DISTRIBUCIÓN DE HONGOS SOLUBILIZADORES DE FOSFATOS EN DOS MICROHÁBITATS DE SUELO DE DOS UNIDADES FISIOGRÁFICAS DE GUAVIARE, COLOMBIA

Distribution of phosphate solubilizer fungi on soil microhabitats in two landscapes from Guaviare, Colombia.

DIANA FERNANDA VERA¹, HERNANDO PÉREZ² y HERNANDO VALENCIA³.

¹Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. ²Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. Bogotá, Colombia ³Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

RESUMEN

Se investigó la distribución de la micobiota solubilizadora de fosfatos presente en dos microhábitats de suelo, de dos unidades fisiográficas (paisajes) ubicadas en el Departamento del Guaviare, Colombia, siendo seleccionada una parcela por unidad fisiográfica. Con el fin de obtener los aislamientos, se procesaron un total de cada12 muestras de suelo por parcela, tomadas de la rizosfera del arazá (*Eugenia stipitata McV*augh) y de suelo libre de raíces a través del método de "Lavado de Suelo" de Domsch *et al.*, (1980). El porcentaje de colonización de los hongos sobre las partículas del suelo fue de 69% y existió una mayor intensidad en la colonización de partículas provenientes del microhábitat rizosférico. Un total de 21% de colonias con potencial solubilizador es indicativo de la eventual reserva de hongos solubilizadores presente en estos suelos. El efecto rizosfera fue el principal factor determinante de la composición de la comunidad fúngica solubilizadora.

Palabras clave: Hongos solubilizadores de fosfatos, rizosfera, Arazá, Eugenia, disponibilidad de fósforo, amazonía.

ABSTRACT

The distribution of the phosphate solubilizer mycobiota in two different soil microhabitats present in Guaviare, Colombia, were studied. Twelve samples from Arazá rhizosphere (*Eugenia stipitata* McVaugh) and from soil without roots were processed using the soil wahing method (Domsch *et al.*, 1980). The percentage of colonization of soil particles by fungi was 69 %, with a higher intensity of colonization coming from the rhizospheric microhabitat. The high percentage of potential solubilizer colonies may point to this type of soil as reserve pf solubilizer fungi. The rhizospheric effect has been the main factor involved in the composition of the solubilizer fungi community.

Key Words: Phosphate solubilizer fungi, rhizosphere, Arazá, Eugenia, phosphorus availability, Amazonia.

INTRODUCCIÓN

Los microorganismos del suelo, especialmente aquellos que habitan la rizosfera, desarrollan actividades de gran importancia en el crecimiento y nutrición de las plantas. Entre tales acciones cabe destacar la degradación de la materia orgánica, la fijación de nitrógeno, la producción de sustancias reguladoras del crecimiento vegetal y la solubilización de elementos minerales, entre otros (Stewart, 1991; Tate III, 2000; Luna et al., 2002). Se ha encontrado que es en la rizosfera donde generalmente existe una mayor proporción de microorganismos solubilizadores de fosfatos, debido a que los exudados radicales y detritos vegetales, proveen el sustrato energético para soportar la intensa actividad microbiológica característica de este microhábitat y para llevar a cabo la solubilización (Curl y Truelove, 1986). La disponibilidad de fósforo está controlada por la mineralización e inmovilización a través de la fracción orgánica, y la solubilización y precipitación de fosfato en formas inorgánicas (Mikanová y Nováková, 2002). Los hongos y las bacterias tienen la habilidad de solubilizar estos compuestos y aunque varios mecanismos pueden estar involucrados, el principal de ellos ocurre a través de la producción de ácidos orgánicos. Se asume que estos ácidos solubilizan las formas insolubles de fosfato a una forma utilizable tal como el ortofosfato, incrementando su disponibilidad potencial para las plantas (Vázquez et al., 2000). De acuerdo con diferentes estudios realizados in vitro, a partir de aislamientos microbianos de suelo, los hongos son más eficientes en la solubilización de fosfatos inorgánicos en relación con las bacterias (Thomas et al., 1985), habiéndose establecido que la población de hongos solubilizadores de fosfatos generalmente aparece en suelos de ácidos a neutros, siendo los miembros de los géneros Aspergillus y Penicillium los solubilizadores de fosfatos por excelencia (Rokade y Patil, 1992). El presente estudio fue realizado con el fin de evaluar la distribución de hongos solubilizadores de fosfatos en suelos amazónicos bajo cultivo de Arazá, en parcelas provenientes de dos unidades fisiográficas ubicadas en el Departamento de Guaviare, Colombia.

MATERIALES Y MÉTODOS

MUESTREO. Para la realización de este estudio fueron seleccionadas dos parcelas con cultivos de Arazá (Eugenia stipitata), cada una con una extensión de 0.25 Ha y ubicadas dentro de los paisajes: Planicies Disectadas Moderadamente Onduladas (Paisaje A) y Vallecitos y Terrazas Erosionales poco Disectadas (Paisaje B) (Fig. 1). Los análisis de suelo mostraron una textura franco arcillo-arenosa, pH: 5, CIC:10 meg/100 g, C: 1.0 % y altas concentraciones de aluminio (47%) para el primero; textura arcillosa, pH: 4.7, CIC: 16.3 meq/100 g, C: 1.79% y un contenido de aluminio de 78% para el segundo. Al interior de cada parcela de cultivo fueron elegidos aleatoriamente 6 arbustos de Arazá, con el fin de colectar muestras de suelo rizosférico y de suelo libre, cada una de 600 g y a una profundidad entre 0 y 15 cm. Las muestras fueron conservadas a 5°C hasta su procesamiento. Adicionalmente, fueron recogidas muestras de suelo para

análisis químico, el cual se realizó en el laboratorio de suelos del Instituto Geográfico Agustín Codazzi (Bogotá, Colombia).

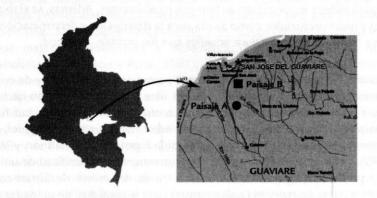


Figura 1. Ubicación espacial de las parcelas de Arazá en el área de estudio. Paisaje A. Planicies Disectadas Moderadamente Onduladas. Paisaje B. Vallecitos y Terrazas Erosionales poco Disectadas.

PROCESAMIENTO. Las muestras de suelo fueron homogeneizadas previamente al aislamiento de los hongos, el cual se realizó de acuerdo con el método de "lavado de suelo" propuesto por Domsch et al. (1980). El dispositivo de lavado consta de dos cilindros plásticos acoplados en cuyo interior hay dos tamices de 1.5 y 0.6 mm, separados entre sí. Los extremos del cilindro permiten la conexión de una manguera de caucho a través de la cual circula agua destilada estéril. Con ayuda de este procedimiento se consigue el lavado de esporas y otras estructuras fúngicas, reteniendo únicamente el micelio adherido a los agregados de suelo. Luego del lavado, las partículas depositadas en el tamiz de 0.6 mm de poro se pasaron a una caja de Petri con la ayuda de 50 ml de solución acuosa de Cloranfenicol (30 µg/ml), extrayendo el exceso de humedad con papel absorbente, todo bajo condiciones estériles.

AISLAMIENTO. Se utilizó un medio de cultivo para microorganismos solubilizadores de fosfatos (Sundara y Sinha1963), modificado: ((NH₄)₂SO₄, 0.5 g; KCl, 0.2 g; MgSO₄.7H₂O, 0.3 g; MnSO₄.H₂O, 0.004 g; FeSO₄.7H₂O, 0.002 g; NaCl, 0.2 g; D-Glucosa, 10 g; Extracto de levadura, 0.5 g; Cloranfenicol, 0.1 g; agar, 18 g; Agua, 900 ml + Solución de fosfato (Goma arábiga, 0.5 g; Fosfato de calcio o hierro, 0.5 g; Agua, 100 ml). El pH se corrigió hasta 7.2 con una solución de NaOH 1N. Se esterilizó en autoclave durante 15 minutos a 22 psi y 121°C.

REACTIVOS ESPECIALES. FePO4.4H2O, Fosfato de Hierro (III), 500 g. y CaHPO4.2H2O. Hidrogenofosfato de calcio dihidratado, 500 g. Una vez realizado el lavado, se transfirieron 8 partículas de suelo (de carácter orgánico y mineral) al medio de cultivo, efectuando 3 réplicas por muestra. Los cultivos fueron incubados durante 6 días a 25°C. Luego se evaluó el número de partículas colonizadas por hongos, así como las colonias con capacidad solubilizadora, evidenciadas por la presencia de un halo claro alrededor de su margen. Se practicaron aislamientos sucesivos en agar maltosa al 4% para obtener

cultivos puros. También se utilizaron otros medios de cultivo como: agar maltosa 4%, agar Elliot, agar papa-dextrosa, agar extracto de malta-peptona-dextrosa, agar glucosaasparagina, agar malta-extracto de levadura, agar avena, agar czapek-dox, agar clavel y agar avena, para inducir esporulación en hon-gos recalcitrantes. Además, se elaboraron microcultivos y micropreparados como ayuda para la descripción y determinación taxonómica de los hongos a género y para aquellos que fue posible, a especie.

Análisis DE DATOS. Se calculó el porcentaje de colonización de partículas y de colonias solubilizadoras por paisaje, microhábitat (suelo libre y rizosférico) y tipo de fosfato solubilizado. Fueron determinados parámetros ecológicos de la comunidad fúngica para cada paisaje y microhábitat, aplicando los índices de riqueza de Margalef, riqueza de Menhinick, equitatividad de Hill y diversidad general de Shannon y Weaver (Odum, 1972). Asímismo, se llevó a cabo el agrupamiento por similitud de unidades muestrales y unidades paisaje-microhábitat a través del índice de Sörensen, y la asociación entre pares de especies (aislamientos) para la totalidad de unidades muestrales (24), a través del índice de Jaccard (Odum, 1972), previa transformación de los datos por medio de la función matemática $\sqrt{X+1}$.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

COLONIZACIÓN DE PARTÍCULAS. Se observó una mayor incidencia de colonización por parte de los hongos en las partículas provenientes del microhábitat rizosférico (Fig. 2), resultados que se relacionan con la posible existencia de una mayor proporción de micelio activo en la rizosfera, debido a las condiciones más favorables para el crecimiento y desarrollo de los organismos en este hábitat (Lee y Pankhurst, 1992; Valencia y Peña, 2001), en tanto que las condiciones propias del suelo libre de raíces determinan una mayor escasez de elementos nutritivos, pudiendo limitar las fases de mayor actividad metabólica de los hongos.

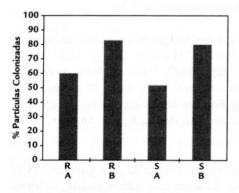


Figura 2. Distribución porcentual de partículas colonizadas respecto al total de partículas por cada unidad de paisaje y por cada microhábitat (Rizosfera y Suelo). A, paisaje de Planicies Disectadas Moderadamente Onduladas; B, paisaje de Vallecitos y Terrazas Erosionales poco Disectadas. R, rizosfera; S, suelo.

La época de muestreo coincidió con un periódo denominado comúnmente "veranillo", en el cual existe mayor exposición de los suelos a la radiación solar, incrementándose su temperatura y disminuyendo su contenido de humedad. Como consecuencia, el número de nichos espaciales disponibles de manera exitosa tiende a disminuir rápidamente, especialmente en suelos más arenosos, generando una posible reducción del estado

micelial. Este hecho fue comprobado por Thomas et al. (1985), al aducir que la baja capacidad de retención de humedad en suelos arenosos da como resultado una escasa población de hongos solubilizadores de fosfatos. Los suelos del paisaje B (Vallecitos y Terrazas Erosionales poco Disectadas) evidenciaron una alta intensidad de colonización (Fig. 3), probablemente debido a un mayor contenido de materia orgánica, lo que mejora su estructura e incrementa la disponibilidad de los substratos metabolizables (Valencia y Peña, 2001); como resultado, se eleva la densidad de microorganismos descomponedores (Thomas et al., 1985), y entre ellos los de capacidad solubilizadora. Por otra parte, las abundantes partículas de arcilla tienen mayor capacidad de retención de humedad y de preservación de la biomasa microbiana (Primavesi, 1980). De acuerdo con un estudio realizado por Igac-Tropenbos (1993), en suelos de Caquetá (Colombia), se encontró que la densidad de hongos es mayor bajo suelos cultivados con pastos, especialmente Braquiaria (Brachiaria decumbens). Dados los antecedentes de uso y la presencia de esta gramínea en el paisaje B, es posible explicar el elevado número de partículas colonizadas.

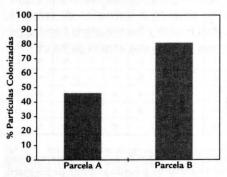


Figura 3. Distribución porcentual de partículas colonizadas sobre el total por paisaje (Planicies disectadas moderadamente onduladas y Vallecitos y terrazas erosionales poco disectadas). A, Paisaje de Planicies Disectadas Moderadamente Onduladas; B, Paisaje de Vallecitos y Terrazas Erosionales poco Disectadas.

El alto porcentaje de partículas de suelo con crecimiento fúngico (Fig. 4), es característico de suelos amazónicos, los cuales se hayan sometidos a condiciones de humedad y temperatura que benefician la descomposición de la materia orgánica y por lo tanto la explosión de vida microbiana. Además, el porcentaje de colonias que presentaron capacidad solubilizadora (Fig. 4), es un indicativo de la importancia que en estos suelos tienen dichos hongos, para el incremento de la disponibilidad de fosfatos; explicando cómo suelos tan deficientes en este elemento pueden sostener de manera satisfactoria el crecimiento y producción de un frutal como el Arazá.

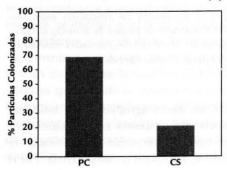


Figura 4. Porcentaje de partículas colonizadas frente al total de partículas y porcentaje de colonias solubilizadoras frente al total de colonias. PC, porcentaje de partículas colonizadas; CS, porcentaje de colonias que presentan halo de solubilización.

ANÁLISIS DE LA COMUNIDAD. La asociación existente entre los microhábitats (suelo control y rizosférico), aún procedentes de paisajes diferentes (Fig. 5), pone de manifiesto que el factor más importante y determinante de la composición de especies fúngicas, se encuentra definido por las características del tipo de microhábitat y se relaciona con el efecto rizosfera causado por el Arazá. Los exudados, la descomposición de células radicales y las diferencias en el microclima alrededor de las raíces, condicionan una composición florística propia. Se ha demostrado, que existe una relación directa entre el número y taxa de microorganismos encontrados en las raíces, con la especie vegetal considerada, y que ningún factor afecta tanto la composición de especies microbianas como el tipo de vegetación (Sylvester et al., 1982). Concepto que coincide con los resultados encontrados para la asociación entre unidades muestrales (Fig. 6), los cuales indican la escasa similitud existente entre ellas, aún cuando provengan de un mismo paisaje. Tal heterogeneidad es de suponerse, puesto que el hábitat suelo está caracterizado por un mosaico de condiciones microambientales diferentes, que se reflejan en una variada composición de especies. Adicionalmente, la amplia distribución y el escaso endemismo, son condiciones habituales entre especies microbianas no selectivas y distribuidas de acuerdo a intervalos de recursos; características por las cuales se consideran muchos mohos y microhongos como especies "maleza", ubicuas, no recursoespecíficas y que utilizan una amplia gama de fuentes de carbono (Dix y Webster, 1995).

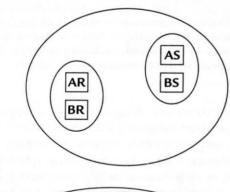


Figura 5. Resultados de asociación entre paisaje y microhábitat de acuerdo al índice de Sörensen. AR, paisaje A-rizosfera; BR, paisaje B-rizosfera; AS, paisaje A-suelo libre de raíces; BS, paisaje Bsuelo libre de raíces.

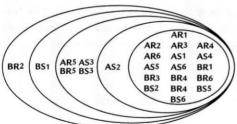


Figura 6. Resultados de asociación entre unidades muestrales de paisaje de acuerdo al índice de Jaccard. A1-A6; B1-B6, unidades muestrales. R, rizosfera; S, suelo libre de raíces.

Luego de la aplicación del Indice de Jaccard a los datos agrupados por unidades muestrales, se encontró que los valores de asociación existentes entre aislamientos (Tabla 1), no presuponen la existencia de algún tipo de interacción antagónica entre especies (valores negativos), tales como parasitismo, antibiosis o competencia. Por el

contrario, algunas parejas de especies presentan valores positivos para este índice (0.4-5), señalando la existencia de algún tipo de relación mutualista entre ellas, posiblemente relacionada con la producción de factores de crecimiento o colaboración en la degradación de un substrato determinado, preferencia de condiciones abióticas y bióticas similares o la inclinación o rechazo por las mismas condiciones ambientales.

| | | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 |
|----|-------|-----|------|------|-------|-----|---|---------|--------|--------------|-----|------|----|------|-----|-------|--------|------|
| 1 | THE S | 100 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 |
| 2 | ++* | | | + | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 3 | 0 | + | | | +* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 |
| 4 | 0 | + | +++* | 4.65 | erge. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 |
| 5 | 0 | + | +* | +* | | | + | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 |
| 6 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | | | 0 | + | 0 | ++* | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| 7 | + | + | 0 | 0 | + | 0 | | | 0 | + | 0 | + | 0 | + | 0 | + | 0 | 0 |
| 8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | (CALLE) | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | (check | 建筑 有3 | 0 | + | 0 | 0 | +* | 0 | 0 | +++* |
| 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | es in | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 11 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | ++* | 0 | 0 | 0 | 0 | | | 0 | 0 | +* | + | 0 | 0 |
| 12 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + | + | 0 | + | 0 | 0 | 1343 | | + | 0 | +++* | 0 | 0 |
| 13 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 14 | + | 0 | + | + | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | oper | | +* | + | 0 |
| 15 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | +* | 0 | +* | 0 | 0 | 0 | 4.7 | | +* | 0 |
| 16 | + | 0 | + | + | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | + | +++* | 0 | +* | 0 | 0.798 | | 0 |
| 17 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | +* | + | 10/193 | |

Tabla 1. Asociación de aislamientos de acuerdo con el índice de similaridad de Jaccard. 0-0.19 (no se señaló) 0.20-0.39 + 0.4-0.49 ++ 0.5 +++ Valores significativos al 5% (s). 1. Paecilomyces cepa 1; 2. Paecilomyces cepa 2; 3. Aspergillus flavoclavatus; 4. Paecilomyces cepa 3; 5. Penicillium janthinellum; 6. Gliocladium catenulatum; 7. Trichoderma cepa 1 agr. viride; 8. Trichoderma cepa 1 agr. aureoviride; 9. Fusarium oxysporum; 10. Paecilomyces cepa 4; 11. Gongronella butleri; 12. Trichoderma cepa 1; 13. Aspergillus oryzae; 14. Fusarium redolens; 15. Trichoderma cepa 2 agr. aureoviride; 16. Trichoderma cepa 1 agr. longibrachiatum; 17. Trichoderma cepa 2; 18. Aspergillus aculeatus.

Se observaron pocas diferencias entre los paisajes respecto a los índices de diversidad aplicados (Tabla 2); sin embargo, se encontró que el microhábitat rizosférico estuvo favorecido al presentar una mayor equitatividad en cuanto a la distribución de especies y a la alta diversidad general. En éste microhábitat, el suministro de nutrientes es más constante y relativamente abundante, permitiendo su aprovechamiento por la mayoría de microorganismos. Adicionalmente, la micro y mesofauna fungívora muestran preferencia por la zona de influencia de la raíz, debido al continuo y abundante suplemento de alimento, pero también debido a la atracción por algunas de las sustancias liberadas en la rizosfera (Curl y Truelove, 1986), generando una fuerte presión selectiva que impide el crecimiento desmesurado de algunas poblaciones de hongos. En contraste, las condiciones ambientales del suelo libre y la presencia de fuentes de nutrientes distribuidas en parches y discontinuas en el tiempo, favorecen el predominio de algunas poblaciones capaces de colonizar y metabolizar más rápidamente el sustrato. Estas mismas condiciones, podrían limitar la presencia de la fauna fungívora,

reduciendo con ello la presión alimentaria y por lo tanto aquellos organismos que poseen algún tipo de ventaja metabólica, tienden a aumentar sus poblaciones.

| UBICACIÓN | RIQI | JEZA | EQUITATIVIDAD | DIVERSIDAD | | |
|---------------------------------|----------|-----------|---------------|------------|--|--|
| | Margalef | Menhinick | Hill | Shannon | | |
| Rizosfera Paisaje A | 5.137 | 3.441 | 2.086 | 2.818 | | |
| Suelo libre de raíces Paisaje A | 5.015 | 3.305 | 1.723 | 2.789 | | |
| Rizosfera Paisaje B | 4.982 | 3.270 | 1.402 | 2.722 | | |
| Suelo libre de raíces Paisaje B | 5.089 | 3.388 | 1.320 | 2.708 | | |

Tabla 2. Valores de los índices de Diversidad y sus componentes, por parcela y microhábitat.

CONCLUSIONES

La investigación realizada en los dos suelos amazónicos colombianos puso en evidencia la existencia de un elevado número de colonias de hongos solubilizadores de fosfatos. Dichos suelos pueden constituir un banco de organismos capaces de solubilizar fosfatos in vivo y, en consecuencia, ser un componente primordial para la disponibilidad de fósforo libre y la alta productividad observada en el Arazá, condición que tendería a verse favorecida en los suelos del paisaje de Vallecitos y Terrazas Erosionales poco Disectadas, al ser un ambiente muy propicio para la colonización de partículas por parte de hongos filamentosos, gracias a un mayor contenido de materia orgánica, a la textura arcillosa y a la presencia de óxidos de hierro; que permiten la retención de nutrientes, humedad y generan una estructura favorable. Las plantas de Arazá presentan un fuerte efecto rizosférico evidente en una composición de especies semejante y con una mayor diversidad para este microhábitat, frente a los resultados encontrados en el suelo libre de raíces. Adicionalmente, no existe homogeneidad entre unidades muestrales de un mismo paisaje respecto a la composición de especies, lo cual es un indicativo de la existencia de condiciones microambientales diferenciales en el suelo, no obstante la presencia de especies comunes en las parcelas provenientes de ambos paisajes.

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas - SINCHI por la aceptación de la realización del proyecto y por su colaboración económica y humana. A COLCIENCIAS por su financiación. A Yoav Bashan, investigador del Center for Biological Research (México) por su ayuda en la consecución y envío de artículos de investigación. A todos aquellos que hicieron posible esta investigación.

BIBLIOGRAFÍA

CURL E. A. & TRUELOVE B. 1986. The rhizosphere. Springer-Verlag, Germany. 288 p. DIX N. J. & WEBSTER J. 1995. Fungal ecology. Chapman and Hall, London, UK. 549 p. DOMSCH K., GAMS W. & TRAUTE-HEIDE A. 1980. Compendium of soil fungi. Academic Press, London, UK. 430 p.

- IGAC TROPENBOS. 1993. Aspectos ambientales para el ordenamiento territorial del occidente del Departamento del Caquetá. Vol. 2. Santa fe de Bogotá, Colombia. 350 p.
- LEE K. E. & PANKHURST C. E. 1992. Soil organisms and sustainable productivity. Australian Journal of Soil Research, 30: 855-892.
- LUNA M. L., VEGA C., FRANCO M. O., VÁSQUEZ S., TRUJILLO N., RAMÍREZ E. & DENDOOVEN L. 2002. Actividad microbiana en suelos. Avance y Perspectiva, 21: 328-332.
- MIKANOVÁ O. & NOVÁKOVÁ J. 2002. Evaluation of the P-solubilizing activity of soil microorganism and its sensitivity to soluble phosphate. Rostlinná V_roba, 48(9): 397-400.
- ODUM E. 1972. Ecología. Editorial Interamericana, México. 639 p.
- PRIMAVESI A. 1980. Manejo ecológico del suelo: La agricultura en las regiones tropicales. El Ateneo. Buenos Aires, Argentina. 449 p.
- ROKADE S. M. & PATIL P. L. 1992. Phosphate solubilizing microorganisms a review I. Journal of Maharashtra Agricultural Universities, 17(3): 458-465.
- STEWART W. D. P. 1991. The importance to sustainable agriculture of biodiversity among invertebrates and microorganisms. In: Hawksworth, D. L. (Ed.). The biodiversity of microorganisms and invertebrates: Its role in sustainable agriculture. Redwood Press, Melksham, UK. 328 p.
- SUNDARA R. & SINHA M. 1963. Organisms phosphate solubilizers in soil. Indian Journal of Agriculture Science, 33: 272-278.
- SYLVESTER R., ASAKAWA N., LA TORRACA S., MAGALHAES F., OLIVEIRA L. & PEREIRA R. 1982. Levantamento quantitativo de microrganismos solubilizadores de fosfatos na rizosfera de gramíneas e leguminosas forrageiras na Amazônia. Acta Amazônica, 12(1): 15-22.
- TATE III R. L. 2000. Soil microbiology. John Wiley and Sons, New York, USA. 508 p.
- THOMAS G., SHANTARAM M. V. & SARASWATHY N. 1985. Ocurrence and activity of phosphate solubilizing fungi from coconut plantation soils. Plant and Soil, 87: 357-364.
- VALENCIA E. & PEÑA J. J. 2001. El suelo y sus habitantes microbianos: consideraciones ecológicas. Avance y Perspectiva, 20: 401-406.
- VÁZQUEZ P., HOLGUÍN G., PUENTE M. E., LÓPEZ A. & BASHAN Y. 2000. Phosphate -solubilizing microorganisms associated with the rhizosphere of semiarid mangroves in a semiarid coastal lagoon. Biology and Fertility of Soils, 30: 460-468.