

The background of the cover is a solid dark green. On the left side, there is a large, stylized white silhouette of a tree with a thick trunk and many thin, branching roots extending downwards. The top of the tree has several leaves. In the bottom right corner, there is a white arched logo for 'Editorial Universidad de Nariño'. The background is also filled with numerous small, white, stylized illustrations of various microorganisms, including bacteria, viruses, and fungi, scattered across the lower half of the cover.

La participación microbiana en los eventos regenerativos de la fertilidad natural edáfica

Carlos Arturo Betancourth García
Claudia Elizabeth Salazar González
Benjamín Alfredo Sañudo Sotelo
Germán Arteaga Meneses
Carlos Arturo Flórez Casanova


Editorial
Universidad de Nariño

èditorial
Universidad de **Nariño**

La participación microbiana en los eventos regenerativos de la fertilidad natural edáfica

La participación microbiana en los eventos regenerativos de la fertilidad natural edáfica

Carlos Arturo Betancourth García
Claudia Elizabeth Salazar González
Benjamín Sañudo Sotelo
German Arteaga Meneses
Carlos Arturo Florez Casanova

editorial
Universidad de **Nariño**

La participación microbiana en los eventos regenerativos de la fertilidad natural edáfica / Carlos Arturo Betancourth García ... [y otros] --1ª. ed.-- San Juan de Pasto : Editorial Universidad de Nariño, 2025

116 páginas : ilustraciones, fotografías

Incluye referencias bibliográficas p. 104 - 114 y reseña de los autores p. 102 - 103

ISBN: 978-628-7771-73-4 Impreso

ISBN: 978-628-7771-74-1 Digital

1. Fertilidad del suelo 2. Rizosfera 3. Plantas—Absorción de nutrientes 4. Microorganismos del suelo 5. Mineralización 6. Caldos microbianos—Producción y empleo 7. Hongos endosimbiontes. I. Betancourth García, Carlos Arturo II. Salazar González, Claudia Elizabeth III. Sañudo Sotelo, Benjamín IV. Arteaga Meneses, German V. Florez Casanova, Carlos Arturo

631.422 P273 – SCDD-Ed. 22



SECCIÓN DE BIBLIOTECA

La participación microbiana en los eventos regenerativos de la fertilidad natural edáfica

© Editorial Universidad de Nariño

© Autores: Carlos Arturo Betancourth García, Claudia Elizabeth Salazar González, Benjamín Sañudo Sotelo, German Arteaga Meneses, Carlos Arturo Florez Casanova

ISBN (impreso): 978-628-7771-73-4

ISBN (digital): 978-628-7771-74-1

Primera edición

Corrección de estilo: Yazmin Vanessa Benavides Albán.

Diseño de cubiertas y diagramación: Liseth Motta Realpe

Contacto: lizalejamotta@gmail.com

Fecha de publicación: Agosto de 2025

San Juan de Pasto - Nariño - Colombia

Prohibida la reproducción total o parcial, por cualquier medio o con cualquier propósito, sin la autorización escrita de su Autor o de la Editorial Universidad de Nariño

Contenido

1. Conociendo el ambiente de la rizosfera.....	15
1.1. Los componentes de la rizodeposición	17
1.2. Dinámica de la interacción planta-microorganismos	19
1.3. Mejoramiento físico de la profundidad efectiva	22
2. El comportamiento metabólico microbiana	25
2.1. Síntesis de carbono celular y fuentes de energía.....	26
2.1.1. Las bacterias autótrofas	26
2.1.2. Bacterias quimio heterótrofas	29
2.1.3. Microorganismos heterótrofos	30
2.2. Respiración y fermentación	30
2.2.1. Respiración aerobia	30
2.2.2. Respiración anaerobia	31
2.2.3. Fermentación	31
2.3. Efecto ambiental	32

3. La materia orgánica y el trabajo microbiana	34
3.1. Degradación de las moléculas carbonadas	35
3.1.1. La mineralización.....	35
3.1.2. La humificación	37
3.2. Asequibilidad de los nutrientes	39
3.2.1. Solubilización.....	39
3.2.2. Oxidación	40
3.2.3. Quelatación.....	41
4. Estrategias agronómicas para un aporte efectivo del componente biorgánico.....	43
4.1. Integración de biomása aérea en el suelo	44
4.1.1. Guachado de fertilidad	44
4.1.2. Empleo y beneficio de abonos verdes o coberturas vegetales.....	45
4.2. Producción y empleo de caldos microbianos	46
4.2.1. Componentes de un caldo	47
4.2.2. Clases de caldos aerobios	48
4.2.3. Los caldos anaerobios.....	51

5. Fijación biológica de nitrógeno atmosférico	54
5.1. Comprensión del proceso general.....	55
5.2. Las bacterias de vida libre	57
5.2.1. Requerimientos metabólicos	58
5.2.2. Efecto ambiental	59
5.2.3. Posibilidades de incremento poblacional.....	60
5.3. La fijación simbiótica	60
6. Aporte al conocimiento de los hongos endosimbiontes	66
6.1. Los hongos micorrízicos arbusculares (hma).....	66
6.1.1. El proceso general de simbiosis.....	68
6.1.2. Los aportes nutricionales	70
6.1.3. La eficiencia en el uso de agua.....	71
6.2. Atención a los hongos simbiontes facultativos.....	71
6.2.1. La colonización interna.....	72
6.2.2. Los beneficios nutricionales	74
6.3. Uso más eficiente del agua	75
7. Acciones de protección por las bacterias	76
7.1. Parasitismo.....	76

7.2. Producción de toxinas	79
7.3. Efecto de enzimas líticas	80
7.4. Producción de sustancias antibióticas	82
7.5. La inducción de defensas	83
8. El potencial de los hongos en el biocontrol de nematodos fito- parásitos	84
8.1. El aporte de los hongos imperfectos	85
8.1.1. Los géneros nematófagos	85
8.1.2. Otros géneros de atención	86
8.2. Mecanismos convencionales de actuación por los hongos entomo- patógenos y nematopatógenos	87
8.2.1. Atrapadores	87
8.2.2. Endoparásitos de formas activas	89
8.2.3. Parásitos de huevos y hembras sedentarias	89
9. La versatilidad del hongo trichoderma	91
9.1. Los principios de la competencia	92
9.2. Acción parasitaria	94
9.3. La batería enzimática	96
9.4. Producción de sustancias antibióticas	96

9.5. Actividades especiales	98
9.5.1. Detoxificación de plaguicidas	98
9.5.2. Reducción de niveles hormonales tóxicos	99
9.5.3. Promoción del crecimiento vegetal	99
9.5.4. Inducción de defensas	99
Sobre los autores.....	102
10. Referencias.....	104

PRÓLOGO

Quienes dependemos del suelo para el cumplimiento de la actividad agropecuaria en las diferentes escalas de producción, siempre estamos pensando en el pasado, cuando dicho recurso era asiento de sustentabilidad, porque gracias a un laboreo apropiado con el arado de chuzo a tracción animal y tradicionalmente a la práctica de reposición orgánica, el perfil permitía un movimiento normal del aire y humedad, favoreciendo el establecimiento de grupos microbianos interdependientes, para la realización de procesos bioquímicos subsecuentes, conduciendo a mantener y conservar condiciones físicas y químicas deseables.

Este panorama fue cambiando desde la década de los años 60 del siglo pasado, por generalización paulatina de un laboreo de los terrenos con implementos de volteadora y el uso de fertilizantes solubles. Esto ha originado distintos desequilibrios que se acentúan con el paso del tiempo, ante la falta de acciones que aseguren una disponibilidad regular de materia orgánica considerada como el pilar de la fertilidad natural edáfica.

Las evidencias negativas del deterioro son diversas, destacándose entre otras: la inversión de capas; la desestabilización de agregados; el taponamiento de poros; la formación de sitios endurecidos en distintas profundidades; los encostramientos superficiales; el predominio de poblaciones del microbioma con acción inmovilizadora de nutrientes; los cambios frecuentes y drásticos en los estados de humedad; los arrastres de partículas; el agotamiento de sustancias húmicas. Como consecuencia

de estos cambios no deseables, se percibe dificultades en el anclaje de las plantas, porque la profundidad efectiva en el perfil es cada vez menor, no permitiendo un desarrollo normal de la parte subterránea vegetal y una rizosfera menos funcional.

Se considera la rizosfera como el volumen de tierra influido por el sistema, hasta distancias de unos cuantos milímetros de los tejidos superficiales. Allí, la población microbiana llega a ser hasta 1000 veces mayor que en el volumen no rizosférico circundante, con un número de especies cercano al valor de 10^8 , siendo predominantes los grupos de bacterias y hongos (Chiocchio, 2000).

Las bacterias son organismos unicelulares con pared celular rica en el compuesto péptido glucano y material hereditario filamentosos libre en el citoplasma, con un tamaño de hasta 14 micras de longitud y forma variable cocoide a alargada, siendo esta, recta con una o varias ondulaciones. Ante la tinción de Gram son de color azul (Gram positivas) o rojizo (Gram negativas), debido a poseer respectivamente varias o pocas capas de péptido glucano en la pared celular. Dentro de las bacterias está el grupo de los *Actinomycetes*, los cuales son Gram positivos y filamentosos simples o ramificados, con un diámetro de hasta 2.0 micras. Los filamentos en algunos géneros, se fraccionan en unidades cocoides o bacilares, mientras que en otros géneros son continuos y producen esporas esféricas en los ápices, generalmente en cadenas rectas a onduladas, aunque hay casos de disponerse en el interior de un esporangio.

Los hongos también son filamentosos y generalmente ramificados. Los hilos o hifas son significativamente de mayor diámetro que en los *Actinomycetes*, con pared celular rica en quitina y varios núcleos definidos en el citoplasma, que puede ser continuo (hifas cenocíticas o aseptadas) o dividida por tabiques o septos (hifas septadas).

En el suelo, uno de los grupos más importantes de hongos es el de los hongos imperfectos, antiguamente conocidos como *Deuteromycetes*, los cuales son ahora mayormente clasificados como *Ascomycetes* asexuales, y en casos muy raros, como *Basidiomycetes* asexuales. Estos hongos eran difíciles de clasificar antes de la aparición de la secuenciación del ADN, debido a la falta de una fase sexual conocida en su ciclo vital. Como resultado, en ese entonces fueron agrupados bajo el término "deuteromicetos" u "hongos imperfectos". Sin embargo, con el avance de las técnicas genéticas, la mayoría ha sido reclasificada dentro de la división *Ascomycota* (Maya Manzano & Elvira Rendueles, 2019). Los hongos de este grupo, como los *Ascomycetes*, se caracterizan por tener hifas septadas y esporas de crecimiento directo en ellas, denominándose conidias. Además, se destacan los hongos micorrícicos vesículo-arbusculares, los cuales presentan hifas aseptadas y esporas unicelulares que pueden encontrarse en el ápice, lateralmente o en forma intercalar, contribuyendo así a la diversidad funcional y ecológica de los hongos en el suelo.

El conjunto microbiano, en interacción entre ellos y con los tejidos radicales, le devuelven al suelo y en el tiempo, la capacidad de un mejor aprovechamiento del aire, la humedad y las reservas minerales, por lo que decididamente contribuyen a una mejor expresión positiva de las condiciones físicas y químicas para favorecer el desarrollo de las plantas.

Se considera necesario un conocimiento así no sea profundo de ese mundo viviente microscópico, porque despierta el interés hacia el fortalecimiento de destrezas para el aislamiento, multiplicación y empleo de microorganismos benéficos, ante la oportunidad de devolver al suelo y en el tiempo, las posibilidades de sostenibilidad productiva. Sin embargo, en el propósito se requiere dar importancia primordial a la materia orgánica como punto de partida para el trabajo de sucesiones asequibles para las plantas, reduciendo con ello, la dependencia por los elementos nutricionales que provienen de los fertilizantes de síntesis.

Simultáneamente, varias especies de microorganismos realizan actividades sanitarias, afectando directamente a agentes biológicos negativos o induciendo a las plantas a reacciones de defensa. Además, se prioriza la atención hacia aquellos grupos microbianos que cumplen acciones depurativas en el suelo contra elementos químicos no deseables.

En este libro se presentan de manera didáctica los diferentes grupos de microorganismos presentes con mayor frecuencia en el suelo, sus actuaciones en comunidad y con las plantas y su papel fundamental en la fertilidad del suelo, el desarrollo vegetal y la sostenibilidad natural.

1. Conociendo el ambiente de la rizosfera

El sistema radicular comprende aproximadamente el 30% del volumen total de la planta, con las funciones fundamentales de anclaje, colonización interna y absorción de agua más nutrientes contenidos en ella. Sin embargo, una pequeña proporción de las raíces que se encuentra en las partes subterminales cerca de los ápices y la región de los pelos absorbentes, tiene una actividad fisiológica trascendental, porque allí, hay un grupo de células libres que cubren o revisten los tejidos epidérmicos y corticales, conociéndose como células de revestimiento, cuya función es acumular externamente un complejo de sustancias con pesos moleculares variados, embebidas en una interfase de agua, siendo procedentes de la parte aérea y aprovechando la energía carbonada de la actividad fotosintética, hasta en un 60%. Este proceso se conoce como rizodeposición (Herms et al., 2022; Pausch & Kuzyakov, 2018).

A través de la rizodeposición se libera al suelo toda forma de carbono celular, constituido en un cúmulo de moléculas, a las cuales se suman metabolitos de la actividad microbiana y aportes químicos del mismo suelo, llegando a una proporción de hasta 100 miligramos por gramo de raíz, donde se realiza la liberación y acumulación de las sustancias, para mediar o permitir las reacciones multipartita que se dan en la rizosfera, con la participación de una microbiota heterogénea, cuyos grupos también interactúan y el conjunto global de las interacciones establecidas, produce un efecto muy diferente al determinado en las regiones no rizosféricas del suelo y que se conoce como efecto rizosférico (Antar et al., 2021; Barea et al., 2013).

Los resultados positivos del efecto rizosférico se evidencian en una mayor capacidad de colonización de las raíces, porque los suelos son más estructurados en su perfil, con un movimiento adecuado de aire y humedad, para ocurrir una nutrición eficiente y mejores respuestas de protección frente a factores bióticos y abióticos negativos. Esto podría ayudar a entender por qué los suelos cultivados continúan siendo asiento de productividad, a pesar del deterioro a que son sometidos a través del tiempo, por prácticas agronómicas no adecuadas y las escasas sino nulas acciones para la regeneración de la fertilidad natural. En la *figura 1*, se ilustra el ambiente de la rizosfera y la relación de los procesos fisiológicos de fotosíntesis y rizodeposición.

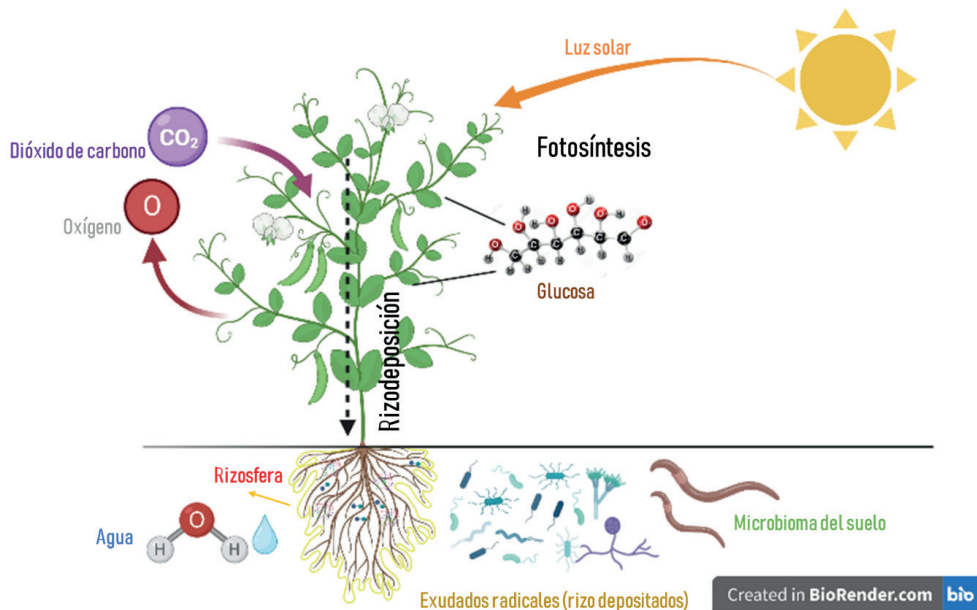


Figura 1. Interacciones en el ambiente de la rizosfera. (autores)

1.1 Los componentes de la rizodeposición

La deposición química a través de las raíces es muy variada en cantidad y calidad, dependiendo de la especie vegetal, su edad, como también de la influencia de los factores bióticos y abióticos del entorno rizosférico, a donde se drenan grupos moleculares con denominaciones distintas (*Figura 2*), de acuerdo con algunas características particulares, tal y como mencionan De la Porte et al. (2020); Hassan et al. (2019); Tian et al. (2020), siendo los más conocidos:

a. Exudados radicales: Son compuestos de bajo peso molecular, solubles o dispersables en agua, que continuamente llegan a las células de revestimiento por difusión pasiva, a través de la fracción lipídica de las membranas o por los canales proteicos de estas, siendo el camino para moléculas polares pequeñas y compuestos sin cargas eléctricas libres. Se encuentran los azúcares, los aminoácidos, los fenoles, los esteroides, las hormonas y la mayoría de las vitaminas, siendo las dos últimas útiles para la formación de los pelos absorbentes, los cuales disponen de cargas eléctricas superficiales, que les permite atraer y absorber activamente agua y nutrientes desde el suelo en forma ionizada.

b. Secreciones: Corresponden a compuestos de alto peso molecular como los ácidos grasos, los polisacáridos y las proteínas principalmente, que se liberan de manera activa, con gasto de energía (ATP). Muchas proteínas actúan como enzimas, catalizando la degradación de nutrientes minerales presentes naturalmente en el suelo rizosférico.

c. Lisados: Resultantes de autólisis y degradación por microorganismos de las células de revestimiento, epidérmicas y corticales senescentes, sirviendo como fuente de energía para los mismos.

d. Mucilagos: Corresponden a materiales gelatinosos de alto peso molecular, que se forman externamente por polimerización de ácidos

poliurónicos y glicoproteínas, que proceden tanto de las plantas, como de los microorganismos y retienen buena cantidad de agua. Puede haber agregación de mucilagos variables con células microbianas y sus productos metabólicos, además de partículas de material orgánico y mineral, siendo este conjunto de gran importancia en la protección y lubricación de las zonas de crecimiento radical, evitando la deshidratación y facilitando su penetración a través del suelo, como también la disponibilidad y absorción por las raíces.

e. Compuestos gaseosos: Son moléculas volátiles que se difunden en el suelo, afectando positiva o negativamente la actividad microbiana en la zona rizosférica y más allá en el entorno no rizosférico, además de promover la autólisis de las células superficiales de la raíz. Se destacan el etileno, el anhídrido carbónico y el ácido cianhídrico.

f. Nutrientes: Moléculas pequeñas orgánicas e inorgánicas presentes en los materiales rizodepositados y que son objeto de liberación por actividad microbiana en la rizosfera, contribuyendo a la nutrición vegetal.

g. Iones: Son principalmente los protones H^+ y el anión HCO_3^- , que influyen en el pH de la rizosfera. Si hay más liberación de H^+ se dan las condiciones para la acidificación del suelo, pero si hay HCO_3^- , se tiende a la salinización.

1.2 Dinámica de la interacción planta-microorganismos

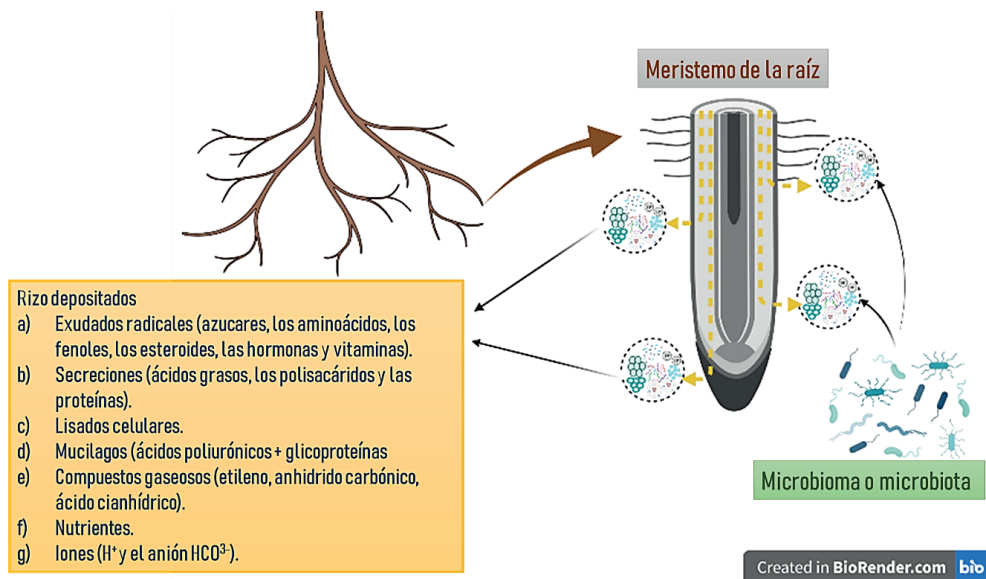


Figura 2. Componentes de la rizodeposición. Autores

La mayoría de microorganismos habitantes en la rizosfera tienen distribución hacia la región del suelo adyacente a las células de revestimiento, siendo dependientes de los aportes orgánicos exógenos; otros se ubican en el rizoplasma, es decir sobre las células de revestimiento y los tejidos externos de las raíces, requiriendo de fuentes orgánicas rizo depositadas y más asequibles desde el suelo, al no contar con una batería enzimática multifuncional; algunos se incluyen entre los tejidos epidérmicos y corticales a nivel intercelular, requiriendo de metabolitos más especiales que los provee la planta. Entre estos últimos se cuenta con bacterias fijadoras de nitrógeno simbióticas y los hongos micorrízicos vesículo arbusculares, además de los hongos septados oscuros con endosimbiosis facultativos, siendo las fuentes de energía provistas por las plantas hospedadoras (Terhonen et al., 2019; Tian et al., 2020; Tsiknia et al., 2021)

En las dos vías de interacción, hay intercambio de estímulos físicos, químicos y biológicos que actúan como inductores o indicadores, siendo captados a nivel de membranas celulares que actúan como receptores, con distintos grados de especificidad en cuanto a beneficiarios. Como resultado del acople inductor-receptor, en el interior celular se desata una secuencia de señales químicas gracias a la activación de sistemas genéticos específicos para desencadenar rutas metabólicas y la formación de metabolitos secundarios útiles en reacciones de plasticidad, protección, detoxificación, síntesis, etc., y que también llegan a servir como inductores para nuevos eventos que afectan positiva o negativamente a uno de los participantes de la interacción o tienen actuación multipartita (Barea et al., 2013; Dang et al., 2021; Herms et al., 2022).

De acuerdo con lo expuesto, la actividad metabólica de los vegetales llega a favorecer a las poblaciones microbianas circundantes y también ocurren eventos favorables desde la rizosfera a las plantas (*Figura 3*). Por ejemplo, los compuestos fenólicos exudados por las raíces, cumplen el papel de atraer y favorecer el establecimiento de poblaciones bacterianas, en tanto que la síntesis de hormonas a cargo de estas y con precursores provenientes de la rizodeposición, van a contribuir en procesos regulatorios de crecimiento y desarrollo, cuando estas moléculas son absorbidas por las raíces (Hassan et al., 2019).

La liberación de mucilagos en la rizodeposición contribuye a que se mantenga por más tiempo la disponibilidad de agua higroscópica del suelo ligada al agua capilar para un mayor tiempo de absorción activa y al mantenimiento de una interfase funcional para la supervivencia microbiana en temporadas prolongadas de sequía. Además, estos materiales gelatinosos favorecen la formación de biopelículas, donde células de varias especies bacterianas se protegen y a la vez establecen consorcios de comunicación química entre ellas y con las partes radicales activas (Naveed et al., 2019; Nazari et al., 2023).

También la liberación de protones además de promover cambios temporales de pH en la rizosfera hacia una acidificación, contribuye a la actuación de las bacterias oxidadoras del hidrógeno para formar agua libre, aprovechable por las raíces y las poblaciones microbianas adyacentes (De la Porte et al., 2020; Fan et al., 2022; York et al., 2016).

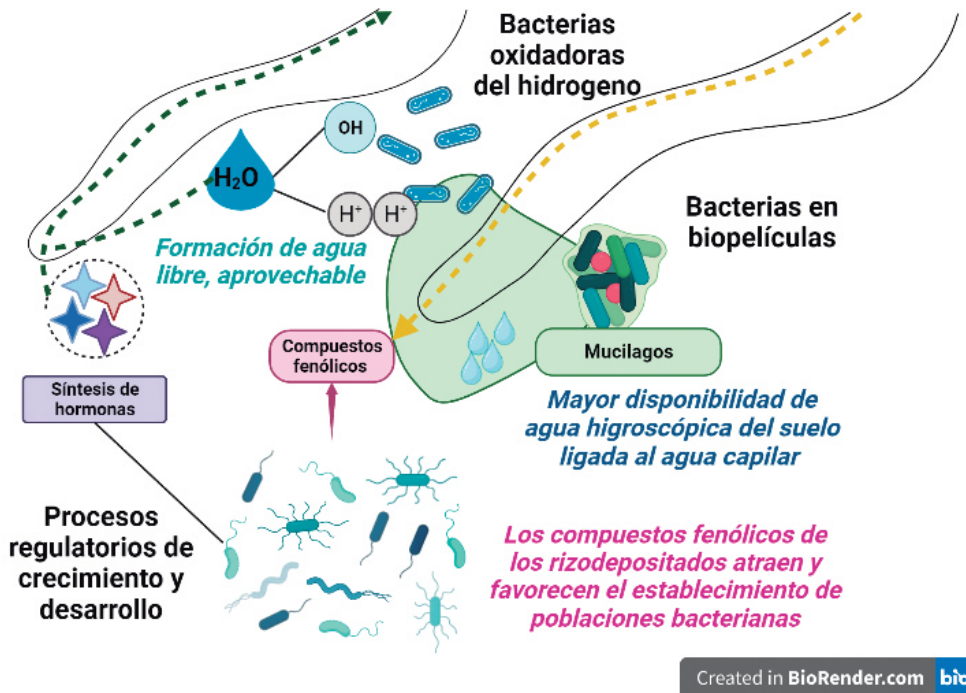


Figura 3. Dinámica de la interacción planta-microorganismos. Autores

Teniendo en cuenta lo anterior la interacción entre las plantas y los microorganismos en la rizosfera juega un papel crucial en la salud y desarrollo del sistema radicular, no solo mediante la liberación de protones que modifican el pH, sino también al facilitar procesos biológicos como la oxigenación del entorno de las raíces. Esta dinámica permite que tanto las plantas como los microorganismos se beneficien mutuamente, optimizando la absorción de nutrientes y agua.

Sin embargo, el desarrollo del sistema radicular puede verse limitado por factores físicos del suelo. La compactación del suelo y la presencia de capas impermeables, como la cangagua, dificultan la penetración radicular y, por ende, el acceso a nutrientes esenciales. Este problema puede ser abordado mediante el mejoramiento físico de la profundidad efectiva, que permite a las raíces de ciertas especies, como la Chilca y la altamisa, superar las barreras de compactación y alcanzar profundidades donde el sistema biológico se puede mantener activo y saludable.

1.3 Mejoramiento físico de la profundidad efectiva

La compactación interna de los suelos por el empleo de implementos de laboreo inadecuados y también los asentamientos de un horizonte superficial de poca profundidad sobre un material parental impermeable y resistente al rompimiento mecánico denominado cangagua, ocasionan dificultades físicas reales para un desarrollo normal del sistema radicular, especialmente en sentido vertical (Espinosa & Moreno, 2018; Shaheb et al., 2021). Entonces, se requiere de una conexión a profundidad, que ocasionan las raíces (*Figura 4*) de algunos arbustos como la Chilca (*Baccharis latifolia*) y el marco o altamisa (*Franseria artemisioides*) de las compuestas o asteráceas. Estas especies son capaces de crecer en sitios compactados por poseer un sistema radicular fuerte y extensivo, con raíces gruesas que alcanzan profundidades mayores de un metro, atravesando los sitios internos de compactación (Lázaro-Lobo et al., 2021; Pulido-Moncada et al., 2020).

Las especies mencionadas de brotación espontánea se denominan sub-soladores biológicos y las plantas adultas producen semilla viable que en algunos lugares originan nichos de plántulas, las cuales en los primeros estados de desarrollo se replantan en bolsas plásticas con capacidad de una libra conteniendo sustrato adecuado. El material se lleva a un sitio protegido, para el cuidado necesario, hasta cuando se determina un buen enraizamiento.

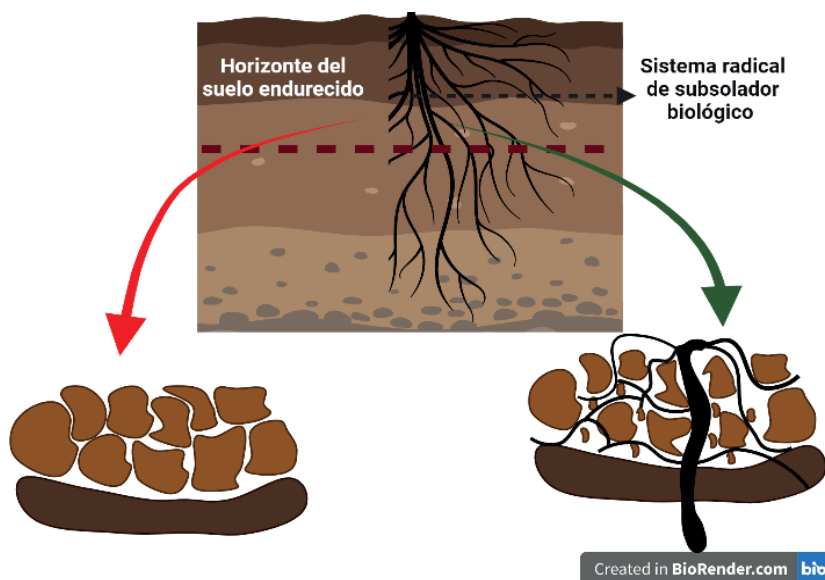


Figura 4. Plantas utilizadas como subsoladores biológicos. Autores

En lotes con problemas de compactación se trazan surcos superficiales a un metro de distancia y en cada surco se hacen huecos cada 50 centímetros, roturando bien el fondo, que se lleva con un abono orgánico compostado y tierra superficial, para mezclar y proceder al trasplante en un periodo lluvioso. Durante el primer mes después del trasplante, se hacen las reposiciones necesarias y durante el desarrollo de las plantas, se mantiene el área de plateo limpia y se realiza un manejo técnico en cuanto a nutrición y control de agentes bióticos negativos.

Cuando los arbustos se encuentran en floración, se procede al corte y picado de la parte aérea, con empleo de guadaña, pero dejando un tocón (tronco) de 10 centímetros de altura. Los tejidos se distribuyen de manera uniforme sobre la superficie del terreno.

Se espera una nueva floración después del rebrote de biomasa aérea, repitiendo el procedimiento de corte, picado y distribución superficial

de los tejidos. En este momento se hace la destrucción y retiro del tocón y la mayor parte del sistema radicular, realizando una roturación del terreno el cual está apto para el establecimiento de una opción agrícola.

Lo anterior se fundamenta en lo abordado por Pulido-Moncada et al. (2020) y Ríos & Estigarribia (2018), estos últimos recomiendan que el éxito de los métodos biológicos para reducir la compactación del suelo está en función de la selección de especies eficientes por tipo de suelo.

2. El comportamiento metabólico microbiano

En la rizosfera, los microorganismos a través de sucesiones poblacionales, realizan un trabajo continuado en cumplimiento de diferentes actividades bioquímicas para sus procesos vitales de respiración, nutrición y reproducción, requiriendo de un ambiente favorable. Dichas actividades que también influyen positivamente en el desarrollo vegetal corresponden a: mineralización de la materia orgánica y formación de sustancias húmicas; obtención y solubilización de nutrientes asequibles, además de contribuciones directas e indirectas para su traslado al interior de los tejidos vegetales; participación en acciones de protección contra factores bióticos y abióticos desfavorables; contribución a una regeneración sostenible del recurso suelo (Barea et al., 2013; Tate, 2020; York et al., 2016).

En este panorama de desenvolvimiento vital, hay necesidad de una provisión permanente de carbono celular u orgánico como fuente de trabajo, con obtención y gasto de energía, lo que se resume en el término de metabolismo que integra simultáneamente dos procesos:

- **Metabolismo energético o catabolismo**, donde las fuentes carbonadas orgánicas se transforman en gas carbónico, mediante una oxidación completa con producción exclusiva de CO_2 , o también una oxidación incompleta para dar CO_2 más otras sustancias carbonadas parcialmente oxidadas (Madigan et al., 2018).

- **Metabolismo plástico o anabolismo**, ocurriendo biosíntesis de nuevo material carbonado celular. Para un cumplimiento normal de estos

procesos, es necesario un ambiente normal para el desarrollo microbiano principalmente en lo que respecta a temperatura, pH y humedad (Madigan et al., 2018).

2.1. Síntesis de carbono celular y fuentes de energía

Un número moderado de géneros bacterianos hacen la síntesis carbonada desde el anhídrido carbónico, denominándose como autótrofos. Sin embargo, la mayoría de las bacterias y los hongos producen su carbono celular a partir de compuestos carbonados orgánicos, conociéndose como organismos heterótrofos (Madigan et al., 2018; Tate, 2020).

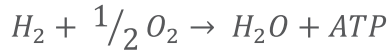
2.1.1. Las bacterias autótrofas

Obtienen su energía química desde la luz o de la oxidación de moléculas inorgánicas reducidas, conociéndose respectivamente como fotoautótrofas y quimio autótrofas o quimiolitótrofas. Las segundas son de mayor interés en los procesos bioquímicos realizados a nivel de rizosfera, mientras que las fotoautótrofas son abundantes en ambientes inundados (Barat-Baviera & Serralta-Sevilla, 2019).

La oxidación de las moléculas inorgánicas reducidas trae consigo la liberación de electrones, para la producción de adenosina trifosfato (ATP). Las fuentes inorgánicas más importantes son H_2 , Fe^{2+} , S , S^{2-} , $S_2O_3^{2-}$, NH_3 , NO_2^- , permitiendo la actuación de muchos géneros y especies dentro del grupo común de bacterias oxidantes, las cuales se desenvuelven en ambientes aireados, cumpliendo sus reacciones de oxidación, las cuales se exponen teniendo como referencia lo abordado por (Barat-Baviera & Serralta-Sevilla, 2019; Chaudhary et al., 2022; Fan et al., 2022; Pokorna & Zabranska, 2015):

2.1.1.1. Bacterias oxidadoras del hidrógeno

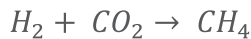
Oxidan H_2 hasta agua mediante la reacción global:



Para llegar al resultado final, previamente hay necesidad de donación de electrones (e^-) desde los protones (H^+) del H_2 y su aceptación por el oxígeno, de acuerdo con las siguientes reacciones:

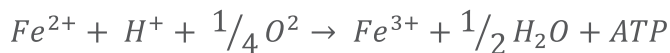
- Donación de electrones: $H_2 \rightarrow 2 e^- + 2H^+$
- Aceptación de electrones: $\frac{1}{2} O_2 + 2 e^- \rightarrow O_2^-$
- Formación de agua: $2H^+ + O_2^- \rightarrow H_2O$

El género *Hydrogenomonas* (bacterias oxidantes de hidrógeno), en ambientes aireados utiliza el oxígeno como aceptor de electrones (Dou et al., 2019). Sin embargo, en condiciones con limitación de oxígeno, el género *Metanomonas* emplea el gas carbónico como aceptor de electrones para dar metano (Bai et al., 2019):



2.1.1.2 Bacterias oxidadoras del hierro

Los géneros bacterianos *Acidithiobacillus*, *Leptospirillum*, *Gallionella* y *Sphaerotilus*, oxidan el hierro ferroso a férrico con la siguiente reacción (Li et al., 2014; Plante, 2007):

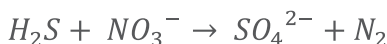


2.1.1.3. Bacterias oxidadoras del azufre

Son varios los géneros con capacidad de oxidar azufre reducido a sulfato (SO_4^{2-}), destacándose *Thiobacillus*, *Beggiatoa*, *Thiothrix* y *Sulfolobus*, con participación de varias moléculas azufradas (Prajapati et al., 2022):

- $\text{H}_2\text{S} + 2\text{O}_2 \rightarrow \text{SO}_4^{2-} + 2\text{H}^+ + \text{ATP}$
- $\text{S}_2\text{O}_3^{2-} + 2\text{O}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{SO}_4^{2-} + 2\text{H}^+ + \text{ATP}$
- $\text{S}^{2-} + \text{H}^+ + \frac{1}{2}\text{O}_2 \rightarrow \text{S} + \text{H}_2\text{O} + \text{ATP}$
- $\text{S} + \frac{1}{2}\text{O}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{SO}_4^{2-} + 2\text{H}^+ + \text{ATP}$

La bacteria *Thiobacillus denitrificans* en ambientes carentes de oxígeno, en vez de utilizar este gas como aceptor de electrones, emplea NO_3^- existente en el medio (Monachon et al., 2019):



2.1.1.4. Bacterias oxidadoras del nitrógeno

También conocidas como nitrificantes, agrupan las oxidadoras de amoníaco (NH_3) o nitrosas o nitritadoras para dar nitrito (NO_2^-), así como las oxidadoras de nitrito a nitrato (NO_3^-), denominándose como nítricas o nitratadoras (Kuypers et al., 2018). Las reacciones son las siguientes:

- $\text{NH}_3 + \frac{1}{2}\text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_2^- + 2\text{H}^+ + 2\text{H}_2\text{O} + \text{ATP}$
- $\text{NO}_2^- + \frac{1}{2}\text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_3^- + \text{ATP}$

Entre las bacterias nitritadoras están los géneros *Nitrosococcus*, *Nitrosolobus* y *Nitrosomonas*, mientras que las nitratadoras son representadas por *Nitrobacter*, *Nitrospira* y *Nitrococcus*. Todos son Gram

positivas y trabajan en ambientes aireados. Sin embargo, en condiciones anaeróbicas hay bacterias que utilizan el carbono orgánico para la síntesis celular y el nitrato como aceptor final de electrones en vez del oxígeno, reduciendo el nitrato hasta nitrógeno molecular (N_2) (Clark et al., 2021; Huang et al., 2021; Kuypers et al., 2018).

Existen especies en los géneros *Achromobacter*, *Aerobacter*, *Alcaligenes*, *Bacillus*, *Brevibacterium*, *Lactobacillus*, *Micrococcus*, *Proteus*, *Pseudomonas* y *Spirillum* reducen el NO_3^- hasta N_2 en etapas consecutivas, apareciendo como productos intermedios nitrito (NO_2^-), óxido nítrico (NO) y óxido nitroso (N_2O); los dos últimos son gases insolubles que no se incorporan a material celular, sino que escapan a la atmósfera (Clark et al., 2021; Huang et al., 2021; Kuypers et al., 2018).

La energía obtenida de la oxidación de los compuestos inorgánicos reducidos, les sirve a las bacterias oxidadoras para la bioconversión del gas carbónico (CO_2) a carbono celular de orgánico $(CH_2O)_n$ (Fan et al., 2022); tomando como ejemplo el ácido sulfhídrico (H_2S), la reacción global de oxidación y síntesis es la siguiente:



2.1.2. Bacterias quimio heterótrofas

En algunas bacterias oxidadoras de nitrito y en un buen número de las oxidadoras de hidrógeno hay incapacidad para utilizar el CO_2 como fuente de carbono celular y entonces deben emplear fuentes orgánicas para obtenerlo, actuando como heterótrofos, pero la energía la obtienen de donadores de electrones inorgánicos reducidos (NO_2^- o H_2), por lo que se denominan quimio heterótrofos (Knowles, 2018; Madigan et al., 2018).

2.1.3 *Microorganismos heterótrofos*

La mayoría de las bacterias que habitan la rizosfera y todos los hongos requieren de fuentes de carbono orgánico o elaborado, que entran simultáneamente en los procesos catabólicos y anabólicos.

En lo que respecta a la provisión de energía, el carbono orgánico presente en moléculas celulares de residuos orgánicos, con distinto grado de complejidad es objeto de la actividad de enzimas microbianas exógenas de tipo hidrolítico, las cuales hacen rompimiento de enlaces entre los componentes, para la producción de moléculas cada vez más sencillas hasta CO₂, además de energía química que es transferida a la formación de ATP (Elsas et al., 2019; Tate, 2020).

2.2 Respiración y fermentación

Los electrones liberados para producción de energía deben ser aceptados por el oxígeno molecular (O₂) para ocurrir una oxidación completa de los compuestos orgánicos a CO₂, o los aceptores de electrones pueden ser moléculas inorgánicas u orgánicas. Entonces se habla respectivamente de respiración aerobia y anaerobia (Achinas et al., 2020; Farras & Gimenez, 2020; Knowles, 2018; Tate, 2020).

2.2.1 *Respiración aerobia*

Una proporción de bacterias y los hongos tienen comportamiento aerobio, viviendo en ambientes con tensiones normales de oxígeno en el aire y producen oxidación completa de la fuente carbonada orgánica, como se observa en la siguiente reacción:



Hay especies principalmente bacterianas que requieren concentraciones menores de O_2 a las del aire atmosférico y se denominan microaerófilas (Knowles, 2018).

2.2.2. Respiración anaerobia

En la rizosfera también es posible encontrar algunas especies bacterianas capaces de respirar en ausencia de aire cuando disponen de otras moléculas alternativasceptoras de electrones, como por ejemplo nitrato y fumarato, para dar además del CO_2 , compuestos reducidos, respectivamente como nitrito y succinato (Achinas et al., 2020; Farras & Gimenez, 2020).

Algunos géneros de bacterias como *Pseudomonas*, *Achromobacter*, y *Rhizobium* son capaces de reducir nitrato, pero a pesar de no emplear el O_2 en su metabolismo, pueden crecer en su presencia. Este mismo papel lo cumplen bacterias de los géneros *Vibrio*, *Desulfovibrio* y *Proteus* que reducen fumarato. Estas bacterias se conocen como anaerobias facultativas (Knowles, 2018).

2.2.3. Fermentación

En muchas especies bacterianas de carácter aerobio y las levaduras en los hongos, se cumple un proceso alternativo conocido como fermentación, que ocurre sin aceptor externo de electrones y de manera anaerobia, con oxidación parcial de un compuesto orgánico para originar un solo producto también orgánico (organismos homo fermentativos) o varios productos orgánicos (organismos hetero fermentativos), también con la producción de cantidades pequeñas de energía. Sin embargo, estos organismos crecen en presencia de oxígeno, pero no lo utilizan al hacer fermentación por lo que actúan como aerobios facultativos (Farras & Gimenez, 2020).

La bacteria *Streptococcus lactis* de carácter homofermentativo produce ácido láctico a partir de la glucosa, mientras que este azúcar al ser intervenida por la bacteria *Escherichia coli* da lugar a los ácidos fórmico, láctico, y succínico, considerándose como heterofermentativa (Achinas et al., 2020; Farras & Gimenez, 2020; Knowles, 2018).

2.3. Efecto ambiental

En general, la mayoría de los microorganismos tienen un cumplimiento metabólico normal entre 18 y 35 °C de temperatura, con un óptimo de 20-30°C, denominándose como mesófilos. Otros crecen con temperaturas menores de 18 °C, especialmente los hongos y el rango óptimo oscila entre los 10 y 15 °C, conociéndose como psicrófilos. Algunas bacterias como *Bacillus* y ciertos *Actinomycetes* llegan a mantenerse de manera temporal en rangos de 40-80 °C, con óptimos de 45-55 °C y reciben la denominación de termófilos (Madigan et al., 2018; Prescott et al., 2002; Tate, 2020).

El pH de la rizosfera preferentemente debe estar entre 5.5 - 7.0 para la generalidad de especies microbianas conocidas como neutrófilos, con preferencia por los rangos más bajos en los hongos. Sin embargo, hay casos de microorganismos acidófilos que progresan a pH menores de 6.0 (Prescott et al., 2002; Tate, 2020; Thorn & Finlay, 2019).

Las bacterias requieren agua disponible en los espacios porosos del suelo para su desplazamiento en especial las que poseen flagelos, además de realizar la absorción de nutrientes asequibles en forma de iones. En estados de escasa humedad, los hongos son más sensibles, por lo que algunos géneros entran en reposo, gracias a la formación de estructuras de resistencia como las clamidosporas y los esclerósicos, como también las endosporas en especies de la bacteria *Bacillus* (Prescott et al., 2002; Tate, 2020; van Elsas et al., 2019).

En las bacterias, sobre todo, hay síntesis o absorción desde el medio y rizodeposición de osmolitos compatibles en agua como poliaminas, aminoácidos (en especial la prolina, azúcares (trehalosa y sacarosa) y alcoholes poli hídricos (glicerol y manitol). Estas moléculas se acumulan en el citoplasma para mantener una fuerza osmótica mayor a la del medio circundante, lo que facilita absorción de agua, manteniéndose la turgencia celular (Batoool et al., 2020; Hassan et al., 2019; Rabbani & Choi, 2018).

Cuando la humedad es excesiva en el suelo, el factor restrictivo es la falta de oxígeno, ocurriendo sucesiones poblacionales con establecimiento de bacterias de tipo anaerobio, mientras que en los hongos hay depresión poblacional, por su mayor sensibilidad a la acumulación de sustancias potencialmente tóxicas como CO₂, etanol, acetaldehído, lactatos, piruvatos, compuestos cianógenos y etileno (Fierer et al., 2007; van Elsas et al., 2019). Esta última sustancia de carácter hormonal, provoca envejecimiento de plantas con amarillamiento foliar extensivo (Lynch, 1975; Zhang et al., 2018). En el suelo y en los rizodepositados, se presenta la sustancia precursora, el ácido aminociclopropano-1-carboxilo (ACC). Sin embargo, hay especies bacterianas en los géneros *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Pantoea*, *Burkholderia*, *Achromobacter*, *Azospirillum*, *Methylobacterium* y *Enterobacter*, capaces de sintetizar la enzima ACC desaminasa que excretada al suelo actúa sobre el ACC, convirtiéndolo en α -cetobutirato y amonio. El etileno también llega a ser degradado por algunas bacterias como fuente de carbono e hidrógeno (Lynch, 1975; Sapre et al., 2019; Zhang et al., 2018).

3. La materia orgánica y el trabajo microbiano

Los residuos orgánicos que desde diversas fuentes tienen la oportunidad de integrarse en el suelo de manera constante y planificada, se constituyen en el punto de partida para el trabajo interdependiente y subsecuente de sucesiones microbianas con distintas vías de transformación del carbono celular, en los procesos catabólicos y anabólicos, para incidir positivamente en las expresiones de fertilidad natural edáfica que conducen a una sostenibilidad productiva.

La materia orgánica está representada por un complejo de moléculas carbonadas en distintas proporciones, siendo principalmente representadas por hidratos de carbono (30-80%), lignina (10-30%), proteínas (1-15%), además de grasas, ceras y resinas (1-8%) (Ramírez, 2007, p. 26). Entre los hidratos de carbono se destacan la celulosa, la hemicelulosa, el almidón y la quitina. El aporte mineral de los residuos orgánicos es relativamente escaso, generalmente menor del 3%, pero por la cantidad de biomasa que se llega a integrar con el suelo, el aporte inorgánico puede alcanzar valores significativos en la nutrición vegetal.

Ya en el suelo y por acción microbiana, la fracción mineralizada va a tener un aporte importante para el cumplimiento de procesos bioquímicos de oxidación, solubilización y transporte en beneficio de las plantas. Sin embargo, por efecto de un microbiota específica, componentes especiales de la materia orgánica parcialmente degradados, son objetos de síntesis, para la formación constante de humus, partícula coloidal responsable en gran parte de la fertilidad física del suelo, por su papel en la estructuración

y porosidad de los suelos, condicionando un entorno favorable para la vida microbiana y el establecimiento de una rizosfera funcional.

3.1. Degradación de las moléculas carbonadas

Por actuación de la microbiota heterótrofa sobre el material orgánico, se suceden dos eventos bioquímicos: uno de carácter catabólico, que permite la participación de enzimas excretadas al suelo para fracturar las moléculas carbonadas hasta llegar a compuestos inorgánicos, lo que se conoce como mineralización; otro de carácter anabólico que permite la síntesis de partículas coloidales denominadas como sustancias húmicas o humus, a partir de moléculas orgánicas parcialmente degradadas y se denomina humificación.

3.1.1. La mineralización

La actividad de las enzimas es un indicador de la calidad de la materia orgánica, ya que controlan la liberación de nutrientes necesarios para el crecimiento de las plantas y los microorganismos (Skujins, 1978). Estas enzimas, producidas por el mundo microbiano heterótrofo, incluyendo la gran mayoría de bacterias y los hongos, produce y excreta al suelo un complejo de enzimas degradativas (exoenzimas), encargadas de romper sitios de enlace de las grandes moléculas carbonadas, resultando componentes de menor peso molecular como polisacáridos, péptidos, ácidos grasos, fenil propano y otros compuestos aromáticos, además de n-acetil glucosamina, ácidos urónicos, entre otros.

En un ambiente rizosférico, donde existen fluctuaciones en la disponibilidad de oxígeno libre, se presentan condiciones que varían entre aerobias, microaerófilas y anaerobias, con lapsos de tiempo variables, lo cual favorece la actividad fermentativa. Este proceso resulta esencial para la formación de compuestos de tamaño cada vez más pequeño, preparando así la mineralización de nutrientes. Las condiciones

fisicoquímicas presentes en la rizosfera son claves para entender cómo los microorganismos influyen la disponibilidad de nutrientes, ya que interactúan de manera específica con los sistemas enzimáticos que facilitan estos procesos (Osorio-Vega, 2009). A medida que avanza este proceso, van apareciendo compuestos como ácidos nucleicos, ácidos carboxílicos y alifáticos, alcoholes, aminoácidos, amino azúcares, bases nitrogenadas, mercaptanos, fosfolípidos, fitinas, monosacáridos, azúcares fosforilados, fenoles y quinonas. Además, se produce la lixiviación de cationes intactos y fosfatos, los cuales pueden ser absorbidos por las plantas sin necesidad de transformación alguna.

De manera enzimática con mayor especificidad, los materiales orgánicos más pequeños se degradan hacia compuestos inorgánicos o minerales como: anhídrido carbónico (CO_2), amoníaco (NH_3), óxido nitroso (N_2O), óxido nítrico (NO), nitrógeno gaseoso (N_2), azufre elemental (S), ácido sulfhídrico (H_2S), tiosulfatos ($\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$), tiocianatos (SCN) y fosfatos (PO_4^{3-} , HPO_4^{2-}) (Román, Martínez, & Pantoja, 2013)

Al final, los residuos orgánicos aportan entre el 75% y el 80% de la materia orgánica mineralizada, lo que representa también una proporción similar del humus total. Durante la lenta fase de mineralización (Julca-Otiniano et al., 2006), esta materia orgánica del suelo contiene aproximadamente un 5% de nitrógeno total, junto con otros elementos esenciales para las plantas, como fósforo, magnesio, calcio, azufre y diversos micronutrientes (Anónimo, 1988; Graetz, 1997) En cuanto a la distribución de los elementos principales, el carbono se encuentra en una proporción de 100-300, el nitrógeno 8-15, el azufre 1 y el fósforo 1. En este contexto, los aportes mineralizados de los tres últimos elementos, esenciales para la nutrición vegetal, constituyen más del 60% del proceso de degradación orgánica (Cerón Rincón & Aristizábal Gutiérrez, 2012).

La tasa de mineralización puede reducirse en lapsos cortos, porque los microorganismos de la rizosfera utilizan los metabolitos orgánicos con pesos moleculares bajos, en el cumplimiento de procesos anabólicos o de construcción necesarios para la división celular y los incrementos de población. Además, estos metabolitos son absorbidos directamente por las plantas, actuando como sustrato para fomentar la población de microorganismos beneficiosos, como los fijadores de nitrógeno y las micorrizas, que contribuyen a mejorar la calidad del suelo y la disponibilidad de nutrientes para las plantas (Mesa Reinaldo, 2020).

3.1.2. La humificación

Un 25% del material orgánico aportado al suelo, sigue el camino de la humificación, contándose como principal donante a la lignina, polímero aromático complejo, componente mayoritario de los residuos vegetales fibrosos y que requiere de condiciones aerobias para su degradación parcial por un grupo microbiano representando principalmente por los hongos en consorcio con el grupo de los *Actinomycetes* de las bacterias, mediante un complejo enzimático. Como resultado, aparecen fracciones de compuestos aromáticos y resinas, que también son objeto de la acción enzimática, apareciendo moléculas de fenoles, en especial p-hidroxifenil propano. Por otro lado, las bacterias conducen la degradación orgánica hacia la liberación de metabolitos especiales como quinonas, amino azúcares y glucósidos, además de amidas, aminas y aminoácidos.

El preparado para un proceso de síntesis que permite la construcción de unas partículas oscuras, amorfas y de tamaño coloidal, conocidas como humus o sustancias húmicas, constituidas preferentemente por los elementos primarios carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno y azufre. En su superficie hay cargas eléctricas negativas libres, gracias a los radicales carboxilos (COOH^-), carbonilo (CO^-) e hidroxilo (OH^-), lo que permite adherir o absorber cationes por sus cargas eléctricas positivas.

Las fracciones principales del humus son los ácidos húmicos que son solubles en medio alcalino, pero no en medio ácido; los ácidos fúlvicos solubles en ambos medios; las huminas de carácter insoluble en las dos condiciones. El conjunto permite mejor expresión de las propiedades benéficas que posee el humus en el suelo como son: capacidad tampón o buffer evitando cambios bruscos en el pH; conservación del calor debido a la coloración oscura de las partículas; retención de humedad, por su capacidad de absorber agua hasta tres veces su volumen; estructuración del suelo al poseer en su superficie cargas eléctricas libres.

Mediante estas cargas, las partículas de humus se unen entre sí y con las partículas de arcilla, formándose agregados, entre los cuales quedan espacios porosos, necesarios para el movimiento normal de humedad y compuestos gaseosos, entre ellos el oxígeno. Entonces, se forma un ambiente propicio para el crecimiento de raíces y el establecimiento del microbioma rizosférico.

La formación de agregados es más estable cuando los microorganismos filamentosos del suelo (hongos y *actinomyces*) entretejen las partículas con sus hilos, además de ocurrir cementación a cargo de los ácidos poliurónicos producidos y excretados por grupos de bacterias como:

- Degradadores de celulosa y hemicelulosa, como los géneros aerobios *Cytophaga* y *Sporocytophaga*.
- Oxidadores de nitritos, con los géneros aerobios *Nitrosococcus*, *Nitrosomonas*, *Nitrosolobus* y *Nitrosospira*.
- Fijadores asimbióticos de nitrógeno en condiciones aerobias, con los géneros *Azotobacter*, *Beijerinckia*, *Burkholderia*, *Azomonas* y *Klebsiella*, siendo los dos últimos anaeróbicos facultativos.

- Aquí vale la pena comentar que las hifas o filamentos de los hongos micorrízicos vesículo-arbusculares, excretan cantidades grandes de glomalina (0.8- 21.0 mg. g de suelo⁻¹), glucopéptido que es un poderoso cementante de los agregados.

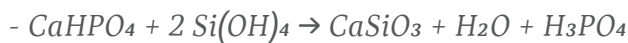
3.2. Asequibilidad de los nutrientes

Las bacterias y los hongos conforman consorcios heterogéneos, para contribuir a la provisión natural de elementos minerales para las plantas, mediante los procesos de solubilización, oxidación y quelatación.

3.2.1. Solubilización

Las plantas mediante la exudación radicular y también la descomposición de material orgánico a cargo de la microbiota heterótrofa, liberan ácidos orgánicos, principalmente con uno o más grupos carboxilo (COOH⁻), siendo de bajo peso molecular, que en sus funciones está la de provocar acidificación en el espacio periplásmico celular, lo que facilita la absorción de aniones como sulfato, nitrato y fosfato, además de promover la liberación de iones, desde complejos minerales insolubles que existen en el suelo, principalmente conteniendo calcio-fósforo, calcio-magnesio, hierro-fósforo, manganeso-silicio. Entonces, hay solubilización de aniones fosfato (PO₄³⁻) y silicio (SiO₃²⁻), como también los cationes Ca²⁺, Mg²⁺, Fe³⁺, Fe²⁺, Mn³⁺, Mn²⁺ y Al³⁺, que llegan a ser absorbidos por las raíces, pero también los cationes pueden ser quelatados por los radicales carboxilos libres de los ácidos orgánicos, para su transporte al interior del sistema radicular.

La formación de silicato es importante para una provisión continua de ácido monosilícico (H₂SiO₃, o Si (OH)₄) que reacciona con los fosfatos insolubles de calcio, aluminio, hierro y manganeso, para la obtención de fosfatos asequibles en la nutrición vegetal, a través de la ionización del ácido fosfórico (H₃PO₄), formado como se observa en las siguientes reacciones:



La capacidad de liberación de nutrientes por los ácidos orgánicos también se extiende al potasio y al zinc aprisionados en materiales rocosos por una solubilización mayor del 10%.

Más o menos el 50% de la microbiota heterótrofa aislado del suelo, tiene capacidad de producir ácidos orgánicos en mayor proporción. Entre las bacterias típicas se destacan los géneros: *Acinetobacter*, *Achromobacter*, *Alcaligenes*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Clostridium*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *Flavobacterium*, *Micrococcus*, *Mycobacterium*, *Pantoea*, *Pseudomonas* y *Serratia*, siendo más comunes los ácidos butírico, oxálico, succínico, málico, glutámico, adípico, acético, láctico, cítrico, fumárico y malónico. En el grupo de los actinomycetes es importante el género *Streptomyces* y los ácidos liberados son cítrico, málico y oxálico, con la actuación de variantes más tolerantes a condiciones ácidas. Entre los hongos, se presta atención a especies de los géneros *Aspergillus*, *Penicillium* y *Trichoderma*, como también al grupo de simbioses facultativos con hifas septadas y oscuras, realizando solubilización con los ácidos láctico, fórmico, oxálico y cítrico.

3.2.2.Oxidación

El grupo de las bacterias quimio autótrofas actúa sobre muchos de los compuestos mineralizados reducidos de la degradación total de los residuos orgánicos, para oxidarlos y proveerse de la energía necesaria para la síntesis del carbono celular a partir del CO₂, además de iones

oxidados, que son asequibles para las plantas. En el caso de los aniones nitrato (NO_3^-) y sulfato (SO_4^{2-}), como del hierro férrico (Fe^{3+}), ampliando las posibilidades de contribución natural a la nutrición vegetal.

Las bacterias responsables del proceso oxidativo pueden multiplicarse en medios líquidos exentos de fuentes orgánicas de carbono, energía y con el aporte de minerales reducidos, para su aplicación a los suelos agrícolas después de temporadas de invierno prolongadas, cuando hay escasez de oxígeno en el suelo y han operado procesos de reducción, con la presencia de NH_3 y NO_2^- para nitrógeno, así como H_2S , S^{2-} y S_2O_3 para azufre además de Fe^{2+} para hierro. Se espera que estos compuestos vuelvan al estado oxidado y probablemente sean asimilados por las plantas.

3.2.3. Quelatación

Los ácidos orgánicos producidos en etapas avanzadas de la degradación del material orgánico, además de su efecto solubilizante sobre elementos minerales no asequibles, también actúan como agentes quelantes o transportadores de cationes con preferencia por K^+ , Mg^{2+} , Fe^{2+} y Zn^{2+} , los cuales se complejan o integran con los grupos carboxilos libres, para su transporte a las raíces y al interior de la planta donde son requeridos.

En el suelo también hay posibilidades de contar con otros compuestos quelantes que proceden de la rizodeposición, pero también son productos de la actividad metabólica microbiana que se excretan al medio. Se destacan los aminoácidos y las sustancias húmicas en especial ácidos húmicos y fúlvicos.

En los aminoácidos, se presta mayor atención a la glicina y el ácido glutámico procedentes de la rizodeposición, con su capacidad de unir cationes a los radicales libres a causa de las cargas negativas que poseen. Las sustancias húmicas producto de la actuación microbiana principalmente de hongos sobre la descomposición de restos vegetales

y animales , además de ser trasportadores de cationes al interior de la planta, también favorecen la absorción activa de fósforo, nitrógeno, calcio y magnesio, al provocar cambios eléctricos de los fosfolípidos en las membranas celulares.

4. Estrategias agronómicas para un aporte efectivo del componente biorgánico

Además del papel que las sustancias húmicas realizan en favor de la fertilidad natural edáfica, son consideradas como la reserva más importante de carbono y nutrientes que tienen los suelos, pero que pueden ser vulnerables a la actuación de la microbiota heterótrofa, para ocurrir su degradación, ante la falta de una reposición orgánica planificada y el mantenimiento de una microbiota diversa en los procesos metabólicos de degradación y síntesis, siendo probable la ocurrencia dominante de poblaciones microbianas inmovilizadoras de nutrientes.

El empleo de abonos orgánicos o compostados comerciales, pueden llegar a tener limitaciones técnicas para su uso al ser un producto ya intervenido biológicamente y del cual se requieren grandes cantidades para alcanzar los niveles nutricionales recomendados para cada opción agrícola. Entonces, ante la necesidad de un aporte orgánico continuado, para restaurar, mantener y conservar la fertilidad natural de los suelos en los aspectos biológico, físico y químicos, hay necesidad de cambios en los modelos productivos de la actividad agropecuaria, así sea de pequeña escala, para aprovechar las excretas y orina de los animales domésticos, hacer un empleo efectivo de los residuos fibrosos que aportan los cultivos y adquirir la cultura de la siembra y beneficio de abonos verdes.

En los distintos eventos de aprovechamiento del material orgánico y su integración a los suelos, es necesario tener en cuenta el trabajo microbiano y buscar formas técnicas para su multiplicación y dispersión.

Entonces, adquirirá su real importancia, la preparación y empleo de los biopreparados líquidos o caldos microbianos.

4.1. Integración de biomasa aérea en el suelo

Periódicamente se debe enriquecer el suelo con residuos de la actividad agropecuaria y abonos verdes, cuando haya evidencias de bajas productivas por crecimiento y desarrollo irregular de las plantas cultivadas, de manera general o sectorizada.

4.1.1. Guachado de fertilidad

Se retoma una práctica realizada por agricultores de la región andina, hasta la década de los años 60 del siglo pasado, la cual consistía en disponer a profundidad, residuos de cosecha fibrosos y enriquecidos con material orgánico proveniente de la actividad pecuaria, para hacer su cubrimiento y permitir su degradación natural. Esta práctica es válida y útil en la restauración de suelos lavados, disgregados y endurecidos.

Se recomienda el empleo de residuos de cosecha de cereales y leguminosas, así como la caña picada de maíz para colocarlos como sustrato de piso en los establos de ganado o porquerizas, permitiendo que los animales descansen sobre ellos y depositen la orina y excretas. Periódicamente se retiran para disponerlos temporalmente en un lugar protegido, formando montones en mezcla con residuos de la actividad cuycícola u otras especies menores. Posteriormente se llevan al lugar de restauración, para su disposición en un sitio con piso firme y sin intervención de aguas de escorrentía, además de una protección con plástico en periodos lluviosos y humedecimientos periódicos para el mantenimiento de las poblaciones microbianas presentes.

Una vez que se tiene acumulado suficiente material orgánico en proceso de degradación, en el terreno objeto de restauración, se realiza

un guachado lo más cerca posible, primero con el empleo de arado de vertedera y luego profundizando con el arado de chuzo, ambos a tracción animal. Finalmente, se hace una roturación de fondo con herramienta manual, para ir disponiendo el material orgánico en una capa delgada, ajustando un poco, para cubrirlo con tierra. Así sucesivamente se disponen capas y suelo, hasta llegar al nivel de los guachos, para ajustar bien y cubrir con la tierra extraída.

Después de dos meses, al iniciar una temporada lluviosa, se realiza una roturación general con herramienta manual o con pases angostos de arado de chuzo, más una nivelación con rastra de púas, para proceder al establecimiento de una opción agrícola.

4.1.2. Empleo y beneficio de abonos verdes o coberturas vegetales

Es una práctica necesaria de implementar de manera rotativa cada dos años, en aquellos periodos relativamente largos en los que el terreno permanece en descanso antes del establecimiento de un cultivo. En esencia, consiste en el establecimiento de una especie vegetal de rápido crecimiento, buena cobertura, alta producción de biomasa aérea y formación de semilla viable, sin que sus tejidos al ser incorporados en el suelo, tengan un detrimento para una especie agrícola de siguiente siembra. Cuando las plantas se encuentran en estado de formación de grano, se cortan y pican para la mezcla superficial de los tejidos con el suelo.

Para nuestra región andina, las especies de mejor comportamiento son:

a. Leguminosas: Se recomienda la vicia andina (*Vicia sativa*) con una cantidad de semilla de 50 kilos por hectárea, empleándose cuando en el siguiente periodo de siembra, se establecen cereales. La cantidad de biomasa aérea aportada es hasta 40 toneladas por hectárea.

b. Gramíneas: Tienen buenas posibilidades la cebada, con una cantidad de semilla de 60-70 kilos por hectárea y con cerca de 50 toneladas de biomasa aérea. En el siguiente periodo se establecen leguminosas, hortalizas o papa.

c. Crucíferas: Las especies de mejor comportamiento son el nabo forrajero (*Raphanus raphanistrum*), el nabo amarillo (*Brassica napus*) y la mostaza (*Brassica alba*), con 30 kilos de semilla y rendimiento de biomasa aérea sobre las 40 toneladas por hectárea. En el siguiente periodo se establece papa, cereales o leguminosas.

Al inicio de una temporada lluviosa, se realiza una roturación del terreno con pases angostos y profundos de arado de chuzo a tracción animal, para la siembra del abono verde al voleo, realizando un buen tapado con rastra de púas o rastrillo de discos. Cuando el cultivo se encuentra en la etapa de llenado de grano, se hace el corte y picado de la parte aérea de las plantas, empleando guadaña, para efectuar una buena distribución de los tejidos sobre la superficie del suelo y realizando una aspersión uniforme de un caldo microbiano apropiado en cantidad de cinco litros por bomba de 20 litros y completando con agua, para luego proceder a una roturación con arado de chuzo en pases angostos, o rastrillo de discos con doble pase o herramienta manual. Al iniciar el siguiente periodo de lluvias se procede a la preparación del terreno beneficiado y establecimiento de una opción agrícola.

4.2. Producción y empleo de caldos microbianos

Los caldos microbianos son combinaciones de productos orgánicos y ciertos químicos que, al mezclarse con agua, promueven la reproducción de microorganismos beneficiosos. Estos microorganismos facilitan la síntesis y conversión de nutrientes, haciéndolos disponibles para las plantas y el suelo, sin generar residuos tóxicos en el ambiente (Ramirez, 1988)

Con la preparación de un caldo microbiano se obtienen dos beneficios: obtención y mantenimiento de la microbiota diversa y potencialmente apta para contribuir a la fertilidad natural de los suelos; acumulación de estructuras celulares y un complejo de sustancias químicas con posibilidades nutricionales, de protección o estimulante.

4.2.1. Componentes de un caldo

De manera general, un caldo debe ser preparado con la participación de diversos componentes:

a. Reservorios de microorganismos: Usualmente se aprovechan los estiércoles de animales domésticos; los residuos de la cosecha y beneficio de productos agrícolas en distintos estados de degradación; el material vegetal degradado y el suelo superficial acumulado en las zanjas; las acumulaciones de ripio y agua en los lugares de extracción y molienda de material rocoso; el mantillo o capote acumulado en formaciones boscosas naturales.

b. Fuente de energía: Comúnmente se emplea la melaza de caña, constituido en un 80% por azúcares (mono y disacáridos), además de un 4% por proteínas, como también calcio, magnesio y potasio, contribuyendo al proceso metabólico de los microorganismos heterótrofos sus azúcares simples, en especial la glucosa; se aporta a la planta a través de aspersiones foliares y vía radicular, permitiéndose ahorro energético en su síntesis.

c. Material proteico: Las fuentes de proteína con mejores posibilidades de empleo son la leche de ganado vacuno, la torta de soya, los subproductos de escarificación de los granos de quinua, además de tejidos picados de leguminosas y otras especies vegetales ricas en proteína. Mediante el trabajo microbiano en el caldo, hay formación de aminoácidos y aminos, con ahorro energético, al disminuir el trabajo metabólico para su síntesis.

d. Componente mineral: Un caldo microbiano se enriquece con sales minerales, roca fosfórica, enmiendas de ricas en silicio, cenizas vegetales y harina de rocas, además del empleo de urea que es un compuesto orgánico. Esto tienen el objetivo de proveer y permitir la disponibilidad de aniones y cationes asequibles para las plantas y microorganismos, a través de aspersiones foliares o aplicaciones al suelo.

e. Fuentes carboxilasas: Se emplean sustancias húmicas comerciales y lombricompuestos, para la provisión de ácidos orgánicos, incluyendo los húmicos y fúlvicos. Con estas fuentes se contribuye a la solubilización, asimilación y transporte de nutrientes.

4.2.2. Clases de caldos aerobios

Se los emplea para la multiplicación de microorganismos aerobios de carácter heterotrófico degradadores de material orgánico, como también para las bacterias oxidadoras y fijadoras asimbióticas de nitrógeno.

4.2.2.1. Caldos para organismos heterótrofos degradadores

Se trabaja en canecas plásticas con capacidad de 200 litros, para la preparación de los siguientes caldos.

a. Caldo nutricional: En la caneca se vierte un contenido de estiércol fresco de ganado vacuno, capote de monte o material de zanjales mezclándose en partes iguales, para un volumen de 10 litros, un (1) galón de melaza dispersa en agua tibia, 30 litros de leche cruda, 50 kilos de una enmienda rica en silicio, tres (3) kilos de fosforita, adicionando agua paulatinamente y realizando su mezclado, hasta llegar a las tres cuartas partes; se revuelve con frecuencia y se tapa de manera no hermética. Después de cinco días se adiciona tres (3) kilos de nitrato de potasio y dos (2) kilos de urea, adicionando más agua y revolviendo para un reposo de cinco días. Luego de este tiempo se agrega un (1) kilo de humus comercial

o cinco kilos de lombricompuesto, mezclando bien y completando el volumen de agua para proceder a su empleo después de dos días.

b. Caldo de lombricompuesto: Se utiliza en procesos de liberación de nutrientes asequibles y su transporte a las raíces. Por 200 litros de agua, se adicionan 20 kilos de lombricompuesto, un (1) galón de melaza dispersa en agua tibia, tres (3) kilos de material superficial de zanjas, tres (3) kilos de sulfato de amonio, dos (2) kilos de nitrato de potasio y un (1) kilo de fosfato diamónico, para un buen mezclado con agua hasta completar el volumen y con una maduración de 10 días antes de su empleo, manteniendo el recipiente con tapado no hermético.

c. Caldo colonizante: Se utiliza en el remojo de abonos orgánicos comerciales o en aplicaciones al suelo o para incorporar abonos verdes o cuando se han realizado aspersiones de plaguicidas y ya se ha observado su efecto. Por 200 litros de agua, se utiliza un galón de melaza dispersa en agua tibia, 10 litros de mantillo de monte, tres (3) litros de material superficial de zanjas, dos (2) kilos de lombricompuestos, tres (3) kilos de harina de rocas y un (1) kilo de carbonato de calcio, para una buena mezcla y se deja en etapa de maduración por 10 días tapando no herméticamente.

d. Caldo solubilizante: Es útil para la multiplicación de microorganismos heterótrofos, productores de cantidades importantes de ácidos orgánicos. Por 200 litros de agua, se emplean tres (3) kilos de una enmienda rica en silicio, dos (2) kilos de fosforita, cinco (5) kilos de harina de rocas, un volumen de tres (3) litros de mantillo de bosque, dos (2) kilos de lombricompuesto y dos (2) galones de melaza dispersa en agua tibia, adicionando agua hasta las tres cuartas partes del volumen para un buen mezclado. Después de cinco días se agrega tres (3) kilos de nitrato de potasio y dos (2) kilos de sulfato de amonio, con buena revoltura y completando el volumen de agua. Cinco días más tarde se procede a su empleo.

e. Caldo de residuos fibrosos: Se prepara para la multiplicación de microorganismos capaces de degradar sustancias carbonadas complejas, como los tamos de cereales. Por caneca de 200 litros, se utiliza 10 litros de tamaños en proceso natural de descomposición, cinco (5) litros de capote de monte, tres (3) kilos de fosfato diamónico, un (1) galón de melaza dispersa en agua tibia, y agua corriente hasta tres cuartas partes del volumen, mezclando adecuadamente. Después de tres días se adiciona dos (2) kilos de nitrato de potasio y un (1) kilo de una fuente comercial de elementos menores. Luego de cinco días se agrega cinco (5) kilos de lombricompuesto o un (1) litro de humus comercial, para efectuar una buena revoltura completando el volumen de agua faltante, para su empleo luego de dos días.

4.2.2.2. Caldos para bacterias oxidantes

Se emplean para aspersiones al suelo después de labores de roturación de los terrenos, cuando ha transcurrido una larga temporada invernal, con el objeto de distribuir bacterias responsables de oxidar formas reducidas de nitrógeno y azufre, con el propósito de lograr su forma asequible para la nutrición vegetal.

a. Caldo de nitratación: Para 200 litros de agua, se utiliza cinco (5) kilos de material superficial de zanjas o suelo de mantillo de bosque, que está debajo de la capa hojarasca, con un conveniente mezclado en presencia de poca agua. En seguida se agregan dos (2) kilos de carbonato de calcio, dos (2) kilos de sulfato de amonio, dos (2) kilos de urea y un (1) litro o kilo de humus comercial, completando el volumen de agua y revolviendo, para su empleo después de 10 días de maduración.

b. Caldo oxidativo de azufre: Por 180 litros de agua se adicionan tres (3) kilos de azufre en polvo, dos (2) kilos de carbonato de calcio, cinco (5) kilos de suelo superficial de zanjas y 10- 20 litros de agua estancada

que se encuentre en las canteras o minas de piedra, para un correcto mezclado y dejando madurar durante 15 días.

4.2.3. Los caldos anaerobios

Se emplean para la multiplicación de bacterias que cumplen un trabajo metabólico en suelos con un ambiente pobre en oxígeno, reduciendo nutrientes oxidados y para incremento poblacional de bacterias aerobias facultativas, anaerobias facultativas y anaerobias estrictas. Permiten incrementos de sustancias bioestimulantes y reguladoras de crecimiento, para promover un mejor comportamiento de las plantas en condiciones de estrés hídrico, mediante aspersiones foliares.

Después de la preparación se hace cierre hermético del recipiente para evitar entradas de aire libre. La salida de gases se logra mediante una válvula o con la ayuda de una manguera delgada, incrustando un extremo a través de la tapa y sellando bien, mientras que el otro extremo se introduce en una botella plástica con agua.

4.2.3.1. El biopreparado anaerobio rutinario

En una caneca de 200 litros con tapa de cierre hermético se vierte el contenido de un balde de 10 litros lleno de estiércol fresco de ganado, medio balde de mantillo de monte de las partes más profundas, cinco (5) kilos de biomasa aérea de alfalfa bien picado, un (1) galón de melaza y tres (3) litros de leche cruda, más agua hasta completar las tres cuartas partes del volumen, revolviendo bien para cerrar herméticamente y poner a funcionar el sistema de anaerobiosis.

Con el tiempo se nota en la botella producción de burbujas por la emisión de gases principalmente orgánicos desde el interior de la caneca. Cuando el producto esté maduro, se observa escaso desprendimiento de burbujas. Entonces, se destapa con cuidado, agregando cinco (5) kilos

de un fertilizante NPK, mezclando bien y dejando el recipiente abierto. Después de 3-5 días se procede a su empleo.

4.2.3.2. Biopreparado con anaerobiosis parcial

En una caneca de 200 litros de capacidad y tapa de cierre hermético, se coloca tejido vegetal picado (alfalfa u ortiga blanca, chilca, sauco o colla blanca) cinco kilos, el contenido de un balde de 10 litros con estiércol fresco de ganado, un galón de melaza dispersa en agua tibia, tres (3) litros de leche cruda y cinco (5) kilos de una enmienda conteniendo silicio, fósforo, calcio, magnesio y azufre. A medida que se agregan los materiales, se vierte agua hasta cubrir las tres cuartas partes del volumen, revolviendo continuamente. Se hace el cierre hermético, accionando el sistema de anaerobiosis.

Cuando se observa la formación de burbujas, en una caneca de 20 litros, se adiciona dos litros de melaza dispersa en agua tibia, un kilo de urea y un cuarto de libra de levadura activa y 10 litros de agua, revolviendo bien para tapar no herméticamente. Cinco días después se agrega medio balde de mantillo o capote, adicionando más agua y revolviendo bien para tapar de manera no hermética.

Una vez disminuye la intensidad de burbujas en la caneca grande, se destapa para verter el contenido de la pequeña, revolviendo y cerrando herméticamente por cinco días, con funcionamiento del sistema de anaerobiosis. Pasado este tiempo se destapa para agregar cinco (5) kilos de NPK y un (1) kilo de una fuente de elementos menores, tapándose de manera hermética. Después de dos días se adiciona un kilo de humus comercial, acabando de llenar el aguan faltante y revolviendo. Al día siguiente se procede a su empleo en aspersiones foliares ante situaciones de estrés, o para humedecimiento de abonos orgánicos o sobre abonos verdes picados antes de su incorporación.

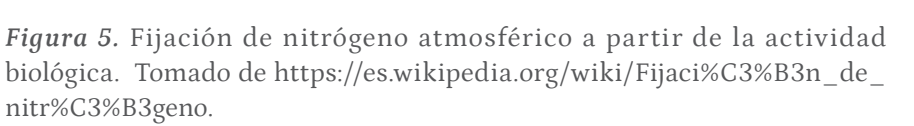
Este y todos los caldos microbianos aquí incluidos, para su aplicación, se revuelven bien, realizando su filtrado a través de un colador de malla fina, para su aplicación, en cantidades de tres litros en aspersiones foliares o cinco litros por bomba de 20 litros más agua, cuando se distribuye en el suelo y se humedecen abonos orgánicos o abonos verdes.

5. Fijación biológica de nitrógeno atmosférico

A pesar de la abundancia del nitrógeno gaseoso (N_2) en la atmósfera (más del 70%), este no es aprovechable por las plantas y la fuente más importante de provisión, la constituyen los fertilizantes de síntesis, conteniendo urea, amonio o nitratos. Sin embargo, de manera silenciosa, en el suelo está ocurriendo la fijación de ese nitrógeno de la atmósfera y su transformación a amoníaco, que es el punto de partida para procesos nutricionales. La responsabilidad es de las bacterias, incluyendo grupos diversos, de naturaleza autótrofa o heterótrofa, aerobias o anaerobias y de vida libre o formando simbiosis con organismos eucariotas.

Recientemente se descubrió el nitroplasto, una estructura que hace posible la fijación de nitrógeno en eucariotas fototrópicos (Coale et al., 2024). Este descubrimiento resalta la diversidad de mecanismos que existen para la fijación biológica de nitrógeno, ampliando la comprensión sobre cómo diferentes organismos contribuyen a este proceso esencial para la vida en el planeta.

El gasto de energía en el proceso de fijación biológica de nitrógeno, es significativamente grande como se verá más adelante, pero ello se ve recompensado con los aportes de nitrógeno fijado, que llegan a ser del orden de 45 millones de toneladas por año, aportadas para las tierras de cultivo; de los cuales, únicamente el 25%, es responsabilidad de las bacterias de vida libre y el 75% resulta de los consorcios de simbiosis, en especial, el que cumplen las leguminosas con bacterias del grupo rizobios. Al respecto, se conoce que esta fijación simbiótica llega aportar entre 200 y 250 kilos de nitrógeno por hectárea y por año. Figura 5.



Las bacterias fijadoras de nitrógeno atmosférico tienen la facultad de sintetizar la enzima nitrogenasa, que requiere de la colaboración

Las dos proteínas se conocen como: componente molibdo-ferro (componente I) e dinitrogenasa (componente II); componente ferro proteico (componente III).

o dinitroreductasa (componente II). Ambas actúan en un ambiente anaerobio, lo que implica que las bacterias aerobias deben producir un gasto considerable de poder reductor (liberación de electrones) para proteger al complejo enzimático del oxígeno.

El componente II tiene por misión, la transferencia de electrones desde las fuentes de carbono orgánico (glúcidos) como a la vez el complejo I que hace reducción de N_2 a NH_3 , con mediación de la fuente de energía Mg-ATP. La transferencia de electrones va acompañada con la hidrólisis de Mg-ATP y aunque el primer producto nitrogenado es el NH_3 , este es rápidamente protonado para formar NH_4^+ .

La reducción de una molécula de N_2 genera dos moléculas de NH_4^+ , requiriendo de ocho electores y un mínimo de 16 Mg-ATP. Además, la reacción está acompañada de la reducción de una molécula H_2 por cada N_2 reducido, además de la hidrólisis Mg-ATP genera ADP (adenosina difosfato) y fósforo inorgánico (P_i). la reacción general es la siguiente:



Como se observa, el proceso es altamente consumidor de energía y ATP se desfosforiliza a ADP más fósforo inorgánico. Además, hay liberación de hidrógeno gaseoso (H_2), lo que hace que se malgaste un alto porcentaje de energía en una función de síntesis aparente. Sin embargo, hay cepas bacterianas provistas de hidrogenasa, capaces de reciclar el hidrógeno y recuperar la energía perdida. *Figura 6.*

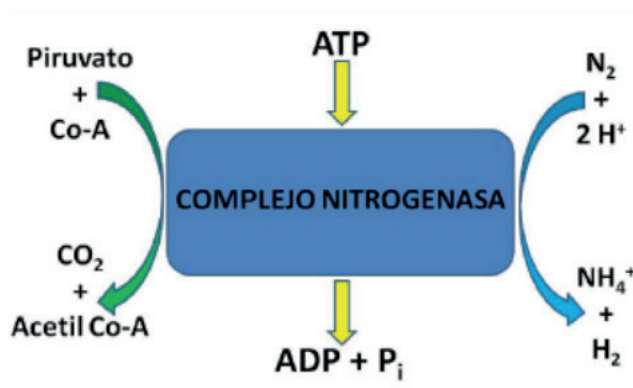


Figura 6. Reacciones bioquímicas básicas del complejo nitrogenasa en fijación de nitrógeno.

5.2. Las bacterias de vida libre

Constituyen un complejo de géneros con diferencias metabólicas en los requerimientos de carbono y su transformación en el interior celular, como para el cumplimiento del proceso respiratorio y su adaptabilidad a las condiciones ambientales presentes. Sin embargo, todas tienen el atributo común de poseer la enzima hidrogenasa.

Las bacterias fijadoras del nitrógeno atmosférico de manera asimbiótica son abundantes en la región de la rizosfera, donde continuamente obtienen su carbono celular a partir de la descomposición de los residuos orgánicos o mediante mecanismos autotróficos. No obstante, algunos representantes forman nichos de establecimiento y multiplicación en el rizoplasma, obteniendo la mayor parte de la energía química, de las moléculas carbonadas presentes en las rizodeposiciones y hay caos de colonización de espacios intercelulares de la corteza radicular y llega a haber dependencia energética del hospedero, sin existir modificaciones anatómicas para el albergue. Este consorcio denominado rizogénesis asociativa, lo cumplen ciertas especies y aun variantes de ellas,

pertenecientes a los géneros *Gluconacetobacter*, *Enterobacter*, *Klebsiella*, *Burkholderia*, *Herbaspirillum*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Beijerinckia* y *Bacillus* especialmente en gramíneas.

5.2.1. Requerimientos metabólicos

Un número escaso de rizobacterias autótrofas participan en la fijación no simbiótica del nitrógeno, transformando el CO₂ a carbono celular. Unas utilizan la energía lumínica para la transformación, como es el caso de los géneros fotosintéticos *Rhodopseudomonas* y *Rhodospirillum*. Otros géneros como *Thiobacillus* y *Xanthobacter* oxidan respectivamente moléculas inorgánicas de azufre e hidrógeno para proveerse de la energía requerida en la transformación carbonada. En ambos casos, el carbono orgánico es utilizado también para la obtención de la energía necesaria en la fijación de N₂ y su transformación en el interior celular.

La mayoría de bacterias fijadoras de N₂ son de naturaleza heterótrofa, con un comportamiento respiratorio diferente:

a. Bacterias aerobias: Fijan N₂ en ambientes aireados como *Azotobacter*, *Azomonas*, *Azotomonas*, *Beijerinckia*, *Agrobacterium*, *Burkholderia*, *Acetobacter*, *Gluconacetobacter* y *Streptomyces*.

b. Bacterias microaerófilas: Realizan la fijación en ambientes con poco oxígeno como *Gluconacetobacter diazotrophicus*, *Azospirillum*, *Herbaspirillum* y *Derxia*, pero crecen bien en ambientes aerobios.

c. Bacterias anaerobias facultativas: Realizan la fijación en ausencia de oxígeno libre, pero en condiciones aerobias se adaptan y desarrollan sus funciones metabólicas usuales, pero no fijan el nitrógeno gaseoso. En este grupo se mencionan *Klebsiella*, *Enterobacter* y *Bacillus*.

d. Bacterias anaerobias obligadas: Especies de *Clostridium*, *Desulfovibrio* y *Desulfomonas* realizan el proceso de fijación y sus funciones metabólicas en ausencia de oxígeno libre.

5.2.2. Efecto ambiental

En el proceso de fijación hay consumo de altas cantidades de energía y la tasa de fijación es relativamente baja, siendo por lo general de 5-20 miligramos de nitrógeno fijado por gramo de energía consumida y las condiciones medioambientales deben ser adecuadas, en cuanto a que los suelos tengan humedad mayor a la capacidad de campo, las temperaturas sean abrigadas (20-30°C), los contenidos de nitrógeno disponible bajos y altos los compuestos carbonados para las especies heterótrofas, además de tensiones bajas de oxígeno y un pH cercano a la neutralidad. Sin embargo, los géneros *Beijerinckia*, *Azomonas* y *Derrxia* tienen variantes que cumplen un proceso fijador normal en suelos ácidos.

Cuando hay incrementos temporales pero frecuentes de oxígeno, ocurre inhibición de la enzima nitrogenasa y no se cumple el proceso de fijación para las poblaciones aerobias estrictas, las cuales deben desarrollar mecanismos de protección del complejo nitrogenasa, así haya detención del proceso de fijación. Estos son:

- La enzima dinitrogenasa reductasa puede reducir el O_2 a H_2O_2 y posiblemente a H_2O en la vecindad de la hidrogenasa.
- Elevada tasa transpiratoria a expensas de un alto consumo de carbono y energía, manteniendo así una baja concentración intercelular de oxígeno.
- Formación de limos o cápsulas de polisacáridos extracelulares para proteger las colonias del oxígeno, al formar un microambiente anaerobio que limita la dispersión del aire. Ello se presenta en *Azotobacter*, *Azomonas*, *Beijerinckia*, *Derrxia* y *Klebsiella*.

5.2.3. Posibilidades de incremento poblacional

Se puede preparar un caldo para la multiplicación de especies bacterianas capaces de hacer la bioconversión de N_2 a NH_4^+ en el interior celular y este transformarlo a aminoácidos, los cuales son devueltos al suelo en las sucesiones poblacionales que se cumplen en lapsos cortos. Estos aminoácidos serán objeto de procesos de degradación, mineralización y oxidación a nitrato, con la intervención de otros grupos microbianos, molécula que será utilizada por las plantas.

Por caneca de 200 litros, se utiliza el contenido de un balde de 10 litros, con suelo superficial de zanjas, tres (3) kilos de fosfato-monopotásico, un (1) kilo de una fuente de elementos mayores secundarios y menores, pero exenta de nitrógeno, un (1) galón de melaza dispersa en agua tibia y un (1) kilo de humus comercial más agua, para una buena mezcla y maduración durante 10 días en presencia de oxígeno libre. Sin embargo, también el preparado se puede mantener en condiciones anaeróbicas con cierre hermético, para poblaciones fijadoras en condiciones restrictivas de oxígeno.

Con el caldo bien filtrado y disperso en agua, se hacen remojos basales en plantas jóvenes, como también para el enriquecimiento de abonos orgánicos y lombricompuestos, además de la aspersión sobre abonos verdes picados antes de su incorporación en el suelo. El manejo de este caldo también es bueno en aquellos terrenos en los que hay sectores donde las plantas manifiestan clorosis foliar desde la parte basal o cuando hay lavados superficiales por aguas de escorrentía.

5.3. La fijación simbiótica

La fijación simbiótica es un proceso fascinante en el que algunas bacterias se asocian estrechamente con ciertas plantas para ayudarse mutuamente. Estas bacterias, que promueven el crecimiento vegetal,

se clasifican en dos tipos: las que forman estas relaciones simbióticas con especies específicas de plantas y las bacterias edáficas de vida libre (Kloepper et al, 1988). Estas últimas habitan en el suelo sin necesidad de asociarse con una planta y contribuyen al desarrollo vegetal mediante procesos como la fijación de nitrógeno, la solubilización de fósforo o la producción de sustancias que estimulan el crecimiento. Las bacterias beneficiosas de vida libre se las denomina PGPRs (Plant Growth Promoting Rhizobacteria) (Kloepper et al.1989) las cuales mejoran el desarrollo de las plantas al fortalecer su sistema radicular y mantenerlas más saludables. Para influir en una planta, estas bacterias suelen asociarse estrechamente con sus raíces. Su acción puede ser directa, a través de la producción de compuestos como fitohormonas, sideróforos y antibióticos que estimulan el crecimiento y movilizan nutrientes; o indirecta, al prevenir el ataque de patógenos. Además, los sideróforos y antibióticos les permiten competir eficazmente contra organismos perjudiciales y otras bacterias del suelo (Wiehe & Höflich, 1995; Müller et al., 1988; Kloepper et al., 1980)

Las PGPRs utilizan diversas vías para favorecer el desarrollo de las plantas, como la fijación de nitrógeno, la producción de sideróforos que aportan hierro, la síntesis de hormonas que estimulan el crecimiento, y la solubilización de minerales como el fósforo (Velasco-Jiménez et al., 2020). Estas actividades permiten que cada cepa afecte el crecimiento de las plantas a través de diferentes mecanismos. Por ejemplo, *Azospirillum* contribuye al crecimiento de leguminosas mediante la producción de fitohormonas, mejorando la asimilación de agua y nutrientes, y favoreciendo la actividad de *Rhizobium*.

Asimismo, la inoculación con cepas de *Rhizobium* no solo incrementa los niveles de nitrógeno y carbono en el suelo, sino que también promueve el desarrollo vegetativo de las plantas, consolidando el beneficio del uso combinado de estas bacterias para optimizar el crecimiento en condiciones agrícolas (Taco & Zuñiga, 2020)

Este proceso de inoculación corresponde al consorcio formador de nódulos radiculares de bacterias heterótrofas del grupo rizobios con leguminosas, el cual es clave en la fijación biológica de nitrógeno, los rizobios se asocian especialmente en las subfamilias Papilionoideae y Mimosoideae favoreciendo su desarrollo, aunque su presencia es más limitada en las Caesalpinioideae (Doyle, 1994); estas bacterias Gram negativas tienen la capacidad de captar nitrógeno del aire y transformarlo en formas que las plantas pueden absorber, un proceso conocido como fijación biológica del nitrógeno atmosférico. Se asocian principalmente con plantas leguminosas, donde crean nódulos, estructuras especiales que sirven como su hábitat y el sitio donde realizan su función (Battistoni Urrutia, Siri, & Evangelista-Martínez, 2024).

Actualmente existen 14 géneros bacterianos conforman al grupo de los rizobios, de ellos 11 son *Rhizobium*, *Mesorhizobium*, *Ensifer*, *Bradyrhizobium*, *Phyllobacterium*, *Microvirga*, *Azorhizobium*, *Ochrobactrum*, *Methylobacterium*, *Devosia* y *Shinella*, en la clase alfa-proteobacterias; dos: *Burkholderia* y *Cupriavidus*, dentro de la clase beta-proteobacterias y el género *Pseudomonas* en la clase gamma-proteobacterias (Berrada & Fikri-Benbrahim, 2014). La mayor atención se ha prestado a los géneros *Rhizobium* y *Bradyrhizobium*, que respectivamente forman nódulos en leguminosas de origen templado y origen tropical, siendo de crecimiento rápido y lento en medios de cultivo, además de que los sistemas genéticos relacionados con la fijación son plasmidiales y cromosómicos en el mismo orden. Los géneros restantes presentan características intermedias y una similitud mayor al 90% respecto a los dos géneros de mayor atención, *figura 7*.



Figura 7. Raíz de planta leguminosa colonizada con nódulos bacteriales del género *Rhizobium*. Tomado de: <https://milnepublishing.geneseo.edu/botany/chapter/rhizobium/>

La capacidad de infección por las bacterias fijadoras de N_2 en la corteza de la raíz, se deriva de un intercambio de señales químicas entre el microsimbionte y la planta hospedante, iniciándose la cascada de señales cuando la leguminosa por rizodeposición libera al medio moléculas inductoras, posiblemente tipo flavonoide que la bacteria reconoce específicamente y la lleva a sintetizar un factor de acoplamiento del tipo general n-acetil glucosamina, pero con modificaciones estructurales para el reconocimiento específico y la transcripción de sistemas genéticos complementarios que conducen a: la adhesión del rizobio al pelo absorbente; la formación de conductos de infección; división celular en la corteza; formación del nódulo; multiplicación intercelular de la bacteria, formándose células involutivas (pleomórficas que se protegen por membranas celulares internas del hospedante (simbiosoma) y que se denominan como bacterioides. *Figura 8.*

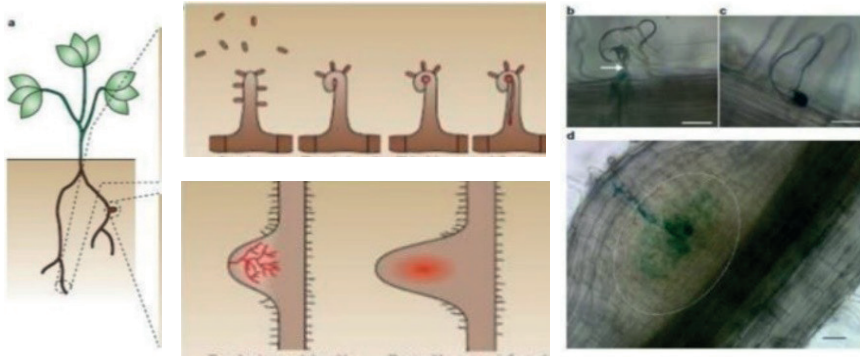


Figura 8. Infección por *Rhizobium leguminosarum* en leguminosas. a) Las primeras etapas de la infección de pelos radiculares por *Rhizobium* y el crecimiento de nódulos en las raíces. Las imágenes b, c y d fueron obtenidas inoculando *Pisum sativum* o *Vicia hirsuta* con *Rhizobium leguminosarum* biovar *viciae*. Tomado de Sangay Tucto 2018.

Al nódulo llegan el fotosintato en forma de sacarosa que provee la leguminosa como fuente de energía, poder reductor y esqueleto carbonado para la incorporación del amoníaco resultante de la fijación de N_2 y su protonación a NH_4^+ .

El amonio es transportado por el xilema ligado a amidas o ureidos, según el hospedante sea de origen templado o tropical. Las amidas son glutamina y asparraguina, mientras que los ureidos corresponden a alantoína y ácido alantoico, estos últimos de difícil transporte por el xilema al ser menos solubles que las amidas citadas. Por intervención de las enzimas glutamina sintetasa y glutamatosintasa, el amonio pasa a formar parte de la glutamina y el glutamato que son los primeros aminoácidos producto de la simbiosis.

En los nódulos radiculares existe el pigmento leghemoglobina que regula el suministro de oxígeno al microsimbionte para su respiración, capturándolo para mantenerlo en niveles que no afecten la actividad

fijadora, ya que el proceso se lleva en condiciones microaerófilas. La síntesis de esta sustancia es participación de los dos simbioses.

En la simbiosis rizobio-leguminosa, se debe tener en cuenta tres conceptos:

a. Especificidad: Capacidad de la bacteria de infectar selectivamente a la planta hospedante.

b. Infectividad: Capacidad del microsimbionte para causar infección y contribuir a la formación del nódulo.

c. Efectividad: Capacidad para reducir N_2 a NH_4^+ y su transporte por el xilema para su bioconversión a aminoácidos.

6. Aporte al conocimiento de los hongos endosimbiontes

Entre los organismos fungosos que viven en la región de la rizosfera, es importante tener en cuenta y profundizar en el conocimiento de aquellos que viven en sitios específicos de los tejidos radicales externos, requiriendo del vegetal, la provisión de fuentes de carbono orgánico para su desarrollo y proyección externa de un entramado de hilos o hifas más allá de la zona rizosférica, absorbiendo agua y nutrientes para su traslado al interior de la planta.

Es el caso de los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) y los hongos septados oscuros que persisten en el suelo por medio de sus esporas de reposo, los primeros son endosimbiontes obligados o, mediante una actividad heterótrofa en residuos orgánicos los segundos, de carácter endosimbionte facultativo.

De un mejor conocimiento que se logre sobre las posibilidades de distribución y manejo de estos organismos en el entorno de la rizosfera y se mejore la eficiencia en la asimilación de nutrientes poco móviles, pero asequibles, es posible disminuir la dependencia por las fuentes comerciales que los poseen y a la vez, acceder a otros beneficios que resultan de su empleo y relacionados con la protección frente a factores en suelos afectados en su fertilidad natural.

6.1. Los hongos micorrízicos arbusculares (hma)

Más del 80% de las especies vegetales mantienen a nivel radicular una relación mutualista, con este grupo fungoso, que por lo general

no tiene especificidad de hospederos y son buenas las posibilidades de lograr infección con los sustratos de inóculo comercial, conteniendo esporas de reposo de una o más especies micorrícicas. Ciertas familias de plantas cultivadas como las *Amaranthaceas*, *Caryophyllaceas*, *Chenopodiaceas*, *Brassicaceas* y *Polygonaceas* no albergan HMA o lo hacen de manera ineficiente.

Aplicaciones de las micorrizas en la agricultura.

No es tan común que las micorrizas sean utilizadas en la agricultura convencional debido a los fungicidas que ahí utilizan que muchas veces no logran ser compatibles con la micorrizas causando que no funcionen, es más usual su practicidad entre los agricultores ecológicos, trayendo consigo beneficios para las plantas y evidenciándolas en una fertilización más ecológica, mejorando la absorción de nutrientes, optimizando la estructura del suelo, contribuyendo a una agricultura más sostenible, entre otros.

Heikham et al (2009), refiere que la micorrización con *Glomus mosseae* puede controlar y mejorar el estrés salino, es decir mejorar un rápido crecimiento de la planta, además del incremento en la acumulación de la biomasa (Citado por Verdugo Arranz, 2022). Así mismo otra de las aplicaciones de mejora se evidencia en la restauración de espacios degradados, así lo refiere el autor Verdugo Arranz (2022), al decir que para mitigar, reducir o revertir el impacto o deterioro causado por actividades humanas se pueden llevar a la práctica otras actividades que devuelvan al ecosistema su funcionalidad, por eso es necesario utilizar especies vegetales apropiadas, que gracias a las micorrizas ayuden como lo describe Itilier et al (2014), “estas plantas sean reintroducidas y soporten el estrés propio de las primeras etapas de colonización de un ambiente degradado, acelerando muy notablemente el proceso de adaptación de la cubierta vegetal inicial” (Citado por Verdugo Arranz, 2022, p.16)

Por último, dentro de muchas de las aplicaciones, se encuentran las micorrizas arbusculares en las especies frutales, Herrera (1994), refiere que evidenció mayor crecimiento en este tipo de plantas con micorrizas arbusculares, además de mejor absorción de nutrientes, siendo mayor la producción de hormonas y con mayor contenido de clorofila (Citado por Noda, 2009) de esta manera entre los muchos beneficios este tipo de micorriza vesículo arbusculares, empleada en diferentes cultivos (como las especies frutales) y pastos, está en la búsqueda de ser fuente de fertilización ecológica y dejar a un lado los fertilizantes con químicos.

6.1.1. El proceso general de simbiosis

Los miembros del grupo HMA persisten en el suelo por medio de sus esporas de reposo, con capacidad de latencia desde varios meses hasta años, una vez que hay decaimiento de las hifas proyectadas al exterior de las raíces.

Como respuesta a estímulos químicos de las raíces, generalmente compuestos fenólicos exudados o también elementos estructurales de la pared celular (cutina), las esporas emiten un tubo germinativo, el cual forma y proyecta un espolón, que penetra entre las células epidérmicas del huésped, para desarrollar un sistema de hifas aseptadas que se ramifican y crean a través de los espacios intercelulares de la corteza, sin alcanzar los tejidos vasculares ni los meristemos, pero formando en los arbúsculos a manera de pequeñas ramificaciones en forma dicotómica, de proyección intracelular, envueltos por la membrana celular sin tener contacto directo con el citoplasma. En algunas especies las hifas llegan a una penetración intracelular, formando en los extremos ovillos de filamentos. En determinados géneros, hay hifas que sufren hinchazones terminales o intercalares a nivel intercelular, denominadas como vesículo y que sirven como órganos de almacenamiento.

Hacia el exterior de las raíces, los HMA crecen formando un entramado de hifas ramificadas, que extienden más allá de la zona rizosférica, *figura 9*. En un tiempo de 2-4 semanas, todo está listo para el proceso de simbiosis, en que la planta provee vía floema entre 4 y 20% de fotoasimilados (entre ellos, hexosas), que son tomados por las hifas para cumplir su metabolismo normal. En cambio, hifas, arbuscúlos, ovillos y vesículas, entregan a las células vegetales agua, nutrientes y metabolitos secundarios que son trasladados vía xilema, a los lugares requeridos por la planta. Una vez cumpliendo el proceso, hay degeneración de arbuscúlos, ovillos y vesículas, mientras que el sistema hifal antes de su decaimiento, forma las esporas de reposo, para la producción de nuevos propágulos de establecimiento.

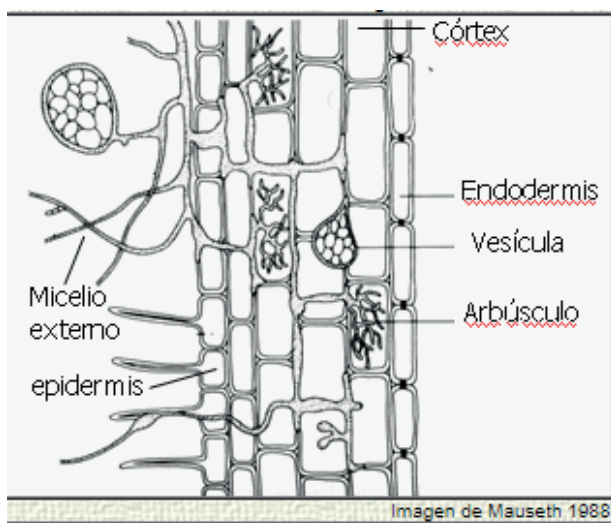


Figura 9. Colonización de hongos micorrízicos arbusculares en la raíz de una planta.

Las esporas se forman en la punta de la hifa, o también de manera lateral o intercalar en las hifas de sostén, siendo unicelulares, incoloras o coloreadas, con una o varias capas externas, generalmente redondeadas y de diferentes tamaños. Usualmente hay una espora por hifa, pero cuando la disposición es apical, puede haber racimos de esporas, o estas se disponen radialmente dentro de una matriz estromática.

6.1.2. Los aportes nutricionales

El manto extraradicular de las hifas, aumenta cien a mil veces la capacidad de absorción de la planta, más allá de los sitios físicos de influencia directa de las raíces en el suelo, por lo que sobrepasan las zonas de agotamiento de nutrientes dispuestos a su alrededor, especialmente cuando los tejidos radiculares no están micorrizados y de ellos depende todo el esfuerzo de absorción.

Las hifas en sus partes extremas, forman acumulaciones de ramas hifales cortas, encargadas de la absorción de nutrientes, los cuales son arrastrados por la corriente citoplasmática hasta los arbuscúlos y ovillos preferentemente, siendo luego trasladados a las células vegetales o almacenados temporalmente en los vesículos.

Los HMA son aptos para absorber elementos poco móviles como zinc (Zn) y cobre (Cu) en una proporción de 25-60%. También hay absorción de nitrógeno en forma de aminoácidos y amonio hasta un 25% y el potasio en un 10%, siendo menor la capacidad para otros elementos como hierro, calcio, magnesio, molibdeno y boro. También los aniones nitrato y sulfato son mejor asimilados por las hifas, cuando hay zonas de deficiencia alrededor de las raíces.

Se presta mayor atención al fósforo, por ser un nutriente inmóvil que únicamente está al alcance de las raíces en su zona de influencia, pero cuando los tejidos radiculares son micorrizados proyectan los espacios de absorción del elemento en su estado asimilable (H_2PO_4^- , HPO_4^{2-} , PO_4^{3-}), especialmente cuando los niveles en el suelo son bajos, lo que induce a mayor desarrollo hifal, para explorar distancias mayores.

El fósforo es absorbido por las hifas y movido en la corriente citoplasmática, con una eficiencia hasta del 80% en comparación con la asimilación por raíces no micorrizadas. En el interior hifal, el elemento es convertido en moléculas de polifosfato a través de un proceso de

fosforilación y llevado hasta los vesículos en donde se almacena temporal o directamente a los arbusculos, mediante acción de las fosfatasas, enzimas que degradan la polifosfato a iones fosfato, para su traslado al vegetal.

6.1.3. La eficiencia en el uso de agua

Las raíces micorrizadas tienen mayores oportunidades de captar agua del suelo en condiciones de déficit, debido a que las extensiones hifales aumentan el área de absorción y también penetrando en los espacios entre micro agregados donde no tienen cabida las raíces. Además, las hifas mantienen una alta proporción interna de agua, porque hay mayor concentración de osmolitos, entre los cuales, se destacan el aminoácido prolina, la glicina betaína, como también los carbohidratos sacarosa y manitol. Ello mejora el traspaso de mayores niveles de líquido a las células radiculares, además de minerales contenidos como calcio, potasio y magnesio.

El aumento de las relaciones $K^+ : Na^+$; y $Ca^{2+} : Na^+$, contribuye a regular la apertura y cierre de células estomáticas en la planta, además de dar mayor resistencia a las paredes celulares. También los incrementos en el contenido de Mg^{2+} disminuyen el contenido de Na^+ . Estos eventos determinan menores pérdidas de agua a través de las membranas.

6.2. Atención a los hongos simbioses facultativos

En observaciones microscópicas de tejidos radiculares para determinar la presencia de estructuras miceliales de los hongos micorrízicos arbusculares, junto con estas, suelen aparecer sistemas hifales ralos o densos, oscuros y septados, signo evidente de otro grupo fungoso mayormente estados imperfectos de hongos *Ascomycetes*, que hacen invasión intercelular de la zona cortical y ocasionalmente de la capa celular que rodea los haces conductores, después de efectuar la penetración entre las células epidérmicas, preferentemente de la región de pelos absorbentes. Son los denominados como hongos endófitos septados oscuros.

Este grupo también podría recibir el calificativo de hongos simbioses facultativos, por su aptitud para cumplir dos vías metabólicas respecto a requerimientos de carbono orgánico y energía para la síntesis celular, en su condición heterótrofa:

- **Simbiosis:** Las fuentes carbonadas son aportadas por la planta a través del drenaje de metabolitos hacia la zona de rizodeposición; en cambio, el vegetal recibe del hongo beneficios nutricionales, estimulatorios y defensivos.

- **Saprotitismo:** Cuando hay envejecimiento de los tejidos radiculares o aporte de material orgánico en el suelo, a través de la degradación de la materia orgánica, obtienen las fuentes carbonadas. También en esta vía, la planta se beneficia porque los hongos cumplen acciones de solubilización de nutrientes y desestresantes.

6.2.1. La colonización interna

En la mayoría de las plantas, la colonización de los tejidos corticales sigue un patrón común a partir de los propágulos que se encuentran en el suelo, los cuales forman un entramado de hifas y probablemente por atracción química (señales moleculares) entre las membranas de las células vegetales externas y de las paredes celulares de las hifas. Entonces, estas emiten espines o apresorios de penetración a través de los espacios intercelulares de los pelos absorbentes radiculares, las células de la epidermis del meristemo apical o por las heridas generadas a partir de las zonas de emergencia de las raíces laterales, *figura 10*.

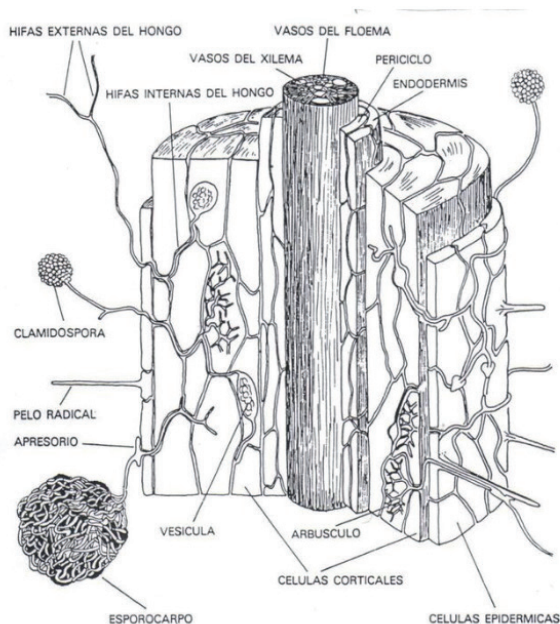


Figura 10. Corte longitudinal de una micorriza vesículo arbuscular (MVA). Fuente: Harley J. and Smith S. (1983). Nótese el entramado hifal (esporocarpo) y los apresorios de penetración.

Una vez en el interior, de los apresorios salen tubos germinativos que dan lugar a germinaciones hifales a través de las siguientes capas epidérmicas, de los tejidos corticales y en ocasiones, de las primeras capas que circundan la región de los vasos conductores, siendo el crecimiento de manera intercelular.

Inicialmente las hifas son hialinas, pero luego se tornan de tonalidad café, debido a la síntesis de melanina. En algunas regiones, las hifas sufren un ordenamiento en capas de células paralelas, con paredes gruesas y más melanizadas, constituyendo los microesclerocios, considerándose como estructuras de resistencia ante condiciones adversas, pero sus mayores contenidos de nitrógeno y fósforo, hacen pensar que son formaciones estructurales para reserva temporal de dichos nutrientes.

La conexión entre el entramado interior de hifas y el crecimiento hifal externo más allá de la zona de influencia radicular, permite beneficios nutricionales importantes y un uso más eficiente del agua.

6.2.2. Los beneficios nutricionales

Los endófitos septados oscuros, hacen más eficiente la nutrición del fósforo por la planta, mediante la solubilización del fósforo apatítico y en mayor tasa de absorción del fósforo asequible del suelo, además de mejoramiento de la nutrición nitrogenada.

6.2.2.1. Solubilización del fósforo apatítico

En la naturaleza el fósforo se encuentra en rocas denominadas apatitas, principalmente la hidroxiapatita ($\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6\text{OH}_2$) y la fluorapatita ($\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6\text{F}_2$), conteniendo cerca del 20% de P_2O_5 de baja solubilidad, determinándose especies de hongos endófitos, principalmente *Aspergillus* y *Penicillium* que indirectamente contribuyen a solubilizar el fósforo de las apatitas, por su capacidad de producir ácidos orgánicos, resultantes en el proceso de mineralización de la materia orgánica.

Muchos ácidos orgánicos como el láctico, el fórmico, el fumárico, el oxálico y el cítrico, principalmente, reaccionan con los fosfatos apatíticos, dando fuentes solubles de fósforo (H_2PO_4^- , HPO_4^{2-} , PO_4^{3-}) con lo que se mejora la capacidad de absorción por las plantas.

6.2.2.2. Mayor tasa de absorción de fósforo y nitrógeno

El manto de hifas extra radicales llega a extenderse y ocupar un volumen importante de suelo a donde no llegan las raíces y entonces, los filamentos fungosos tienen capacidad de absorber los fosfatos asequibles y trasladarlos a los tejidos radicales colonizados. Allí los convierten en polifosfatos, que son almacenados temporalmente en cuerpos lipídicos del citoplasma hifal, y aun en los microesclerocios, para su traslado posterior

a las estructuras de los hongos micorrízicos arbusculares cuando están presentes o directamente a las células vegetales.

También se ha determinado que los hongos endófitos septados oscuros, tienen capacidad de absorber nitrógeno asimilable (NO_3^-), además de otras moléculas como el amonio y los aminoácidos, mejorando la eficiencia de absorción en cerca del 20%, destacándose de manera similar a los HMA, que hay mayor absorción cuando existen zonas de deficiencia nitrogenada alrededor de las raíces, afectando también a estos hongos, los cuales sin embargo, gracias a su sistema enzimático inducible, aumentan la extensión de sus hifas y por lo tanto la posibilidad de asimilación de nutrientes.

6.3. Uso más eficiente del agua

Al aumentar el volumen de absorción de la solución en el suelo a través del manto de hifas extra - radiculares, que llegan a micrositios con mayor retención de agua, lejos de la zona de influencia de las raíces, se mejora la toma del líquido, el cual se mueve a través de la corriente citoplasmática hifal hasta la células vegetales, que aprovechan el agua en situaciones de estrés hídrico, además de moléculas orgánicas suspendidas en ella, y denominadas como osmolitos, que contribuyen al mantenimiento de la turgencia celular. Se destacan los aminoácidos, las aminas, los azúcares y los alcoholes polihídricos, entre los cuales es mayor la concentración del manitol. También hay cantidades importantes de Ca^{2+} , Mg^{2+} y K^+ , con efecto antagónico sobre Na^+ .

7. Acciones de protección por las bacterias

Uno de los beneficios ecológicos que cumplen las bacterias y tan importantes como los aportes en la nutrición vegetal, corresponde a los obtenidos en eventos de equilibrio de las poblaciones que afectan el desarrollo y la producción de los cultivos.

Los mecanismos de actuación frente a otros organismos están relacionados con procesos antagónicos e inducción de defensas. Los primeros tienen la responsabilidad de una especie dominante o un consorcio de especies distintas, para reducir la incidencia de grupos bióticos que habitan el suelo, mediante acciones de parasitismo, producción de toxinas, excreción de enzimas líticas y síntesis de sustancias antibióticas, afectando la dispersión, formación de propágulos y persistencia de los agentes nocivos para las plantas. Además, las bacterias o sus organelos o sus productos metabólicos tienen la aptitud de inducir en la planta respuestas defensivas frente a los organismos causantes de daño o enfermedad.

7.1. Parasitismo

Considerando que un parásito obtiene su carbono orgánico y la energía de un hospedante vivo en el que cumple etapas de contacto, penetración y desarrollo afectando la supervivencia del organismo atacado. Se puede considerar en esta categoría a las bacterias *Pasteuria* y *Paenibacillus*.

El efecto parasitario de *Pasteuria* se realiza sobre nematodos del suelo y se considera importante en el control biológico de representantes

fitoparásitos, afectando estados juveniles y adultos, como también hembras y machos, *figura 11*. Sin embargo, parece haber especificidad, reconociéndose cuatro especies: *P. penetrans* que parasita a especies de *Meloidogyne*; *P. thornei* nematoparásito de *Pratylenchus*; *P. nishizawa* que infecta a *Heterodera* y *Globodera*; y *P. usgae* atacando a *Belonolaimus*.



Figura 11. Parte anterior de un juvenil de *Meloidogyne javanica* infectado por *Pasteuria penetrans*. Fuente: Thierry Mateille et al., 2010.

La bacteria actúa como parásito obligado con células elipsoidales revestidas periféricamente de numerosas fibrillas ricas en n-acetilglucosamina, para adherirse al hospedante y el posterior reconocimiento entre un carbohidrato presente en las fibrillas y una lectina en la superficie del nematodo. Cada célula bacteriana emite un tubo de crecimiento, el cual penetra en el interior del hospedante, dando lugar a numerosas células alargadas secundarias, que concentran su citoplasma el cual se recubre con varias capas y fibrillas periféricas, tomando forma elipsoidal típica y actuando como endosporas.

Dichas células son liberadas y llenan el interior del cuerpo del nematodo, el cual se rompe, permitiendo la dispersión de aquellas células bacterianas en el suelo, donde permanecen latentes, hasta que ocurra contacto con individuos de nematodos hospedantes, para repetir el ciclo infectivo.

La especie *Paenibacillus popilliae*, anteriormente conocida como *Bacillus popilliae*, se comporta como parásito obligado en larvas de Coleoptera y específicamente de la familia *Scarabaeoidae*. La bacteria también se caracteriza por formar endosporas redondeadas e individuales en células vegetativas bacilares alargadas, teniendo capacidad de latencia en el suelo, hasta que accidentalmente es ingerida por los nematodos a través de su aparato bucal, *figura 12*.

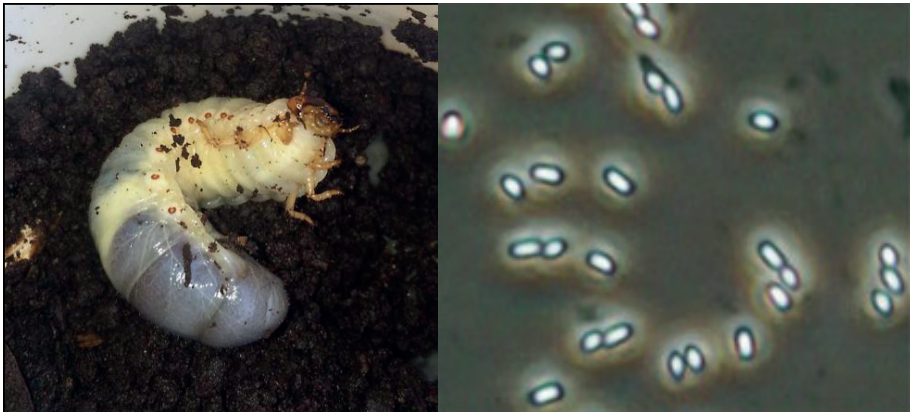


Figura 12. Izquierda. Larva de coleóptero parasitado por la bacteria *Paenibacillus popilliae*.

Fuente: de: <https://bugguide.net/node/view/1029673>. Derecha. Cultivo de *Paenibacillus popilliae*, tomado de: <https://www.sciencedirect.com/topics/immunology-and-microbiology/paenibacillus-popilliae>.

En el interior de las larvas, las endosporas se rompen para liberar células vegetativas de apariencia bacilar alargada típica, que se multiplican y ocasionan daño por ataque enzimático de las paredes intestinales.

Luego cada célula vegetativa forma su endospora interna, que se libera y el conjunto invade la hemolinfa dándole un aspecto lechoso. Con la muerte del hospedante, abandonan el cadáver y permanecen en el suelo en estado latente.

7.2. Producción de toxinas

El género *Bacillus* tiene algunas especies que ejercen control de larvas de insectos y estados juveniles de nematodos, teniendo como característica común la forma bacilar alargada y la producción de una endospora individual, como cuerpo de latencia y que posee cristales proteicos de carácter tóxico, causando parálisis interna de los hospedantes.

Una vez formadas las endosporas, estas son liberadas desde las células vegetativas y permanecen latentes en el suelo, iniciando el proceso infeccioso por ingestión a través del aparato bucal del hospedante. En el interior se genera una célula vegetativa bacilar alargada que se multiplica, hasta cuando el cadáver del hospedante no aporta beneficios nutricionales. Entonces, producen endosporas que salen al suelo y permanecen en latencia, iniciándose otro proceso de infección.

La especie *Bacillus thuringensis*, es objeto de mucha atención, por las posibilidades industriales de masificación de las endosporas tóxicas en medios artificiales, dada su condición de parásito facultativo. Inicialmente fue aislada de larvas de Lepidoptera, pero hoy tiene un número importante de hospedantes, debido a su capacidad genética de producir diferentes tipos de proteína tóxica denominada CRY. Así, por ejemplo, se conoce a CRY I con toxinas frente a Lepidoptera; CRY II afectando a Lepidoptera y Diptera; CRY III con efecto específico sobre Coleoptera; CRY IV con especies susceptibles en Diptera. Es probable que las variantes de *B. thuringensis* que ocasionan muerte de nematodos fitoparásitos, tienen toxinas específicas para afectar el intestino de estos organismos donde se multiplican, como se muestra en la *figura 13*.



Figura 13. Larva de Tuta absoluta parasitada por *Bacillus thuringiensis*.
Fuente: <https://www.agrohuerto.com/bacillus-thuringiensis-lucha-biolog>

Las toxinas proteicas de *B. thuringiensis* lisan las células epiteliales del intestino medio en larvas susceptibles, después que la toxina activada se acopla a las membranas, produciendo desequilibrio osmótico y luego muerte en corto tiempo después de la infección (2-4 días), con la expulsión de alta cantidad de endosporas ovoides a elipsoidales. Al respecto, vale anotar que en larvas de Diptera afectadas, puede haber la presencia exclusiva de endosporas redondeadas, siendo posible que esté atacando la especie *B. sphaericus*, que también produce toxinas.

7.3. Efecto de enzimas líticas

La generalidad de bacterias con carácter heterótrofo, son capaces de sintetizar y liberar al exterior, enzimas de naturaleza hidrolítica en su mayoría, que actúan en los sitios de enlace de las grandes moléculas carbonadas, para progresivamente dar lugar a fragmentos cada vez más pequeños, hasta llegar a moléculas carbonadas simples, que se emplean como fuente de carbono y energía. Es probable que la capacidad de atacar los polímeros sea inducible, es decir que, en su presencia, los sistemas

genéticos de síntesis enzimática se activan específicamente para actuar sobre celulosa, hemicelulosa, quitina, proteínas, lípidos, ácidos nucleicos, glucanos, etc., y son de interés, aquellas que causan desestabilización de paredes celulares y membranas citoplasmáticas de hongos y *Oomycetes*.

Las enzimas quitinasas y beta glucanasas, ocasionan disolución de enlaces glicosídicos de la quitina que componen la pared celular de los hongos y glucanos de *Oomycetes*, para dar residuos de beta 1,3 glucosa y beta 1,4-n-acetil glucosamina, que a su vez sufren ataque enzimático de glucosidasas, llegando a las fuentes de carbono y energía, que son moléculas de glucosa y glucosamina. En los *Oomycetes*, el componente estructural dominante es la celulosa, aunque también forman parte de la pared celular la galactosamina y la manosa, interviniendo en su degradación las celulasas y luego las glucanasas, con la liberación final de glucosa. Con la degradación de las paredes celulares, hay variantes que tienen la aptitud de sintetizar enzimas inducibles, para ocasionar la inhibición de las enzimas degradativas, por lo que tienen expresión resistente.

En la rizosfera también hay poblaciones bacterianas capaces de producir lipasas y proteasas, para ocasionar hidrólisis de los componentes lipoproteicos de las membranas, afectando su permeabilidad selectiva y, en consecuencia, incidiendo en la desorganización citoplasmática en hongos y *Oomycetes*. Al respecto, es bueno mencionar que algunas variantes de las especies *Bacillus thuringensis* y *B. licheniformis*, dan lugar a proteasas que ocasionan debilitamiento de membranas intestinales en nematodos, así mismo, parece ser que la afectación de estados juveniles y huevos en los nematodos, es ocasionada por proteasas, quitinasas y glucanasas, producidas y excretadas por *Bacillus subtilis*, *B. firmus*, *B. pumilus*, *B. megaterium* y *Paenibacillus macerans*.

7.4. Producción de sustancias antibióticas

Los antibióticos corresponden a un grupo heterogéneo de moléculas orgánicas debajo peso molecular, sintetizadas por muchas bacterias y que en bajas concentraciones interfieren en el desarrollo normal de microorganismos patógenos de plantas (acciones bacteriostáticas) o afectan su viabilidad (acción bactericida), siendo depositados en el suelo, tras la muerte de las bacterias productoras y, además, hay posibilidad que sean captadas y absorbidas a través de las raíces.

Los géneros más representativos en la biosíntesis de antibióticos son *Anthrobacter*, *Azotobacter*, *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Myxococcus*, *Serratia*, *Lactobacillus*, *Brevibacterium*, *Pseudomonas*, *Bacillus* y *Streptomyces*, los tres últimos, con el mayor número de moléculas sintetizadas, que se encuentran en el suelo, y en común, producen la fenazina contra hongos y *Oomycetes*. Dicho antibiótico corresponde en realidad, a un conjunto de moléculas relacionadas (más de 50) que se forman en la ruta metabólica del ácido shikimico. Como esta ruta se da preferentemente en las plantas, es probable que, entre los productos de la rizodeposición, esté una molécula que será utilizada por las bacterias en la síntesis de la fenazina.

La suposición planteada, puede tener validez, debido a que otro antibiótico producido por *Pseudomonas fluorescens*, como es la pirrolnitrina, útil contra hongos y *Oomycetes*, se deriva del aminoácido aromático triptófano que se sintetiza en la misma ruta del ácido shikimico.

Los dos antibióticos mencionados ocasionan lisis celular al inhibir la síntesis de la pared celular y de los ácidos nucleicos, además de producir desbalance osmótico. Merece mencionarse que también hay una cantidad importante de sustancias antibióticas tipo peptídico que son de origen bacterial. Más del 60% de los antibióticos son producidos por *Actinomycetes*, en particular *Streptomyces*, en tanto *Bacillus* y *Pseudomonas* participan en cerca del 9%. En su mayoría son de carácter no volátil, pero también

hay volátiles, entre ellos ácido cianhídrico, aldehídos, alcoholes, cetonas y sulfidos, que actúan contra hongos afectando el proceso respiratorio.

7.5. La inducción de defensas

Desde la rizosfera se han aislado especies bacterianas capaces de promover modificaciones en el metabolismo de la planta, al actuar las mismas bacterias o sus componentes estructurales o sus productos metabólicos como señales bioquímicas en la superficie de las raíces, para activar rutas de defensa vegetal responsables de la producción de metabolitos secundarios con propiedades biostáticas o biocidas contra agentes patógenos del sistema subterráneo y aun de la parte aérea.

La ruta metabólica más importante para la defensa de las plantas frente a fitopatógenos es la del ácido shikímico, que entre muchos metabolitos secundarios originados, está el ácido corísmico; precursor del aminoácido aromático fenil alanina, el cual se comporta como precursor de varios compuestos fenólicos, entre ellos, los ácidos cumárico, cinámico y benzoico, que son base para la síntesis de fitoalexinas contra patógenos, además de activar la síntesis de ácido salicílico, considerado como la molécula fundamental de señalización para la expresión de genes de defensa.

Al respecto de lo planteado, vale la pena mencionar que cepas bacterianas de *Pantoea* y *Pseudomonas*, tienen capacidad de producir ácido salicílico, constituyendo una estrategia química de activación del ácido shikímico. Las bacterias al igual que los hongos intervienen en la ruta metabólica del ácido malónico, que es precursor de los policétidos, compuestos fenólicos que además de actuar directamente en acciones de defensa directa por los microorganismos, son base para la síntesis de los flavonoides, que también se originan en la ruta del ácido shikímico. Dichos metabolitos podrían ser útiles contra patógenos de las plantas, ante la posibilidad de ser absorbidos por las raíces y conducidos a los tejidos internos de la planta.

8. El potencial de los hongos en el biocontrol de nematodos fitoparásitos

En los distintos sistemas de producción y mayormente a nivel de la parte subterránea en las plantas, están presentes los nematodos fitoparásitos, ocasionando daños con intensidad variable sobre o en el interior de los tejidos y cumpliendo ciclos de vida repetitivos en cortos tiempos, con sus estados de huevo, juveniles y adulto, en este último, distinguiéndose hembras y machos por sus formas o estructuras sexuales. Su tamaño es diminuto y la mayoría de los representantes genéricos corresponden a formas vermiformes como lombrices translúcidas, pero en algunos géneros, las hembras tienen formas abultadas.

Por lo general, los daños que ocasionan pasan desapercibidos cuando sus poblaciones son bajas, como llega a suceder con los nematodos: lesionantes (*Pratylenchus*), espirales (*Helicotylenchus*, *Rotylenchus*), del raquitismo (*Tylenchorhynchus*), anillados (*Criconema*, *Criconemoides*), aguja (*Longidorus*), daga (*Xiphinema*), entre otros. Sin embargo, un buen número de especies, constituyen un limitante de la producción y la calidad de las cosechas, como sucede con los nematodos quiste de la papa (*Globodera pallida*), de los tallos en aliáceas (*Ditylenchus dipsaci*), de las agallas radicales (*Meloidogyne spp.*), de los cítricos (*Tylenchulus semipenetrans*), el barrenador del plátano y banano (*Radopholus similis*). Entonces, se debe recurrir a estrategias de manejo.

Actualmente, hay preocupación entre productores de varios cultivos por los daños ocasionados y los escasos productos o moléculas comerciales con acción nematicida, por lo que se debe prestar atención e intereses a

medidas alternativas, entre las cuales, cada vez tiene más importancia, el empleo de hongos nematófagos, ejerciendo diferentes mecanismos de actuación, pero con un principio común: el parasitismo de los distintos estados del ciclo de vida. Hoy es factible conseguir preparados comerciales en base a esporas latentes como es, por ejemplo, productos con *Paecilomyces lilacinus* y *Verticillium chlamydospora*.

8.1. El aporte de los hongos imperfectos

Son más de 300 las especies registradas de hongos nematófagos distribuidas en las categorías de atrapadores, endoparásitos, productores de toxinas, como también parásitos de huevos y hembras, con distribución en las subdivisiones *Mastigomycotina*, *Zigomycotina*, *Basidiomycotina* y *Ascomycotina*, correspondiendo esta última a sus representantes anamorfos o asexuales (hongos imperfectos), que son los más numerosos y de mayor distribución en condiciones tropicales y con posibilidades reales de manipulación hacia una distribución extensiva en los suelos. De dichos hongos, se debe dar más atención a los géneros con un parasitismo facultativo, lo que permite el cumplimiento de una actividad saprofítica en sustratos orgánicos y de las ventajas en cuanto a factibilidad de dispersión.

Este grupo de hongos objeto de atención, contienen una diversidad interesante respecto a los géneros relacionados con eventos directos e indirectos de supresión respecto a poblaciones de nematodos fitoparásitos en el suelo, encontrándose que el listado se enriquece continuamente y pueden ser acoplados en acciones de manejo integrado.

8.1.1. Los géneros nematófagos

Con excepción del género *Myrothecium*, todos pertenecen al orden Moniliales, por tener conidióforos individuales portando conidias, ambas estructuras hialinas o claras, representando a la familia Moniliaceae.

Los conidióforos son simples o en pequeños grupos y cortos, como en los géneros *Drechmeria*, *Hirsutella*, *Cephalosporium* y *Dactylaria*; medianos o alargados, simples o con pequeñas ramificaciones como en *Nematoctonus*, *Harposperium*, *Dactylella*, *Arthrobotrys*, *Monacrosporium* y *Duddingtonia*; alargados y ramificados como en *Verticillium*, *Paecilomyces* y *Cylindrocarpon*.

El género *Myrothecium* se incluye en el orden Melanconiales y a la familia Melanconiaceae, con una masa estromática de hifas que dan lugar a un grupo de conidióforos cortos y ramificados, siendo sub hialinos.

8.1.2. Otros géneros de atención

Actualmente, en el equilibrio poblacional de los nematodos fitófagos, participa otro grupo de hongos imperfectos, de mayor atención en el entorno del suelo como causantes de afectaciones vegetales; de carácter entomopatógenos ocasionando depresiones poblacionales principalmente de estados larvales de insectos de los órdenes Coleóptera (cucarrones) y Lepidóptera (mariposas y polillas); de actividad antagónica sobre hongos; de carácter saprofítico descomponiendo residuos orgánicos, todos ellos de naturaleza heterótrofa.

Entre los organismos fungosos, que atacan a las plantas, se tienen evidencias del género *Fusarium* del orden Moniliales, familia Tuberculariaceae, principalmente la especie *F. oxysporum* con variantes que tienen capacidad de inducir defensas estructurales y anatómicas en los sistemas radicales, frente a los mecanismos de preestablecimiento y actuación de los nematodos en el rizoplaneo, lo cual sin embargo debe ser objeto de mayor atención investigativa, en la que también se involucra al género *Cladosporium* del orden Moniliales y familia Dematiaceae, formando conidióforos libres y oscuros, cuyo mecanismo de actuación parece corresponder a la producción y excreción de metabolitos tóxicos para los nematodos.

En los suelos sometidos a actividades regenerativas, con incorporación frecuente de material orgánico de naturaleza vegetal, es evidente la presencia de larvas insectiles muertas, con su cuerpo claro y momificado recubierto de masas miceliales esporuladas de hongos, con coloraciones blanquecinas o verdosas, que determinan la presencia respectivamente de la actuación de las especies *Beauveria bassiana* o *Metarhizium anisopliae* de la familia Moniliaceae, las cuales desarrollan variantes que afectan nematodos, probablemente con los mismos modos de actuación, cumpliendo fases de reconocimiento, penetración e infección. Esto permitirá incluir a dichos hongos, en el grupo de los nematófagos.

También merece un comentario de reconocimiento al papel que pueden cumplir algunos hongos antagonistas de otros organismos fungosos, como *Trichoderma* (principalmente *T. harzianum*) y *Gliocladium* de la familia Moniliaceae, como de géneros de carácter saprofítico como *Aspergillus* y *Penicillium* de la misma familia, siendo más probable su actuación por medio de sustancias antibióticas y toxinas, lo mismo que la excreción de enzimas degradativas afines al complejo de la cutícula de los nematodos, rompiendo enlaces de las macromoléculas presentes.

8.2. Mecanismos convencionales de actuación por los hongos entomopatógenos y nematopatógenos

Los hongos nematófagos cumplen un papel muy importante en el mantenimiento de un equilibrio poblacional de nematodos fitoparásitos a través de diversos mecanismos.

8.2.1. Atrapadores

Se han registrado cerca de 350 especies de hongos con modificaciones en su sistema hifal para hacer contacto inicial con los nematodos, como se observa en especies pertenecientes a los géneros *Arthrobotrys*, (Figura 14) *Monacrosporium*, *Dactylaria*, *Dactylella*, *Duddingtonia* y *Nematoctonus*, que

en su mayoría tienen capacidad de vivir en suelos con altos contenidos de residuos orgánicos, haciendo invasión por medio de una red de hifas, que secretan una película de material adhesivo (ácidos urónicos), a la cual se fijan los estados móviles de nematodos. Hay especies de hongos, que, ante la cercanía de los nematodos, desarrollan un sistema inducible de construcción hifal hacia estructuras especializadas en atrapar, como son hinchazones apicales (botones), ramificación que se doblan y fusionan a la hifa principal (redes tridimensionales) o células de hifas apicales que se fusionan formando un anillo con orificios estrechos o anchos, que al entrar el nematodo se estrechan, impidiendo la liberación de los nematodos atrapados.



Figura 14. Estructuras atrapadoras en forma de anillo del nematodo *Arthrobotrys oligospora*. Fuente: Nordbring-Hertz, B. 2004.

A medida que los hongos se especializan más en la formación de estructuras de captura, se vuelven más dependientes del hospedante en cuanto a requerimientos nutricionales y se expresa más la quimiotaxis, es decir que en las paredes hifales una lectina reconoce a un residuo glucídico de la cutícula del nematodo para hacer la actuación y que se realice el efecto lítico, por la actuación inicial de una toxina liberada por

el hongo y que paraliza al huésped. Seguidamente, algunas hifas dan lugar a apresorios que mediante acción mecánico-enzimática penetra la cutícula del nematodo, para hacer crecimiento y ramificación interna, capaz de producir y liberar enzimas hidrolíticas que causan digestión de componentes celulares indispensables, como son proteínas, lípidos y carbohidratos.

8.2.2. Endoparásitos de formas activas

En los géneros *Hirsutella*, *Harposporium*, *Verticillium*, *Cephalosporium*, *Trichoderma* y *Cylindrocarpon*, hay representantes que inician el proceso infeccioso adhiriendo las conidias en la cabeza del nematodo o se pegan al cuerpo, o se localizan cerca a la cavidad bucal. En seguida, las conidias germinan, emitiendo tubos de penetración, para luego dar lugar a un sistema ramificado de hifas, que invaden internamente las regiones subcuticulares y del pseudoceloma.

La secreción de enzimas degradativas y de otros metabolitos líticos como alcaloides, péptidos, terpenoides y quinonas, ocasionan parálisis y degradación celular, para luego ocurrir invasión micelial de la parte interna del cuerpo.

8.2.3. Parásitos de huevos y hembras sedentarias

Corresponden a especies fungosas que poseen enzimas quitinolíticas y proteolíticas que se difunden en la región de la rizosfera, ocasionando hidrólisis de la quitina y las proteínas, componentes estructurales de las capas que recubren los huevos y la cutícula de hembras sedentarias de los nematodos *Globodera*, *Heterodera*, *Meloidogyne*, *Nacobus*, *Tylenchulus* y *Rotylenchus*.

Los géneros representativos que ejercen parasitismos de huevos y hembras sedentarias son *Paecilomyces*, *Verticillium*, *Myrothecium*, *Dactylella*,

Monacrosporium, *Cylindrocarpon*, *Drechmeria* y *Beauveria*. También se debe incluir variantes de los hongos *Aspergillus*, *Penicillium* y *Fusarium*. Estos hongos persisten bien en el suelo gracias a que también son buenos saprofitos, (Figura 15).

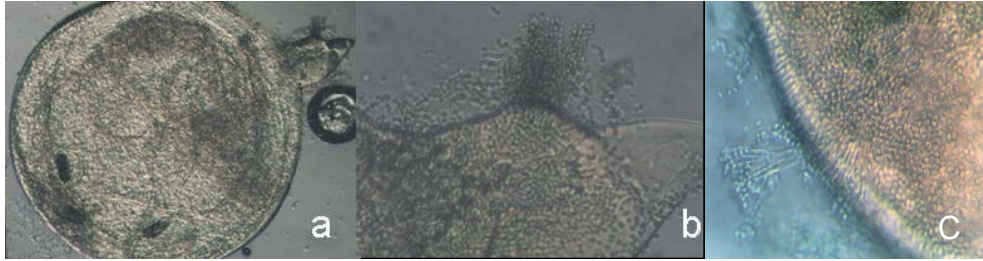


Figura 15. Hembra de *Meloidogyne* spp. colonizada por *Metarhizium anisopliae* (a), obsérvese la abundante proliferación de esporas saliendo a través de la cutícula (b). Conidioforos de *Metarhizium anisopliae* sobre la hembra de *Meloidogyne* spp (c). Foto: autores.

Las hifas de los hongos, son atraídas por las masas de huevos o las hembras sedentarias, mediante el acople entre moléculas químicas de las dos partes. En seguida, los extremos hifales forman apresorios de penetración y secretan enzimas hidrolíticas que ocasionan lisis de las cubiertas. El apresorio germina en su extremo para originar un sistema de hifas internas que digieren el citoplasma y posteriormente, las hifas cubren las partes externas, formando nuevos focos de infección.

9. La versatilidad del hongo trichoderma

Desde los inicios de la década de los años 70 del siglo pasado, se ha prestado atención al hongo *Trichoderma*, por su capacidad antagónica sobre hongos y Actinomycetes que afectan la parte subterránea de las plantas, obteniéndose resultados de manejo promisorios en laboratorio y campo en cuanto a: dispersión y colonización a nivel del suelo; efectos medibles de protección; posibilidades de recuperación del inoculo; identificación de especies; selección de cepas por virulencia y especificidad, (Figura 16).

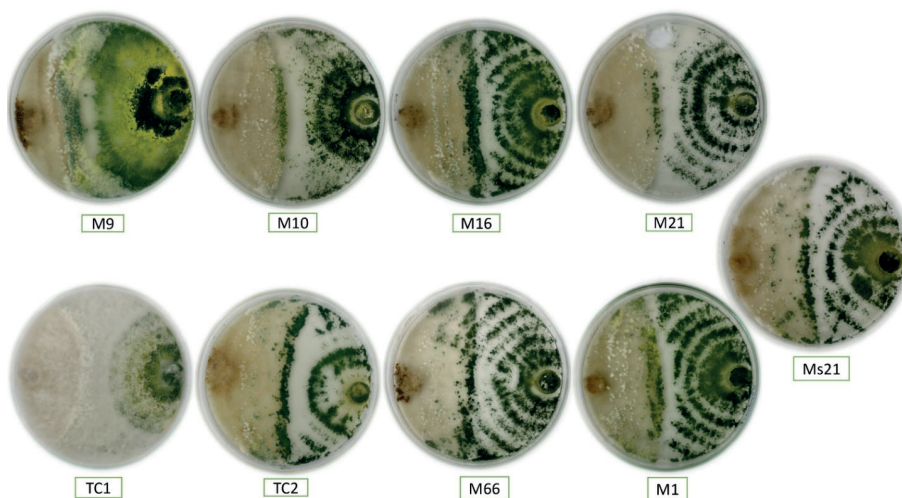


Figura 16. Diferentes aspectos del antagonismo de aislamientos de *Trichoderma* spp. contra *R. solani* en cultivos duales lado derecho de la caja: *Trichoderma* spp. lado izquierdo: *R. solani*. Foto autores.

En ese entonces, se incluyó a las especies *T. harzianum*, *T. hemayum*, *T. koningii*, *T. lignorum* y *T. viride* que mostraban especificidad de actuación de acuerdo con la relación antagonico-patógeno y variación en la capacidad de expresión entre los aislados de una misma especie. Con el paso del tiempo, se incrementa significativamente la diversidad del hongo y hoy gracias a las herramientas de la biología molecular, se mencionan a *T. aeuroviridae*, *T. asperellum*, *T. citroviride*, *T. erassum*, *T. glaucum*, *T. longibrachiatum*, *T. pararomossum*, *T. polysporum*, *T. pseudokoningii*, *T. pulvinatum*, *T. reesei*, *T. saturnisporium*, *T. spirales* entre otras.

También se tiene un conocimiento más profundo del organismo, que ya es considerado como un bioinsumo versátil, con buenas posibilidades de manipulación comercial, siendo factible la masificación de su empleo, con fines de protección y promoción del crecimiento de las plantas cultivadas. Sin embargo, se debe trabajar en estrategias prácticas para la obtención de aislados nativos desde residuos orgánicos con diferentes estados de descomposición, como de tejidos radiculares activos y decadentes, pero también en sitios colonizados por microorganismos patógenos y aun por artrópodos y nematodos. Con ellos en conjunto, es necesario trabajar en formas también prácticas de dispersión.

9.1. Los principios de la competencia

Se considera la competencia como el comportamiento entre dos o más especies por un requerimiento de espacio y nutrientes, que está limitado o es escaso, con favorecimiento de uno y afectación de los demás, lo que permite un crecimiento poblacional de la especie competidora con detrimento de las competidas. El hongo *Trichoderma* es probablemente el que en el suelo tiene las mejores posibilidades de competencia, por ciertas características de su versatilidad funcional, como son:

a. Plasticidad ecológica: El hongo se encuentra presente en todas las latitudes y en distintos suelos con variaciones amplias en cuanto a

temperatura (4-46°C), humedad relativa (20-80%) y pH (3.0-8.5). sin embargo, tiene crecimiento óptimo, respectivamente a 20-30°C, 60-65% y 5.5-6.5. su condición de aerobio facultativo le permite vivir en distintas tensiones de oxígeno.

b. Capacidad de invasión: Hay colonización de una amplia gama de sustratos orgánicos, para proveerse del carbono y el nitrógeno necesarios, gracias a que posee una batería enzimática heterogénea para romper moléculas carbonadas complejas, incluso la lignina, además de utilizar las rizodeposiciones de manera eficiente, ya que posee la habilidad de colonizar la región rizosférica. También, tiene participación en las últimas etapas de conversión de los residuos orgánicos, para la obtención de productos inorgánicos, en especial el nitrógeno.

c. Alta producción de metabolitos secundarios: Hay secreción de más de 70 moléculas carbonadas de distinta naturaleza y diferentes pesos moleculares, que deprimen a los eventuales competidores, porque: detoxifican sus toxinas; desactivan sus enzimas relacionadas con acciones antes de la infección en el hospedante; predisponen a un evento parasitario sobre distintos hongos; entre otras actuaciones. Todo ello conduce a optimizar las relaciones de competencia.

d. Asequibilidad de nutrientes: Varias especies de *Trichoderma* producen mayores tasas de ácidos orgánicos, principalmente glucónico, cítrico y fumárico, participando en la solubilización de fosfatos, hierro, manganeso, zinc y magnesio, que toman mediante mecanismos de absorción hifal, pero también los disponen para la nutrición vegetal.

e. Detoxificación de plaguicidas: El hongo posee resistencia innata a la mayoría de los agroquímicos, incluyendo los fungicidas, utilizándolos como fuentes opcionales de carbono y energía mediante ataque enzimático. Con ello, contribuye a reducir riesgos de contaminación por agroquímicos en cerca del 75%.

f. Supervivencia: El hongo tiene buenas posibilidades de tolerar condiciones desfavorables, gracias a la producción de esporas de resistencia o clamidosporas, generalmente intercalares en las hifas, aunque en algunas especies las tienen en la parte apical.

g. Variabilidad genética: En las distintas especies hay variaciones en cuanto a la habilidad de antagonizar a uno o más hospedantes, mediante relaciones de especificidad y, además, en cada especie se da la habilidad de producir variantes con distintos grados de agresividad y aun en la capacidad de afectar a otros organismos, distintos a los hongos y *Oomycetes*.

9.2. Acción parasitaria

Corresponde a una estrategia antagónica compleja, involucrando varias etapas, que se inician con una quimio-atracción entre el patógeno y la cepa de *Trichoderma*, para terminar en una desintegración citoplásmica y colapso de las hifas hospederas, sean fungosas o de *Oomycetes*, ocurriendo participación de diversos metabolitos secundarios del antagónico, entre enzimas degradativas, moléculas biostáticas y antibióticas. Estas etapas son:

a. Reconocimiento: El hongo *Trichoderma* reconoce al patógeno por medio de un estímulo químico que se da en la membrana de la pared celular, donde glicoproteínas especiales denominadas lectinas en el hospedante se acoplan a carbohidratos del antagónico, pero se requiere que haya especificidad entre cepas efectivas del parásito y un susceptible relacionado por el reconocimiento. Entonces, el primero dirige el crecimiento de sus hifas hacia aquel como respuesta al estímulo químico.

b. Preinfección: Las hifas del antagónico se ponen en contacto con las del hospedante, enrollándose en estas y produciendo apresorios de penetración a través de sitios de la pared vulnerados.

c. Penetración: En los sitios de contacto hay penetración del apresorio y consecutivamente la secreción de enzimas hidrolíticas inducibles que degradan elementos estructurales de las paredes, siendo del tipo quitinasas o celulasas, sea hongo u Oomycete. Una vez en el interior, el apresorio germina y se inicia el crecimiento y ramificación interna del sistema hifal correspondiente al antagonístico.

d. Infección: Gracias a la producción de enzimas líticas glucanasas, proteasas, lipasas y nucleasas, se realiza un proceso degradativo de los componentes citoplasmáticos vitales. Además, otros metabolitos secundarios, con propiedades biostáticas o biocidas, en conjunto contribuyen a una disgregación del citoplasma y su vacuolización, lo que finalmente ocasiona la muerte de las hifas parasitadas.

Algunas de las formas de actuación de *Trichoderma* se ilustran en la figura 17.

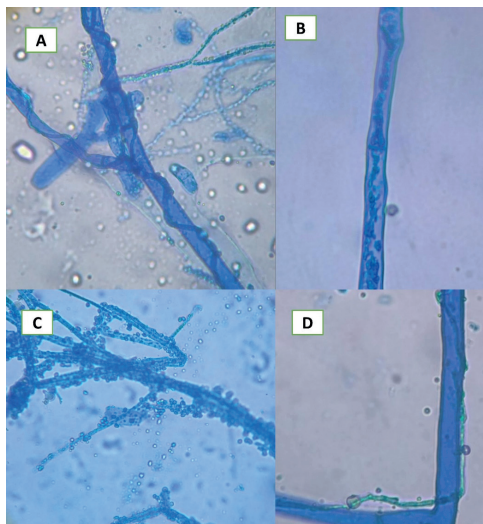


Figura 17. Diferentes tipos de micoparasitismo presentes en *Trichoderma* A: Enrollamiento B: Vacuolización C: Granulación D: Adhesión. Fotos, autores.

9.3. La batería enzimática

Además de las quitinasas y celulasas que hidrolizan componentes estructurales de la pared hifal, respectivamente en hongos y *Oomycetes*, para dar en el mismo orden, fragmentos de glucosamina y de glucosa conocidos como oligómeros. Estas moléculas también son objeto de ataque hidrolítico por parte de enzimas extracelulares provenientes del antagonico, como alfa-1,4-acetil-glucosaminidasa contra el primer oligómero y beta-1,3-gluconasa contra el segundo. También algunas cepas de *Trichoderma* sintetizan y liberan la beta-1,6-gluconasa, afectando exclusivamente a *Pythium* en los *Oomycetes*.

A nivel de membrana y del citoplasma hay complementación de proteasas, lipasas y nucleasas, que afectan la integridad química de las membranas celulares y del citoplasma, lo cual conduce inicialmente a inhibición de la germinación de esporas y del crecimiento hifal, pero luego hay coagulación y vacuolización citoplasmática.

Hay otra clase de enzimas en *Trichoderma*, capaces de degradar aquellas enzimas que el patógeno libera para ocasionar efectos degradativos en las paredes celulares de plantas susceptibles, como es el caso de algunas beta-glucanasas del antagonico, contra las beta-glucosintasas del patógeno, sobre todo en presencia de peptaiboles, compuestos peptídicos del grupo de los antibióticos.

Algunas variantes de *Trichoderma* tienen actuación degradativa contra nematodos fitoparásitos, al afectar cubiertas externas y ocasionando también coagulación citoplasmática, gracias a poseer quitinasas y proteasas similares a las que producen los hongos nematófagos.

9.4. Producción de sustancias antibióticas

Es conocida la capacidad de las especies de *Trichoderma* para la síntesis de metabolitos secundarios con propiedades biostáticas o

biocidas, características respectivamente de compuestos volátiles y no volátiles. Estos últimos llegan a inducir la aparición de variantes del patógeno resistente a su actuación, además de mostrar características de especificidad al infectar a unos patógenos y ser inocuos contra otros.

Los compuestos volátiles más frecuentes corresponden a acetaldehído, acetona, isocianatos y derivados de los alcoholes etanol, propano, isobutanol e isopentanol, además de terpenoides de bajo peso molecular, que en crecimientos del antagonista en medios de cultivo producen un olor que recuerda al de coco. Cuando pasa su efecto y se retorna a las condiciones de normalidad, el patógeno continúa con su actividad.

Los antibióticos no volátiles son heterogéneos en su constitución química, pero todos se difunden en el medio y actúan por contacto, inhibiendo la germinación de esporas y luego, el colapso de hifas por coagulación y vacuolización del citoplasma. Es difícil una comprensión detallada de estos productos en su mayoría provenientes de varias rutas metabólicas:

a. Ruta del ácido Shikimico: Por un lado, se encuentran las cumarinas, la chalconas y los flavonoides, cuyo precursor es el ácido cinámico; por el otro lado están las fenilpropanoides y las naftoquinonas derivadas del ácido corísmico. Todos integran el grupo de los compuestos fenólicos, actuando contra hongos y *Oomycetes*.

b. Ruta del ácido malónico: Se derivan los policétidos, con propiedades antifúngicas los cuales también llegan a ser base para la formación de fenoles simples como las isocumarinas, las chomonas, las naftoquinonas, las antraquinonas, las xantonas y los flavonoides contra hongos y *Oomycetes*.

c. Ruta con participación de aminoácidos: Se destaca el grupo de los péptidos y dentro de ellos los peptaiboles, actuando contra bacterias Gram positivas y hongos, para causar lisis de las membranas.

d. Rutas del ácido mevalónico: Son importantes los diterpenoides y sesquiterpenoides contra hongos, *Oomycetes* y bacterias Gram positivas y Gram negativas.

9.5. Actividades especiales

La versatilidad de *Trichoderma* va más allá de las relaciones de antagonismo que mantiene sobre agentes patógenos en especial hongos y *Oomycetes*. También posee otros atributos importantes, como es su participación en la detoxificación de plaguicidas, reducción de niveles anormales de etileno y ácido abscísico en el suelo, además de influir positivamente en el desarrollo y producción, como en la mayor tolerancia de las plantas a situaciones de estrés.

9.5.1. Detoxificación de plaguicidas

Hoy, son menores los riesgos de residualidad que tienen los plaguicidas en el suelo, debido a que las moléculas empleadas son menos recalcitrantes y su persistencia es menor. Sin embargo, su uso repetitivo llega a ocasionar desequilibrios poblacionales en la biota presente, incluyendo los artrópodos y los anélidos. Se determina la necesidad de aspersiones periódicas de caldos microbianos, para cumplir un proceso de reconversión de las moléculas tóxicas a compuestos inocuos, por acción de microorganismos heterótrofos, incluyendo el hongo *Trichoderma*.

La actuación enzimática de este antagonico y otros hongos sobre residuos de plaguicidas se hace sobre los enlaces de las moléculas, mediante: oxidación de aminas y azufre; sustitución de los grupos éster, amida y cloro por hidroxilo; introducción de moléculas de agua. El resultado es la apertura de los anillos bencénicos a formas lineales y el rompimiento de cadenas abiertas de alto peso molecular a fracciones más cortas. Ello permite la actuación de sistemas enzimáticos para la obtención de fuentes de energía y carbono, además de nitrógeno y azufre cuando están presentes.

En ocasiones sucede el fenómeno de coagulación, que consiste en el cambio de espectro tóxico del plaguicida a formas no tóxicas, cuando por actuación microbiana se adicionan aminoácidos y ácidos orgánicos a la molécula original.

9.5.2. Reducción de niveles hormonales tóxicos

En conjunto *Trichoderma* y otros microorganismos, contribuyen a reducir la disponibilidad de etileno, al impedir enzimáticamente acumulaciones en el suelo de la molécula precursora, al ácido amino ciclopropano-1-carboxilo (ACC). También con la biosíntesis y secreción de nivel importantes de auxinas, citoquininas y giberelinas, por parte de especies de *Trichoderma*, se mitigan los efectos negativos de etileno y ácido abscísico, al regularse la apertura estomática para impedir una transpiración excesiva, así como el envejecimiento de tejidos y caída de órganos aéreos en temporadas secas y cálidas.

9.5.3. Promoción del crecimiento vegetal

La producción y liberación al suelo del ácido indol-3-acético y otras auxinas, además de citoquininas y giberelinas por parte de varias especies de *Trichoderma* aumenta la oportunidad de su absorción a través de las raíces y su actuación en la regulación del crecimiento vegetal.

En la parte subterránea hay mejor formación de raíces, tanto vertical como lateralmente y por lo tanto mayor cantidad de pelos radiculares, con lo que es más efectiva la toma de agua y nutrientes. En la parte aérea hay equilibrio en el crecimiento apical y formación de ramas laterales, además de menor aborto floral y mayor cuajamiento de frutos.

9.5.4. Inducción de defensas

En *Trichoderma* hay representantes con capacidad de colonizar raíces, penetrando entre las primeras capas celulares de la epidermis, para actuar

como un semisimbionte avirulento. Allí, secreta metabolitos secundarios, principalmente oligosacáridos que actúan como elicitores o inductores, para que en la planta ocurra una cascada de señales químicas, que se inicia con la acumulación de distintas enzimas como las peroxidasas, las quinasas, la polifenol oxidasa, la fenil alanina amonio liasa y la chalcona sintasa, además del complejo calcio-calmodulina, involucradas en la activación de varias rutas metabólicas, resultando la transcripción de sistemas genéticos especiales.

Las peroxidasas catalizan la oxidación de un amplio número de sustratos orgánicos e inorgánicos, utilizando el poder oxidante del peróxido de hidrogeno (H_2O_2). Esto conduce a una explosión oxidativa, pero también a la participación de enzimas antioxidantes, para producir un balance necesario que conduce a la activación de sistemas genéticos que abren rutas metabólicas de defensa frente a eventos negativos, sean de condición biótica o abiótica.

Las quinasas modifican moléculas mediante fosforilación, activando con ello factores de transcripción génica y con ello, una transducción de señales. Estas enzimas son dependientes de la actuación del complejo Ca^{2+} - calmodulina, que conlleva al cierre de estomas y a la reducción de la transpiración, activando la ruta metabólica de defensa en ambientes secos y cálidos.

La polifenol oxidasa es considerada como una enzima especial porque su expresión es activada por el ácido jasmónico, para intervenir sobre los monofenoles obtenidos en las rutas de los ácidos shikímico y malónico, para convertirlos mediante hidroxilación en difenoles y luego en quinonas, importantes metabolitos de defensa contra patógenos de naturaleza biotrófica.

En la ruta del ácido shikímico, la enzima fenil adenina amonio liasa participa en la degradación del aminoácido fenil alanina en amonio

y ácido cinámico, siendo esta molécula orgánica indispensable en la formación de compuestos fenólicos de defensa, entre ellos el ácido salicílico y los flavonoides. Estos últimos son derivados de las chalconas, también metabolitos de defensa.

Sobre los autores

Carlos Arturo Betancourth García

Ingeniero agrónomo de la Universidad de Nariño, Magister en Fitopatología de la Universidad de Caldas y Doctor en Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Colombia, ejerce como docente Titular de la Facultad de Ciencias Agrícolas, de la Universidad de Nariño, perteneciente al Grupo de Investigación de Sanidad Vegetal, con enfoque en las líneas de investigación de Sanidad Vegetal, Virología, Fitopatología, y Epidemiología.

Claudia Elizabeth Salazar González

Directora del Departamento Producción y Sanidad Vegetal, y docente tiempo completo de la Facultad de Ciencias Agrícolas, de la Universidad de Nariño. Es ingeniera agrónoma de la Universidad de Nariño, Magister en Ciencias Agrarias con énfasis en Fitoprotección Integrada de la Universidad Nacional de Colombia y Doctora en Ciencias Agrarias con énfasis en Protección de Cultivos de la Universidad Nacional De Colombia. Líder del Grupo de Investigación de Sanidad Vegetal, con líneas de investigación en caracterización de poblaciones de plagas y enfermedades, epidemiología, manejo integrado de plagas y enfermedades en los sistemas de cultivo.

Benjamín Alfredo Sañudo Sotelo

Ingeniero agrónomo y docente jubilado de la Universidad de Nariño, experto en Sanidad vegetal, manejo integrado de plagas y enfermedades, fitomejoramiento, nutrición vegetal, así como en otras áreas de las ciencias agrícolas. Ha contribuido al conocimiento de la agricultura Nariñense toda su vida profesional, siendo autor de una amplia lista de libros, artículos científicos, manuales de laboratorio, así como asesor de innumerables tesis y proyectos tanto productivos como de investigación.

Germán Arteaga Meneses

Ingeniero agrónomo, Magister en Producción Agrícola de la Universidad Nacional de Colombia. Ejerce como docente de Titular del Departamento de Producción y Sanidad Vegetal, ejerció como Decano de la Facultad de Ciencias Agrícolas, perteneciente al Grupo de Investigación de Sanidad Vegetal y asesora en investigación en aspectos estadísticos.

Carlos Arturo Flórez Casanova

Ingeniero agrónomo Magister en Ciencias Agrarias de la Universidad de Nariño, integrante del Grupo de Investigación de Sanidad Vegetal. Con líneas de Investigación en Microbiología, manejo integrado de plagas y enfermedades, control biológico, y fundamentos de biología molecular. Docente hora cátedra por prestación de servicios.

10. Referencias

- Achinas, S., Achinas, V., & Euverink, G. J. W. (2020). Microbiology and biochemistry of anaerobic digesters: An overview. En *Bioreactors* (pp. 17-26). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-821264-6.00002-4>
- Anonymous. (1988). *Manual de fertilidad de suelos*. Potash & Phosphate Institute.
- Antar, M., Gopal, P., Msimbira, L. A., Naamala, J., Nazari, M., Overbeek, W., Backer, R., & Smith, D. L. (2021). Inter-Organismal Signaling in the Rhizosphere. En V. V. S. R. Gupta & A. K. Sharma (Eds.), *Rhizosphere Biology: Interactions Between Microbes and Plants* (pp. 255-293). Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-15-6125-2_13
- Bai, Y.-N., Wang, X.-N., Wu, J., Lu, Y.-Z., Fu, L., Zhang, F., Lau, T.-C., & Zeng, R. J. (2019). Humic substances as electron acceptors for anaerobic oxidation of methane driven by ANME-2d. *Water Research*, 164, 114935. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2019.114935>
- Barat-Baviera, R., & Serralta-Sevilla, J. (2019). *Metabolismo de las Bacterias Autótrofas*. <https://riunet.upv.es/handle/10251/117352>
- Barea, J.-M., Pozo, M.-J., Azcón, R., & Azcón-Aguilar, C. (2013). Microbiana Interactions in the Rhizosphere. En F. J. De Bruijn (Ed.), *Molecular Microbiana Ecology of the Rhizosphere* (pp. 29-44). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781118297674.ch4>
- Battistoni Urrutia, F., Siri, M. I., & Evangelista-Martínez, Z. (2024). Bacterias benéficas. En *Proyecto Bilateral México-Uruguay: Inoculantes microbianos: Promotores del crecimiento vegetal como alternativa sustentable a los agroquímicos* (Primera ed.). Centro de Investigación y

- Asistencia en Tecnología y Diseño del Estado de Jalisco. https://ciatej.mx/files/divulgacion/divulgacion_66106ecd7ff5a.pdf
- Batool, T., Ali, S., Seleiman, M. F., Naveed, N. H., Ali, A., Ahmed, K., Abid, M., Rizwan, M., Shahid, M. R., Alotaibi, M., Al-Ashkar, I., & Mubushar, M. (2020). Plant growth promoting rhizobacteria alleviates drought stress in potato in response to suppressive oxidative stress and antioxidant enzymes activities. *Scientific Reports*, 10(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73489-z>
- Berrada, H., & Fikri-Benbrahim, K. (2014). Taxonomy of the Rhizobia: Current Perspectives. *Journal of Microbiology Research and Innovations*. <https://journalmrji.com/index.php/MRJI/article/view/748/1496>
- Cerón Rincón, L. E., & Aristizábal Gutiérrez, F. A. (2012). Dinámica del ciclo del nitrógeno y fósforo en suelos. *Revista Colombiana de Biotecnología*, 14(1), 285-295. <http://www.scielo.org.co/pdf/biote/v14n1/v14n1a26.pdf>
- Chaudhary, S., Dhanker, R., Singh, K., Brar, B., & Goyal, S. (2022). Characterization of sulfur-oxidizing bacteria isolated from mustard (*Brassica juncea* L.) rhizosphere having the capability of improving sulfur and nitrogen uptake. *Journal of Applied Microbiology*, 133(5), 2814-2825. <https://doi.org/10.1111/jam.15742>
- Chiocchio, V. M. (2000). Influencia de las raíces sobre las poblaciones fúngicas del suelo: efecto rizoplano-rizósfera [Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires]. Biblioteca Digital de la UBA. https://bibliotecadigital.exactas.uba.ar/download/tesis/tesis_n3290_Chiochio.pdf
- Clark, I. M., Hughes, D. J., Fu, Q., Abadie, M., & Hirsch, P. R. (2021). Metagenomic approaches reveal differences in genetic diversity and relative abundance

- of nitrifying bacteria and archaea in contrasting soils. *Scientific Reports*, 11(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-95100-9>
- Dang, H., Zhang, T., Wang, Z., Li, G., Zhao, W., Lv, X., & Zhuang, L. (2021). Succession of endophytic fungi and arbuscular mycorrhizal fungi associated with the growth of plant and their correlation with secondary metabolites in the roots of plants. *BMC Plant Biology*, 21(1), 165. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-02942-6>
- de la Porte, A., Schmidt, R., Yergeau, É., & Constant, P. (2020). A Gaseous Milieu: Extending the Boundaries of the Rhizosphere. *Trends in Microbiology*, 28(7), 536-542. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2020.02.016>
- Dou, J., Huang, Y., Ren, H., Li, Z., Cao, Q., Liu, X., & Li, D. (2019). Autotrophic, Heterotrophic, and Mixotrophic Nitrogen Assimilation for Single-Cell Protein Production by Two Hydrogen-Oxidizing Bacterial Strains. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 187(1), 338-351. <https://doi.org/10.1007/s12010-018-2824-1>.
- Doyle, J. J. (1994). Phylogeny of the legume family: an approach to understanding the origins of nodulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 325-349.
- Elsas, J. D. van, Trevors, J. T., Rosado, A. S., & Nannipieri, P. (2019). *Modern Soil Microbiology, Third Edition*. CRC Press.
- Espinosa, J., & Moreno, J. (2018). Agricultural Land Use. En J. Espinosa, J. Moreno, & G. Bernal (Eds.), *The Soils of Ecuador* (pp. 151-162). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-25319-0_6

- Fan, X., Zhang, X., Zhao, G., Zhang, X., Dong, L., & Chen, Y. (2022). Aerobic hydrogen-oxidizing bacteria in soil: From cells to ecosystems. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 21(4), 877-904. <https://doi.org/10.1007/s11157-022-09633-0>
- Farras, R. P. i, & Gimenez, A. J. (2020). *Bioquímica de los microorganismos*. Reverte.
- Fierer, N., Bradford, M. A., & Jackson, R. B. (2007). Toward an Ecological Classification of Soil Bacteria. *Ecology*, 88(6), 1354-1364. <https://doi.org/10.1890/05-1839>
- Graetz, H. A. (1997). *Suelos y fertilización* (F. Luna Orozco, Trad.). Trillas.
- Hassan, M. K., McInroy, J. A., & Kloepper, J. W. (2019). The Interactions of Rhizodeposits with Plant Growth-Promoting Rhizobacteria in the Rhizosphere: A Review. *Agriculture*, 9(7), Article 7. <https://doi.org/10.3390/agriculture9070142>
- Hermes, C. H., Hennessy, R. C., Bak, F., Dresbøll, D. B., & Nicolaisen, M. H. (2022). Back to our roots: Exploring the role of root morphology as a mediator of beneficial plant–microbe interactions. *Environmental Microbiology*, 24(8), 3264-3272. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.15926>
- Hernández Forte, I., & Nápoles García, M. C. (2017). RIZOBIOS RESIDENTES EN LA RIZOSFERA DE PLANTAS DE ARROZ (*Oryza sativa* L.) CULTIVAR INCA LP-5. *Cultivos Tropicales*, 38(1), 39-49.
- Huang, L., Chakrabarti, S., Cooper, J., Perez, A., John, S. M., Daroub, S. H., & Martens-Habbena, W. (2021). Ammonia-oxidizing archaea are integral to nitrogen cycling in a highly fertile agricultural soil. *ISME*

Communications, 1(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s43705-021-00020-4>

Julca-Otiniano, A., Meneses-Florián, L., Blas-Sevillano, R., & Bello-Amez, S. (2006). La materia orgánica, importancia y experiencias de su uso en la agricultura. *IDESIA*, 24(1), 49-61. <https://www.scielo.cl/pdf/idesia/v24n1/art09.pdf>

Kloepper, J. W., Lifshitz, R., & Schroth, M. N. (1988). *Pseudomonas* inoculants to benefit plant production. *ISI Atlas of Sciences of Animals and Plants*, 60-64.

Kloepper, J. W., Lifshitz, R., & Zablotowicz, R. M. (1989). Free-living bacterial inocula for enhancing crop productivity. *Trends in Biotechnology*, 7(1), 39-43

Kloepper, J. W., Schroth, M. N., & Miller, T. D. (1980). Effects of rhizosphere colonization by plant growth-promoting rhizobacteria on potato plant development and yield. *Phytopathology*, 70(10), 1078-1082.

Knowles, C. (2018). *Diversity of Bacterial Respiratory Systems* (Vol. 2). CRC Press.

Kuypers, M. M. M., Marchant, H. K., & Kartal, B. (2018). The microbiana nitrogen-cycling network. *Nature Reviews Microbiology*, 16(5), Article 5. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2018.9>

Lázaro-Lobo, A., Ervin, G. N., Caño, L., & Panetta, F. D. (2021). Biological Invasion by *Baccharis*. En G. W. Fernandes, Y. Oki, & M. Barbosa (Eds.), *Baccharis: From Evolutionary and Ecological Aspects to Social Uses and Medicinal Applications* (pp. 185-214). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-83511-8_8

- Li, J., Sun, W., Wang, S., Sun, Z., Lin, S., & Peng, X. (2014). Bacteria diversity, distribution and insight into their role in S and Fe biogeochemical cycling during black shale weathering. *Environmental Microbiology*, 16(11), 3533-3547. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12536>
- Lynch, J. M. (1975). Ethylene in soil. *Nature*, 256(5518), Article 5518. <https://doi.org/10.1038/256576a0>
- Madigan, M. T., Bender, K. S., Buckley, D. H., Sattley, W. M., & Stahl, D. A. (2018). *Brock Biology of Microorganisms*. Pearson.
- Maya Manzano, J. M., & Elvira Rendueles, B. (2019). Seminario LAS ESPORAS AEROVAGANTES: 2. Clasificación de los hongos [Ponencia presentada en la II Jornada de la Asociación Española de Aerobiología (AEA), XV Congreso Español y V Congreso Iberoamericano de Salud Ambiental]. <https://www.mastercongresos.com/sesa2019/imagenes/ponencias/aerobiologia/Seminario%20de%20esporas%20aerovagantes/2.-Clasificaci%C3%B3n%20de%20los%20hongos.pdf>
- Mesa Reinaldo, J. R. (2020). *Microorganismos eficientes y su empleo en la protección fitosanitaria de los cultivos*. Revista Científica Agroecosistemas, 8(2), 102–109. <https://aes.ucf.edu.cu/index.php/aes/article/view/407>
- Monachon, M., Albelda-Berenguer, M., & Joseph, E. (2019). Biological oxidation of iron sulfides. En G. M. Gadd & S. Sariaslani (Eds.), *Advances in Applied Microbiology* (Vol. 107, pp. 1-27). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/bs.aambs.2018.12.002>
- Müller, M., Deiglele, C., & Ziegler, H. (1988). Hormonal interactions in the rhizosphere of maize (*Zea mays* L.) and their effects on plant development. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*, 152(2), 247-254.

- Naveed, M., Ahmed, M. A., Benard, P., Brown, L. K., George, T. S., Bengough, A. G., Roose, T., Koebernick, N., & Hallett, P. D. (2019). Surface tension, rheology and hydrophobicity of rhizodeposits and seed mucilage influence soil water retention and hysteresis. *Plant and Soil*, 437(1), 65-81. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03939-9>
- Nazari, M., Bilyera, N., Banfield, C. C., Mason-Jones, K., Zarebanadkouki, M., Munene, R., & Dippold, M. A. (2023). Soil, climate, and variety impact on quantity and quality of maize root mucilage exudation. *Plant and Soil*, 482(1), 25-38. <https://doi.org/10.1007/s11104-022-05669-x>
- Noda, Y. (2009.). Las Micorrizas: Una alternativa de fertilización ecológica en los pastos. *Pastos y Forrajes*, 32 (2), 1-10.
<https://payfo.ihatuey.cu/index.php?journal=pasto&page=article&op=view&path%5B%5D=643&path%5B%5D=145>
- Nordbring-Hertz, B. (2004). Morphogenesis in the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* - an extensive plasticity of infection structures. *Mycologist*, 18(3), 125-133. <https://doi.org/10.1017/S0269915X04003052>
- Osorio-Vega, N. W. (2009). *Microorganismos del suelo y su efecto sobre la disponibilidad y absorción de nutrientes por las plantas*. En Sociedad Colombiana de la Ciencia del Suelo & Centro Nacional de Investigaciones de Café (Eds.), *Materia orgánica biología del suelo y productividad agrícola: Segundo seminario regional comité regional eje cafetero* (pp. 43–71). Cenicafé. <https://biblioteca.cenicafe.org/bitstream/10778/4203/1/cap3.pdf>
- Pausch, J., & Kuzyakov, Y. (2018). Carbon input by roots into the soil: Quantification of rhizodeposition from root to ecosystem scale. *Global Change Biology*, 24(1), 1-12. <https://doi.org/10.1111/gcb.13850>

- Plante, A. F. (2007). SOIL BIOGEOCHEMICAL CYCLING OF INORGANIC NUTRIENTS AND METALS. En *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry* (pp. 389-432). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-047514-1.50019-6>
- Pokorna, D., & Zabranska, J. (2015). Sulfur-oxidizing bacteria in environmental technology. *Biotechnology Advances*, 33(6), 1246-1259. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2015.02.007>
- Prajapati, V., Patel, S., Patel, R., & Mehta, V. (2022). Isolation and Identification of Sulfur-Oxidizing Bacteria. En N. Amaresan, P. Patel, & D. Amin (Eds.), *Practical Handbook on Agricultural Microbiology* (pp. 197-202). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-1724-3_25
- Prescott, L. M., Harley, & Klein. (2002). *Microbiology*. <http://localhost:8080/xmlui/handle/123456789/518>
- Pulido-Moncada, M., Katuwal, S., Ren, L., Cornelis, W., & Munkholm, L. (2020). Impact of potential bio-subsoilers on pore network of a severely compacted subsoil. *Geoderma*, 363, 114154. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.114154>
- Ramirez Guzmán, R. C. (2007). *Manejo de suelos para una agricultura sostenible*. [Tesis pregrado, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo]. http://bibliotecavirtual.dgb.umich.mx:8083/jspui/bitstream/DGB_UMICH/17768/1/FCA-L-2007-0032.pdf
- Rabbani, G., & Choi, I. (2018). Roles of osmolytes in protein folding and aggregation in cells and their biotechnological applications. *International Journal of Biological Macromolecules*, 109, 483-491. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2017.12.100>

- Ramírez, G. (1988). Agricultura orgánica: *Fungicidas, abonos orgánicos y caldos microbiológicos* (3ª ed.). Editorial Imprimimos Buga.
- Ríos, D., & Estigarribia, A. (2018). Descompactación biológica, una alternativa de solución a la compactación del suelo. *Revista de Investigación Científica y Tecnológica*, 2(2), 73-83. [https://doi.org/10.36003/Rev.investig.cient.tecnol.V2N2\(2018\)8](https://doi.org/10.36003/Rev.investig.cient.tecnol.V2N2(2018)8)
- Román, P., Martínez, M. M., & Pantoja, A. (2013). *Manual de compostaje del agricultor: Experiencias en América Latina*. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. <https://www.fao.org/4/i3388s/i3388s.pdf>
- SANGAY, S. (2018). ESTUDIO DE LA SIMBIOSIS RIZOBIANA Y MICORRÍZICA EN EL MEJORAMIENTO DE LA PRODUCCIÓN DE TARA (*Caesalpinia spinosa* (Molina) Kuntze). TESIS PARA OPTAR EL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS DE LA VIDA. LIMA - PERÚ
- Sapre, S., Gontia-Mishra, I., & Tiwari, S. (2019). ACC Deaminase-Producing Bacteria: A Key Player in Alleviating Abiotic Stresses in Plants. En A. Kumar & V. S. Meena (Eds.), *Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Agricultural Sustainability* (pp. 267-291). Springer Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-13-7553-8_14
- Shaheb, M. R., Venkatesh, R., & Shearer, S. A. (2021). A Review on the Effect of Soil Compaction and its Management for Sustainable Crop Production. *Journal of Biosystems Engineering*, 46(4), 417-439. <https://doi.org/10.1007/s42853-021-00117-7>
- Skujins, J. (1978). History of abiotic soil enzyme research (pp. 1-49). En G. R. Burns (Ed.), *Soil enzymes* (1ª ed.). Academic Press Inc.

- Taco, N., & Zúñiga-Dávila, D. (2020). Efecto de la inoculación de plantas de Tarwi con cepas de *Bradyrhizobium* spp. aisladas de un lupino silvestre, en condiciones de invernadero. *Revista Peruana de Biología*, 27(1), 35-42. <http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v27i1.17577>
- Tate, R. L. (2020). *Soil Microbiology* (1.a ed.). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781119114314>
- Terhonen, E., Blumenstein, K., Kovalchuk, A., & Asiegbu, F. O. (2019). Forest Tree Microbiomes and Associated Fungal Endophytes: Functional Roles and Impact on Forest Health. *Forests*, 10(1), Article 1. <https://doi.org/10.3390/f10010042>
- Thorn, R., & Finlay, R. D. (2019). The Fungi in Soil. En *Modern Soil Microbiology*, Third Edition (3.a ed.). CRC Press.
- Tian, T., Reverdy, A., She, Q., Sun, B., & Chai, Y. (2020). The role of rhizodeposits in shaping rhizomicrobiome. *Environmental Microbiology Reports*, 12(2), 160-172. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12816>
- Tsiknia, M., Tsikou, D., Papadopoulou, K. K., & Ehaliotis, C. (2021). Multi-species relationships in legume roots: From pairwise legume-symbiont interactions to the plant – microbiome – soil continuum. *FEMS Microbiology Ecology*, 97(2), fiae222. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiae222>
- Van Elsas, J. D., Hartmann, A., Schlöter, M., Trevors, J. T., & Jansson, J. K. (2019). The Bacteria and Archaea in Soil. En *Modern Soil Microbiology*, Third Edition (3.a ed.). CRC Press.
- Velasco-Jiménez, A., Castellanos-Hernández, O., Acevedo-Hernández, G., Aarland, R. C., & Rodríguez-Sahagún, A. (2020). Bacterias rizosféricas

- con beneficios potenciales en la agricultura. *Terra Latinoamericana*, 38(2), 333-355. <https://www.scielo.org.mx/pdf/tl/v38n2/2395-8030-tl-38-02-333.pdf>
- Verdugo Arranz, C. (2022). *Micorrizas aplicadas en agricultura: una alternativa*. [Tesis de maestría, Universidad de León]. <http://hdl.handle.net/10612/15612>
- Wiehe, W., & Höflich, G. (1995a). Establishment of plant growth-promoting bacteria in the rhizosphere of subsequent plants after harvest of the inoculated precrops. *Microbiological Research*, 150(3), 331-336.
- York, L. M., Carminati, A., Mooney, S. J., Ritz, K., & Bennett, M. J. (2016). The holistic rhizosphere: Integrating zones, processes, and semantics in the soil influenced by roots. *Journal of Experimental Botany*, 67(12), 3629-3643. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw108>
- Zhang, G., Sun, Y., Sheng, H., Li, H., & Liu, X. (2018). Effects of the inoculations using bacteria producing ACC deaminase on ethylene metabolism and growth of wheat grown under different soil water contents. *Plant Physiology and Biochemistry*, 125, 178-184. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.02.005>

editorial

Universidad de **Nariño**

Año de publicación: 2025

San Juan de Pasto - Nariño - Colombia

La actividad microbiana representa la posibilidad de mantener la fertilidad del suelo y la vida de las plantas y sus comunidades en la rizosfera. Su actuación depende en gran medida de la disponibilidad de materia orgánica en su entorno y los productos de las deposiciones de las raíces. En este sentido, se establece un delicado equilibrio que promueve el bienestar natural de todos los seres vivos. Como técnicos agrícolas debemos entender la importancia del mantenimiento de la salud del suelo, su fertilidad y su microbiota como sustrato vital de los cultivos. El libro LA PARTICIPACIÓN MICROBIANA EN LOS EVENTOS REGENERATIVOS DE LA FERTILIDAD NATURAL EDÁFICA, se escribió pensando en todas aquellas personas que de alguna manera tenemos responsabilidad en dichos cuidados. En sus nueve capítulos, el lector encontrará información pertinente que le permitirá aproximarse al entendimiento básico de los microorganismos que habitan en el suelo, sus formas de vida, las interacciones con las plantas y con otros microorganismos, las herramientas con que se cuenta para su mantenimiento, multiplicación e incorporación en los sistemas productivos y cómo podemos aprovecharlos para hacer de la agricultura una actividad sustentable y sostenible.

