

ESTUDIOS RECAPITULATIVOS

ESTUDIO DE LOS FACTORES ECOLOGICOS QUE AFECTAN A LAS POBLACIONES MICROBIANAS EN LA RIZOSFERA

por

J. A. OCAMPO, J. M. BAREA y E. MONTOYA

... the soil is undoubtedly the most complex of all microbial habitats. As such, it also offers one of the greatest challenges to microbial ecologist. Despite the plethora of books, reviews, and paper dealing with soil microbiology, understanding of the activity, ecology, and population dynamics of microorganisms in soil is still scant...
Stotzky (1972). Critical Reviews in Microbiology.

SUMMARY

A REVIEW ON ECOLOGICAL FACTORS AFFECTING MICROBIAL POPULATIONS IN THE RHIZOSPHERE

Soil microorganisms, mainly those living in plant rhizosphere, play a major role in the life of cultivate plant. Thus, many investigators have studied the ecological factors affecting microbial populations in soil. This paper reviews: 1) Interactions between soil components and microflora; 2) Effects of plant on microorganisms; 3) Interactions between microorganisms both positives (comensalism and mutualism) and negatives (competition, amensalism, parasitism and predation); 4) Effects of microflora on plant growth.

POBLACIONES MICROBIANAS DEL SUELO, SU ESTUDIO

El suelo está poblado por muchos organismos, macro y microscópicos, pero, en líneas generales, se considera que son los microorganismos los que juegan el papel más importante en la liberación de nutrientes minerales y dióxido de carbono, así como en la formación de sustancias funcionales que influncian decisivamente el crecimiento de las plantas.

Desafortunadamente, el estudio de la microflora del suelo es complicado porque se trata de un medio ambiente muy heterogéneo difícil de reproducir y porque la microflora desarrolla reacciones muy variables. Para estudiar esas reacciones, se han descrito métodos de investigación basados en el crecimiento de los microorganismos en cultivo puro, bajo condiciones homogéneas y controladas que estimulan al máximo su desarrollo, si bien muchos de estos métodos imitan satisfactoriamente lo que ocurre en la rizosfera, en general, es difícil aceptar que las condiciones reproducidas en el laboratorio existan realmente dentro del microambiente del suelo. Esta dificultad se ve complicada con los problemas para establecer un criterio de muestreo adecuado, lo cual, consecuentemente, dificulta el tratamiento estadístico de los datos. De otro lado, hay que tener en cuenta que los grupos de microorganismos son muy distintos nutricionalmente, por ello ningún medio es suficiente para el aislamiento de los diferentes tipos. Además, el recuento de microorganismos no indica necesariamente la importancia relativa de un grupo dado, ya que el nivel de crecimiento en un momento dado es el que determina realmente su papel en el suelo. Aparte de las dificultades esbozadas se ha llegado al establecimiento de un conjunto de métodos con fundamentos más o menos parecidos a lo que sucede en realidad, métodos que han permitido conocer una serie de actividades microbianas. Para que el conocimiento de tales actividades sea lo más parecido posible con lo que ocurre en el suelo, una premisa, cada vez más aceptada, es que los microorganismos se deben estudiar considerando los factores ecológicos que rigen su vida.

ECOLOGÍA MICROBIANA DEL SUELO

La ecología microbiana tiene por objeto el estudio de las interrelaciones entre los microorganismos y los componentes tanto bióticos como abióticos del ecosistema donde viven.

Como es sabido, un ecosistema es un sistema limitado en el espacio constituido por el conjunto de comunidades de seres vivientes que en él se encuentran y por el conjunto de condiciones energéticas, físicas, químicas y biológicas que reinan en la vecindad de estos seres. Es un sistema abierto en equilibrio dinámico.

Si ocurre un cambio progresivo en la población o ambiente durante un período largo de tiempo, se puede concluir diciendo que el sistema no ha madurado y se manifiesta una sucesión. Si el sustrato es exhaustible, la sucesión desaparece. Sin embargo, si los sustratos pueden suplirse continuamente al suelo, se produce finalmente un equilibrio entre el interior y el exterior y resulta un ecosistema estable (Garret, 1956). El punto de equilibrio queda determinado por las interacciones entre el organismo y su ambiente, por tanto, las rutas por las cuales se alcanza el equilibrio biológico son muy variadas.

La ecología microbiana del suelo, rama de la ecología microbiana general, tiene por objeto el estudio de las interacciones que se manifiestan entre las comunidades microbianas y los componentes del ecosistema suelo-vegetación. En esencia estas interacciones se dan:

- Entre las comunidades microbianas y el suelo.
- Entre las comunidades microbianas y la vegetación.
- Entre comunidades microbianas.

Se trata de problemas complejos, puesto que conciernen a ecosistemas que engloban no solamente a los microorganismos, sino también a las comunidades animales y vegetales que viven en un ambiente particular caracterizado por parámetros muy numerosos, interdependientes entre ellos.

En relación con estos estudios y la progresión de los mismos se deduce que los resultados obtenidos a partir de los modelos simplificados tanto a nivel molecular, celular, como son poblaciones puras dan una imagen inexacta. Para conocer con cierta fidelidad los procesos que realmente se desarrollan en el suelo, es necesario completar las investigaciones autoecológicas, investigaciones sobre modelos simplificados, usualmente con una sola especie, con las investigaciones sincológicas, es decir las investigaciones hechas sobre modelos más complejos donde intervienen varias especies microbianas y el propio suelo, bien en el laboratorio o *in situ*, tanto en ausencia como en presencia de vegetales superiores. El comportamiento de las comunidades microbianas en el suelo está lejos de ser anárquico. Se sabe, por ejemplo, que las mencionadas micropoblaciones presentan una estabilidad destacable en su estructura fundamental y en su equilibrio interno. Es esta ley de estabilidad interna la que explica el hecho de que sea difícil introducir en un suelo un microorganismo exógeno si no se modifican previamente, al menos en parte, ciertos factores del ambiente edáfico.

La ecología microbiana del suelo está orientada fundamentalmente hacia el estudio del comportamiento de las micropoblaciones complejas, asemejándose en esto a la microbiología del agua y a la de los alimentos. Pero difiere de éstas en que el medio donde se desarrollan los microorganismos presenta características particulares propias:

- 1.º El suelo está integrado por una multitud de microhabitats donde las condiciones ecológicas pueden, en un momento dado, ser muy diferentes unas de otras.
- 2.º Las fracciones orgánica y mineral que constituyen el suelo, no son inertes.
- 3.º Gran parte de la energía necesaria para el desarrollo de los microorganismos heterótrofos que constituyen la mayor fracción de las micropoblaciones del suelo, provienen de la fotosíntesis vegetal que llega al suelo mediante los exudados radiculares.

4.* En el suelo hay una microfauna o una mesofauna generalmente muy activas que intervienen al lado de la microflora y que se manifiestan a través de interacciones complejas.

INFLUENCIA DEL SUELO SOBRE LA MICROFLORA

El suelo como habitat de los microorganismos ejerce su acción sobre la microflora a través de una serie de factores intrínsecos, y extrínsecos que inciden sobre el habitat: elementos minerales, sustratos, factores de crecimiento, composición iónica, pH, agua, temperatura, luz, presión, radiación, composición atmosférica, potencial de óxido-reducción, partículas (humus y arcillas, fundamentalmente), relaciones espaciales, textura, estructura, variaciones estacionales, residuos de pesticidas, etc.

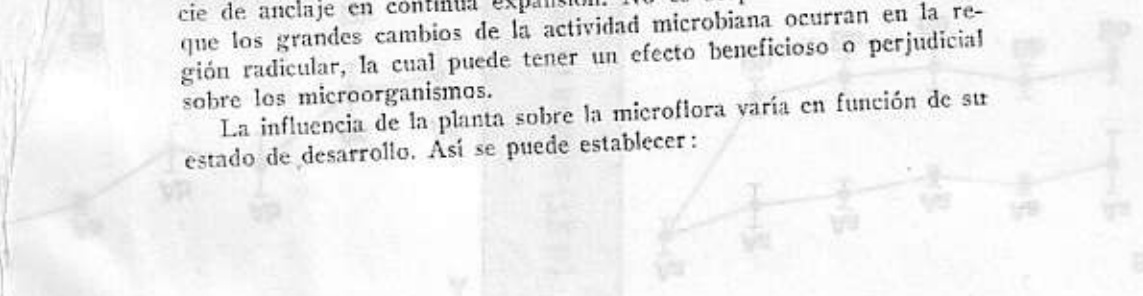
* * *

En la primera parte de esta revisión, en donde se tratan aspectos generales de ecología microbiana en el suelo, se evita al máximo la especificación de la referencia bibliográfica original. Por un lado, reducir las referencias al mínimo facilita la preparación y lectura de este manuscrito, y de otra parte, se trata de conceptos generales, que han sido extraídos de libros de texto y revisiones sobre ecología microbiana en los que ya han sido recopilados y citados los trabajos originales. Lo que quizás sí sea justo es citar las revisiones antes aludidas de las cuales se ha obtenido la información general que ha permitido resumir los conceptos que a continuación se exponen. Tales trabajos son los siguientes: Alexander (1961) (1964) y (1971); Burges y Raw (1967); Dommergues y Mangenot (1970); Gray y Parkinson (1968); Gray y Williams (1971); Hattori (1973); Krasil'nikov (1961); Mishustin y Shil'nikova (1971); McLaren y Peterson (1967); McLaren y Skujins (1971); Pochon y De Barjac (1958), y Stotzky (1972).

INFLUENCIA DE LA PLANTA SOBRE LOS MICROORGANISMOS

Las raíces proveen una fuente de nutrientes localizada y continua para la microflora del suelo en forma de tejidos vivos, exudados y desprendimiento de células muertas. También proporcionan una superficie de anclaje en continua expansión. No es sorprendente, por tanto, que los grandes cambios de la actividad microbiana ocurran en la región radicular, la cual puede tener un efecto beneficioso o perjudicial sobre los microorganismos.

La influencia de la planta sobre la microflora varía en función de su estado de desarrollo. Así se puede establecer:



a) *Primer estado de desarrollo: germinación y comienzo de crecimiento*

En esta fase la planta actúa:

1.º Por aporte de nuevos microorganismos (que son los que pueblan la espermosfera).

2.º Por aporte de sustancias que constituyen la envoltura de la semilla y por sus exudados.

Para ciertos autores, los microorganismos de la semilla (espermosfera) intervienen activamente en la colonización de la raíz (Tardieux et al., 1961); para otros, por el contrario, la colonización de la raíz se haría por la vía lateral únicamente, es decir por los existentes en el suelo (Parkinson et al., 1963).

b) *Estados posteriores del desarrollo*

Normalmente, las densidades máximas en la rizosfera corresponden a la floración o al período precedente a este estado (Vancura y Hovadik, 1965). Pero esta regla no puede generalizarse, ya que el máximo de estimulación puede situarse en otros estados del desarrollo del vegetal (Krasil'nikov, 1961).

c) *Senectud de la planta*

Cuando las raíces envejecen, el efecto rizosférico se estanca y es ocupado progresivamente por la proliferación de los microorganismos que intervienen en la descomposición de los tejidos vegetales muertos, aun en este estado la composición de la microflora puede todavía ser modificada.

En definitiva la planta ejerce sobre la microflora rizosférica:

1.º Una acción indirecta, modificando las condiciones generales del ambiente del suelo, actuando por ejemplo sobre la estructura, régimen hídrico, pH, nivel de elementos nutritivos y composición de la atmósfera rizosférica.

2.º Una acción directa, exudando sustancias o por exfoliación de tejidos que estimulan la microflora (si se trata de fuentes de energía o sustancias de crecimiento) o, por el contrario, la inhiben (si se trata de sustancias tóxicas).

Por exudación radicular, se designa el proceso que conduce a la liberación de sustancias orgánicas o minerales por las raíces de las

plantas. En lugar del término exudación se puede emplear el de exorción o exosmosis. Los términos de excreción o secreción utilizados a veces deben evitarse, ya que implican un mecanismo fisiológico activo.

Se conoce relativamente bien la naturaleza de los exudados radiculares, ya que ha sido objeto de numerosos trabajos, pero no es posible dar reglas generales sobre la composición cualitativa para cada especie vegetal.

Se han identificado diversos tipos de sustancias como componentes de exudados radiculares entre las que destacan: hidratos de carbono, aminoácidos, vitaminas, ácidos orgánicos, enzimas, agua, derivados de los ácidos nucleicos (nucleótidos, adenina, guanina), flavonas, glucósidos, cumarinas, etc.

Una de las mayores dificultades con las que tropieza la investigación del efecto estimulante o inhibitorio de los exudados sobre la microflora reside en el hecho de que la acción de las sustancias exudadas varía con su concentración, que es diferente en distintos puntos de la zona de difusión. Tampoco se conoce en detalle la velocidad de inactivación de los exudados por biodegradación o por absorción de los mismos a los coloides del suelo. Las variaciones de concentración de las sustancias biológicamente activas en los exudados radiculares podrían explicarse por la sucesión de fenómenos de estimulación o de depresión que se observa frecuentemente para ciertos microorganismos tales como *Azotobacter*.

De acuerdo con lo expuesto hasta ahora sobre la influencia de la planta sobre los microorganismos queda de manifiesto la importancia de las raíces como modificadores de las condiciones del suelo en la zona que rodea inmediatamente a éstas. Este hecho se conoce en microbiología del suelo como efecto rizosférico.

En este punto sería interesante recordar que el término «rizosfera» lo introdujo Hiltner en 1904, para designar la zona del suelo que se modifica por la actividad de las raíces. La rizosfera es un habitat, o mejor dicho un conjunto de microhabitat (Hayman, 1972), cuyos límites están mal definidos, ya que presenta un gradiente de influencia sobre los microorganismos a medida que se aleja de la raíz. Parece ser que la microflora acusa modificaciones más marcadas a una distancia entre 1 a 5 mm. Se pueden considerar dos partes en la rizosfera:

a) La rizosfera propiamente dicha (rizosfera en sentido estricto), que corresponde a la capa delgada de suelo que se «adhiera firmemente» a las raíces, pero que puede ser desplazada por un lavado y una agitación moderada en el agua, y que a su vez se puede subdividir en rizosfera próxima y rizosfera alejada.

b) La rizoplana o superficie de las raíces, en donde la microflora es extraída por agitación vigorosa y repetida de las raíces en agua.

En el caso de raíces viejas, se distingue, además, una zona rizos-

lérica intrarradicular, porque los tejidos corticales de las raíces son invadidos progresivamente por las hifas fúngicas a medida que la planta envejece (Taylor y Parkinson, 1965). Darbyshire y Greaves (1973) proponen que sean considerados como constituyentes de la rizosfera los microorganismos que viven dentro de las raíces, normalmente embebidos en la capa de mucigel.

La intensidad del efecto rizosférico se mide por la relación R/S o relación entre la densidad de los microorganismos de la rizosfera (R) y en el suelo fuera de la rizosfera (S), mientras que la intensidad de colonización de la rizoplana se expresa en general por la densidad de los microorganismos por gramo de raíz (Ro). La comparación de las densidades microbianas de la rizoplana (Ro) puede hacerse sobre diferentes partes de un sistema radicular o sobre sistemas radiculares de morfología similar pertenecientes a especies vegetales diferentes. Bien entendido que no es usual comparar las densidades microbianas de la rizoplana (Ro) con las del suelo (S).

Algunos factores ecológicos actúan indirectamente sobre la microflora rizosférica a través de la planta, modificando la calidad y cantidad de los exudados radiculares. En este aspecto intervienen factores físicos (humedad, temperatura, luz), y factores químicos (fertilización, aplicaciones foliares), así como diversos factores edáficos. Un aspecto a destacar es la fertilización del suelo. La aplicación de abonos minerales y/u orgánicos no afecta por sistema a las micropoblaciones rizosféricas; pero lo más corriente es que induzcan una estimulación que se manifiesta por aumento de la densidad absoluta de los microorganismos en ese nicho ecológico. Este aumento de la densidad puede ir emparejado con una disminución de la relación R/S si la fertilización estimula al mismo tiempo la microflora del suelo fuera de la rizosfera. La acción de los fertilizantes se ejerce a la vez directamente sobre la microflora e indirectamente mediante la planta, cuya nutrición es mejorada. Al igual que los elementos mayores, los oligoelementos pueden inducir una estimulación de la microflora rizosférica.

Quizás sea oportuno en este momento apuntar, aunque sea brevemente, algunos conceptos sobre control biológico de las poblaciones rizosféricas. En primer lugar, hay que sentar la base de que es difícil que pueda realmente realizarse tal control si no se profundiza más en los conocimientos sobre los factores que intervienen en el mismo.

Una población de microorganismos en la rizosfera puede cambiarse o modificarse por varios mecanismos: modificaciones ambientales, manipulando el metabolismo de las plantas o por inoculación de otro microorganismo. Una de las formas más usadas para controlar la influencia de la planta sobre los microorganismos, sin que cambien las condiciones ambientales, ha sido la aplicación foliar. En este sentido se han utilizado nutrientes, antibióticos y reguladores de crecimiento, etcétera, para provocar cambios cualitativos y cuantitativos en la ri-

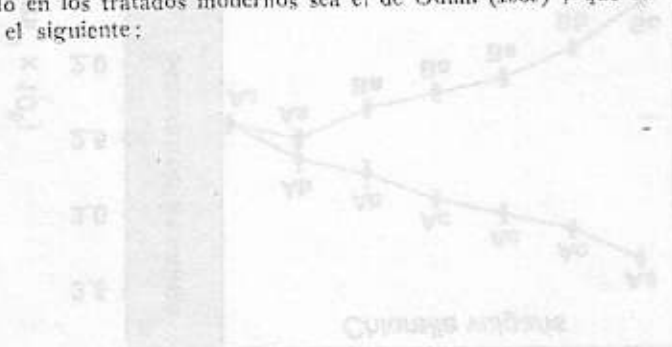
zosfera. Sin embargo, para poder considerar la aplicación foliar como un factor de control biológico sobre la población rizosférica o sobre los patógenos radiculares es necesario tener más datos sobre la biología y ecología de los microorganismos en cuestión, así como de los mecanismos de absorción y translocación de los compuestos aplicados y sus efectos en el metabolismo de la planta.

La modificación de la microflora rizosférica es una cuestión mucho más discutida, y a pesar de los esfuerzos realizados en esas líneas, los resultados obtenidos no son concluyentes, aunque quizás no sea exagerado decir que en un futuro próximo la bacterización pueda aplicarse para controlar la población biológica en la superficie de la raíz y en la rizosfera (Brown, 1974, y Baker y Cook, 1974).

INTERACCIONES ENTRE MICROORGANISMOS

Las interacciones entre microorganismos en el suelo son extremadamente complejas, tanto que se ha llegado a pensar que el conocimiento profundo de las mismas sea un problema sin solución. Los conocimientos actuales son todavía demasiado rudimentarios como para que sea posible enunciar los grandes principios que rigen de forma definitiva el equilibrio biológico en el suelo. En la rizosfera los fenómenos de sinergia y de antagonismo entre poblaciones microbianas son particularmente intensos y como estas interacciones juegan un papel importante en el equilibrio entre microorganismos, su estudio es susceptible de promocionar aplicaciones importantes, tanto en el control biológico de poblaciones, como en la posibilidad del establecimiento de inóculos aplicados como fertilizantes de los cultivos.

Existe una abundante literatura científica sobre interacciones entre microbios, pero las delimitaciones entre tales interacciones, así como la terminología, sigue mostrando aspectos confusos. Quizás el esquema, que clasifica las interacciones, más completo y comúnmente aceptado en los tratados modernos sea el de Odum (1959) y que en esencia es el siguiente:



Interacción		Efectos sobre población A y B (2)	
		A	B
Positivas (1)	Neutralismo.....	0	0
	Comensalismo.....	+	0
	Protocooperación.....	+	+
	Mutualismo (simbiosis).....	+	+
Negativas (1)	Competición.....	-	-
	Amensalismo.....	-	0
	Parasitismo.....	-	+
	Predación.....	-	+

(1) Las expresiones «negativas» y «positivas» son actualmente más utilizadas que los términos «antagonismo» y «sinergia».

(2) El término (+) indica que la población correspondiente obtiene beneficio; (-) indica perjuicio y (0) ausencia de todo efecto.

Asociaciones positivas entre microorganismos

Las asociaciones positivas entre los microorganismos de la rizosfera presentan una serie de formas, de las cuales las más características son el comensalismo y la simbiosis nutricional o mutualismo. De acuerdo con Pochon y De Barjac (1958), los mecanismos en que se basa el comensalismo son:

- Modificación del sustrato nutritivo.
- Inactivación de sustancias tóxicas.
- Intervención de sustancias probióticas (aminoácidos, vitaminas, fitohormonas).
- Cambios en las propiedades fisicoquímicas del hábitat (pH, Fl, presión osmótica, fuerza iónica, composición atmosférica).

La transferencia de plásmidos y la recombinación genética puede ser considerada un tipo de comensalismo puesto que el microorganismo receptor puede conseguir una ventaja ecológica, derivada de una resistencia a los inhibidores, o bien de un incremento en la capacidad nutricional. Sin embargo, tales transferencias no se han demostrado en el suelo (Stotzky, 1972).

De las relaciones mutualísticas, las más importantes son las simbióticas; en ellas destacan las premisas de obligatoriedad y especificidad. Las simbiosis, en general son de valor económico para el hombre (fijación de nitrógeno, micorrizas...). Normalmente, son relación plan-

ta-microbio y no microbio-microbio. Un caso de simbiosis microbio-microbio es la relación bacteria-fago lisogénico, ya que en algún caso el profago puede conferir al huésped alguna ventaja ecológica.

Relaciones negativas (o antagónicas) entre diversos elementos de la microflora

Es un principio aceptado que la inoculación de un suelo estéril con un microorganismo cualquiera no presenta, en general, dificultad para que ese microorganismo se establezca, a condición, bien entendido, de que se disponga de un sustrato conveniente. Por el contrario, la inoculación del mismo suelo, pero sin esterilizar, da lugar a la intervención de diversos procesos antagónicos.

Los mecanismos por los que ocurren este tipo de interacciones microbio-microbio, son varios. A continuación se comentan siguiendo el orden propuesto en el esquema de Odum (1959).

Quizás el tipo más común de interacción negativa en la rizosfera es la competición. Se sabe que los microorganismos del suelo viven en una sociedad altamente competitiva, en donde ocurren muchas interacciones entre diferentes especies, las cuales afectan su crecimiento y supervivencia. Dentro de la rizosfera, como nicho ecológico definido, la competición por nutrientes, espacio, oxígeno y otros elementos esenciales puede ser muy intensa. En general, se puede decir que en el suelo, las sustancias nutritivas se encuentran en cantidad limitada y los microorganismos están en competición para procurárselas: se trata de una competición nutritiva. Pero cuando excepcionalmente, un microhabitat es muy rico en sustratos nutritivos, la competencia se ejerce por el espacio; sin embargo, en la práctica, parece ser que la nutritiva juega un papel mucho más importante que la competición por el espacio. La intensidad de la competición en general puede ser afectada por una serie de factores, diferentes en cada microhabitat, tales como estructura, composición nutritiva y otras propiedades químicas, físicas y mineralógicas. Otros factores ambientales (pH, Eh y temperatura) alteran la capacidad competitiva de las especies al influenciar los ritmos de actividad metabólica y vías biosintéticas.

Otro tipo de relación antagónica en la rizosfera es el amensalismo. El mecanismo en que se funda consiste en que una especie se impone en un determinado microhabitat por su capacidad para excretar productos que afectan de forma adversa el desarrollo de otros organismos. Las sustancias pueden ser de diversos tipos. Entre los inhibidores de tipo inorgánico destacan NH_4^+ , CN^- , CO_2 , NO_2^- , etc.

De otro lado los microorganismos al actuar en su metabolismo normal sobre ciertos sustratos, pueden modificar el pH, ello condiciona un efecto antagónico inespecífico sobre los que son sensibles.

—●— C. NITRÓGENO AGOTADO
—○— C. NITRÓGENO NO AGOTADO

De igual modo, las modificaciones de Eh por una o varias especies microbianas pueden ser tales que conduzcan a la desaparición de los microorganismos sensibles.

Pero quizás el caso más estudiado de amensalismo en el suelo sea basado en la producción de antibióticos.

En estos últimos años, se han encontrado cientos de antibióticos en cultivos de microorganismos del laboratorio; se conoce bastante bien el comportamiento de las actividades antimicrobianas de antibióticos purificados, pero hay algunas dudas acerca de su papel e importancia en el suelo. El valor potencial de la producción de antibióticos en una sociedad competitiva es claro, pero la prueba directa de que los antibióticos representen un papel ecológico en el suelo no se ha podido manifestar de forma concluyente.

No ha sido posible poner a punto una buena técnica para detectar antibióticos en el suelo; ello se debe, además de a la posibilidad de que no se produzcan en cantidades apreciables, a que a veces son verdaderamente inestables o son rápidamente degradados química o biológicamente en el suelo, mientras que otros pueden ser absorbidos por partículas coloidales, lo cual dificulta su extracción, esto sucede particularmente con los antibióticos solubles en agua, básicos y anfóteros como ocurre con la estreptomycin y terramicina (Soulides, 1965).

La producción de antibióticos puede que no ocurra en la masa completa del suelo, sino que permanezca confinada a microhabitat donde haya una disponibilidad suficiente de nutrientes. Si se acepta que los antibióticos sólo se producen en sitios localizados durante un corto periodo de tiempo, se comprende entonces por qué es difícil detectarlos en muestras de suelo donde pueden encontrarse en concentraciones muy bajas, ya que escapan a la sensibilidad de los métodos analíticos.

Se puede pensar que los productores de antibióticos, y los resistentes a ellos, pueden tener una gran ventaja en las interacciones competitivas en el suelo, llegando a ser dominantes y numerosos; sin embargo, éste no es el caso. Por otra parte, las reacciones metabólicas implicadas en la formación de antibióticos no parece que formen parte de los sistemas bioquímicos responsables del crecimiento y reproducción de los microorganismos. En condiciones naturales es posible que exista una producción muy baja de este tipo de sustancias, cuyo origen parece residir en errores metabólicos del microorganismo productor (Hockenkull, 1963).

Otro tipo de amensalismo es la fungistasis. Dobbs e Hinson (1953) mostraron que un factor desconocido del suelo puede dificultar la germinación de muchas esporas fúngicas. Este fenómeno se caracteriza porque: 1) mientras que es inhibida la germinación de muchos hongos, algunos no son afectados. 2) La inhibición ocurre en presencia de actividad microbiana, pero puede eliminarse por esterilización del suelo,

así como por la adición de nutrientes y reactivarse por adición de suelo no esteril. 3) El principio inhibitor es soluble en agua y difusible.

Todo esto sugiere que la circunstancia causal sea de origen microbiano (Lockwood y Lingappa, 1963). Se pensó en la posibilidad de que fuera un antibiótico, pero no es posible porque el factor puede ser inactivado por la adición de nutrientes. De otro lado es prácticamente imposible que los antibióticos puedan persistir durante un tiempo suficientemente largo y que su actividad se distribuya por toda la masa del suelo. Lingappa y Lockwood (1964) y Lockwood (1968) sugirieron que la explicación más aceptable es que sea una competición por una fuente limitada de nutrientes. Otros autores afirman que el factor estático es producido por el suelo, más que por microorganismos, mientras que otros sugieren que es causado por productos tóxicos derivados de la acción microbiana sobre sustancias tales como la lignina. Dobbs y Gash (1965) intentan reconciliar esos resultados sugiriendo que puede haber dos tipos de fungistasis, una de origen microbiano (supresible por esterilización o adición de nutrientes) y otra de fungistasis residual, la cual no reacciona a esos tratamientos.

Bastante similar a la fungistasis es la bacteriostasis, que también puede encuadrarse como un tipo de amensalismo. La existencia de la bacteriostasis se conoce desde principio de siglo; entonces ya se estableció que el suelo contenía un factor que limita el desarrollo de las bacterias (Russell y Hutchinson, 1909; Russell y Golding, 1912).

La germinación de los quistes de *Azotobacter chroococcum* inoculados en el suelo sufre una inhibición por los factores del suelo limitantes del crecimiento bacteriano, salvo si se encuentran presentes las raíces de las plantas (Jackson y Brown, 1966). Las bacterias pueden crecer en la zona radicular de plantas de trigo donde parece ser que quedan protegidas de la bacteriostasis (Brown, 1973).

El factor bacteriostático se asemeja a los factores fungistáticos, pero son menos activos a pH ácido. Es retenido en extractos de suelos que han pasado a través de membranas con poros de $0,22 \mu$ de diámetro, y solo es eliminado completamente cuando el suelo se esteriliza por calor o filtración. Estas propiedades sugieren que este factor sea de origen biológico.

Además de los tipos de inhibición citados, activos frente a otras especies, algunos microorganismos producen sustancias que son tóxicas intraspecificamente. Tal es el caso de las bacteriocinas, material proteico cuya síntesis está regida por plásmidos bacterianos que actúan sobre estirpes de la misma especie (Reeves, 1965).

Muchas especies de hongos producen autoinhibidores que evitan la germinación de esporas, inicio del crecimiento vegetativo o extensión del micelio (Moore-Landecker y Stotzky, 1972). También es conocido el hecho de que *S. cerevisiae* libera proteínas tóxicas que matan a las estirpes sensibles (Wood y Bevon, 1968; Montoya y Extremera, 1975).

Entre los protozoos también se han descrito partículas intracitoplasmáticas e intranucleares, que confieren ventaja intraespecífica y de tipo amensalístico al huésped (Odum, 1959).

A pesar de que estos mecanismos de amensalismo podrían tener consecuencias ecológicas no hay evidencia de que ocurran en el suelo (Stotzky, 1972)

Más dificultad para ser encuadrados dentro de una categoría definida en el esquema de relaciones negativas (antagónicas) microbio-microbio, ofrecen los fenómenos de lisis. Algunos microorganismos líticos son saprofitos, en este caso su capacidad para lisar células es una forma de amensalismo, mientras que otros pueden llegar a ser líticos obligados. Lo que sí es cierto es que la lisis es un fenómeno intramicrobiano importante. Se sabe que diversos microorganismos ejercen esta propiedad antagónica mediante enzimas extracelulares o epicelulares que lisan las células de los microorganismos sensibles, pudiéndolas utilizar entonces como alimento. Este tipo de antagonismo se aproxima considerablemente al de predación, del que no difiere más que en el hecho de que no hay ingestión del cuerpo del microorganismo sensible, por el organismo predador. Por el contrario, la lisis enzimática difiere de la lisis mediante fagos, en que esta es una forma de parasitismo típica. Una forma de lisis es la autólisis resultante de la acción de los propios enzimas (autolíticos), cuando la célula, por cambios ambientales provocados por especies vecinas pierde el control de síntesis de las mismas.

La síntesis de enzimas líticos extracelulares depende de las condiciones del microhabitat, mientras que la síntesis de los epicelulares parece ser dependiente de las condiciones del medio, pudiéndose catalogar a estos como constitutivos (Rodríguez-Franco y Montoya, 1973). Se ignora si los estudios *in vitro* son aplicables al suelo; de otro lado, la persistencia en el suelo de enzimas líticos en estado activo es cuestionable, y parece ser que son degradados rápidamente, o bien al quedar adsorbidos sobre la superficie de partículas de arcillas, se tornan inefectivos.

La predación y parasitismo son otros dos tipos de antagonismo que consisten en el ataque directo de un microorganismo a otro con un fin nutricional.

La predación puede o no implicar la ingestión de la presa: la ingestión se da en el caso de los predadores holozoicos (por ejemplo: Protozoos holozoicos, Mixomicetos holozoicos), mientras que no tiene lugar en el caso de los predadores líticos (por ejemplo: hongos predadores) estos destruyen su presa por emisión de enzimas líticos antes de asimilar los productos de la lisis. Los predadores líticos por tanto no constituyen más que una parte de los microorganismos líticos, ya que éstos engloban por un lado los microorganismos líticos predadores, que utilizan obligatoriamente los productos de la lisis de su presa para subsistir, y por otro, los microorganismos líticos no predadores

que inducen la lisis del microorganismo sensible sin que ésta presente carácter nutricional.

El parasitismo está caracterizado por el hecho de que el elemento atacado (huésped) permanece vivo, al menos durante cierto tiempo.

Los estudios iniciados por Stolp y que dicho autor revisa en su reciente obra (Stolp, 1973), mostraron que una pequeña bacteria vibrioides, a la que se llamó *Bdellovibrio*, puede atacar a bacterias Gram negativas y causar su lisis. Los *Bdellovibrios* son móviles y cuando atacan al huésped se adhieren a él. No se sabe con certeza si disuelven o perforan la pared del huésped, aunque se han obtenido proteínas extracelulares del parásito, las cuales no aparecen en las células huésped intactas. Las razas de *Bdellovibrio* se encuentran en el suelo y en el agua, del suelo sólo se han obtenido aproximadamente de 40 a 50 células por gramo. Las razas de *Bdellovibrio* estudiadas no parecen tener una especificidad clara con respecto al huésped.

Sin duda, los parásitos más familiares de bacterias son los fagos, los cuales causan la lisis de las células huésped o forman una asociación estable con las bacterias. Mientras que algunos fagos son específicos de una raza particular de bacterias otros son polivalentes y atacan bacterias de diferentes géneros.

EFFECTOS DE LOS MICROORGANISMOS EN EL CRECIMIENTO DE LAS PLANTAS

El conocimiento de tales efectos es esencial tanto si se pretende explotar las posibilidades de aumentar la productividad del cultivo mediante la introducción de microorganismos en la rizosfera, como para intentar favorecer la actividad de la microflora indígena. Es un hecho establecido que los microorganismos pueden provocar cambios en el crecimiento y nutrición de las plantas por activación o inhibición que puede deberse a mecanismos provocados por ciertas actividades microbianas que, de acuerdo con Gray y Williams (1971), pueden numerarse de la siguiente forma:

- a) Utilización de metabolitos microbianos como nutrientes.
- b) Producción de sustancias reguladoras del crecimiento.
- c) Liberación de nutrientes no utilizables a partir de la materia orgánica y minerales del suelo.
- d) Eliminación de patógenos para la planta.
- e) Producción de sustancias fitotóxicas por saprofitos y parásitos.
- f) Producción de enzimas.
- g) Competición de microorganismos con las plantas por los nutrientes esenciales (acción microbiana negativa).
- h) Activación o inhibición indirectas del crecimiento de la planta causadas por cambios en la estructura del suelo.

Todas las interacciones planta-microbio son difíciles de estudiar porque los cambios en el crecimiento de las plantas pueden ser confundidos con cambios debidos a causas físicas o químicas de origen no biológico. Esas causas, a su vez, pueden a veces afectar el crecimiento microbiano, que puede influenciar el crecimiento de la planta y su ambiente. Precisamente en ello radica la dificultad del estudio de la ecología de la rizosfera.

CONCLUSIONES

Una vez establecido el amplio conjunto de interacciones que pueden ocurrir en la rizosfera, se puede concluir diciendo que tales interacciones juegan un papel importante en la ecología y dinámica de población de los microbios en el suelo, facetas que a su vez van a repercutir en el crecimiento y nutrición de las plantas cultivadas.

Un aspecto que no está totalmente determinado es el papel que los diversos factores ambientales juegan en el condicionamiento de las interacciones microbio-microbio. Hasta que tal punto no se conozca algo mejor, será difícil conseguir enriquecer un suelo con microorganismos que, en cultivo puro, producen sustancias o desarrollan acciones que, teóricamente, serían determinantes del control de patógenos en la rizosfera o de provocar una estimulación en el desarrollo de los vegetales. Indudablemente el éxito o fracaso del establecimiento de un microorganismo en los microhábitat rizosféricos depende de su capacidad para interactuar con sus nuevos vecinos y ello, a su vez, depende de las condiciones ambientales.

RESUMEN

Los microorganismos del suelo, sobre todo los que viven en la rizosfera de las plantas, juegan un papel muy importante en la vida de las plantas cultivadas. Por ello, muchos investigadores han estudiado los factores ecológicos que afectan a las poblaciones microbianas del suelo. En este trabajo se lleva a cabo una revisión bibliográfica de esos factores y se estudia: 1) Interacción entre los componentes del suelo y la microflora; 2) Efectos de las plantas sobre los microorganismos; 3) Interacciones, positivas (comensalismo y predación), entre microorganismos; 4) Efectos de la microflora sobre el crecimiento de las plantas.

*Estación Experimental del Zaidín, Granada.
Departamento de Microbiología.*

BIBLIOGRAFÍA

- ALEXANDER, M. (1961). Introduction to soil microbiology. John Wiley & Sons, New York.
- ALEXANDER, M. (1964). Biochemical ecology of soil microorganisms. Annu. Rev. Microbiol., 18, 217-252.
- ALEXANDER, M. (1971). Microbial ecology. John Wiley & Sons, New York.
- BROWN, M. E. (1973). Soil Bacteriostatic limitation in growth of soil and rhizosphere bacteria. Can. J. Microbiol., 19, 195-199.
- BROWN, M. E. (1974). Seed and roots bacterization, Ann. Rev. Phytopathol., 12, 181-197.
- BURGES, A. y RAW, F. (1967). Soil biology. Academic Press, New York.
- DARBYSHIRE, J. F. y GREAVES, M. P. (1973). Bacteria and protozoa in the rhizosphere. Pestic. Sci., 4, 349-360.
- DORRIS, C. G. y GAJH, M. J. (1965). Microbial and residual mycostasis in soils. Nature, London, 207, 1354-1356.
- DORRIS, C. G. y HINSON, W. H. (1963). A widespread fungistasis in soils. Nature, London, 175, 500-501.
- DOMMERGUES, Y. y MANGENOT, F. (1970). Ecologie microbienne du sol. Masson et Cie, Paris.
- GARRATT, S. D. (1956). Biology of root infecting fungi. Cambridge University Press, Cambridge.
- GRAY, T. R. G. y PARKINSON, D. (1968). The ecology of soil bacteria. Liverpool University Press, Liverpool.
- GRAY, T. R. G. y WILLIAMS, S. T. (1971). Soil Microorganisms. Hafner, New York.
- HAYTORI, T. (1973). Microbial life in the soil. Marcel Dekker, Inc., New York.
- HAYMAN, D. S. (1972). Microbiology of the soil. En: Reports on the Progress of Applied Chemistry, 449-509.
- HILTNER, J. H. (1904). Über neuere erfahrungen und probleme auf dem gebiet der Bodenbakteriologie und unter besonderer berücksichtigung der gründung und brache. Deut. Landwirtsch., 98, 59-78.
- HOCKENULL, D. J. D. (1963). Antibiotics. En: Biochemistry of industrial microorganisms (Ed. C. Rambow and A. H. Rose), Academic Press, 227-299.
- JACKSON, R. M. y BROWN, M. E. (1966). Behaviour of *Azotobacter chroococcum* introduced into the plant rhizosphere. Ann. Inst. Pasteur, 111 (3), Supl. 103-112.
- KRASIL'NIKOV, N. A. (1961). Soil microorganisms and higher plant. Akad. Nauk. SSSR, Moscow (Traduc. por Israel Program Sci. Tranl., Washington, D. C.).
- LINGAPPA, B. T. y LOCKWOOD, J. L. (1964). Activation of soil microflora by fungus spores in relation to soil fungistasis. J. Gen. Microbiol., 35, 215-218.
- LOCKWOOD, J. L. (1968). The fungal environment of soil bacteria. En: The Ecology of Soil Bacteria. Ed. por T. R. G. Gray & D. Parkinson, Liverpool, 44-65.
- LOCKWOOD, J. L. y LINGAPPA, B. T. (1963). Fungitoxicity of sterilized soil inoculated with soil microflora. Phytopathology, 53, 917-920.
- McLAREN, A. D. y PETERSON, G. H. (1967). Soil biochemistry. I. Marcel Dekker, New York.
- McLAREN, A. D. y SKUJINS, J. (1971). Soil biochemistry. II. Marcel Dekker, New York.
- MISHUSTIN, E. N. y SHIL'NIKOVA, V. K. (1971). Biological fixation of atmospheric nitrogen. Macmillan, London.
- MONTOYA, E. y EXTREMERA, A. L. (1975). Estudios preliminares sobre la presencia de dos tipos diferentes de factores matadores en *S. cerevisiae*. V. Congr. Soc. Esp. Bioquímica, Sevilla.
- MOORE-LANDECKER, E. y STOTZKY, G. (1972). Inhibition of fungal growth and sporulation by volatile metabolites from bacteria. Can. J. Microbiol., 18, 957-962.

- ODUM, E. P. (1959). Fundamentals of ecology. 2nd ed., Saunders, Philadelphia.
- PARKINSON, D. TAYLOR, G. S. y PEARSON, R. (1963). Studies on fungi in the root region. I. The development of fungi on young roots. *Pl. Soil.*, 19, 332-349.
- POCHON, J. y BARJAC, H. DE. (1958). *Traité de microbiologie des sols*. Dunod, Paris.
- REEVES, P. (1965). The bacteriocins. *Bacteriol. Rev.*, 29, 24-45.
- RODRÍGUEZ-FRANCO, C. y (MONTAÑA, E. Director). (1973). Estudio de los enzimas extracelulares y epiteliales producidos por el *Myrococcus xanthus*. Tesis doctoral. Universidad de Granada.
- RUSSELL, E. J. y GOLDING, J. (1912). Investigations on sickness in soil. I. Sewage sickness. *J. Agric. Sci.*, 5, 27-47.
- RUSSELL, E. J. y HUTCHINSON, H. B. (1909). The effect of partial sterilization on the production of plant food. *J. Agric. Sci.*, 3, 111-144.
- SOULIDES, D. A. (1965). Antibiotics in soil. VII. Production of streptomycin and tetracyclines in soil. *Soil Sci.*, 100, 200-206.
- STOLL, H. (1973). The Bdellovibrion: Bacterial parasites of bacteria. *A. Rev. Phytopathol.*, 11, 53-76.
- STOTZKY, G. (1972). Activity, ecology and populations dynamics of microorganisms in soil. *Critical Reviews in Microbiology*, 2, 59-137.
- TARDIEUX, P., CHALVIGNAC, A. y CHARPENTIER, M. et al. (1961). Interactions microorganismes-mais en culture hydroponique aux premiers stades de croissance. *Ann. Inst. Pasteur*, 100, 243-247.
- TAYLOR, G. S. y PARKINSON, D. (1965). Studies on fungi in the root region. IV. Fungi associated with the root of *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Soil*, 20, 1-20.
- VANCURA, V. y HOVADIK, A. (1965). Root exudates of plant. II. Composition of root exudates of some vegetables. *Plant Soil*, 22, 21-32.
- WOODS, D. R. y BEVAN, E. A. (1968). Studies on the nature of the killer factor produced by *Saccharomyces cerevisiae*. *J. Gen. Microbiol.*, 51, 115-126.

Recibido para publicación: 13-VII-76

10⁶ x células/ml

