in supporting soil ecosystem functions under anthropogenic stress. *ISME Communications* 3: 66. <https://doi.org/10.1038/s43705-023-00273-1>
- Osland, M.J., Chivoiu, B., Feher, L.C., Dale, L.L., Lieurance, D., Daniel, W.M., Spencer, J.E. 2023. Plant migration due to winter climate change: range expansion of tropical invasive plants in response to warming winters. *Biological Invasions* 25: 2813-2830. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03075-7>
- Poorter, H., Navas, M. 2003. Plant growth and competition at elevated CO₂: on winners, losers and functional groups. *New Phytologist* 157: 175-198. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00680.x>
- Prescott, C., Frouz, J., Grayston, S., Quideau, S., Straker, J. 2019. Rehabilitating forest soils after disturbance. In: Busse, M., Giardina, C., Morris, D., PageDumroese, D. (eds.), *Global Change and Forest Soils: Cultivating Stewardship of a Finite Natural Resource*, Vol 36, pp. 309-343. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63998-1.00013-6>
- Qiao, X., Sun, T., Lei, J., Xiao, L., Xue, L., Zhang, H., Jia, J., et al. 2022. Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to wheat yield in an agroforestry system with different tree ages. *Frontiers in Microbiology* 13: 1024128. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1024128>
- Querejeta, J., Allen, M., Caravaca, F., Roldán, A. 2006. Differential modulation of host plant $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ by native and nonnative arbuscular mycorrhizal fungi in a semiarid environment. *New Phytologist* 169: 379-387. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01599.x>
- Rahlao, S.J., Milton, S.J., Esler, K.J., Barnard, P. 2014. Performance of invasive alien fountain grass (*Pennisetum setaceum*) along a climatic gradient through three South African biomes. *South African Journal of Botany* 91:43-48. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2013.11.013>
- Richardson, D., Pyšek, P. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography-Earth and Environment* 30: 409-431. <https://doi.org/10.1191/0309133306pp490pr>
- Rodríguez-Caballero, G., Caravaca, F., Alguacil, M., Fernández-López, M., Fernández-González, A., Roldán, A. 2017. Striking alterations in the soil bacterial community structure and functioning of the biological N cycle induced by *Pennisetum setaceum* invasion in a semiarid environment. *Soil Biology and Biochemistry* 109: 176-187. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.02.012>
- Rodríguez-Caballero, G., Caravaca, F., Roldán, A. 2018. The unspecificity of the relationships between the invasive *Pennisetum setaceum* and mycorrhizal fungi may provide advantages during its establishment at semiarid Mediterranean sites. *Science of the Total Environment* 630: 1464-1471. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.02.321>
- Rodríguez-Caballero, G., Roldán, A., Caravaca, F. 2020a. Invasive *Nicotiana glauca* shifts the soil microbial community composition and functioning of harsh and disturbed semiarid Mediterranean environments. *Biological Invasions* 22: 2923-2940. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02299-1>
- Rodríguez-Caballero, G., Caravaca, F., Díaz, G., Torres, P., Roldán, A. 2020b. The invader *Carpobrotus edulis* promotes a specific rhizosphere microbiome across globally distributed coastal ecosystems. *Science of the Total Environment* 719: 137347. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137347>
- Ryu, J., Jung, J., Park, K., Song, W., Choi, B., Kweon, J. 2021. Humic acid removal and microbial community function in membrane bioreactor. *Journal of Hazardous Materials* 417: 126088. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2021.126088>
- Saia, S., Ruisi, P., Fileccia, V., Di Miceli, G., Amato, G., Martinelli, F. 2015. Metabolomics suggests that soil inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi decreased free amino acid content in roots of durum wheat grown under N-limited, P-rich field conditions. *Plos One* 10: e0129591. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129591>
- Sanz-Elorza, M., Dana-Sánchez, E.D., Sobrino-Vesperinas, E. 2004. Atlas de las plantas alóctonas invasoras en España. Dirección General para la Biodiversidad, Madrid, España.
- SCBD 2006. *Global biodiversity outlook 2*. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montréal. Canada.
- Schroeder, C., Halbrook, S., Birnbaum, C., Waryszak, P., Wilber, W., Farrer, E. 2020. *Phragmites australis* associates with belowground fungal communities characterized by high diversity and pathogen abundance. *Diversity-Basel* 12: 363. <https://doi.org/10.3390/d12090363>
- Schwartz, A., Ortiz, I., Maymon, M., Herbold, C., Fujishige, N., Vijanderan, J., Villella, W., et al. 2013. *Bacillus simplex*-a little known PGPB with anti-fungal activity-alter pea legume root architecture and nodule morphology when coinoculated with *Rhizobium leguminosarum* bv.viciae. *Agronomy-Basel* 3: 595-620. <https://doi.org/10.3390/agronomy3040595>
- Soltani, N., Khavari-Nejad, R., Yazdi, M., Shokravi, S., Fernández-Valiente, E. 2005. Screening of soil cyanobacteria for antifungal and antibacterial activity. *Pharmaceutical Biology* 43: 455-459. <https://doi.org/10.1080/13880200590963871>
- Song, Z., Zhang, R., Fu, W., Zhang, T., Yan, J., Zhang, G. 2017. High-throughput sequencing reveals bacterial community composition in the rhizosphere of the invasive plant *Flaveria bidentis*. *Weed Research* 57: 204-211. <https://doi.org/10.1111/wre.12250>
- Souza-Alonso, P., Lechuga-Lago, Y., Guisande-Collazo, A., González, L. 2022. Evidence of functional and structural changes in the microbial community beneath a succulent invasive plant in coastal dunes. *Journal of Plant Ecology* 15: 1154-1167. <https://doi.org/10.1111/wre.12250>
- Stachowicz, J., Terwin, J., Whitlatch, R., Osman, R. 2002. Linking climate change and biological invasions: Ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99: 15497-15500. <https://doi.org/10.1073/pnas.242437499>

- Sun, D., Yang, X., Wang, Y., Fan, Y., Ding, P., Song, X., Yuan, X., et al. 2022. Stronger mutualistic interactions with arbuscular mycorrhizal fungi help Asteraceae invaders outcompete the phylogenetically related natives. *New Phytologist* 236: 1487-1496. <https://doi.org/10.1111/nph.18435>
- Tabassum, S., Wang, Y., Zhang, X., Zhang, Z. 2015. Novel Mass Bio System (MBS) and its potential application in advanced treatment of coal gasification wastewater. *RSC Advances* 5: 88692-88702. <https://doi.org/10.1039/C5RA11506J>
- Tariq, M., Liu, Y., Rizwan, A., Shoukat, C., Aftab, Q., Lu, J., Zhang, Y. 2024. Impact of elevated CO₂ on soil microbiota: A meta-analytical review of carbon and nitrogen metabolism. *Science of the Total Environment* 950: 175354. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.175354>
- Thomas, V., Torres-Avila, M., Soti, P. 2023. Litter-mediated soil alterations by Guinea grass (*Megathyrsus maximus*) in semiarid rangelands. *Rangeland Ecology and Management* 90: 101-108. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2023.06.003>
- UN General Assembly 2015. *Transforming our world: the 2030 Agenda for Sustainable Development: resolution / adopted by the General Assembly, A/RES/70/1*, 21 October 2015. Available at: <https://digitallibrary.un.org/record/3923923?ln=es&v=pdf>
- Wahdan, S., Hossen, S., Tanunchai, B., Schädler, M., Buscot, F., Purahong, W. 2020. Future climate significantly alters fungal plant pathogen dynamics during the early phase of wheat litter decomposition. *Microorganisms* 8: 908. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8060908>
- Wani, Z., Kumar, A., Sultan, P., Bindu, K., Riyaz-UI-Hassan, S., Ashraf, N. 2017. *Mortierella alpina* CS10E4, an oleaginous fungal endophyte of *Crocus sativus* L. enhances apocarotenoid biosynthesis and stress tolerance in the host plant. *Scientific Reports* 7: 8598. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08974-z>
- Xu, H.W., Liu, W., Wang, S.Y., Yang, G.S., Xue, S. 2022. A global meta-analysis of the impacts of exotic plant species invasion on plant diversity and soil properties. *Science of the Total Environment* 810: 152286. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.152286>
- Zhang, C., Tayyab, M., Abubakar, A., Yang, Z., Pang, Z., Islam, W., Lin, Z., et al. 2019. Bacteria with different assemblages in the soil profile drive the diverse nutrient cycles in the sugarcane straw retention ecosystem. *Diversity-Basel* 11: 194. <https://doi.org/10.3390/d11100194>