Capítulo II
Los microorganismos del suelo: alternativa para mejorar la productividad de los sistemas ganaderos

Diana Sánchez López y Jazmín Pérez Pazos

Introducción

Uno de los mayores retos que enfrenta el sector agropecuario es el de abastecer de alimentos a la población humana que se encuentra en continuo aumento. En la década de los cincuenta, la revolución verde fue una de las actividades más exitosas, que transformó muchos países, y que tuvo como finalidad generar altas tasas de producción asociadas a la explotación intensiva, permitida por el riego y el uso masivo de fertilizantes químicos, pesticidas, herbicidas, tractores y otra maquinaria pesada (Sarandón & Flores, 2014). Si bien la intensificación agrícola ha incrementado enormemente la capacidad productiva de los agroecosistemas al suplir la demanda existente, ha provocado consecuencias como la contaminación ambiental, la degradación de los suelos y la contaminación de aguas, generadas, en gran medida, por el exceso en el uso de fertilizantes químicos como el nitrógeno y el fósforo, que son unos de los nutrientes esenciales de las plantas.

El exceso de fertilizantes químicos y herbicidas en insecticidas presentes en el suelo afecta la composición física, química y biológica de este sustrato y genera cambios en la diversidad de las poblaciones macro y microscópicas, con resultados a mediano y a largo plazo de pérdida de fertilidad, erosión y disminución de la actividad biológica del suelo (Cao et al., 2008; Creus, 2017); sin embargo, cuando hay carencia de estos se restringen severamente los rendimientos de los cultivos, de allí que el uso de los fertilizantes sea una práctica que se ha mantenido a lo largo del tiempo. Con el fin de mitigar los efectos de la fertilización, actualmente se desarrollan alternativas encaminadas a la remediación, la disminución del uso y la sustitución de estos productos químicos.

En los últimos años, en Colombia, se han desarrollado varias iniciativas de recuperación de ecosistemas enfocadas a diferentes factores, como generar ciclaje de nutrientes, promover la formación de suelos e incorporar la materia orgánica, entre otros, con el fin de activar las cadenas tróficas. Martínez et al. (2010) afirman que la hojarasca (figura 6) y los abonos verdes que se incorporan a los suelos como materia orgánica pueden incrementar la fertilidad.

Foto: Diana Sánchez L.

Figura 6. Hojarasca presente en suelo de sistemas silvopastoriles

Según Bashan et al. (2015), la reforestación de áreas erosionadas es esencial para revertir los impactos provocados, debido a que la carencia de vegetación conlleva problemas ambientales y genera riesgos para la salud de la población (Pineda, Gil, Figueroa & Morales, 2017). En el mismo sentido, la incorporación de microorganismos al suelo, que incluye lombrices de tierra, nematodos, protozoos, organismos filamentosos, levaduras, hongos, microalgas y una gran diversidad de bacterias, incluidos los actinomicetos, el grupo Archaea, los quimio y fotolitotrofos y una gran cantidad de formas aun no cultivables (Paul, Harris, Klug & Ruess,

1999) (figura 7), se está desarrollando como una alternativa promisoria para mejorar la estabilidad de los ecosistemas y las condiciones físicoquímicas del suelo (Sánchez-López, Gómez-Vargas, Garrido-Rubiano & Bonilla-Buitrago, 2012; Sánchez & Bonilla, 2014; Sánchez, Pérez & Hinestroza, 2016).

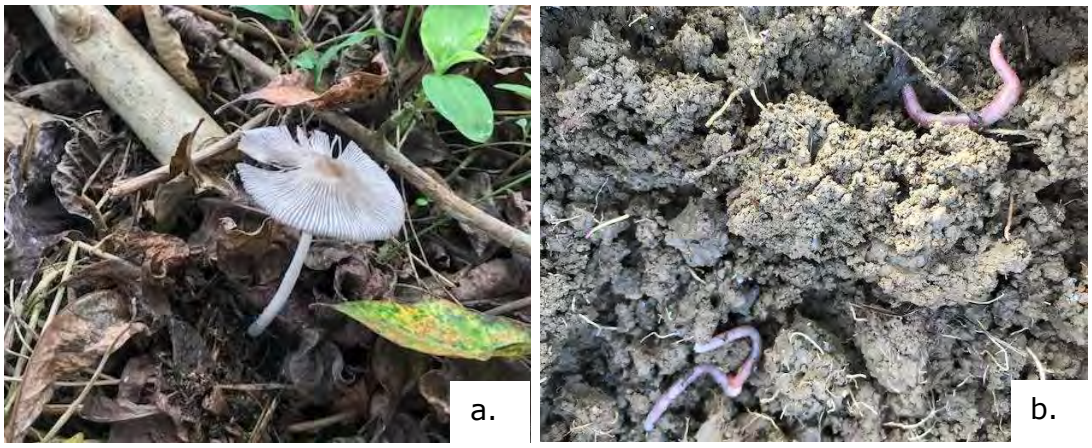
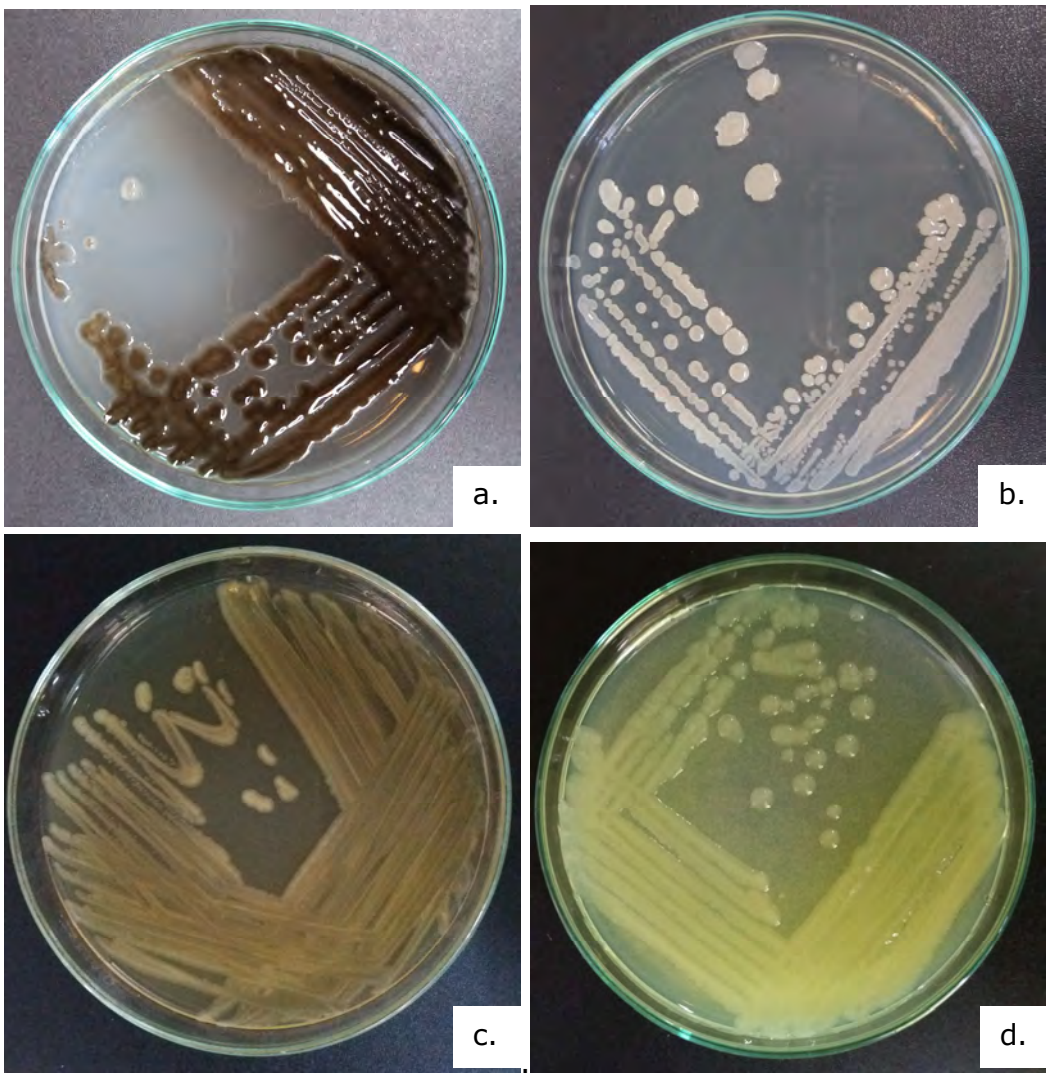


Figura 7. Microorganismos asociados al suelo. a. Hongos en setas; b. Lombrices de tierra

Entre las diferentes formas de vida presentes en el suelo, Kloepper, Leong, Teintze y Schroth (1980) destacan el grupo de bacterias benéficas para las plantas denominadas rizobacterias promotoras del crecimiento de las plantas (PGPR, por su sigla en inglés), las cuales, a través de diferentes mecanismos directos como la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico (Pérez, Carmona, Zamudio, Rivera & Calva, 2017), la solubilización de fósforo (Sánchez-López et al., 2012) y la producción de compuestos estimulantes del crecimiento fitohormonas (Glick, 2014), promueven el crecimiento vegetal mediante el incremento de la toma de agua y minerales, mejorando así el desarrollo radicular (Angulo-Castro et al., 2018). Indirectamente, las PGPR pueden contribuir, mediante la inducción de la resistencia sistémica a fitopatógenos (Rodríguez, Dardanelli & Ruíz-Saínz, 2007), metales, inundaciones, sequía, salinidad y marchitez de flores (Glick, 2014), al control biológico de enfermedades y la producción de antibióticos y sideróforos (Liu, McInroy, Hu & Kloepper, 2018; Santoyo, Valencia-Cantero, Orozco-Mosqueda, Peña-Cabriales & Farías-

Rodríguez, 2010). También actúan como agentes impulsores del ciclo de nutrientes; regulan la dinámica de la materia orgánica del suelo, el secuestro de carbono y la emisión de gases de invernadero; modifican la estructura física del suelo y el régimen de agua, y mejoran la eficiencia en la toma de nutrientes por las plantas (Singh, Pandey & Singh, 2011).

Estos microorganismos habitan el suelo y la rizósfera, y pueden ser endófitos asociados a diferentes partes de la planta como filoplano (en hojas), laimosfera caulosfera (en tallos), carposfera (en frutos), espermosfera (en semillas) y anósfera (en flores) (Clay & Holah, 1999), en donde permanecen desde la germinación de la semilla hasta el desarrollo de la fruta (Khan, Hussain, Al-Harrasi, Al-Rawahi & Lee, 2015). Los géneros de PGPR ampliamente reportados incluyen *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Stenotrophomonas*, *Acetobacter*, *Burkholderia*, *Bacillus*, *Paenibacillus*, *Rhizobium* (figura 8) y algunos miembros de las Enterobacteriaceae, géneros que han sido utilizados como biofertilizantes, agentes de biocontrol, fitoestimuladores y biorremediadores. Pérez, Rojas y Fuentes (2010) reportan el aislamiento de diferentes morfotipos de bacterias endófitas asociadas a raíces del pasto Colosuana en tres localidades del departamento de Sucre, Colombia; presentan una densidad poblacional que osciló entre 3,1 a 6,2 x 10^5 UFC.raíz-1, 4,2 a 6,7 x 10^5 UFC.raíz-1 y 3,2 a 5,0 x 10^5 UFC.raíz-1 para los municipios de Corozal, Sampués y Tolú respectivamente.



Fotos: Diana Sánchez L.

Figura 8. Microorganismos benéficos asociados a la rizósfera (colonias macroscópicas). a. *Azotobacter chroococcum*; b. *Bacillus licheniformis*; c. *Stenotrophomonas maltophilia*; d. *Azotobacter vinelandii*

El uso de microorganismos eficientes en la agricultura y la ganadería sostenible es un importante cambio de paradigma, el cual se necesita y debe ser aceptado para contribuir a mejorar la calidad de los suelos y mitigar el grave impacto ambiental

generado por las inadecuadas prácticas de cultivo, con el objetivo de incrementar la productividad de los cultivos y, por ende, la calidad de vida de los productores.

Grupos funcionales

Microorganismos solubilizadores de fósforo

Los microorganismos solubilizadores de fosfato están involucrados en un amplio rango de procesos que afectan la transformación del fósforo y son componentes integrales del ciclo edáfico de este nutriente (Fankem, Nwaga, Deubel, Dieng & Merbach, 2006). Estos microorganismos solubilizan el fosfato inorgánico insoluble que se encuentra en el suelo y de esta forma puede ser absorbido por las raíces de las plantas (Pérez, De la Ossa & Montes, 2012b).

Existen varios géneros bacterianos reconocidos como solubilizadores: Pseudomonas, Micrococcus, Bacillus, Bradyrhizobium, Delftia, Burk-holderia, Chryseobacterium, Erwinia, lavobacterium, Thiobacillus, Sinor-hizobium, Mesorhizobium, Klebsiella y Ralstonia, entre otros (Paredes & Espinosa, 2010).

Guang-Can, Shu-Jun, Miao-Ying y Guang-Hui (2008) reportaron que las bacterias solubilizadoras de fosfatos (BSF) que se encuentran en el suelo son del 1 al 50 % de la población de microorganismos, en comparación con los hongos y actinomicetos que se encuentra en un porcentaje bajo (Banik & Dey, 1982; Kucey, Janzen & Leggett, 1989; Gyaneshwar, Naresh, Kumar, Parekh & Poole, 2002). Las bacterias que se encuentran en el suelo pueden ser de vida libre o estar asociadas a alguna planta (simbiótica); estas bacterias se establecen y permanecen en la rizósfera de la planta favoreciendo su crecimiento y su desarrollo por medio de la solubilización de fosfatos minerales, entre los cuales se pueden destacar rocas fosfóricas, fosfatos bicálcicos y fosfatos tricálcicos (Restrepo-Franco et al., 2015). Entre las BSF, cabe mencionar las que, además de aumentar la disponibilidad de fósforo inorgánico en el suelo, incrementan el rendimiento vegetal. Lara-Mantilla, Peñata y Luis (2015) evaluaron biofertilizantes con capacidad solubilizadora de fosfatos en consorcios formados por bacterias nativas de los géneros *Burkholderia, Pseudo-monas* y *Pantoea* en la gramínea *Dichanthium aristatum* (pastos Angleton) y obtuvieron beneficios notables

en diversos parámetros biométricos, como área foliar, longitud de la raíz y peso seco. Esta planta es muy apetecible por el ganado y es utilizada en la fabricación de heno para suplir las necesidades alimenticias de los animales en sistemas de producción de carne o leche (Cuadrado, Mejía, Contreras, Romero & García, 2003).

Los hongos solubilizadores de fosfatos (HSF) pertenecen a la biota del suelo, y su cantidad depende de la profundidad y las condiciones nutricionales del suelo (Chakraborty, Chakraborty, Saha, Sunar & Dey, 2010). Una diversidad de géneros de hongos en suelo ha sido reportada como solubilizadores de fosfatos insolubles, entre los cuales se pueden destacar *Aspergillus, Mucor, Fusarium, Paecillomyces, Penicillium, Rhizopus, Sclerotium, Talaromyces, Sytalidium* y *Trichocladium* (figura 9) (Pérez et al., 2012b; Muleta, Assefa, Börjesson & Granhall, 2013; Oliviera et al., 2008).

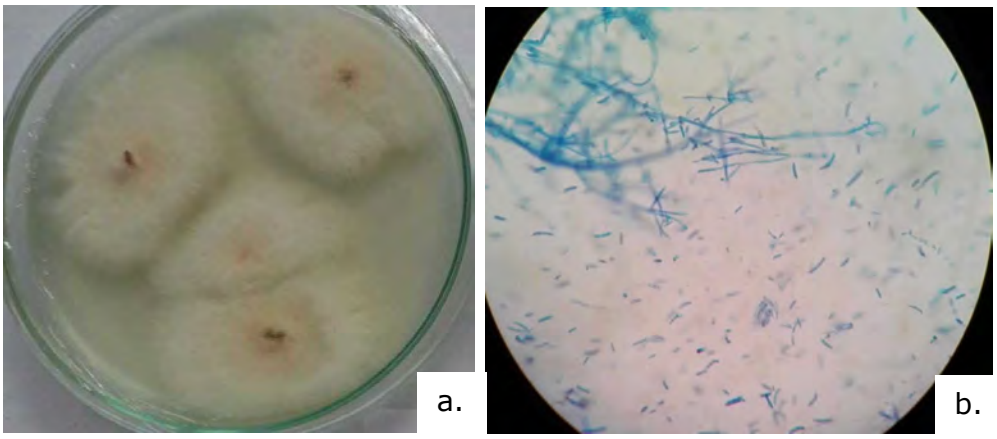
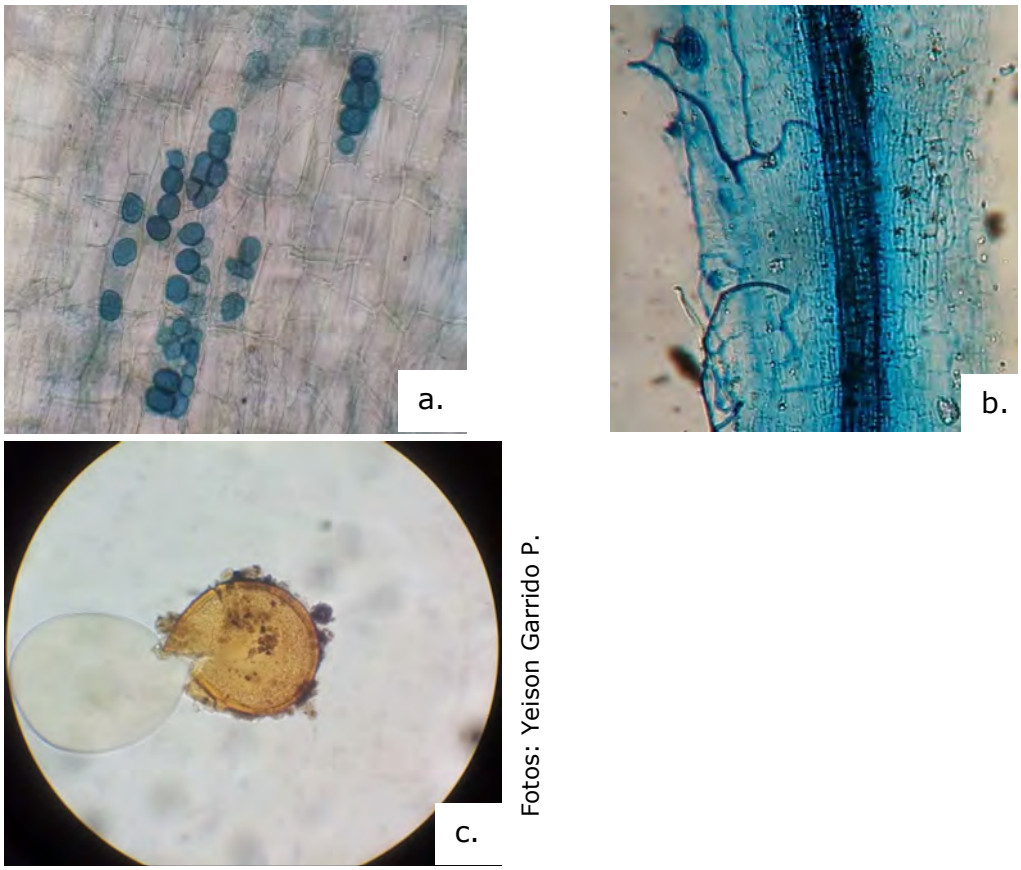


Figura 9. Hongos asociados a la rizosfera. a. Colonias macroscópicas de *Fusarium* sp.; b. Esporas e hifas de *Fusarium* sp.

Dentro de este grupo de microorganismos, las asociaciones simbióticas establecidas entre hongos y raíces, denominadas micorrizas, y entre estas las micorrizas arbusculares (MA) (figura 10), son consideradas como una comunidad biológica diversa y activa, esencial para incrementar la sostenibilidad de los agroecosistemas (Pérez, Sierra & Montes, 2011). La simbiosis permite a las plantas obtener nutrientes minerales del suelo, mejorar su tolerancia a estreses bióticos y abióticos, reducir la competencia entre plantas mediante la

transferencia de carbono a través de la red de hifas extrarradical y así pueden mejorar la productividad de la planta (Simard & Durall, 2004). Pérez y Vertel (2010) informan que la colonización de las micorrizas arbusculares (HMA) en raíces del pasto Colosuana (*Bothriochloa pertusa* [L.] A. Camus) se encuentra determinada por diversas condiciones, como los factores fisicoquímicos, las condiciones climáticas y las prácticas agronómicas. De igual forma, Pérez, Botero y Cepero (2012a) reportan la caracterización de hongos formadores de HMA en la rizósfera del pasto Colosuana en fincas ganaderas del municipio de Corozal, departamento de Sucre, con un 96,9 % correspondiente a características similares al género *Glomus* sp. y 3,1 % al género *Gigaspora* sp.



Fotos: Yeison Garrido P.

Figura 10. Asociaciones simbióticas establecidas entre hongos y plantas micorrizas arbusculares: a. Esporas presentes en células de raíz; b. Micelio de endomicorriza en tejidos radiculares; c. Espora de *Glomus* sp.

Microorganismos fijadores de nitrógeno

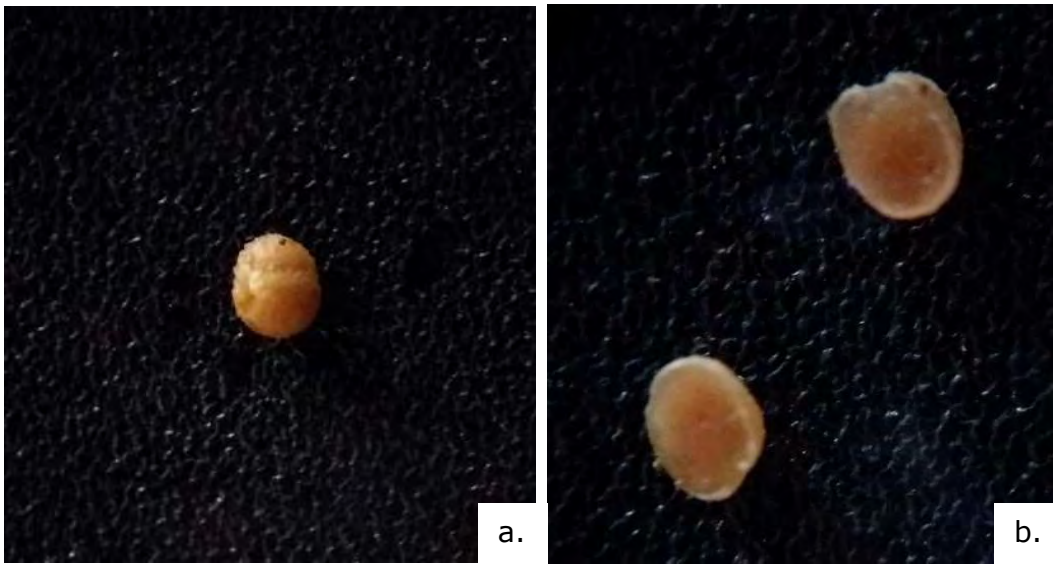
El nitrógeno (N) es un componente importante de las proteínas y ácidos nucleicos, y por lo tanto es un nutriente esencial para el crecimiento de las plantas (Pajares & Bohannan, 2016). El N existe en múltiples estados de oxidación y formas químicas en la naturaleza, de las cuales unas pocas son asimiladas. Cerca del 60 % del nitrógeno presente en el suelo no es absorbido por las plantas y la mayor parte se infiltra en las aguas subterráneas (Tkacz & Poole, 2015), de allí que el requerimiento de este elemento en los cultivos sea constante. En la atmósfera existe una importante fuente de nitrógeno atmosférico, el cual puede ser incorporado al suelo por medio de la acción de los microorganismos.

La fijación biológica de nitrógeno (FBN) se define como la reducción del nitrógeno atmosférico a amonio (NH4), y es realizada por un grupo de bacterias que han desarrollado sistemas enzimáticos complejos para la reducción del N2 a NH4 (Vessey, 2003; Hayatsu, Tago & Saito, 2008; Rueda et al., 2015). Entre los microorganismos fijadores de nitrógeno de vida libre o asimbióticos reportados se pueden destacar las bacterias del género *Azotobacter, Azospirrillus, Pseudomonas, Bacillus, Beijerinckia, Derxia, Azospirillum, Herbaspirillum, Burkholderia, Gluconacetobacter, Azoarcus, Bacillus, Paenibacillus, Klebsiella, Enterobacter, Pantoea, Citrobacter* y *Serratia* (Pedraza, Bellone, de Bellone, Sorte & dos Santos Teixeira, 2010; Baldani, Reis, Videira, Boddey & Baldani, 2014; Reed, Yang & Thornton, 2015).

El otro grupo son los simbióticos, que además del aporte de nitrógeno que hacen a través de la FBN son capaces de colonizar la rizósfera o tejidos de raíces, lo cual resulta en una interacción beneficiosa para el crecimiento de las plantas (Döbereiner, Baldani & Reis, 1995; Cely et al., 2016); además proveen a la planta de nitrógeno a cambio de carbono y de un hábitat de protección. Entre estos microorganismos se destacan las especies *Rhizobium, Bradyrhizobium, Mesorhizobium, Sinorhizobium* y *Allorhizobium*, que tiene la capacidad de asociarse con las raíces de diferentes leguminosas formando nódulos para la fijación biológica del nitrógeno (figura 11) (Wei, Wang, Tan, Zhu & Chen, 2002).

Figura 11. Raíces de leguminosas con nódulos de bacterias fijadoras de nitrógeno. a. Nódulos de *Desmodium* sp.; b. Nódulos de *Teramnus labialis*

Las leguminosas son ricas como fuente de proteínas para la alimentación humana y para el ganado (Becker et al., 2016). La producción de plantas leguminosas depende, en gran medida, de la fijación de nitrógeno molecular que realiza en simbiosis con especies específicas del género *Rhizobium*. Solo se conocen los simbiontes para aproximadamente el 1 % de las leguminosas que forman nódulos fijadores de nitrógeno (Villanueva & Quintana, 2012). La efectividad de los nódulos se evidencia mediante la presencia de una coloración rojiza en el interior de los nódulos, característica de la proteína leghemoglobina (figura 12). Para el Caribe húmedo colombiano se destacan las leguminosas *Desmodium* sp. y *Teramnus labialis* que, junto con las pasturas, se constituye en uno de los principales alimentos para el ganado destinado a producción de carne.



Fotos: Diana Sánchez L.

Figura 12. Nódulos de *Teramnus labialis*: a. Nódulo radical; b. Coloración rojiza en el interior de los nódulos funcionales, característica de la proteína leghemoglobina

Se ha calculado que el total de N_2 fijado por los microorganismos FBN es del orden de 1.011 kg por año, alrededor del 60 % del nitrógeno fijado de nuevo en el suelo (Rueda et al., 2015), hecho que perfila a estos microorganismos como una alternativa sustentable para la incorporación de nitrógeno en los sistemas agrícolas.

Microorganismos productores fitohormonas

Las principales fitohormonas son las auxinas, giberelinas, citoquininas, etileno y ácido abscísico (Zahir, Arshad & Frankenberger, 2003). Estas moléculas son sintetizadas por las plantas y también son obtenidas del suelo a través de los microorganismos que tienen la capacidad de síntesis y excreción de sustancias fitoestimuladoras e incluso pueden activar compuestos orgánicos que brindan inmunidad vegetal, como el ácido jasmónico, el ácido salicílico y las fitoalexinas (Ahmad, Ahmad & Khan, 2008).

Una de las fitohormonas ampliamente reportadas son las auxinas (ácido indol-3-acético) (AIA) (Khalid, Arshad & Zahir, 2004). Estas hormonas están asociadas

a efectos directos en el desarrollo y la regulación de la planta e influyen de forma decisiva en procesos como la división celular, la diferenciación vascular, la formación de raíces adventicias, la dominancia apical y el desarrollo de frutos (Azcón-Bieto & Talón, 2008). Diversas PGPR producen AIA, entre las cuales se destacan *Azospirrillus brasilense,* reportada en plantas de sorgo, con efecto de promotor de crecimiento (peso fresco y peso seco) (Sevilla, Burris, Gunapala & Kennedy, 2001); *Bacillus amyloliquefaciens* en plantas maíz (*Zea mays*), con efecto promotor de elongación de raíces (Patten & Glick, 2002); *Burkholderia cepacia* RRE25, reportada en plantas de arroz (*Oryza sativa*), con efecto promotor de elongación de raíces, brotes y número de raíces (Singh, Malik & Singh, 2013); *Bacillus amyloliquefaciens* KISA 34 y *Bacillus subtilis* KISA 71, reportadas en pasto Kikuyo (*Pennisetum clandestinum*), con efecto de promotor de crecimiento (peso fresco y peso seco) y elongación de raíces (Sánchez et al., 2016); *Pantoea deleyi* ACSA12, *Enterobacter amnigenus* ACSA14 y *Serratia liquefaciens* ACSA19, que alivianan los efectos bajo condiciones de estrés salino en *Acacia decurrens* (Sánchez & Bonilla, 2014).

Las giberelinas (GA) son fitohormonas involucradas en el crecimiento de los tallos por la estimulación en la división y la elongación celular, que favorece los procesos de crecimiento y desarrollo de los frutos y la inducción de germinación de semillas. Estas GA estimulan la producción de numerosas enzimas, en particular la α-amilasa, las cuales incrementan la hidrolisis del almidón, fructano, sacarosa y el ácido giberélico (AG3), que rompe la latencia de las semillas (Davies, 2010). Se han podido identificar 121 giberelinas en plantas, bacterias y hongos, de las cuales solo tres poseen actividad biológica (GA1, GA3 y GA4); las restantes giberelinas identificadas son precursores o metabolitos (Hedden, 1999). Entre los microorganismos reportados como productores de estas fitohormonas se encuentran *Acetobacter diazotrophicus, Herbaspirillum seropedicae, Bacillus* sp., *Azospirillum lipoferum, Azospirillum brasilense, Rhizobium* sp., *Bradyrhizobium* sp., *Bacillus pumilus* y *Bacillus licheniformis* (Bottini, Cassán & Piccoli, 2004).

Las citoquininas son hormonas que estimulan la división celular en los tejidos no meristemáticos y presentan diversos efectos a destacar como la dominancia apical, ya que estimulan el crecimiento de yemas laterales e inhiben la apical, y

estimulan la formación de raíces y tallos; en conjunto con las auxinas, estimulan la proliferación de células meristemáticas y la expansión de cotiledones (Davies, 2010). Se ha reportado la síntesis de este tipo de fitohormonas en las bacterias *Halomonas desiderata*, *Proteus mirabilis*, *P. vulgaris*, *Klebsiella pneumoniae*, *Bacillus megaterium, B. cereus, B. subtilis, B. licheniformis* y *Pseudomonas aeruginosa* (Hussain & Hasnain, 2009).

Microorganismos productores sideróforos

El hierro (Fe) es un elemento esencial en los seres vivos porque actúa como catalizador de diferentes funciones celulares, como la síntesis de ADN, la respiración, la transferencia de electrones y es cofactor en procesos enzimáticos (Aguado-Santacruz, Moreno-Gómez, Jiménez-Francisco, García-Moya & Preciado-Ortiz, 2012). Tanto los microorganismos como las plantas bajo condiciones de déficit de hierro han desarrollado una estrategia de obtención de este elemento, que es la producción de sideróforos (Ali & Vidhale, 2013; Ahmed & Holmström, 2014).

Los sideróforos son componentes orgánicos de bajo peso molecular que tienen como función principal ser agentes quelantes de Fe para hacerlo disponible (Ali & Vidhale, 2013; Ahmed & Holmström, 2014). Adicionalmente, los sideróforos producidos por microorganismos del suelo pueden promover la disolución mineral en las fases insolubles del suelo e inmovilización de metales (Kraemer, 2004; Shirvani & Nourbakhsh, 2010). En las plantas, los sideróforos han sido reportados como agentes de control biológico, puesto que son considerados inhibidores del crecimiento de varios hongos fitopatógenos como *Phytophthora parasitica, Phythium ultimum, Fusarium oxysporum* y *Sclerotinia sclerotiorum* (Ali & Vidhale, 2013; Ortiz-Texon, Delgadillo-Martínez, Rodríguez-Mendoza & Calderón-Zavala, 2016).

En las bacterias catalogadas como promotoras de crecimiento vegetal, la producción de sideróforos se constituye en un mecanismo indirecto de promoción de crecimiento, puesto que el incremento de absorción de hierro promueve el crecimiento de raíces y tallos (Verma, Singh & Prakash, 2011). Adicionalmente, los sideróforos son considerados catalizadores en procesos de asimilación de nitrógeno, ya que la nitrogenasa es un complejo enzimático

dependiente del hierro, por tanto, los sideróforos favorecen el proceso de fijación del nitrógeno en microorganismos con esta capacidad (Neilands, 1995). Dentro de los géneros bacterianos que producen sideróforos se destacan *Azotobacter, Bacillus, Enterobacter, Serratia, Azospirillum, Pseudo-monas* y *Rhizobium* (Glick, Patten, Holguin & Penrose, 1999; Ali & Vidhale, 2013).

Microorganismos productores de antibióticos

Los antibióticos comprenden un grupo diverso de compuestos orgánicos de bajo peso molecular que afectan el crecimiento de microorganismos que no presentan resistencia a estas sustancias (Silveira, Ambrosini & Passaglia, 2012). En el suelo se encuentra una gran cantidad de microorganismos, capaces de sintetizar moléculas con capacidad antibiótica, las cuales se producen generalmente en respuesta a condiciones de estrés ambiental y competencia con otros microorganismos (Wilson, Salyers, Whitt & Winkler, 2011).

La producción de antibióticos es otro de los mecanismos asociados a las bacterias promotoras del crecimiento vegetal, las cuales actúan como agentes biocontroladores de microorganismos fitopatógenos (Glick et al., 1999). El mecanismo principal de la actividad de los antibióticos está basado en la secreción de moléculas, generalmente policétidos y lipopéptidos (Fernando, Nakkeeran & Zhang, 2005), que destruyen o reducen el crecimiento o la actividad metabólica del patógeno objetivo (Silveira et al., 2012). Entre los antibióticos sintetizados por microorganismos que pueden causar supresión en patógenos se destacan el ácido fenazina-1-carboxílico, 2,4-diacetilfloroglucinol, oomicina, pirrol-atina, pirrol-nitrina, ficocianina, kanosamina, zwittermicina-A y pantocina (Fernando et al., 2005; Ramadan, AbdelHafez, Hassan & Saber, 2016). Junto con la acción antipatógena directa, los antibióticos producidos por las bacterias también están relacionados con el proceso de resistencia sistémica inducida (ISR) en el sistema de la planta (Fernando et al., 2005). Entre los géneros reportados como productores de antibióticos, se encuentran *Pseudomonas, Bacillus, Azospirillum, Rhizobium* y *Serratia* (Fernando et al., 2005).

Conclusión

Los microorganismos del suelo le dan formación y estabilidad e influyen positivamente en el ecosistema, dándole un equilibrio, ya que proporcionan una fuente de nitrógeno para las plantas y son necesarios para evitar la degradación y la pérdida de nutrientes, debido a sus diversas funciones; así mismo, exhiben la producción de polisacáridos y compuestos orgánicos que forman agregados en las capas del suelo y contribuyen a su conservación, por lo cual se convierten en la vida de suelo.

Referencias

Aguado-Santacruz, G. A., Moreno-Gómez, B., Jiménez-Francisco, B., García-Moya, E. & Preciado-Ortiz, R. E. (2012). Impacto de los sideróforos microbianos y fitosidéforos en la asimilación de hierro por las plantas: una síntesis. *Revista Fitotecnia Mexicana, 35*(1), 9-21.

Ahmad, F., Ahmad, I. & Khan, M. S. (2008). Screening of free-living rhizospheric bacteria for their multiple plant growth promoting activities. *Microbiological Research, 163*(2), 173-81.

Ahmed, E. & Holmström, S. J. (2014). Siderophores in environmental research: roles and applications. *Microbial Biotechnology, 7*(3), 196-208. doi.org/10.1111/1751-7915.12117

Ali, S. S. & Vidhale, N. N. (2013). Bacterial siderophore and their application: a review. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences, 2*(12), 303-312.

Angulo-Castro, A., Ferrera-Cerrato, R., Alarcón, A., Almaraz-Suárez, J. J., Delgadillo-Martínez, J., Jiménez-Fernández, M. & García-Barradas, O. (2018). Crecimiento y eficiencia fotoquímica del fotosistema II en plántulas de 2 variedades de Capsicum annuum L. inoculadas con rizobacterias u hongos micorrícicos arbusculares. *Revista Argentina de Microbiología, 50*(2), 178-188. doi.org/10.1016/j.ram.2017.03.011

Azcón-Bieto, J. & Talón, M. (2008). *Fundamentos de fisiología vegetal*. Barcelona, España: McGraw-Hill Interamericana de España, S. L.

Baldani, J. I., Reis, V. M., Videira, S. S., Boddey, L. H., & Baldani, V. L. D. (2014). The art of isolating nitrogen-fixing bacteria from non-leguminous plants using N-free semi-solid media: a practical guide for microbiologists. *Plant and Soil, 384*(1-2), 413-431. doi: 10.1007/s11104-014-2186-6.

Banik, S. & Dey, B. (1982). Available phosphate content of an alluvial soil as influenced by inoculation of some isolated phosphate-solubilizing microorganisms. *Plant and Soil, 69*(3), 353-364. doi: 10.1007/BF02372456.

Bashan, Y., Puente, E., Salazar, B., De-Bashan, L., Bacilio, M., Hernández, J. … Bethlenfalvay, G. (2015). Reforestación de tierras erosionadas en el desierto: el papel de las bacterias promotoras de crecimiento en plantas y la materia orgánica. *Suelos Ecuatoriales, 35*(1), 70-77.

Becker, C. J., Galdo, Y., Ramos, Y., Peña, Y., Mirabal, A., Quintana, M. & Puentes, A. (2016). Rizobios aislados de leguminosas forrajeras de un ecosistema ganadero árido de Holguín, Cuba. Nodulación y evaluación morfocultural (Fase I). Cuban *Journal of Agricultural Science, 50*(4), 607-617.

Bottini, R., Cassán, F. & Piccoli, P. (2004). Gibberellin production by bacteria and its involvement in plant growth promotion and yield increase. *Applied Microbiology and Biotechnology, 65*(5), 497-503. doi:10.1007/s00253-004-1696-1

Cao, C., Jiang, D., Teng, X., Jiang, Y., Liang, W. & Cui, Z. (2008). Soil chemical and microbiological properties along a chronosequence of Caragana microphylla Lam. plantations in the Horqin sandy land of Northeast China. *Applied Soil Ecology, 40*(1), 78-85.

Cely, M. V. T., Siviero, M. A., Emiliano, J., Spago, F. R., Freitas, V. F., Barazetti, A. R. & Andrade, G. (2016). Inoculation of Schizolobium parahyba with Mycorrhizal Fungi and Plant Growth-Promoting Rhizobacteria Increases Wood Yield under Field Conditions. *Frontiers in Plant Science, 7*, 1708. doi:10.3389/fpls.2016.01708.

Chakraborty, B. N., Chakraborty, U., Saha, A., Sunar, K. & Dey, P. L. (2010). Evaluation of phosphate solubilizers from soils of North Bengal and their diversity analysis. *World Journal of Agricultural Sciences, 6*(2), 195-200.

Clay, K. & Holah, J. (1999). Fungal endophyte symbiosis and plant diversity in successional fields. *Science, 285*(5434), 1742-1744.

Creus, C. M. (2017). Inoculantes microbianos: piezas de un rompecabezas que aún requiere ser ensamblado. *Revista Argentina de Microbiología, 49*(3), 207-209. doi: 10.1016/j.ram.2017.07.001

Cuadrado, H., Mejía, S., Contreras, A., Romero, A. & García, J. (2003). *Manejo agronómico de algunos cultivos forrajeros y técnicas para su conservación en la costa Caribe colombiana*. Cereté, Colombia: Corpoica, Pronatta.

Davies, P. J. (2010). The plant hormones: their nature, occurrence, and functions. En P. J. Davies (Ed.), *Plant hormones* (pp. 1-15). Dordrecht, Holanda: Springer.

Döbereiner, J., Baldani, V. L. & Reis, V. M. (1995). Endophytic occurrence of diazotrophic bacteria in non-leguminous crops. En I. Fendrik, M. Del Gallo, J. Vanderleyden & M. De Zamaroczy (eds.), *Azospirillum VI and related microorganisms* (pp. 3-14). Berlin, Alemania: Springer.

Fankem, H., Nwaga, D., Deubel, A., Dieng, W. & Merbach, W. (2006). Occurrence and functioning of phosphate solubilizing microorganisms from oil palm tree (*Elaeis guineensis*) rhizosphere in Cameroon. *African Journal of Biotechnology, 5*(24), 2450-2460.

Fernando, W. D., Nakkeeran, S. & Zhang, Y. (2005). Biosynthesis of antibiotics by PGPR and its relation in biocontrol of plant diseases. En Z. A. Siddiqui (Ed.), *PGPR: Biocontrol and Biofertilization* (pp. 67-109). Dordrecht, Holanda: Springer.

Glick, B. R., Patten, C. L., Holguin, G. & Penrose, D. M. (1999). *Biochemical and genetic mechanisms used by plant growth promoting bacteria*. Londres, Inglaterra: Imperial College Press.

Glick, B. R. (2014). Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. *Microbiological Research, 169*(1), 30-39. doi: 10.1016/j.micres.2013.09.009

Guang-Can, T., Shu-Jun, T., Miao-Ying, C. & Guang-Hui, X. (2008). Phosphate-Solubilizing and-Mineralizing Abilities of Bacteria Isolated from Soils. *Pedosphere, 18*(4), 515-523. doi:10.1016/S1002-0160(08)60042-9

Gyaneshwar, P., Naresh, G., Kumar, L., Parekh, J. & Poole P. (2002). Role of soil microorganisms in improving P nutrition of plants. *Plant and Soil, 245*(1), 83-93.

Hayatsu, M., Tago, K. & Saito, M. (2008). Various players in the nitrogen cycle: diversity and functions of the microorganisms involved in nitrification and denitrification. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 54*(1), 33-45. doi:10.1111/j.1747-0765.2007. 00195.x

Hedden, P. (1999). Recent advances in gibberellin biosynthesis. *Journal of Experimental Botany, 50*(334), 553-563.

Hussain, A. & Hasnain, S. (2009). Cytokinin production by some bacteria: its impact on cell division in cucumber cotyledons. *African Journal of Microbiology Research, 3*(11), 704-712.

Khalid, A., Arshad, M. & Zahir, Z. A. (2004). Screening plant growth-promoting rhizobacteria for improving growth and yield of wheat. *Journal of Applied Microbiology, 96*(3), 473-80. doi: 10.1046/j.1365-2672.2003. 02161.x

Khan, A. L, Hussain, J., Al-Harrasi, A., Al-Rawahi, A. & Lee, I. J. (2015). Endophytic fungi: a source of gibberellins and crop resistance to abiotic stress. *Critical Reviews in Biotechnology, 35*(1), 62-74. doi:10.3109/07388551.2013.800018.

Kloepper, J. W., Leong, J., Teintze, M. & Schroth, M. N. (1980). Enhanced plant growth by siderophores produced by plant growth-promoting rhizobacteria. *Nature, 286*(5776), 885.

Kraemer, S. M. (2004). Iron oxide dissolution and solubility in the presence of siderophores. *Aquatic Sciences, 66*(1), 3-8. doi:10.1007/s00027-003-0690-5

Kucey, R. M. N., Janzen, H. H. & Leggett, M. E. (1989). Microbially mediated increases in plant-available phosphorus. En N.C. Brady (Ed.), *Advances in agronomy* (pp. 199-228). Nueva York, EE. UU.: Academic Press.

Lara-Mantilla, C., Peñata, N. & Luis, J. (2015). Effect of bio-inoculant from microbial consortia phosphate solubilizing natives in development of pastures (Dichanthium aristatum). *Revista Colombiana de Biotecnología, 17*(1), 122-130. doi: 10.15446/rev.colomb.biote.v17n1.50741.

Liu, K., McInroy, J. A., Hu, C. H. & Kloepper, J. W. (2018). Mixtures of Plant-Growth-Promoting Rhizobacteria Enhance Biological Control of Multiple Plant Diseases and Plant-Growth Promotion in the Presence of Pathogens. *Plant Disease, 102*(1), 67-72. doi:10.1094/PDIS-04-17-0478-RE.

Martínez, J. C., Romero, J., Zuluaga, J. J., Berrío, E. E., Gutiérrez, B., Roveda, G. … Rodríguez, M. (2010). Efecto de la labranza y coberturas leguminosas sobre propiedades físicas del suelo en sistemas con melina en el Caribe colombiano. *Revista Suelos Ecuatoriales*, *40*, 189-194.

Muleta, D., Assefa, F., Börjesson, E. & Granhall, U. (2013). Phosphate-solubilising rhizobacteria associated with Coffea arabica L. innatural coffee forests of southwestern Ethiopia. *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences, 12*(1), 73-84. doi: 10.1016/j.jssas.2012.07.002

Neilands, J. B. (1995). Siderophores: structure and function of microbial iron transport compounds. *Journal of Biological Chemistry, 270*(45), 26723-26726.

Oliviera, C., Alves V., Marriel I., Gómez E., Scotti M., Carneiro M. … Sa, N. (2008). Phosphate solubilizing microorganisms isolated from rhizosphere of maize cultivated in an oxisol of the Brazilian Cerrado Biome. *Soil Biology and Biochemistry*, *41*(9), 1782-1787. doi: 10.1016/j.soilbio.2008.01.012

Ortiz-Texon, J. A., Delgadillo-Martínez, J., Rodríguez-Mendoza, M. D. L. N. & Calderón-Zavala, G. (2016). Inoculación bacteriana en el crecimiento y calidad del fruto de cinco variedades de fresa en suelos con pH contrastante. *Terra Latinoamericana*, *34*(2), 177-185.

Pajares, S. & Bohannan, B. J. (2016). Ecology of nitrogen fixing, nitrifying, and denitrifying microorganisms in tropical forest soils. *Frontiers in Microbiology*, *7*, 1045. doi:10.3389/fmicb.2016.01045

Paredes, M. & Espinosa, D. (2010). Ácidos orgánicos producidos por rizobacterias que solubilizan fosfatos: una revisión crítica. *Terra Latinoamericana*, *28*(1), 61-70.

Patten, C. L. & Glick, B. R. (2002). Role of Pseudomonas putida indoleacetic acid in development of the host plant root system. *Applied and Environmental Microbiology, 68*(8), 3795-3801. doi: 10.1128/AEM.68.8.3795–3801.2002

Paul, E. A., Harris, D., Klug, M. J. & Ruess, R. W. (1999). The determination of microbial biomass. En G. P. Robertson, D. C. Coleman, C. S. Bledsoe & P. Sollins (Eds.), *Standard soil methods for Long-Term Ecological Research Network Series* (pp. 291-317). Nueva York, EE. UU.: Oxford University Press.

Pedraza, R. O., Bellone, C. H., de Bellone, S. C., Sorte, P. M. F. B. & dos Santos Teixeira, K. R. (2009). Azospirillum inoculation and nitrogen fertilization effect on grain yield and on the diversity of endophytic bacteria in the phyllosphere of rice rainfed crop. *European Journal of Soil Biology, 45*(1), 36-43. doi: 10.1016/j.ejsobi.2008.09.007

Pérez, A. F., Rojas, J. N. & Fuentes, J. R. (2010). Diversidad de bacterias endófitas asociadas a raíces del pasto Colosuana (Bothriochloa pertusa) en tres localidades del departamento de Sucre, Colombia. *Acta Biológica Colombiana, 15*(2), 219-228.

Pérez, A. & Vertel, M. (2010). Evaluación de la colonización de micorrizas arbusculares en pasto Bothriochloa pertusa (L) A. Camus. *Revista MVZ Córdoba, 15*(3), 2165-2175.

Pérez, A., Botero, C. & Cepero, M. (2012a). Diversidad de micorrizas arbusculares en pasto Colosuana (Bothriochloa pertusa (L) A. Camus de fincas ganaderas del municipio de Corozal-Sucre. *Revista MVZ Córdoba, 17*(2), 3024-3032.

Pérez, A., De la Ossa, J. & Montes, D. (2012b). Hongos solubilizadores de fosfatos en Fincas ganaderas del departamento de Sucre. *Revista Colombiana de Ciencia Animal RECIA, 4*(1), 35-45.

Pérez, A., Sierra, J. R. & Montes, V. D. (2011). Hongos formadores de micorrizas arbusculares: una alternativa biológica para la sostenibilidad de los agroecosistemas de praderas en el Caribe colombiano. *Revista Colombiana de Ciencia Animal RECIA, 3*(2), 366-385.

Pérez, J., Carmona, S., Zamudio, E., Rivera, N. & Calva, G. (2017). Bioremediation of soils from oil spill impacted sites using bioaugmentation with biosurfactants producing, native, free-living nitrogen fixing bacteria. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, *33*, 105-114. doi: 10.20937/RICA.2017.33.esp01.09.

Pineda, M. E. B., Gil, Z. E. R., Figueroa, A. A. B. & Morales, L. A. P. (2017). Microorganismos funcionales en suelos con y sin revegetalización en el municipio de Villa de Leyva, Boyacá. *Colombia Forestal, 20*(2), 159-170. doi: 10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2017.2.a05

Ramadan, E. M., AbdelHafez, A. A., Hassan, E. A. & Saber, F. M. (2016). Plant growth promoting rhizobacteria and their potential for biocontrol of phytopathogens. *African Journal of Microbiology Research, 10*(15), 486-504. doi.org/10.5897/AJMR2015.7714.

Reed, S. C., Yang, X. & Thornton, P. E. (2015). Incorporating phosphorus cycling into global modeling efforts: a worthwhile, tractable endeavor. *New Phytologist, 208*(2), 324-329. doi: doi.org/10.1111/nph.13521.

Restrepo-Franco, G. M., Marulanda-Moreno, S., de la Fe-Pérez, Y., Díaz-de la Osa, A., Lucia-Baldani, V. & Hernández-Rodríguez, A. (2015). Bacterias solubilizadoras de fosfato y sus potencialidades de uso en la promoción del crecimiento de cultivos de importancia económica. *Revista CENIC. Ciencias Biológicas, 46*(1), 6376.

Rodríguez, D. N., Dardanelli, M. S. & Ruíz-Saínz, J. E. (2007). Attachment of bacteria to the roots of higher plants. FEMS *Microbiology Letters*, 272(2), 127-136. doi: 10.1111/j.1574-6968.2007. 00761.x.

Rueda, E., Ortega, J., Barrón, J., López, E., Murillo, A. … Valdez, R. (2015). Los fertilizantes biológicos en la agricultura. *Invurnus, 10*(1), 10-17.

Sánchez-López, D. B., Gómez-Vargas, R. M., Garrido-Rubiano, M. F. & Bonilla-Buitrago, R. R. (2012). Inoculación con bacterias promotoras de crecimiento vegetal en tomate bajo condiciones de invernadero. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas, 3*(7), 1401-1415.

Sánchez, L. D. B., Pérez P. J. V. & Hinestroza, D. A. H. (2016). Efecto de las PGPB sobre el crecimiento Pennisetum clandestinum bajo condiciones de estrés salino. *Revista Colombiana de Biotecnología, 18*(1), 65-72. doi: 10.15446/rev.colomb.biote.v18n1.50413.

Sánchez, D. B. & Bonilla, R. R. (2014). Respuesta vegetal de acacia decurrens a la inoculación con rizobacterias promotoras de crecimiento vegetal bajo estrés salino. *Temas Agrarios, 19*(2), 159-172.

Santoyo, G., Valencia-Cantero, E., Orozco-Mosqueda, M., Peña-Cabriales, J. J. & Farías-Rodríguez, R. (2010). Papel de los sideróforos en la actividad antagónica de Pseudomonas fluorescens ZUM80 hacia hongos fitopatógenos. *Terra Latinoamericana, 28*(1), 53-60.

Sarandón, S. J. & Flores, C. C. (2014). *Agroecología: bases teóricas para el diseño y manejo de agroecosistemas sustentables*. Recuperado de https://www.mec.gub.uy/innovaportal/file/75868/1/agroecologia.pdf.

Sevilla, M., Burris, R. H., Gunapala, N. & Kennedy, C. (2001). Comparison of benefit to sugarcane plant growth and 15N2 incorporation following inoculation of sterile plants with Azotobacter diazotrophicus wild-type and nif mutant strains. *Molecular Plant-Microbe Interactions, 14*(3), 358-366.

Shirvani, M. & Nourbakhsh, F. (2010). Desferrioxamine-B adsorption to and iron dissolution from palygorskite and sepiolite. *Applied Clay Science, 48*(3), 393-397. doi: 10.1016/j.clay.2010.01.012.

Silveira, A. B. D., Ambrosini, A. & Passaglia, L. M. P. (2012). Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): their potential as antagonists and biocontrol agents. *Genetics and Molecular Biology, 35*(4), 1044-1051.

Simard, S. W. & Durall, D. M. (2004). Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance. *Canadian Journal of Botany, 82*(8), 1140-1165. doi: doi.org/10.1139/b04-116.

Singh, J. S., Pandey, V. C. & Singh, D. P. (2011). Efficient soil microorganisms: A new dimension for sustainable agriculture and environmental development. *Agriculture Ecosystems and Environment, 140*(3-4), 339-353. doi: 10.1016/j.agee.2011.01.017.

Singh, R. K., Malik, N. & Singh, S. (2013). Improved Nutrient Use Efficiency Increases Plant Growth of Rice with the Use of IAA-Overproducing Strains of Endophytic Burkholderia cepacia Strain RRE25. *Microbial Ecology, 66*(2), 375-384. doi:10.1007/s00248-013-0231-2.

Tkacz, A. & Poole, P. (2015). Role of root microbiota in plant productivity. *Journal of Experimental Botany, 66*(8), 2167-2175. doi:10.1093/jxb/erv157.

Verma, V. C., Singh, S. K. & Prakash, S. (2011). Bio-control and plant growth promotion potential of siderophore producing endophytic Streptomyces from Azadirachta indica A. Juss. *Journal of Basic Microbiology, 51*(5), 550-556. doi: 10.1002/jobm.201000155.

Vessey, J. K. (2003). Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant and Soil, 255*(2), 571-586. doi:10.1023/A:1026037216893.

Villanueva, T. E. E. & Quintana, D. A. (2012). Aislamiento y selección de bacterias nativas de rizobios fijadores de nitrógeno, a partir de nódulos radiculares de Phaseolus vulgaris. *Revista Científica de la Facultad de Ciencias Biológicas, 32*(1), 24-103.

Wei, G. H., Wang, E. T., Tan, Z. Y., Zhu, M. E., & Chen, W. X. (2002). Rhizobium indigoferae sp. nov. and Sinorhizobium kummerowiae sp. nov., respectively isolated from Indigofera spp. and Kummerowia stipulacea. International *Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 52*(6), 2231-2239. doi: 10.1099/ijs.0.02030-0.

Wilson, B. A., Salyers, A. A., Whitt, D. D. & Winkler, M. E. (2011). Chap. 15. Antimicrobial Compounds. En B. A. Wilson, A A. Salyers, D. D. Whitt & M. E. Winkler, Bacterial pathogenesis: a molecular approach (pp. 317-346). Washington, D. C., EE. UU.: ASM Press.

Zahir, Z. A., Arshad, M. & Frankenberger, W. T. J. (2003). Plant growth promoting rhizobacteria: applications and perspectives in agriculture. *Advances in Agronomy, 81*, 97-168. doi: 10.1016/S0065-2113(03)81003-9.