

POR: GARCÍA MOLANO, José Francisco¹ / JARAMILLO GARCÍA, Luz Stella²

COMUNIDAD MICROBIANA EN LA RIZÓSFERA DEL

OLLIV

EN BOYACÁ - COLOMBIA

¹Ph.D. en biología Vegetal, Líder grupo de investigación AOF,
Fundación Universitaria Juan de Castellanos JDC.
Email: jfgm29@hotmail.com

²M.Sc (c) Fundación Universitaria Juan de Castellanos.
Email: mil.agros@yahoo.es

Recibido: 24 de Julio de 2015
Aceptado para publicación: 30/09/2015
Tipo: Revisión

**MICROBIAL COMMUNITY IN
THE THE OLIVE TREE
(*Olea Europaea L.*)
RHIZOSPHERE
IN BOYACÁ COLOMBIA**

V



(Olea europaea L.)

RESUMEN

El suelo sirve de soporte para las plantas, provee los minerales necesarios para su desarrollo, y es el hábitat de los microorganismos que facilitan su nutrición, contribuyendo además en la transformación del material parental que lo origina hasta la formación de un horizonte donde interactúan raíces y organismos; estas interrelaciones inciden en la interacción suelo-planta-microorganismos-ambiente y repercuten, de forma directa, en el crecimiento y desarrollo de las especies vegetales; en este sentido el presente documento parte de la pregunta de si el olivo (*Olea europea* L.) adaptado a las condiciones edáficas y climáticas de la región del alto Ricaurte en Boyacá-Colombia se convierte en una alternativa productiva, económica y para la recuperación de suelos degradados del lugar. Al respecto diferentes estudios en la zona han encontrado que las condiciones físicas químicas y biológicas de la zona rizosférica de dichas plantas han mejorado, y se logra un crecimiento y desarrollo llegando a ser productivas; el propósito de esta revisión fue obtener información que permita comprender los procesos en la rizósfera de los árboles para entender la dinámica en la absorción de nutrientes en el trópico dado que de ella depende la cantidad y calidad de las aceitunas cosechadas; no obstante, la falta de prácticas culturales como la poda indispensables para la producción en el olivo. Los datos más importantes encontrados revelan que las poblaciones de microorganismos son diversas y en cantidades similares o superiores respecto a otros estudios en zonas tradicionalmente productoras, sin embargo la floración y fructificación no se concentra en una sola época del año.

Palabras claves: olivo, rizosfera, micorrizas

ABSTRACT

The soil is the support for the plants, provides the necessary minerals for their development, and it is the habitat of the microorganisms that facilitate their nutrition. They also contribute to the parental material transformation that originates it up to a formation of a horizon where the roots and organism interact. These inter-relations influence the soil-plant-microorganisms-environment interaction, and they have direct repercussions over the growth as well as the development of the vegetable species. In this sense, this document sets out from the question whether the olive (*Olea europea* L.) adapted to the edaphic and climate conditions of the High Ricaurte in Boyacá-Colombia, becomes a productive and economical alternative, as well as for the recovery of the degraded soils of this area. Several studies in the area have found that the physical and chemical conditions of the rhizosphere zone of such plants have improved. Also, it achieves a growth and development that becomes productive. The endeavor of this revision was to obtain data that allow the comprehension of the processes at the trees rhizosphere. Thus, to understand the nutrient absorption dynamics in the tropics given that it depends on the amount and quality of the harvested olives; despite the lack of cultural practices such as the pruning, an essential activity for the olive production. The most relevant data found, reveal that the microorganism population is diverse, and in similar or superior amounts in relation to other studies in traditional productive areas. However, the flowering and fruiting do not occur in only one season of the year.

Keyword: The olive tree, rhizosphere, Mycorrhiza.



POSIBILIDADES DEL OLIVO EN COLOMBIA



El suelo es un recurso natural no renovable a una escala temporal humana y es el soporte básico imprescindible para la existencia de ecosistemas terrestres, ya sean naturales o modificados por las actividades humanas” (De Alba *et al.*, 2011). Según el concepto de Atlas y Bartha (2001) y Nannipieri (2003), “es un sistema estructurado, heterogéneo y discontinuo, fundamental e irremplazable, desarrollado a partir de una mezcla de materia orgánica, minerales y nutrientes capaces de sostener el crecimiento de los organismos y los microorganismos, su formación es un proceso complejo que involucra cambios físicos, químicos y biológicos”.

Por su naturaleza, cualquier proceso de degradación que sufra el suelo, tendrá consecuencias irreversibles en la mayoría de casos (De Alba *et al.*, 2011). Así por ejemplo, los ecosistemas agrícolas son particularmente sensibles ante la alteración de las condiciones del suelo por prácticas de manejo que afectan la producción de los cultivos, dado que su productividad depende, en última instancia, de las cualidades y de su estado de conservación, en términos de condiciones físicas, químicas y biológicas (Valenzuela y Torrente, 2011). Al respecto, más de 6.100 millones de hectáreas, casi 40% de la superficie del planeta, son ecosistemas secos, convertidos en desiertos como consecuencia de las actividades humanas (MADR-IDEAM, 2002).

Se estima que el 70% de las tierras secas productivas están



actualmente amenazadas por diversas formas de desertificación, y más de cien países sufren los efectos adversos sociales y económicos de la degradación de sus tierras secas (Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt, 1997). Durante los últimos 50 años, unos dos tercios de las tierras mencionadas han sufrido degradación en cierto grado (Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt, 1998). En América Latina, aproximadamente un 75% de las tierras secas están afectadas por algún grado de desertificación (IDEAM, 2002a) y el 75% de las áreas agrícolas de la región se encuentra seriamente degradada, (IDEAM, 2002b), lo cual significa que la fertilidad natural de los suelos agrícolas está disminuyendo.

La erosión del suelo es la principal amenaza (68% en América del Sur y 88% en Mesoamérica). En América del Sur, 100 millones de hectáreas han sido degradadas debido a la deforestación y 70 millones de hectáreas por ganadería intensiva (MADR-IDEAM, 2002). Algunos eventos climáticos como "El Niño" y eventos extremos como los huracanes en los países de la región Caribe, han intensificado estos procesos (Minambiente, 2002).

Respecto a Colombia, aproximadamente el 21.5% del país son zonas secas, pero con relación a la intensidad de la erosión, el 48% del territorio nacional está afectado por este fenómeno (Minambiente, 2002 Cabrera *et. al.*, 2014). Alrededor del 80% de la región Andina de Colombia está afectada por erosión; en esta región el proceso de degradación avanza a un ritmo de 2.000 hectáreas por año (MADR-IDEAM, 2002).

Por su parte, Boyacá presenta un 19% de su territorio desertificado y el manejo no sostenible de las tierras ha contribuido a que zonas que antes estaban cubiertas de vegetación y que presentaban alta productividad agrícola, como Sutamarchán (Boyacá), ahora tienen claros síntomas de desertificación en un 60.1% de su área (Minambiente, 2005). En esta zona el uso actual del suelo está en cultivos transitorios como: tomate (*Lycopersicon esculentum*) y cebolla de bulbo (*Allium cepa* L), con prácticas intensivas principalmente que no corresponden a su aptitud, es decir a su capacidad productiva por ser suelos hostiles, con bajos niveles de: infiltración, fertilidad y materia orgánica, donde existen factores limitantes como: pendientes muy fuertes, afloramientos rocosos, erosión severa, susceptibilidad alta a movimientos en masa y a erosión, que lo condicionan tanto física, como química y biológicamente (IGAC, 2005).

El suelo es el resultado de la interacción de factores (clima, material parental, relieve, organismos y tiempo) y procesos (ganancias, pérdidas, translocaciones y transformaciones), aspectos que lo hacen más o menos productivo, dado que la planta toma de este los minerales con los que se nutre y su disponibilidad depende en gran medida de la actividad de los microorganismos allí presentes, para la cual requieren condiciones fisicoquímicas favorables. En definitiva, estos definen los procesos que se llevan a cabo en el suelo (Madsen, 2011), porque del total de los procesos, del 80 al 90% son reacciones mediadas por la microbiota (Nannipieri, 2003, Porta *et al.*, 2003), por lo que la biodiversidad de los habitantes del suelo es una propiedad que condiciona la capa-

cidad de recuperación del sistema edáfico.

En este sentido, las zonas secas son de gran importancia para la conservación, preservación y mantenimiento de la base natural y de los procesos ecológicos que allí se presentan, pues las especies que habitan estas zonas, incluyendo los microorganismos, son catalogadas como únicas o endémicas por su capacidad de adaptación a factores climáticos adversos (Minambiente, 2004), como ocurre en la región del Alto Ricaurte donde están plantados los olivos en Colombia y en la mayoría de regiones del mundo donde son cultivados de manera extensiva como: Turquía, Italia, España, Grecia, Palestina, Túnez, México, Argentina, Chile, entre otros (Civantos, 2008; Pastor, 2008; Celano *et al* 2007); razón por la cual la presente revisión parte de la pregunta de si el cultivo del olivo (*Olea europaea* L.) adaptado a las condiciones edáficas y climáticas de la región del alto Ricaurte, Boyacá-Colombia, se convierte en una alternativa productiva, económica y para la recuperación de los suelos degradados del lugar.

EL ALTO RICAURTE EN BOYACÁ, AMBIENTE EDÁFICO IDEAL PARA EL OLIVO

Es importante considerar que en la relación suelo-planta ocurren un conjunto de procesos fisiológicos mediados por los microorganismos. Para ello, las plantas se asocian conformando unidades estructurales y funcionales, lo que determina así la presencia, frecuencia y riqueza de especies, que en su conjunto, responden a las



condiciones ambientales (Bonvisuto y Busso, 2013), lo que coincide con VanBruggen y Semenov (2000) quienes se refieren a un ecosistema saludable como la integración de los ciclos de los nutrientes y flujos de energía que están relacionados con la actividad y diversidad microbiana; así mismo, a la estabilidad y elasticidad como una característica del suelo que le permite recuperarse de las alteraciones.

Aquellos microorganismos que están presentes en la rizósfera de las plantas, se encuentran asociados con otras poblaciones y forman comunidades que cambian el ambiente rizosférico donde habitan debido a la interacción que se establece entre ellos o entre ellos y la planta. En esta zona ocurren proce-

sos de síntesis o degradación dependiendo de las condiciones del ambiente, necesidades y poblaciones presentes (Frioni, 2009), Atlas y Bartha (2001), Coyne (2002). Estas comunidades han evolucionado a través del tiempo desarrollando una amplia gama de estrategias en diferentes grados y niveles de especialización, que les permiten interactuar con las plantas de forma benéfica, neutral o perjudicial, esto ocupando diferentes nichos, ya sea colonizando la rizosfera o penetrando al interior de la planta en los espacios intercelulares o tejidos vasculares, es decir a la endosfera (Haichar, *et al.*, 2008).

La rizosfera es el hábitat ecológico en el cual los microorganismos están en contacto directo con la



raíz de las plantas (Arshad y Frankenberger, 1998), esta zona está influenciada por los compuestos orgánicos y substratos liberados en forma de exudados por la raíz (rizodeposición) (Sorensen y Sessich, 2007) y es el sitio donde se dan diversas interacciones como: competencia, mutualismo, comensalismo, amensalismo, predación y parasitismo (Ryan *et al.*, 2008). Que pueden estar ocurriendo en los olivos plantados en la región en estudio teniendo en cuenta que se han encontrado poblaciones de micorrizas, proteolíticos, celulolíticos, fijadores de nitrógeno de vida libre, solubilizadores de fósforo y actividad enzimática (Sánchez 2014, Bello 2014, Hernández 2015, Quiroga 2015 y Silva 2015). Estas

interrelaciones entre microorganismos inciden en la interacción suelo-planta-microorganismos ambiente y repercuten, de forma directa, en el crecimiento y en el desarrollo de las especies vegetales (Atlas y Bartha, 2001) y (Coyne, 2002), como ha ocurrido en el Alto Ricaurte donde el olivo se adaptó y existen árboles de más de cien años con un tronco de más de 50 cm de radio y una copa de hasta quince metros de altura.

En cuanto a los exudados de las raíces, estos representan la mayor fuente de carbono y energía para el crecimiento de las bacterias que colonizan la rizosfera y a su vez, influenciarán las poblaciones existentes en la endosfera; estos compuestos monoméricos como azú-

cares, aminoácidos y ácidos grasos, así como ácidos carboxílicos (citrato, malato, succinato y oxalato), son solubles (Aranda, 2011). lo que permite la disolución de fósforo, quelatación de metales polivalentes o síntesis de nuevos compuestos (Atlas & Bartha (2001).

Otros compuestos asociados a la rizodeposición son fenoles y sideróforos que facilitan la movilización y adquisición de iones inorgánicos y minerales insolubles que alteran las condiciones químicas y biológicas del micro ambiente de la raíz, como puede estar ocurriendo en la rizosfera del olivo en la zona de estudio, donde se han encontrado cantidades excesivas de P, Ca, Mg, Fe, Mn y B (Pedreros 2015). La cantidad, tipo y distribución de los



diferentes compuestos de carbono secretados es lo que forma, sostiene y regula la estructura y dinámica poblacional de la rizósfera, proporcionando un nicho ecológico altamente especializado para el crecimiento microbiano, permitiendo la competencia entre ellos por los nutrientes y espacio, llevándose a cabo una selección altamente específica por las plantas (Bais *et al.*, 2006).

La composición y abundancia de los exudados es considerada planta-específica, variando incluso entre especies relacionadas genéticamente o por efecto del desarrollo de la planta, pH, textura, disponibilidad o limitación de nutrientes, cambios espaciales, temporales y fisiológicos de la raíz (Haichar *et al.*, 2008; Sorensen y Ses-

sich, 2007); también pueden darse modificaciones bajo las mismas condiciones (Czarnota *et al.*, 2003), entre cultivares de diferentes especies por el cambio en el metabolismo propio de la planta que puede alterar la composición de los exudados de la raíz, como por ejemplo, por efecto de la poda, la cual al reducir la cantidad de hojas disminuye los fotoasimilados produciendo un efecto directo en la estimulación del crecimiento vegetativo al ocasionar una alteración del equilibrio entre la copa del árbol y las raíces (Casierra y Fisher, 2012).

En la interacción entre los microorganismos rizosféricos, como los hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA), bacterias del género *Pseudomo-*

nas, usualmente catalogados como agentes de control biológico (ACB) y microorganismos promotores del crecimiento vegetal (MPCV), se pueden presentar efectos sinérgicos, que potencialicen sus beneficios o, por el contrario, efectos antagónicos o simplemente que no ocurra ningún efecto en el crecimiento y en el desarrollo de las plantas.

En primer lugar, la asociación hongo-raíz se establece por diferentes razones que favorecen al hongo y a la planta y se estimula principalmente cuando el suelo no facilita su nutrición (Coyne, 2002); por ejemplo, al escasear el P, Ca, Mg, K, B y agua, se produce la simbiosis hongo-raíz (Sánchez, 1999 y Frioni, 2009); como ocurre con los olivos plantados en el Alto Ricaurte donde

el porcentaje de colonización de micorrizas encontrado por Sánchez (2014) fue de 91,99% en árboles podados y sin poda de 77,55%, a pesar de que P, Ca, Mg, K, B estaban en exceso, pero el efecto antagónico que se presenta entre los elementos por estar en exceso no permite que estos sean disponibles estimulando el desarrollo de una microbiota específica, aún no determinada por su parte, Meddad-Hamza *et al.* (2010), encontraron que la colonización en raíces de olivo alcanzó entre el 51% y el 70% para plantas inoculadas en vivero, asimismo, la resistencia al trasplante aumentó en razón a que a mayor cantidad de raíz mayor cantidad de follaje, por lo que aún en etapas fenológicas y condiciones edafoclimáticas diferentes para el olivo, la planta hace simbiosis con hongos debido seguramente a su condición de rusticidad.

Otro estudio en olivos mostró que el crecimiento del tallo alcanzó una longitud que dobla el de las plantas sin micorrizar; asimismo, el número de brotes laterales fue significativamente más alto, situación que determinó mayor peso fresco y seco de los órganos estudiados. Al mismo tiempo y en razón a que hubo un aumento en el tamaño del sistema radicular efectivo provocado por las hifas del hongo, se evidenció una mayor absorción de agua (De Arce, *et al.*, 2012), situación que referencian también autores como (Clark y Zeto, 2000) y (Meddad-Hamza, *et al.*, 2010). Otro ensayo en olivo determinó que la presencia de micorrizas asociadas a la planta, incrementó el crecimiento de la planta entre un 226% y un 376% (Meddad-Hamza, *et al.*, 2010). Todo lo anterior refleja la evolución y/o adaptación fisiológica específica del olivo a las condiciones particulares del suelo como



hábitat (Hartmann, *et al.*, 2009).

De otra parte los exudados de la raíz forman la base para un ambiente complejo en cuanto a cualidades físicas y químicas del suelo, en el que se induce la proliferación de una gran comunidad de microorganismos (Atlas y Bartha, 2002) que ejercen efectos sobre las plantas. Entre ellos se pueden mencionar la fijación de N_2 (ej. *Azospirillum*), la solubilización de Fósforo (P) (ej. *Pseudomonas sp.*), la capacidad de producir ácidos orgánicos y fosfatasas facilitando la solubilidad del P y otros nutrientes (Puente *et al.*, 2010).

Entonces cuando falta amonio se desarrollan fijadores de nitrógeno de vida libre para suplir la deficiencia de este elemento (Frioni, 2009, Atlas y Bartha 2001), lo que coincide con lo encontrado por Bello (2014) en suelo rizosférico de olivos en el Alto Ricaurte, donde no se reporta nitrógeno disponible por bajo porcentaje de materia orgánica, por lo que presumiblemente aumentaron las poblaciones de fijadores de Nitrógeno de vida libre en la rizosfera del olivo, con $1,43 \times 10^5$ UFC/g de suelo en arboles podados y $1,12 \times 10^5$ UFC/g en arboles no intervenidos. Por su parte, Silva (2015) encontró en arboles de olivo de siete años en crecimiento libre, que la población más baja fue $8,0 \times 10^3$ U.F.C/g y la alta $4,6 \times 10^5$ U.F.C/g, observando que el 79,1 % de los arboles están entre $3,2 \times 10^4$ U.F.C/g - $1,3 \times 10^5$ U.F.C/g. y el 20,8% está entre $2,2 \times 10^5$ hasta $3,9 \times 10^5$ U.F.C/g.

En otro estudio con los mismos arboles Hernández (2015), encontró que las poblaciones de celulolíticos en la rizosfera de olivos en el Alto Ricaurte son muy bajas respecto a las poblaciones de fijadores de N y proteolíticos mencionadas anteriormente con $2,2 \times 10^2$ UFC en árboles podados y $1,4 \times 10^2$ UFC en árbo-

les no podados; mientras que Silva (2015) encontró en olivos de la misma región que no en todos los árboles analizados se reportan estos microorganismos y que las poblaciones pueden variar entre $1,0 \times 10^1$ UFC/g, $2,0 \times 10^1$ UFC/g hasta $5,0 \times 10^1$ UFC/g. que sigue siendo baja como se mencionó anteriormente.

De otra parte, la productividad y dinámica de los ecosistemas terrestres está limitada a la disponibilidad de nutrientes, unos requieren ser solubilizados y otros mineralizados a través de enzimas, las cuales catalizan las reacciones químicas en los sistemas vivos y actúan sobre sustratos específicos transformándolos en productos necesarios para los ciclos biológicos. La actividad enzimática constituye un índice de la actividad biológica de los suelos y su fertilidad, los procesos que tienen lugar en el ambiente (mineralización, inmovilización, fijación del nitrógeno, etc.) son todas reacciones enzimáticas (Doran, 2002, Gianfreda y Ruggiero, 2006), estas reacciones son importantes a la hora de descomponer desechos orgánicos del suelo.

Así por ejemplo, la celulasa actúa sobre la celulosa, como ejemplos de bacterias pertenecientes a este grupo se encuentran los géneros *Clostridium* y *Ruminococcus*. Mientras que algunos hongos identificados son: *Anaeromyces mucronatus*, *Caecomyces communis*, *Cyllumyces aberencis*, *Neocallimastix frontalis*, *Orpinomyces sp.* y *Piromyces sp.* (Doi, 2007, Teunissen y Op Den Camp, 1993).

Estos microorganismos producen múltiples enzimas que actúan en sinergismo directamente sobre la celulosa (Murashima, *et al.*, 2003, Nidetzky *et al.*, 1994. De modo similar, la fosfatasa es la encargada de solubilizar el fósforo orgánico,

esta enzima es secretada por bacterias aeróbicas heterótrofas y hongos entre los cuales están *Fusarium*, *Aspergillus* y *Penicillium* Burbano (1989), Las fosfatasas extracelulares son liberadas no solo por los microorganismos del suelo, sino también por las raíces de las plantas Munevar (2013); y a su vez, existen enzimas libres que conservan sus propiedades una vez muerto el organismo del cual proceden. Invertebrados como las lombrices de tierra también liberan P. Sin embargo, se asume que las enzimas en el suelo provienen principalmente de los microorganismos (Santruckova, *et al.*, 2004).

También existen las enzimas asociadas al ciclo del Nitrógeno como nitrato reductasa, proteasa y nitrogenasa principalmente, que actúan sobre moléculas ricas en Nitrógeno o en la fijación del Nitrógeno atmosférico. En cualquier caso, los organismos y las plantas liberan enzimas al suelo por secreción y por lisis celular después de su muerte; un bajo porcentaje de estas proteínas quedan inmovilizadas y estabilizadas en interacción con los diferentes componentes de la fase sólida del suelo, como las arcillas, moléculas orgánicas y complejos organominerales (Joinville, *et al.*, 2004). Dependiendo del material, la interacción se da por mecanismos que incluyen: micro encapsulación, enlaces transversales, formación de copolímeros, adsorción, entrapamiento, intercambio iónico y enlaces covalentes (Dicky Tabatabai, 1992).

Para el caso del olivo en el Alto Ricaurte, Quiroga (2015) reporta que la actividad de la enzima fosfatasa para árboles podados es de $95,35 \mu\text{M}/\text{min} \cdot \text{g}$ y para no podados de $59,45 \mu\text{M}/\text{min} \cdot \text{g}$ y mientras que para celulosa de $1,97 \mu\text{M}/\text{min} \cdot \text{g}$ en podados y $2,29 \mu\text{M}/\text{min} \cdot \text{g}$ en no





podados, lo que indica que los cortes en la copa de los árboles altera la actividad de la rizósfera. Por su parte, Silva (2015) estudiando árboles sin podas en la misma región, encontró que la celulasa tiene una actividad desde un valor de $0,664 \mu\text{M}/\text{min}^*\text{g}$ hasta $2.16 \mu\text{M}/\text{min}^*\text{g}$, para fosfatasa $34,653 \mu\text{M}/\text{min}^*\text{g}$ hasta $109.735 \mu\text{M}/\text{min}^*\text{g}$, y para la nitrato reductasa en cada uno de los árboles presentó un valor mínimo de $3.658 \mu\text{M}/\text{min}^*\text{g}$ y un máximo de $50,609 \mu\text{M}/\text{min}^*\text{g}$ superando ampliamente la actividad de la celulasa, debido seguramente a la presencia de microorganismos diazotrofos, en mayor cantidad que los demás, estimulados por la falta de Nitrógeno en la rizosfera de acuerdo a los estudios (Bello 2014 y Pedreros 2015).

Por esta razón, el propósito de esta revisión fue obtener información que permita comprender los procesos en la rizósfera de los árboles de olivo para entender la dinámica en la absorción de nutrientes en el trópico dado que de ella depende la cantidad y calidad de las aceitunas cosechadas; estos árboles, han sido productivos, no obstante la falta de prácticas culturales como la poda indispensables para la producción en el olivo (Vitagliano y Bartolini, 2007; García-Ortiz et al 2008); los cortes parecen no alterar significativamente la rizósfera del olivo, lo que facilita la posibilidad de la poda, práctica cultural que se debe hacer en estos árboles buscando tener un mejor manejo y aumento en la producción, y para el caso del trópico concentrar su floración en una sola, por que ésta se presenta de manera errática durante todo el año en las ramas que están creciendo razón por la cual no se podan, lo que los hace cada vez más altos.

BIBLIOGRAFÍA

- ALANI, F., ANDERSON, W. Y MOO-YOUNG, M. (2008). New isolate of *Streptomyces* sp. with novel thermoalkalotolerant cellulases. *Biotechnol Lett.* 30, 123-126.
- ARANDA, S. (2011). Estructura y diversidad genética de poblaciones bacterianas en la rizosfera de olivo (*Olea europaea* L. subsp. *europaea*) en Andalucía. Disponible en: <http://helvia.uco.es/xmlui/handle/10396/4460>. Fecha de acceso 03 de mayo de 2015.
- ARISTIZÁBAL, F. Y CERÓN, L. (2012). Dinámica del ciclo del nitrógeno y fósforo en suelos. *Revista Colombiana de Biotecnología*, [S.l.], v. 14, n. 1, p. 285-295, Disponible en: <http://www.revistas.unal.edu.co/index.php/biotecnologia/article/view/32889>
- ARSHAD, M. Y FRANKENBERGER, W. (1998). *Plant grow the regulating substances in the rhizosphere: Microbial production and functions*. Adv. Agron. 62: 45-151.
- ATLAS, R., & BARTHA, R. (2001). *Ecología Microbiana y Microbiología*. Madrid: Maddison Wesley.
- BAIS, H., WEIR, T., PERRY, L., GILROY, S. & VIVANCO, J. (2006). The role of root exudates in the rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review of Plant Biology* 57: 233-266.
- BALDANI, D.V.L., J. SILVA FERREIRA, K.R. DOS SANTOS TEIXEIRA, J.I. BALDANI, & V. MASSENA REIS. (2008). Inoculants base on nitrogen-fixing bacteria *Azospirillum spp.* And their application in tropical agriculture. En: Cassan, F.D., I.E. García de Salamone (Eds). *Azospirillum sp.: cell physiology, plant interactions and agronomic research in Argentina*. Asociación Argentina de Microbiología, B.A. pp. 227-237.
- BAYER, E., BELAICH, J., SHOHAM, Y. & LAMED, R. (2004). The cellulosomes: multienzyme machines for degradation of plant cell wall polysaccharides. *Annu Rev Microbiol.* 58, 521-54
- BELLO, O. (2014). *Cuantificación y determinación de la actividad de los microorganismos diazotrofos, presentes en la rizósfera del olivo (Olea europea L) cultivado en el alto Ricaurte*. Trabajo de grado. Fundación Universitaria Juan de Castellanos. Tunja.
- CASIERRA Y FISHER. (2012). Poda de árboles frutales. En: Fischer (Ed). *Manual para el cultivo de frutales en el trópico. (169-185)*. Produmedios. Bogotá.
- CABRERA, M. LEAL M. DUARTE, P. LAMPREA, S. QUIROGA, R. LOZANO, P. GIAMPIERO, R. 2004. Segunda comunicación nacional ante la convención marco de las naciones unidas sobre cambio climático. IDEAM. Diponible en <http://www.ideam.gov.co/documents/40860/219937/2%C2%AA+Comunicaci%C3%B3n+Cap%C3%ADtulo++1.pdf/e2643a5e-3994-4606-9d53-1b786d93b8de> Fecha de acceso: 13 de agosto de 2015.
- CELANO, G. PALESE, A. XILOYANNIS, C. 2007. Gestione del suolo. En: *Olea Trattato di olivicoltura*. Fiorino, P. Capítulo 19 (349-362) Edagricole. Bologna Italia.
- CIVANTOS, L. (2008). La olivicultura en el mundo y en España. En: *El cultivo del olivo*. Barranco *et al.*, Capítulo 1.(17-36) Ediciones Mundi-Prensa. Madrid-Barcelona-México. 6ª edición.
- CLARK, R. & ZETO, S. (2000). Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. *Journal of Plant Nutrition*, 23(7), 867-902. Disponible en <http://www.tandfonline.com/doi/pdf/10.1080/01904160009382068R.B>. Fecha de acceso: 3 de mayo de 2015.
- COYNE, M. (2002). *Microbiología del Suelo: Un Enfoque Exploratorio*. España: Paraninfo. 416p. Capítulo 14.
- CZARNOTA, M., RIMANDO, A. Y WESTON, L. (2003). Evaluation of root exudates of seven sorg humaccessions. *Journal of Chemical Ecology* 29: 2073-2083.
- DE ALBA A. ALCÁZAR, M., CERMEÑO, F., Y BARBERO, F. (2011). Erosión y manejo del suelo. Importancia del laboreo ante los procesos erosivos naturales y antrópicos. *Agricultura ecológica en secano: soluciones sostenibles en ambientes mediterráneos*. Ministerio De Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, 13-38. Disponible en: <http://digital.csic.es/handle/10261/60833>
- DE-BASHAN, L. HERNÁNDEZ, J. Y BASHAN, Y. *Bacterias promotoras de crecimiento vegetal como componentes en el mejoramiento ambiental*. DICK A., TABATABAI, M. (1992). Significance and Potential Use of Soil Enzymes. En Meeting, FJB (Ed.). *Soil Microbial Ecology: Applications in Agriculture and Environmental Management*. Marcel Dekker, NY, USA, 95-127 Disponible en <http://digital.csic.es/bitstream/10261/71560/1/Influencia%20de%20la%20micoriza%20ves%20C3%ADculo%20arbuscular.pdf> Fecha de acceso: 7 de abril de 2015.
- DOI, R. H. (2007). *Cellulases of mesophilic microorganisms: cellulosome & non-cellulosome producers*. Doi 0:14190021.
- ELBERSON, M., MALEKZADEH, F., YAZDI, M., KAMERANPOUR, N., NOORIDALOI, M., MATTE, M., SHAHAMAT, M., COLWELL, R. & SOWERS, K. (2000). *Cellulomonas persica* sp. nov. and *Cellulomonas iranensis* sp. nov., mesophilic cellulose-degrading bacteria isolated from forest soils. *Int J Syst Evol Microbiol.* 50, 993-996.
- FRIONI, L., (2009). *Ecología microbiana del suelo*. Argentina: Departamento de publicaciones de la Universidad Nacional de Rio Cuarto. p. 332.
- GARCÍA, A., HUMANES, J., PASTOR, M., MORALES, J., FERNÁNDEZ, A. (2008). *Poda*. En: Barranco, D., Fernández-Escobar, R., Rallo, L. (Ed), *El cultivo del olivo*. (pp. 338-433). Ed. Mundi-Prensa. Madrid-Barcelona-México. 6ª edición.
- GARCÍA, I. (2012). Microorganismos promotores del crecimiento vegetal. *Informaciones Agronómicas*, 12. Disponible en http://www.isaosa.com/descargas/no_5.pdf#page=12 Fecha de acceso: 3 de mayo de 2015.
- HAICHAR, F. MAROL, C., BERGE, O., RANGEL-CASTRO, J. PROSSER, J. BALESDEN, J., HEULIN, T. Y ACHOUAK, W. (2008). Plant host habitat and root exudates shape soil bacterial community structure. *International Sport Med Journal* 2: 1221-1230.
- HARTMANN, A., SCHMID, M., VAN TUNIEN, D. & BERG, G. (2009). Plant-driven selection of microbes. *Plant and Soil* 321: 235-257.
- HERNÁNDEZ, D. (2015). Microorganismos celulolíticos presentes en la rizósfera del cultivo del olivo (*Olea Europaea*) bajo las condiciones edafoclimáticas del Alto Ricaurte en Boyacá. Trabajo de grado. Fundación Universitaria Juan de Castellanos. Tunja.
- INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN DE RECURSOS BIOLÓGICOS ALEXANDER

VON HUMBOLDT. (1997). *Informe Nacional sobre el estado de la Biodiversidad Colombia*. Tomo I. Bogotá D.C., Colombia.

INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN DE RECURSOS BIOLÓGICOS ALEXANDER VON HUMBOLDT, (1998). Propuesta técnica para la formulación de un Plan de Acción Nacional en Biodiversidad. Bogotá D.C., Colombia.

JOINVILLE S., REVAULT, H. QUIQUAMPOIX, M. BARON, H. (2004). Structural Effects of Drying and Rehydration for Enzymes in Soils: Kinetics-FTIR Analysis of Chymotrypsin Adsorbed on Montmorillonite. *Journal of Colloid and Interface Science*. 273: 414–425.

LOREDO-OSTI, C., LÓPEZ-REYES, L., & ESPINOSA-VICTORIA, D. (2004). Bacterias promotoras del crecimiento vegetal asociadas con gramíneas: Una revisión. *Terra Latinoamericana*, 22(2), 225-239. Disponible en <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57322211> Fecha de acceso: 3 de mayo de 2015.

MADSEN, E. (2011). Microorganisms and their roles in fundamental biogeochemical cycles. *Current opinion in biotechnology*. 22(3): 456-464. doi:10.1016/j.copbio.2011.01.008

MARTÍNEZ, A. SPERANZA, M. RUIZ-DUEÑAS FERREIRA, P., CAMARERO, S., GUILLÉN, F., MARTÍNEZ, M., GUTIÉRREZ, A. & DEL RÍO, J. (2005). Biodegradation of lignocelluloses: microbial, chemical, and enzymatic aspects of the fungal attack of lignin. *Int Microbiol*. 8, 195-204.

MEDDAD-HAMZA, A. BEDDIAR, A. GOLLOTTE, A. LEMOINE, M. KUSZALA, C. & GIANINAZZI, S. (2010). Arbuscular mycorrhizal fungi improve the growth of olive trees and their resistance to transplantation stress. *African Journal of Biotechnology*. Vol. 9(8), pp1159-1167. ISSN 1684-5315.

MINISTERIO DE AGRICULTURA Y DESARROLLO RURAL – IDEAM. (2002b). Recomendaciones tecnológicas por regiones agroecológicas homogéneas y cultivo. Fenómeno El Niño 2002. Bogotá D.C., Colombia.

MINISTERIO DE AGRICULTURA Y DESARROLLO RURAL - IDEAM (2002.a). Municipios vulnerables al fenómeno El Niño 2002. Bogotá D.C., Colombia.

MINISTERIO DE AGRICULTURA Y DESARROLLO RURAL - IDEAM, Política Agropecuaria 2002-2006. "Componente Sostenibilidad Agropecuaria y Gestión Ambiental".

NIDETZKY, B., STEINER, W., HAYN, M. & CLAEYSSENS, M. (1994). Cellulose hydrolysis by the cellulases from *Trichoderma reesei*: a new model for synergistic interaction. *Biochem J*. 298 Pt 3, 705-10.

MINISTERIO DEL MEDIO AMBIENTE (2002). *Segundo Informe Nacional de Implementación de la Convención de las Naciones Unidas de Lucha contra la Desertificación y la Sequía*. Bogotá D.C., Colombia.

MINISTERIO DEL MEDIO AMBIENTE. (2004). Plan de acción nacional de lucha contra la desertificación y la sequía en Colombia- P.A.N. Bogotá. D.C., Colombia.

MURASHIMA, K., KOSUGI, A. & DOI, R. (2003). Synergistic effects of cellulosomal xylanase and cellulases from *Clostridium cellulovorans* on plant cell wall degradation. *J Bacteriol*. 185, 1518-24

NANNIPIERI, P. (2003) Microbial diversity and soil functions. *European Journal of Soil Science*. 54:655. 2003.

Ng, T. (2004). Peptides and proteins from fungi. *Peptides*. 25, 1055-1073.

PASTOR, M. (2008). Sistemas de manejo del suelo. En: Barranco, D. Fernández-Escobar, R. Rayo, L. *El cultivo del olivo*. Ediciones Mundiprensa. Madrid. P. 241-295.

PORTA, J. (2003). *Edafología: para la agricultura y el medio ambiente*. 3ra. ed. Mundi-Prensa. Madrid, España. 929 p.

PUBLICACIÓN ELECTRÓNICA DEL TALLER INTERNACIONAL SOBRE RIZOSFERA, BIODIVERSIDAD Y AGRICULTURA SUSTENTABLE (2010). Disponible en <http://bashanfoundation.org/gmaweb/pdfs/tribas.pdf> Fecha de acceso: 10 de mayo de 2015.

PUENTE, M., GARCÍA, J., RUBIO, E., & PERTICARI, A. (2010). Microorganismos promotores del crecimiento vegetal empleados como inoculantes en trigo. *INTA–Estación Experimental Agropecuaria Rafaela. Publicación Miscelánea*, (116). Disponible en: http://datateca.unad.edu.co/contenidos/303019/Promotores_crecim_art.pdf Fecha de acceso: 23 de abril de 2015.

QUIROGA, N. (2015). *Determinación de la actividad enzimática de fosfatasa y celulasa en la zona rizosférica de los suelos cultivados con olivos (Olea Europea L.) en la región del Alto Ricaurte en Boyacá*. Trabajo de grado. Fundación Universitaria Juan de Castellanos. Tunja.

RYAN, R. GERMAINE, K., FRANKS, A., RYAN, D. Y DOWLING, D. (2008). Bacterial endophytes: Recent developments and applications. *FEMS Microbiology Letters* 278:1-9.

SÁNCHEZ, M. (1999). *Micorrizas en agroecosistemas colombianos*. Universidad Nacional de Colombia-sede Palmira. P 65-88.

SÁNCHEZ, M. (2014). *Evaluación del estado micorrícico de la planta de olivo (Olea Europaea L.) cultivado en la región del Alto Ricaurte en Boyacá*. Trabajo de grado. Fundación Universitaria Juan de Castellanos. Tunja.

SANTRUCKOVA, H; J VRBA; T PICEK & J KOPACEK. (2004). Soil biochemical activity and phosphorus transformations and losses from acidified forest soils. *Soil Biol Biochem* 36: 1569- 1576.

SILVA, Z. (2015). Evaluación de la actividad enzimática y grupos funcionales en la zona rizosférica del olivo (*Olea Europaea L.*) en el Alto Ricaurte – Boyacá. Trabajo de grado. Fundación Universitaria Juan de Castellanos. Tunja.

SORENSEN, J. Y SESSITCH, A. (2007). Plant-associated bacteria Lifestyle and molecular interactions. En: Van Elsas, J., Janson J. y Trevors J. (Eds.) *Modern Soil Microbiology –second edition*, CRC Press, Boca Ratón, FL. USA (211-236).

TEUNISSEN, M. & OP DEN CAMP, H. (1993). Anaerobic fungi and their cellulolytic and xylanolytic enzymes. *Antonie Van Leeuwenhoek*. 63, 63-76.

VALENZUELA, I & TORRENTE, A. Física de suelos. En: Burbano, H. Silva, F. 2011. Ciencia del suelo principios básicos. Sociedad Colombiana de la Ciencia del suelo. Bogotá. P. 187.

VAN BRUGGEN A., SEMENOV, A (2000). In Search of Biological Indicators for Soil Health and Disease Suppression. *Applied Soil Ecology*. 15: 13-24.