

**LOS ACTINOMICETOS: UNA VISIÓN COMO PROMOTORES DE
CRECIMIENTO VEGETAL**

YESMY TATIANA GONZÁLEZ JIMÉNEZ



Trabajo de Grado

**Presentado como requisito para optar al Título de
MICROBIÓLOGA AGRÍCOLA Y VETERINARIA**

PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA

FACULTAD DE CIENCIAS

CARRERA DE MICROBIOLOGÍA AGRÍCOLA Y VETERINARIA

BOGOTÁ, D.C

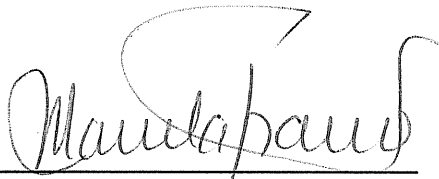
Mayo de 2010

LOS ACTINOMICETOS: UNA VISIÓN COMO PROMOTORES DE
CRECIMIENTO VEGETAL

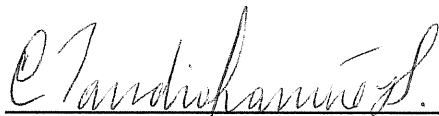
APROBADO



Yesmy Tatiana González Jiménez



Marcela Franco Correa, Ph.D.
Directora



Claudia Ramírez M.Sc.
Jurado

Janeth Arias
Bacterióloga, M. Sc.
Directora de Carrera

Ingrid Schuler, Ph. D.
Decana Académica

NOTA DE ADVERTENCIA

ARTÍCULO 23, RESOLUCIÓN # 13 DE 1946:

“La Universidad Javeriana no se hace responsable por los conceptos emitidos por sus alumnos en sus trabajos de tesis. Solo velará porque no se publique nada contrario al dogma y a la moral católica y porque las tesis no contengan ataques personales contra persona alguna, antes bien se vea en ellas el anhelo de buscar la verdad y la justicia”.

CONTENIDO

RESUMEN	5
ABSTRACT	6
1. INTRODUCCIÓN.....	7
2. JUSTIFICACIÓN Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	8
3. MARCO TEÓRICO	9
3.1 Los Actinomicetos.....	9
3.2 Morfología e Identificación de los Actinomicetos.....	10
3.3 los Actinomicetos como Agentes de Control Biológico.....	12
3.4 Promoción de Crecimiento Vegetal.....	14
3.4.1 Actinomicetos Solubilizadores de Fósforo	17
3.4.2 Producción de Ácido Indol Acético y Giberelinas.....	18
3.4.3 Producción de Sideróforos	20
4. OBJETIVOS.....	21
4.1 Objetivo General	21
4.2 Objetivos Específicos.....	21
5. METODOLOGÍA.....	21
6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	22
7. CONCLUSIONES	29
8. RECOMENDACIONES.....	30
BIBLIOGRAFÍA	30
BIBLIOGRAFÍA COMPLEMENTARIA	36

RESUMEN

En el presente trabajo se llevó a cabo una revisión bibliográfica a través de la lectura y análisis de artículos científicos publicados entre los años 2005 y 2010, con el fin de establecer las propiedades y usos de los Actinomicetos como promotores de crecimiento vegetal, a partir de la producción de diferentes compuestos y mecanismos de acción, recopilando de manera precisa la información relacionada con las actividades que desempeñan los actinomicetos en el área agrícola y los beneficios que ofrecen. Se encontró que la mayoría de los estudios están enfocados en el género *Streptomyces* y los países que más reportaron estudios fueron China, India y Japón. Se demostró que los estudios se centran en el área de control biológico y que el estudio de los Actinomicetos se ha incrementado en los últimos cinco años. La presente revisión es una herramienta útil que establece el estado de avance de los actinomicetos como promotores de crecimiento vegetal.

ABSTRACT

A literature review was carried out in the current work through the reading and analysis of scientific papers published between 2005 and 2010, with the purpose of establishing the properties and uses of the Actinomycetes like promoters of the vegetable growth, starting from the production of different compound and mode of action, gathering in a precise way the information related with the activities that carry out the Actinomycetes in the agricultural area and the benefits that they offer. It was found that most of the studies are focused in the gender *Streptomyces* and the countries that reported most studies were China, India and Japan. It was demonstrated that the studies are centered in the area of biological control and that the study of the Actinomycetes has been increased in the last five years. The present review is an useful tool that settles the state of progress of the Actinomycetes like promoters of the vegetable growth.

1. INTRODUCCIÓN

Dentro de la gran variedad de microorganismos habitantes del suelo se encuentran los actinomicetos; bacterias filamentosas ampliamente distribuidas en el medio ambiente, son microorganismos heterótrofos, aerobios, poco tolerantes a la acidez, por lo que crecen de forma óptima en un pH cercano a la neutralidad (El-Tarabily & Sivasithamparam, 2006; Otiniano *et al.*, 2006).

Los actinomicetos han sido estudiados a lo largo del tiempo por el papel importante que desempeñan en diferentes campos, equilibrando el suelo como un ecosistema dinámico y por su gran aporte a la industria en la producción de compuestos bioactivos como los antibióticos. Se ven involucrados en procesos de fitorremediación, reciclaje de los constituyentes más resistentes de la materia orgánica como lignina, celulosa, hemicelulosa y quitina (Jayasinghe & Parkinson, 2008; Khamna, *et al.*, 2009 (b); Joo, G, 2005).

Según la literatura las propiedades más destacadas de los actinomicetos como promotores de crecimiento vegetal se enfocan en: agentes controladores de patógenos del suelo mediante la síntesis de quitinasas, producción de sideróforos, ácido indol acético, giberelinas y solubilización de fosfatos.

Este trabajo fue desarrollado con el fin de dar una visión amplia de los diferentes estudios realizados en los últimos cinco años acerca de las actividades realizadas por los actinomicetos como promotores de crecimiento vegetal, mediante la revisión y análisis de diferentes fuentes bibliográficas relevantes que plantean nuevas evidencias de las propiedades, capacidades y usos de los actinomicetos en el área agrícola y hacer de esta revisión una herramienta útil para generar nuevos aportes a la investigación.

2. JUSTIFICACIÓN Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

En Colombia, desde hace varios años se hace uso de los plaguicidas en amplias zonas del país, en busca de mejorar la productividad de los diferentes cultivos. Los plaguicidas son usados con el fin de combatir plagas que se encuentran atacando cultivos, evitando así, las pérdidas económicas que esto implica. Sin embargo, existen grandes vacíos en cuanto a los efectos negativos que causan los plaguicidas al medio ambiente, como la contaminación de aguas, además de afectar animales, e incluso al hombre, debido a que si son suministrados en concentraciones desconocidas, o más altas de las aconsejadas, se puede generar un producto tóxico para su consumidor final. Además, se encuentran afectando directamente a los microorganismos presentes en el suelo como bacterias, hongos, entre otros, que ejercen un papel fundamental para el suelo, como la degradación de la materia orgánica y mantenimiento de la estructura del suelo, alterando de esta manera el equilibrio fisicoquímico del mismo. A su vez, dicha alteración disminuye una vez más la productividad de las plantas presentes allí, lo cual conlleva a la aplicación de fertilizantes químicos en mayores cantidades, aumentando los efectos negativos antes mencionados. Es importante resaltar que el uso de plaguicidas requiere un capital representativo, lo cual significa un alza en los precios del producto final a comercializar.

Debido a la enorme importancia económica y ambiental que estos aspectos representan, surge la necesidad de realizar una revisión bibliográfica actualizada sobre los diferentes trabajos de investigación que se han llevado a cabo en el país y en el exterior acerca de los actinomicetos como promotores de crecimiento vegetal, estableciendo los avances en el estudio y el uso de dichos microorganismos, como una alternativa biológica que no genera daños en el suelo, medio ambiente y seres vivos.

La revisión realizada presenta un panorama general de estudios que se han realizado, que tiene como fin dar a conocer, divulgar y resaltar las

generalidades y diferentes propiedades que han sido descritas para estos microorganismos como la producción de quitinasas, sideróforos, ácido indol acético, giberelinas y promover de esta manera la profundización en el área de estudio de las diferentes aplicaciones y usos que se le pueden dar a estos microorganismos en el área agrícola, explotando al máximo sus beneficios.

3. MARCO TEÓRICO

3.1 CRITERIOS UTILIZADOS PARA LA REVISIÓN DE LITERATURA

Para llevar a cabo la presente revisión bibliográfica y relacionar las publicaciones usadas para su realización es necesario hacer uso de los criterios y parámetros descritos a continuación:

Bases de Datos: colección de información organizada especialmente, que permite una búsqueda rápida de las publicaciones de interés.

Palabras claves o parámetros de interés: son las palabras en las cuales se basa la búsqueda en las diferentes bases de datos y que facilitan la selección de las publicaciones.

Valoración de los artículos: la lectura de los artículos incluidos en la presente revisión permite identificar si además de contener los parámetros de interés, los resultados contenidos en el documento revisado arrojan evidencias y aportes de los actinomicetos como promotores de crecimiento vegetal.

Criterios de inclusión y exclusión: estos parámetros permiten descartar o seleccionar los artículos a incluir en la revisión, ya que si los artículos no contienen los criterios establecidos no son seleccionados para la revisión.

Factor de impacto: es un índice de importancia de una publicación científica, el cual es calculado por un periodo de dos años indicando el número de veces que ha sido citado un artículo, según el número de publicaciones divulgadas en

este periodo de tiempo, a pesar de la importancia no se puede afirmar que el factor de impacto mide la calidad de las publicaciones, ya que el tiempo, (2 años) de publicación en el cual se calcula este factor es corto. Además se enfoca según el área de investigación.

3.2. LOS ACTINOMICETOS

Los actinomicetos son bacterias filamentosas, Gram positivas, que se encuentran ampliamente distribuidas en el medio ambiente, son microorganismos con propiedades quitinolíticas, alto contenido de guanina y citosina en su DNA, característica que los hace morfológicamente diversos entre sí y ayuda a diferenciarlos de otras bacterias Gram positivas (El-Tarabily & Sivasithamparam, 2006; Franco-Correa *et al.*, 2008; Sastoque *et al.*, 2007; Macagnan *et al.*, 2008).

Debido a su amplia distribución, se pueden encontrar en superficies rocosas y en suelo rizosférico, ricos en humus, hojarasca y estiércol, sedimentos marinos. La mayoría de las especies son heterótrofas, aerobios, mesófilas, crecen en un rango de temperatura entre 25°C y 30°C y son poco tolerantes a la acidez, razón por la cual requieren pH neutro para su óptimo crecimiento, aunque crecen en un rango de pH entre 5.0 y 9.0 (El-Tarabily & Sivasithamparam, 2006; Franco-Correa, 2008; Jayasinghe & Parkinson, 2008). En consecuencia, en suelos con un pH inferior a 5.0, pueden encontrarse en raras ocasiones, al igual que en suelos con una alta humedad entre el 85-100% de capacidad de campo, en comparación con suelos que presentan condiciones semiáridas, con una humedad baja, como los suelos franco arenosos, son ideales para el desarrollo de estos microorganismos debido a la aireación y poca capacidad para retener agua (El-Tarabily & Sivasithamparam, 2006).

Diversos estudios afirman que factores importantes para estimular el crecimiento de estos microorganismos, como la humedad relativa, pH, disponibilidad de nutrientes en el suelo, abundancia de materia orgánica, mesofauna, y temperatura, son aspectos que controlan la densidad de estos microorganismos, que se han encontrado de manera abundante (alrededor de

10^4 - 10^6 esporas/gramo) y más de veinte géneros han sido aislados bajo las condiciones mencionadas anteriormente (Shrivastava *et al.*, 2008; Jayasinghe & Parkinson, 2008; Ventura *et al.*, 2007).

A pesar de las condiciones de crecimiento establecidas de manera general en la literatura, los actinomicetos son microorganismos que se adaptan a otro tipo de condiciones. Según estudios se afirma que estos microorganismos han sido aislados de diferentes ambientes como praderas, arenas de la playa, cuevas subterráneas, arrozales y subhielo glacial de la Antártida, además se ha reportado el crecimiento de dichos microorganismos a temperaturas entre 10.2°C y 2.5°C (Jayasinghe & Parkinson, 2008; Ibrahim *et al.*, 2006; Terkina *et al.*, 2006).

3.3 MORFOLOGÍA E IDENTIFICACIÓN DE LOS ACTINOMICETOS

El estudio de la morfología de los actinomicetos se basa principalmente en las características macroscópicas y microscópicas del microorganismo, además en pruebas bioquímicas y moleculares (Duraipandiyan *et al.*, 2010).

Para llevar a cabo estudios de caracterización morfológica, es necesario tener en cuenta diversos parámetros como la estructura del micelio y fragmentación en formas cocoides, bacilares, artroconidiales, presencia de espirales y bucles a través de coloraciones como Gram y Zielh-Nielsen, formación del micelio aéreo, forma y tamaño del mismo, la ramificación, fragmentación y disposición de las pseudohifas, formación de estructuras de reproducción, presencia y contenido de esporas, al igual que su estructura, formación de cadenas terminales en pares y superficie de las mismas, tamaño, forma del microorganismo y demás estructuras, además del crecimiento en diferentes medios de cultivos, micelios presentes en el sustrato, formación de pigmentos solubles, forma de la colonia, criterios bioquímicos como el uso de fuentes de carbono, propiedades proteolíticas, uso de compuestos nitrogenados, presencia de oxidasas, reductasas, sensibilidad a determinados antibióticos, movilidad y reacciones serológicas entre otras (Taddei *et al.*, 2006; Cardona *et al.*, 2009; Duraipandiyan *et al.*, 2010).

La identificación y caracterización de los actinomicetos ha avanzado, ya que tradicionalmente se basaba únicamente en características morfológicas y fisiológicas para lograr su clasificación. Actualmente para establecer la adecuada caracterización de estos microorganismos y lograr identificar el género e incluso especie, es necesario el uso de herramientas como la microscopia de luz para determinar cada uno de los aspectos descritos anteriormente, además estudios fisiológicos, determinar el tipo de peptidoglicano, realizar pruebas de correlación de la composición de la pared celular y a nivel molecular, mediante el análisis del contenido y relación de guanina-citosina presente en el ADN. Principalmente, las técnicas moleculares han aportado al avance en la clasificación bacteriana en la actualidad y los diferentes métodos de clasificación han surgido debido a la gran variedad dentro de la familia *Actinomycetaceae*, especialmente dentro del género *Streptomyces*, el cual difiere mucho en su morfología, fisiología, bioquímica y actividades como productores de antibióticos (Taddei *et al.*, 2006; El-Tarabily & Sivasithamparam, 2006; Franco-Correa, 2009).

Específicamente dentro de los actinomicetos, el género *Streptomyces* que se compone de un gran número de especies, ha presentado problemas en cuanto a su clasificación, ya que no se ha establecido un único método para llegar a su identificación (Ho *et al.*, 2007). Por esta razón, es importante establecer parámetros definidos en cuanto a la caracterización morfológica y fisiológica, de los actinomicetos como la estructura y fragmentación del micelio, formación de estructuras de reproducción, crecimiento en diferentes medio de cultivo, entre otros, mencionados anteriormente, para trabajar con las especies que aún no han sido reportadas.

3.4 LOS ACTINOMICETOS COMO AGENTES DE CONTROL BIOLÓGICO

Estudios han demostrado que la supresión de patógenos se puede producir en el suelo por parte del antagonista, cuando tanto el patógeno como el antagonista se introducen en el suelo antes de la siembra de los cultivos a proteger, seguido de un periodo de incubación, logrando así un biocontrol eficaz. Debido a esto se han realizado estudios en los cuales microorganismos

como hongos y bacterias han demostrado la capacidad de controlar patógenos, al igual que los actinomicetos, siendo este un tema de interés para generar investigaciones y explotar el uso de los actinomicetos como agentes controladores de patógenos (Gao & Huang, 2009, Hassanin, *et al.*, 2007).

Dentro de las propiedades de los actinomicetos como controladores biológicos, se encuentra la capacidad de producir metabolitos nematocidas (Hong *et al.*, 2006), controlando uno de los patógenos más importantes, *Meloidogyne* spp, organismo que ha generado grandes pérdidas económicas en China, debido a que afecta el rendimiento de cultivos de hortalizas, plantas medicinales, plantas oleaginosas, frutales, té y tabaco; el control de este patógeno está limitado a la aplicación de nematocidas, que además de ser costosos son perjudiciales para el medio ambiente y la salud humana. De igual manera en Nueva Zelanda los nemátodos se encuentran causando grandes pérdidas. Sin embargo, en este país no existen muchos reportes acerca de los beneficios en cuanto al control de nemátodos por parte de los actinomicetos y la abundancia de estos microorganismos (Hong *et al.*, 2006; Hong *et al.*, 2009; Traag & Wezel, 2008; Ruanpanun *et al.*, 2010; Sun *et al* 2006; Khamna *et al.*, 2010; Yang *et al* 2007).

Además de controlar nemátodos, los actinomicetos controlan otro tipo de patógenos como *Fusarium oxysporum*, *Colletotrichum gloeosporioides*, *Colletotrichum musae*, *Cladosporium fulvum*, *Stenocarpella maydis*, *Phytophthora*, *Rhizoctonia* sp, *Curvularia eragrostides* entre otros, reportados en la literatura, a través de la producción metabolitos secundarios y primarios como antibióticos y enzimas extracelulares (Yucel & Yamac, 2010; Bressan & Figueire, 2005; Hamdali *et al.*, 2008 c).

La mayoría de los estudios reportan dentro de los actinomicetos el género *Streptomyces*, debido a que predominan en el suelo, son de fácil aislamiento y han sido de gran interés industrial en cuanto a la producción de antibióticos, área en la cual se han enfocado muchas investigaciones. Para ello, se han llevado a cabo estudios taxonómicos y morfológicos, identificando a *Streptomyces* como el género más destacado en la producción de metabolitos secundarios y control biológico, demostrando la capacidad de este género para

inhibir el crecimiento micelial y la germinación de esporas de hongos fitopatógenos. Teniendo en cuenta los requerimientos para el crecimiento del microorganismo, tales como el pH, temperatura y la disponibilidad de nutrientes, son factores que pueden interferir en la producción de metabolitos y que además difieren de manera relativa entre especies, aunque sin importar las condiciones, el género *Streptomyces* predomina como antagonista. Mientras que otros géneros de actinomicetos son poco reportados en la literatura como agentes de control biológico, dentro de los cuales se encuentran: *Actinomadura* sp., *Microbispora* sp., *Micromonospora* sp., *Nocardia* sp., *Nonomurea* sp., *Actinoplanes*, *Pseudonocardia*, *Streptosporangium*, *Thermoactinomyces* y *Thermomonospora* (Fermino *et al.*, 2009, Verma *et al.*, 2009, Loqman, *et al.*, 2008).

Debido a la aplicación de fertilizantes químicos, herbicidas, pesticidas, que se encuentran afectando la agricultura, por su aplicación directa al suelo; se ha demostrado que en cuanto al uso de químicos para combatir las plagas, solo el 0.1% realiza su función, mientras el 99% se encuentra afectando el medio ambiente y las propiedades del suelo, ya que se acumulan, afectando de manera indirecta el desarrollo de las plantas (Zaidi *et al.*, 2006; Ahemad & Khan, 2010; Srinivasan & Mathivanan, 2009; Albarracín, 2005). El uso de fungicidas, como el bromuro de metilo, que se ha incrementado, ha provocado la contaminación del medio ambiente y aunque se ha prohibido su uso en varios países, esta práctica es considerada aún como una alternativa para combatir patógenos que se encuentran afectando la producción de determinados cultivos (Ezziyyani *et al.*, 2007; Bressan & Figueire, 2005; Jiun-Ya *et al.*, 2008; Jayasinghe & Parkinson, 2008; Ibrahim *et al.*, 2006; Terkina *et al.*, 2006; Ruanpanun, *et al.*, 2010). Mientras que los actinomicetos ayudan a degradar los contaminantes ambientales, no obstante, el uso de estos microorganismos en sustitución de dichos compuestos químicos nocivos es limitado. Por lo tanto, el estudio y uso de actinomicetos se convierte en una alternativa biológica para el control de patógenos, evitando el uso de fungicidas e incrementando el crecimiento y rendimiento de diferentes cultivos,

protegiendo el medio ambiente (Albarracín *et al.*, 2005, Anandham, *et al.*, 2007).

3.5 PROMOCIÓN DE CRECIMIENTO VEGETAL

Existe un grupo de bacterias relacionadas con la rizosfera, capaces de colonizar la raíz de la planta, de esta manera se encuentran generando efectos benéficos sobre el crecimiento de la planta, actuando en el ciclo de nutrientes y como agentes de control biológico (Madhaiyan *et al.*, 2009, Boiero, *et al.*, 2007). Dichos microorganismos se caracterizan por presentar tres propiedades importantes como: la colonización de la raíz, sobrevivencia y multiplicación en la rizosfera y promoción del crecimiento de las plantas. Debido a las propiedades mencionadas anteriormente, este grupo de microorganismos se ha denominado rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal: PGPR (acrónimo del inglés *Plant Growth Promoting Rhizobacteria*) (Barea *et al.* 2005; Yao *et al.*, 2010; Glick *et al.*, 2007; El-Tarabily, 2006; El-Tarabily, 2008).

Debido al gran aporte de las PGPR, ha sido objeto de estudio durante años, al igual que los actinomicetos, microorganismos a los cuales se les ha atribuido diferentes actividades que pueden ubicarlos dentro del grupo de las PGPR (Franco-Correa, 2009; Shoebitz *et al.*, 2009; Ravindra & Sakthivel, 2006). Los actinomicetos son microorganismos efectivos en cuanto a la producción de compuestos involucrados en el área de control biológico y en la promoción del proceso de crecimiento y desarrollo vegetal. Se destacan por la producción de giberelinas, ácido indol acético y sideróforos, demostrando que al igual que las PGPR se encuentran interactuando con las plantas, involucrándose en procesos de crecimiento vegetal.

Las PGPR desarrollan funciones para la planta como la protección de la raíz contra la infección de patógenos, mejoran la disponibilidad de nutrientes para las plantas a través de la solubilización de hierro, fosfato y la fijación de nitrógeno atmosférico, además estimulan la producción de sustancias

reguladoras de crecimiento, como citoquininas, giberelinas y auxinas. A partir de la producción de sustancias reguladoras de crecimiento, se estimula el engrosamiento de la raíz en la planta, aumentando la capacidad de absorción de agua, nutrientes y tolerancia a condiciones adversas como la sequía (Gravel *et al.* 2007; Madhaiyan *et al.* 2009; Shoebitz *et al.*, 2009; Kai & Piechulla 2009; Ahmadzahed & Tehrani 2009; Hernández *et al.* 2009).

Dentro de las auxinas se encuentra el ácido indol acético (AIA), asociado con el crecimiento y morfología de la raíz, incrementa el proceso de división celular, lo cual conlleva a aumento de tamaño de frutos y hojas (Franco-Correa, 2009). El ácido indol acético se ha reportado como la principal forma natural de auxina, la cual regula procesos celulares básicos como división celular, elongación y diferenciación, participa en el desarrollo del embrión, del fruto, diferenciación del tejido vascular y el crecimiento. No obstante la producción de ácido indol acético en grandes cantidades inhibe el crecimiento de la raíz en lugar de promoverlo, además se conoce poco acerca de su metabolismo, señalización y transporte (Zhao, 2010; Shrivastava, 2008). Estudios realizados por El-Tarabily *et al.* 2008; Hamdali, 2008 (a) & Gravel *et al.* 2007, demostraron la capacidad que poseen los actinomicetos para mejorar el crecimiento de plantas, mediante la producción de ácido indol acético. Sin embargo, son pocos los estudios reportados, lo cual genera la necesidad de promover la investigación en esta área y demostrar a través de estudios rigurosos, el papel del ácido indol acético producido por los actinomicetos como promotor de crecimiento vegetal, enfatizando sus aplicaciones.

Las giberelinas son reguladores de crecimiento y desarrollo vegetal, sintetizados a través de vías complejas, participan en diversos aspectos del crecimiento y desarrollo vegetal como la germinación, desarrollo de semillas, hojas, flores y elongación del tallo y raíz, incrementando la capacidad de absorción de nutrientes por parte de la planta (Yamaguchi, 2008). Los géneros *Actinomyces* spp. y *Nocardia* spp., han sido reportados en la literatura como actinomicetos productores de giberelinas (Zhao, 2010; El-Tarabily & Sivasithamparam, 2006).

Las PGPR facilitan y promueven la disponibilidad de nitrógeno y fósforo, nutrientes esenciales para el crecimiento y desarrollo de la planta, a través de la solubilización de fosfatos y fijación del nitrógeno, reduciendo así la necesidad de aplicación de fertilizantes químicos (Gravel *et al.*, 2007).

Las PGPR se pueden clasificar de acuerdo con su mecanismo de acción como indirecto o directo. Se define como mecanismo indirecto, cuando se está ejerciendo una actividad de control biológico, cuyo fin es limitar la proliferación de patógenos que se encuentran afectando a la planta, a través de la producción de antibióticos o la biosíntesis de sustancias como bacteriocinas y catecolaminas. Este mecanismo también es denominado en la literatura de acuerdo a su efecto benéfico como propiedad fitoestimuladora (Cassan *et al.*, 2009; Chaves *et al.*, 2009, Anandham, *et al.*, 2007). En cuanto al mecanismo directo, este hace referencia al aporte de nutrientes a la planta cuando realizan funciones entre las cuales se incluyen: fijación de nitrógeno, solubilización de fosfato y hierro, biosíntesis de aminoácidos, producción y liberación de moléculas como ácido indol acético, zeatina, ácido giberélico y ácido abscísico, productos que estimulan diferentes procesos fisiológicos en la planta, denominado como propiedad biofertilizante, relacionado con el crecimiento y desarrollo vegetal (Cassan *et al.*, 2009; Anandham *et al.*, 2007).

Dentro de un gran número de estudios divulgados, se han demostrado los diferentes aportes y beneficios que ofrecen las PGPR, a partir de la inoculación de microorganismos como *Bacillus* sp, *Paenibacillus polymyxa* y *Pseudomonas putida*, en cultivos de remolacha azucarera, se evidenció un mayor crecimiento y peso de la planta, hoja y raíz, además de un incremento en la cantidad de azúcar en el fruto de las plantas inoculadas con PGPR que en las que no fueron inoculadas (Cakmakci *et al.*, 2006; Ravnskov *et al.*, 2006; Yao *et al.*, 2010).

Existen numerosos géneros como *Streptomyces* sp. *Azotobacter* sp. *Azospirillum* spp, *Pseudomonas fluorescens*, *Pseudomonas putida*, entre otras, que han demostrado en cultivos de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.), tomate

(*Lycopersicon esculentum Mill.*), trigo, sorgo y maíz, efectos benéficos en la obtención de un aumento significativo en la concentración de fósforo disponible en el suelo y niveles de sodio, potasio, nitrógeno, magnesio, hierro y zinc en raíces y hojas de las plantas inoculadas (El-Tarabily *et al.*, 2008; El-Tarabily, 2008; Hamdali *et al.*, 2008 a; Cakmakci *et al.*, 2006; Singh *et al.*, 2008).

Por otro lado, se han realizado estudios que consisten en someter diferentes plantas de guisantes a los efectos tóxicos de los insecticidas, los cuales se acumulan en el suelo, afectando la densidad y actividad de las enzimas y de los microorganismos presentes, lo que conduce a la pérdida en la fertilidad del suelo. Sin embargo, se demostró que una vez inoculadas las plantas con PGPR, presentaron una reducción significativa en los niveles y efectos tóxicos del insecticida. Además, se ha comprobado un aumento en el crecimiento de plantas de guisantes, leguminosas, tomate, entre otras. De igual manera, estudios relacionados con las propiedades de las PGPR como agentes de control biológico, demuestran la capacidad de estos microorganismos para inhibir la proliferación y enfermedades causadas por fitopatógenos (Ahemad & Khan, 2010; Anandham *et al.*, 2007; El-Tarabily, 2008; El-Tarabily & Sivasithamparam, 2006).

Estudios publicados demuestran la capacidad que tienen numerosos microorganismos como promotores de crecimiento vegetal, y su aporte a la agricultura, lo cual genera interés y los convierte en foco de numerosas investigaciones, considerándolos como una alternativa biológica que contribuye al buen desarrollo agrícola y mantenimiento del medio ambiente. Cabe resaltar que al igual que en el área de control biológico, muchos de los estudios realizados acerca de los actinomicetos como promotores de crecimiento vegetal están enfocados al estudio del género *Streptomyces* y son pocos los reportados en otros géneros (Ahmadzadeh & Tehrani, 2009; Anandham, *et al.*, 2007; Cassan *et al.*, 2009; Kai & Piechulla 2009; Ahemad & Khan, 2010; Han, *et al.*, 2008; Perrig, *et al.* 2007; Franco-Correa, 2009; Ravindra & Sakthivel, 2006; El-Tarabily & Sivasithamparam, 2006; El-Tarabily, *et al.*, 2008; Zaidi *et al.*, 2006).

3.5.1. ACTINOMICETOS SOLUBILIZADORES DE FÓSFORO

El fósforo es uno de los elementos que limita el crecimiento de las plantas en muchos suelos agrícolas, ya que a pesar de encontrarse de manera abundante en el suelo, el fósforo soluble se encuentra en baja concentración y se puede precipitar fácilmente al reaccionar con iones como calcio, hierro o aluminio (Franco-Correa, 2008). De esta manera, su disponibilidad es limitada para las plantas. Como consecuencia de lo anterior, la mayoría de suelos deben ser mejorados con la aplicación de fertilizantes (El-Tarabily & Sivasithamparam, 2006; Hamdali, 2008 b), en busca de suplir la necesidad de fósforo por parte de la planta. Sin embargo, los fertilizantes son considerados como altamente contaminantes (Shigak *et al.*, 2006; Hamdali *et al.*, 2008 a), por lo cual es necesario revisar la aplicación de estrategias novedosas que ayuden a reducir el uso fertilizantes y sus efectos negativos.

Algunos microorganismos solubilizan el fósforo insoluble mediante la producción de ácidos orgánicos, fosfatasas y quelación (Johnson & Loeppert., 2006). En Colombia, se han realizado diversos estudios sobre el aislamiento y evaluación de este tipo de microorganismos, reportando datos que demuestran el gran potencial de estos con respecto a la solubilización de fósforo (Bobadilla y Rincón, 2008).

En muchos lugares se utiliza la roca fosfórica como fertilizante en la agricultura convencional; la cual al ser reducida a partículas finas libera elementos como fósforo, aluminio, magnesio, sodio, hierro. A pesar de ser una alternativa de fertilización natural, su solubilización es demasiado lenta para satisfacer las necesidades de las plantas. Sin embargo, existen estudios que demuestran habilidades de los actinomicetos para solubilizar la roca fosfórica (El-Tarabily & Sivasithamparam, 2006; Fankem *et al.*, 2006).

Hamdali *et al* (2009), afirma que actinomicetos que han sido aislados de minas de roca fosfórica (RP), son capaces de utilizar la roca fosfórica como única fuente de fósforo. Los actinomicetos a través de la descomposición de las rocas, generan la movilización de nutrientes esenciales como fósforo y metales

como Na, K, Mg, Ca, Mn, Fe, Cu, Zn, Co, y Ni, a partir de la producción de metabolitos como ácidos orgánicos, por esta razón, estos microorganismos desempeñan un papel importante en ciclos biogeoquímicos de nutrientes esenciales (Albarracín *et al.*, 2005).

Para lograr el desarrollo de una agricultura sostenible es necesario establecer una alternativa de reducción en el uso de fertilizantes con la sustitución de este por productos naturales y fortalecer el estudio de los actinomicetos como una aplicación tecnológica en el área de la biotecnología (Ventura *et al.*, 2007).

3.5.2. PRODUCCIÓN DE SIDERÓFOROS

Los sideróforos son compuestos de bajo peso molecular, producidos por microorganismos que se encuentran en el suelo de manera significativa, actúan como quelante férrico en respuesta a una baja concentración de hierro y a las limitaciones en cuanto a su disponibilidad. Se han reportado en la literatura dos clases de sideróforos, los de tipo catecol e hidroxamato, producidos por especies de *Streptomyces* (Dimkpa *et al.*, 2008; Macagnan *et al.*, 2008).

El hierro es un elemento importante involucrado en diferentes procesos celulares de los microorganismos como el transporte de oxígeno, respiración, fijación de nitrógeno y síntesis de ADN. Sin embargo, el hierro en altas concentraciones es tóxico, debido a esto, es importante mantener el equilibrio adecuado de este elemento entre la toxicidad y la deficiencia, razón por la cual los microorganismos producen sideróforos, que son utilizados para la captación y almacenamiento del hierro, aumentando la disponibilidad de dicho elemento para sí mismo (Franco-Correa, 2008; Ravindra & Sakthivel, 2006).

Por otro lado la producción de sideróforos aumenta la disponibilidad del hierro para la planta, característica descrita en la literatura como mecanismo directo, ya que influye de manera directa en su crecimiento, mientras reduce la disponibilidad del elemento para patógenos que se pueden encontrar en la rizosfera, compitiendo por el hierro, característica descrita como mecanismo

indirecto. De esta manera los microorganismos que producen sideróforos, son considerados además de promotores de crecimiento vegetal como agentes de control biológico (Dimkpa *et al.*, 2008; Barea *et al.* 2005).

Estudios hallados demuestran que los géneros más destacados de actinomicetos en la producción de sideróforos son *Streptomyces*, *Nocardia*, y *Arthrobacter*. Se ha reportado el control de patógenos como *Alternaria* sp, *Colletotrichum gloeosporioides* sp, *Fusarium* sp y *Pythium* sp. Sin embargo, El-Tarably & Sivasithamparam (2006), afirman que la producción de sideróforos por parte de los actinomicetos que no pertenecen al género *Streptomyces*, no se han reportado como mecanismo de control biológico (Ruanpanun *et al.*, 2010; Franco-Correa, 2008; Khamna *et al.*, 2009 (a); Dimkpa *et al.*, 2008; Macagnan *et al.*, 2008).

4. OBJETIVOS

4.1. OBJETIVO GENERAL

Revisar las diferentes actividades desarrolladas por los actinomicetos como promotores de crecimiento vegetal a partir de una revisión de artículos de literatura actualizada. (Publicaciones entre 2005 y 2010).

4.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Revisar las propiedades de los actinomicetos reportada en la literatura actualizada
- Reconocer la función de las sustancias promotoras de crecimiento vegetal producidas por los actinomicetos
- Identificar en la literatura los diferentes usos y aplicaciones de los actinomicetos como promotores de crecimiento vegetal.

5. METODOLOGÍA

Se realizó la búsqueda exhaustiva, selección y lectura de artículos científicos y libros relacionados, basado en los aportes de Gálvez 2007.

La búsqueda de bibliografía se efectuó de manera electrónica en las siguientes bases de datos: ISI Web of Science, Science direct, AGRIS, Agriculture Journal, Annual Reviews, Springerlink, Art Full Text, NCBI y Google académico. Utilizando criterios como palabras claves: actinomicetos, promoción de crecimiento vegetal, solubilizadores de fosfato, biocontrol, antagonistas, control biológico, quitinasas, ácido indol acético, sideróforos, giberelinas, taxonomía, identificación, morfología.

Posteriormente y para realizar la selección de artículos se tuvieron en cuenta los siguientes criterios de inclusión/exclusión: publicaciones realizadas en los últimos cinco años (2005-2010), artículos en inglés (preferiblemente), estudios y aplicaciones de los actinomicetos en el área agrícola. Para lograr una búsqueda más concisa y objetiva.

La valoración de la calidad de los artículos se determinó buscando en cada uno de ellos la información referente a los estudios de los actinomicetos, haciendo énfasis en el contenido de los parámetros de interés, (palabras claves) y determinando por último si la información cubre con las necesidades requeridas para llevar a cabo la presente revisión, luego se relacionó la información adquirida para poder evidenciar los diferentes estudios, usos y aplicaciones de los actinomicetos reportados en la literatura, en el presente trabajo, toda la información hallada fue almacenada según el año de publicación y tema central. Finalmente a los artículos obtenidos en ISI Web of Science, se les calculó el factor de impacto, a través de un valor que la base de datos asignó a cada una de las revistas, según su reconocimiento y artículos publicados en ella, se determinó la revista con mayor impacto.

6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Según los artículos analizados se encontró que la mayoría están enfocados en el área de control biológico (Figura 1), esto se debe principalmente a las diversas propiedades como la producción de quitinasas y mecanismos como antibiosis, que poseen los actinomicetos como agentes biocontroladores, además de la amplia distribución y diversidad de patógenos que se encuentran afectando diferentes cultivos. Por otro lado, el interés del estudio acerca de los actinomicetos como controladores biológicos radica en la necesidad de crear productos como biofertilizantes a partir de estos microorganismos.

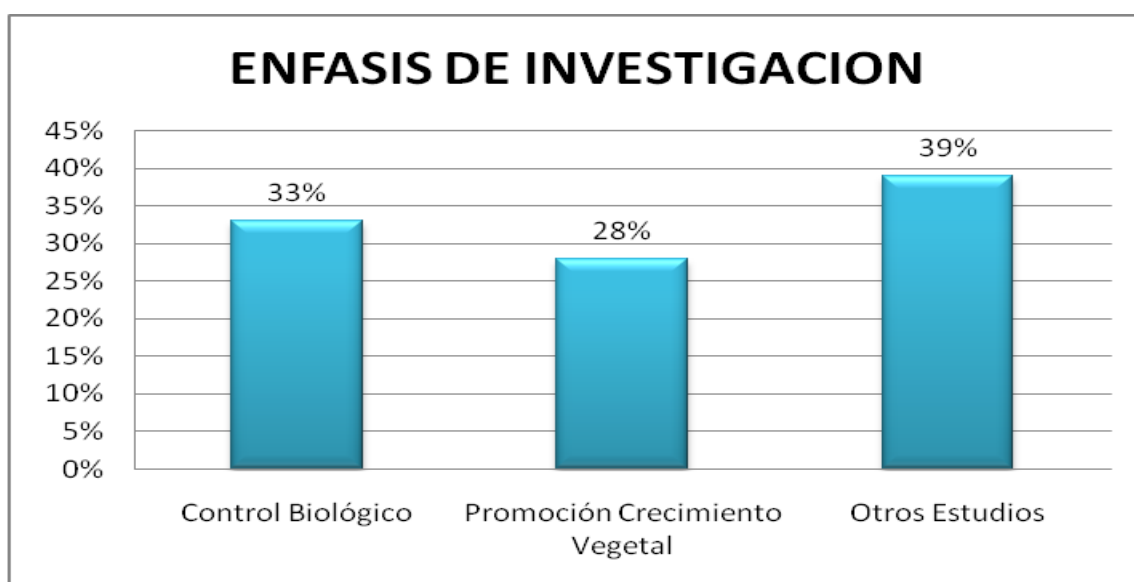


Figura 1. Reportes analizados de 2005 a 2010, distribuidos según el énfasis de investigación

Como se muestra en la Figura 2, el género más reportado en la literatura es *Streptomyces* spp, corresponde al 54% de la bibliografía consultada, que hace énfasis en dicho género, debido al gran a la producción de metabolitos secundarios con interés industrial, a la facilidad de su aislamiento y a la abundancia con la que se encuentra en diversos hábitats, características afirmadas por Bressan & Figueire (2005), Jayasinghe & Parkinson (2008),

Fermino *et al* (2009) y Ho *et al* (2007). *Streptomyces* se podría considerar como microorganismo altamente versátil, ya que se ha aislado de la mayoría de los suelos sin importar el contenido de materia orgánica y pH. Se ha reportado su crecimiento a temperaturas de hasta 50°C, contrario a lo reportado en la literatura en cuanto a los requerimientos de crecimiento para el microorganismo. Además a través de esta revisión de literatura se ha comprobado que existen pocos reportes de otros géneros de actinomicetos, debido a la falta de investigación y de parámetros establecidos en el área de clasificación de dichos microorganismos que permitan la identificación de género y especie, lo cual puede ser considerado un campo relativamente inexplorado en la investigación de los actinomicetos.

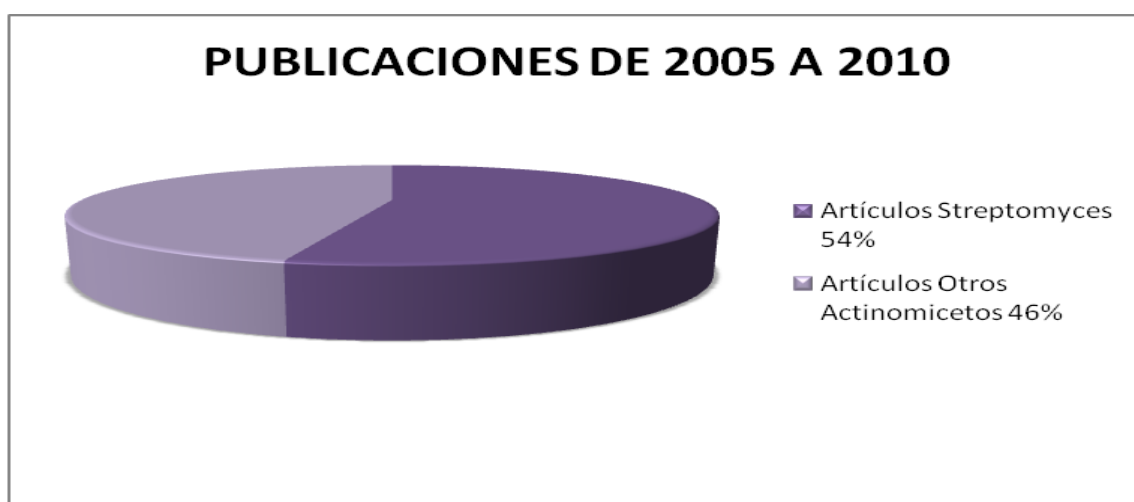


Figura 2. Reportes analizados de 2005 a 2010

Por otro lado, a partir de la revisión bibliográfica, se encontró que la mayoría de estudios en los últimos cinco años se ha realizado en China, India y Japón (figura 3), que corresponden al 36% de los artículos revisados, resultado que podría atribuirse al interés de la cultura oriental por la búsqueda de lo plenamente natural, considerando a los actinomicetos como una alternativa biológica y natural que no afecta el medio ambiente y la salud humana.

Además de la abundancia y diversidad con la que se encuentran los actinomicetos en estos países, lo cual facilita su estudio, manipulación y usos.

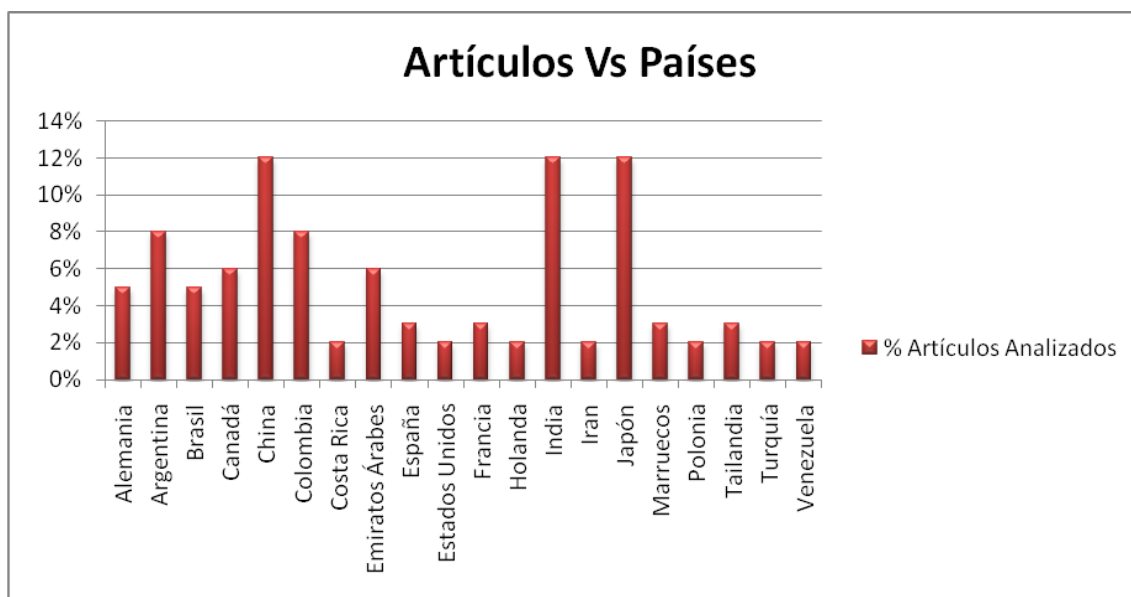


Figura 3. Países de publicaciones encontradas en las bases de datos de 2005 a 2010

Durante el período que se llevó a cabo este trabajo el año que predominó en cuanto a la realización de estudios sobre actinomicetos fue el 2009 (figura 4), el cual corresponde al 26% de los artículos revisados. Según la figura 4 se podría afirmar que a través del tiempo se observa un incremento de publicaciones relacionadas con el estudio de los actinomicetos como promotores de crecimiento vegetal. A pesar del potencial de estos microorganismos, en la actualidad no se encontraron reportes del uso y aplicación de los actinomicetos en el área biotecnológica, industrial y agrícola, en sustitución de métodos convencionales, los estudios hallados promueven su uso a futuro, a partir de las investigaciones que se desarrollan hoy en día. Tampoco se encontró un documento que recopile de manera completa y conjunta las diversas propiedades estudiadas de los actinomicetos como la producción de ácido indolacético, giberelinas, sideróforos, quitinasas y su contribución en control biológico y promoción de crecimiento vegetal, puesto que los reportes hallados hacen énfasis de manera individual en cada una de las propiedades de los actinomicetos.

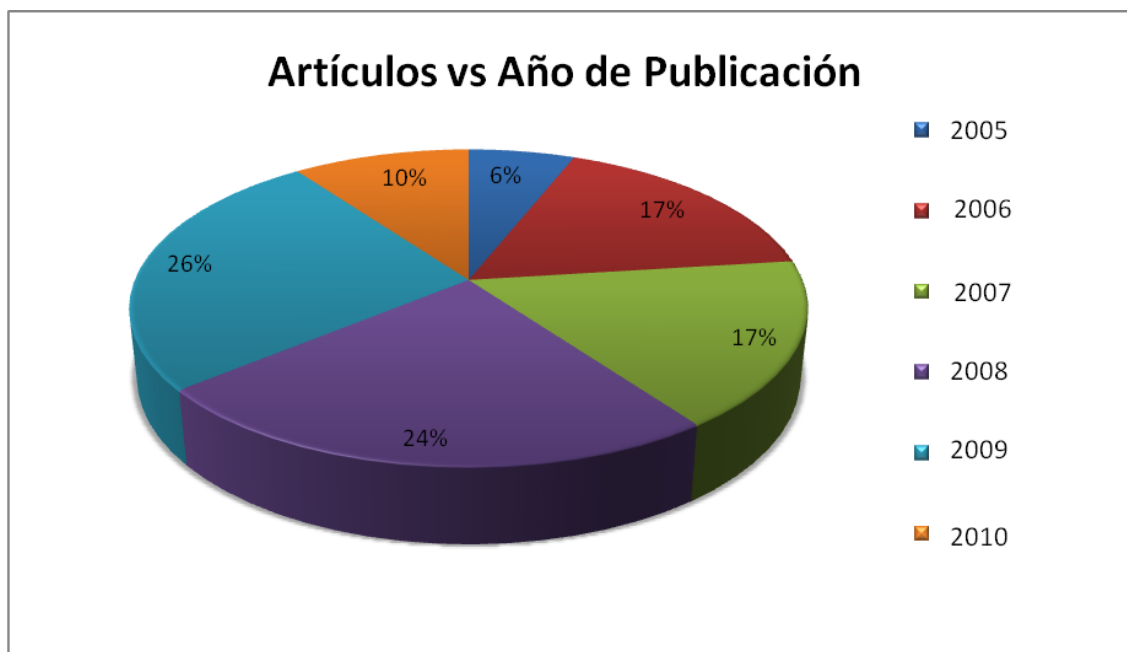


Figura 4. Año de publicación de los reportes analizados de 2005 a 2010

Respecto al número de veces que han sido citados los artículos revisados, (figura 5), se encontró, que el más citado fue el del autor Yamaguchi, con 141 veces, realizado en Japón, este dato puede relacionarse con la figura 3, reiterando que Japón es uno de los países que presenta más publicaciones en actinomicetos. También se encontraron artículos cero veces citados, en vista que los artículos consultados ninguno sobrepasa los cinco años de publicación, además no podría determinarse el número “cero” como un valor que determine la calidad del artículo, ya que es un factor que depende del impacto de la revista en la cual se haya publicado.

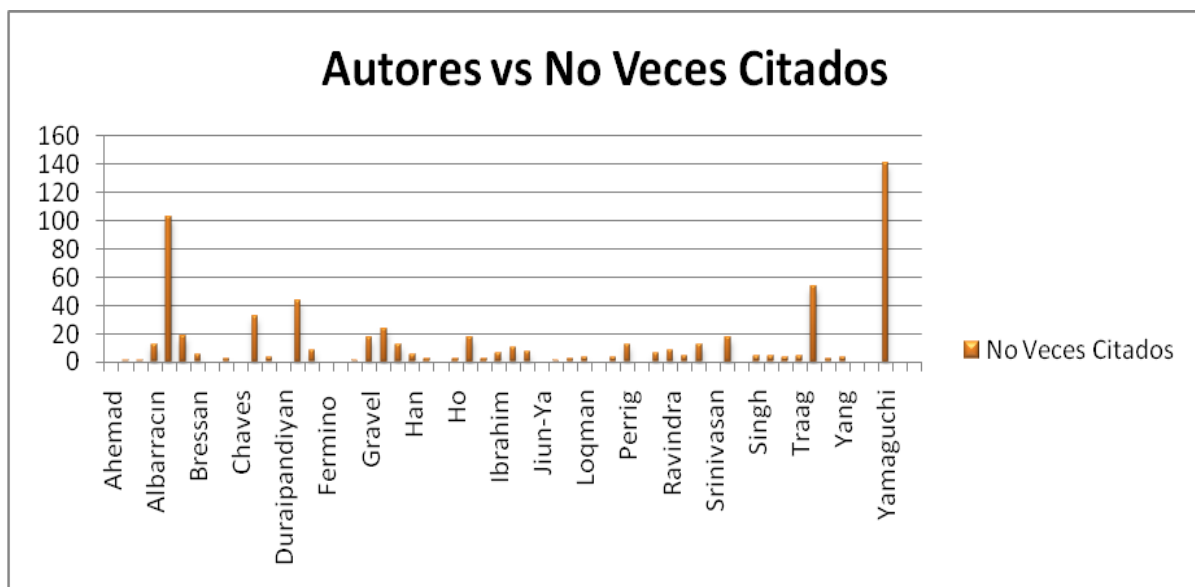


Figura 5. Número de veces citados Autores de 2005 a 2010

El 43% de las revistas consultadas pertenecían a la base de datos de ISI Web of Science, a las cuales se les calculó el índice de impacto de los últimos 5 años (Figura 6), según la base de datos. ISI Web of Science establece un valor para cada revista según el número de veces que ha sido citada y su reconocimiento, al igual que los artículos publicados en la misma, determinando así la revista con mayor impacto. Además, se relacionó el número de artículos encontrados en cada una de las revistas. Se determinó que no es proporcional el número de artículos encontrados en cada revista al impacto de la misma.

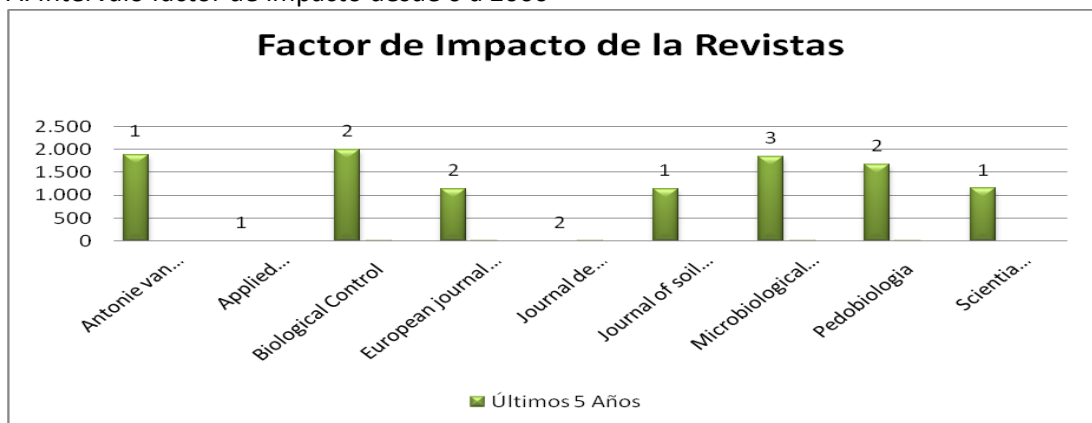
La revista de mayor impacto fue Microbiology and Molecular Biology Reviews, con 1 artículo, mientras que la de menor impacto fue Journal de Mycologie Médicale, con 2 artículos. El índice de impacto sugiere una idea de lo importante que es la revista, en cuanto a la frecuencia con que es leída o consultada, sin embargo, esto no implica que una revista sea mejor que otra.

Por otro lado, no todas las revistas consultadas para la realización de este trabajo pertenecen a la base de datos de ISI Web of Science, lo cual no hizo posible medir el factor de impacto de todas de la misma manera, se optó por

esta base de datos para determinar el factor de impacto, ya que la mayoría de las revistas y por ende artículos, se encontraron en ella.

Se busca con esta gráfica (Figura 6), demostrar que tanto las revistas como los artículos revisados para la realización de este trabajo son reconocidos y relevantes, sin afirmar necesariamente que un artículo o una revista sean mejor que otra y que cada uno de ellos fue importante para la selección de información y elaboración de esta revisión bibliográfica.

A. Intervalo factor de impacto desde 0 a 2000



B. Intervalo factor de impacto desde 2000 a 20000

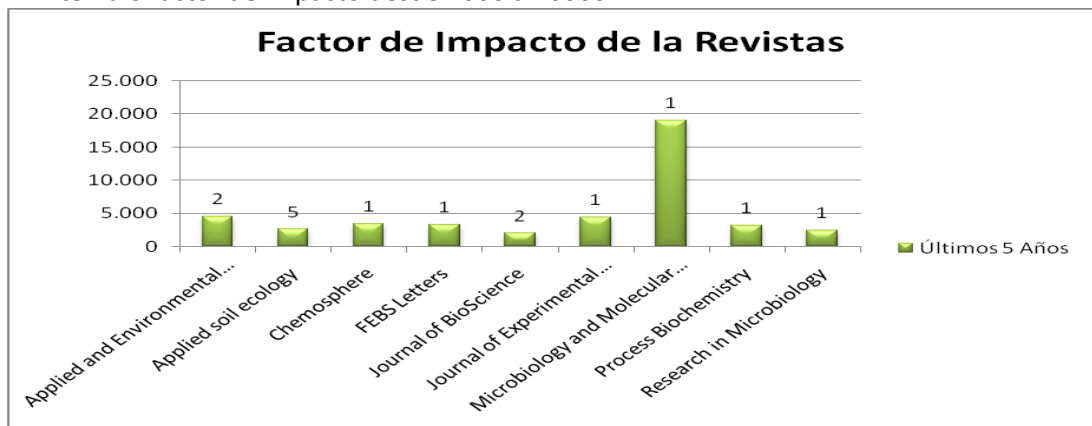


Figura 6. Factor de Impacto de las revistas en los Últimos 5 años

La información revisada para la elaboración del presente trabajo comprende las diferentes áreas en las que se destacan los actinomicetos como promotores de crecimiento vegetal. Se ha demostrado que han sido fuentes de bibliografía relevantes al igual que los autores citados en este trabajo, por su trayectoria en el estudio de los actinomicetos.

A partir del análisis de datos y debido al incremento en el estudio de los actinomicetos, cabe afirmar, que a nivel mundial se ha demostrado que en los últimos cinco años los actinomicetos son considerados como una alternativa para la sustitución del uso de fertilizantes convencionales, pesticidas, entre otras sustancias que son consideradas como nocivas para el medio ambiente.

7. CONCLUSIONES

1. Actualmente se tienen conocimientos sobre las diferentes propiedades de los actinomicetos, objeto de múltiples investigaciones, afirmando el potencial de los mismos en el área agrícola, como promotores de crecimiento vegetal y controladores biológicos.
2. El estudio de las sustancias promotoras de crecimiento vegetal producidas por los actinomicetos ha demostrado avances en la literatura actual.
3. La mayoría de las investigaciones revisadas están enfocadas en una proyección a futuro, ya que aún no se ha determinado la implementación de los actinomicetos en la actualidad.

8. RECOMENDACIONES

Debido al avance en la investigación de los actinomicetos, que actualmente son requeridos como una alternativa biológica que no es nociva para el medio ambiente, la salud humana y/o animal, además la importancia que representan en el área de investigación de la industria agrícola este documento concibe la posibilidad de llevar los estudios a la aplicación, a través del uso y explotación de los mismos.

BIBLIOGRAFÍA

Ahemad, M. & Khan, M. 2010. Comparative toxicity of selected insecticides to pea plants and growth promotion in response to insecticide-tolerant and plant growth promoting *Rhizobium leguminosarum*. Crop Protection. India. (29): 325–329.

Ahmadzadeh, M. & Tehrani, A. 2009. Evaluation of fluorescent pseudomonads for plant growth promotion, antifungal activity against *Rhizoctonia solani* on common bean, and biocontrol potential. Biological Control. Iran. (48): 101–107.

Albarracín, V., Amoroso, M. & Abate, C. 2005. Isolation and characterization of indigenous copper-resistant actinomycete strains. Chemie der Erde. Argentina. (65):145–156.

Anandham, R., Sridar, R., Nalayini, P., Poonguzhali, S., Madhaiyan, M., Tongmin. 2007. Potential for plant growth promotion in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) cv. ALR-2 by co-inoculation of sulfur-oxidizing bacteria and *Rhizobium*. Microbiological Research. Japón. 162 (2007): 139-153

Barea J.M., M.J. Pozo and C. Azcon-Aguilar.(2005).Microbial cooperation in the rizosphere. Journal of Experimental Botany. Granada, España. 56 (417):1761-1778.

Bobadilla C, Rincón S. (2008). Aislamiento y evaluación de bacterias fosfato solubilizadoras a partir de compost obtenido de residuos plaza. . Trabajo de pregrado, Facultad de ciencias, Pontificia Universidad Javeriana.

Boiero, L., Perrig D., Masciarelli, O., Penna, C., Cassán, F. & Luna, V. 2007. Phytohormone production by three strains of *Bradyrhizobium japonicum* and possible physiological and technological implications. Applied Microbiology and Biotechnology. Argentina. (74):874-880

Bressan, W. & Figueire, J. 2005. Biological Control of *Stenocarpella maydis* in Maize Seed with Antagonistic *Streptomyces* sp. Isolates. *Journal of Phytopathology. Brasil.* (153): 623–626.

Cardona, G., Peña, P y Ruiz, M. 2009. Comunidades de hongos actinomicetos en tres tipos de vegetación de la Amazonia colombiana: abundancia, morfotipos y el gen 16s ADNr. *Rev. Biol. Trop. Colombia.* (57): 1119-1139.

Cassan, F., Maiale, S., Masciarelli, O., Vidal, A., Luna, V. & Ruiz, O. 2009. Cadaverine production by *Azospirillum brasilense* and its possible role in plant growth promotion and osmotic stress mitigation. *European Journal of Soil Biology. Argentina.* (45):12 - 19.

Chaves, N., Pocasangre, L., Elango, F., Rosales, F. & Sikora, R. 2009. Combining endophytic fungi and bacteria for the biocontrol of *Radopholus similis* (Cobb) Thorne and for effects on plant growth. *Scientia Horticulturae. Costa Rica.* (122): 472–478.

Cakmakci, R., Donmez, F., Aydın, A. & Sahin, F. 2006. Growth promotion of plants by plant growth-promoting rhizobacteria under greenhouse and two different field soil conditions. *Soil Biology and Biochemistry. Turquía.* (38): 1482–1487.

Dimkpa, C., Svatos, A., Merten, D., Buchel, G & Kothe, E. 2008. Hydroxamate siderophores produced by *Streptomyces acidiscabies* E13 bind nickel and promote growth in cowpea (*Vigna unguiculata* L.) under nickel stress. *Canadian Journal of Microbiology. Canadá* (54): 163–172.

Duraipandiyan, V., Sasi, A.H., Islam, V.I.H., Valanarasu, M., and Ignacimuthu, S. 2010. Antimicrobial properties of actinomycetes from the soil of Himalaya. *Journal de Mycologie Médicale. India.* (20): 15-20

El-Tarabily KA (2006) Rhizosphere-competent isolates of streptomycete and non-streptomycete actinomycetes capable of producing cell-wall degrading enzymes to control *Pythium aphanidermatum* damping-off disease of cucumber. *Canadian Journal of Botany. United Arab Emirates.* (84):211–222

El-Tarabily KA, Nassar, A. & Sivasithamparam K.,2008 Promotion of growth of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in a calcareous soil by a phosphate-solubilizing, rhizosphere-competent isolate of *Micromonospora endolithica*. *Applied Soil Ecology. United Arab Emirates.* (39): 161 – 171

El-Tarabily KA & Sivasithamparam K (2006) Non-streptomycete actinomycetes as biocontrol agents of soil-borne fungal plant pathogens and as plant growth promoters. *Soil Biology and Biochemistry. United Arab Emirates.* (38):1505–1520

El-Tarabily KA. (2008). Promotion of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plant growth by rhizosphere competent 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid

deaminase-producing streptomycete actinomycetes. *Plant Soil*. United Arab Emirates. (308):161–174

Ezziyyani, M., Requena, M., Gilabert, C. & Candela, M. 2007. Biological Control of *Phytophthora* Root Rot of Pepper Using *Trichoderma harzianum* and *Streptomyces rochei* in Combination. *Journal of Phytopathology*. España. (155): 342–349.

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

Fermino Soares, A., Sousa, C. & Garrido, M. 2009. Streptomyces antagonism against *Cladosporium fulvum* Cooke and *Fusarium oxysporium* f.sp. lycopersici. *Ciencia Rural*. Brasil. (39):1897-1900.

Franco-Correa, M., Gómez-Méndez, D., Castro-Medina, N., Rendón-Ruiz, M. 2008. Polihidroxialcanoatos en actinomicetos nativos de suelos Colombianos. *Revista Peruana de Biología*. 16(1): 115- 118

Franco-Correa, M. (2009). Utilización de los actinomicetos en procesos de biofertilización. *Revista Peruana de Biología*. 16 (2): 239-242.

Gao, P. & Huang, Y. 2009. Detection, Distribution, and Organohalogen Compound Discovery Implications of the Reduced Flavin Adenine Dinucleotide-Dependent Halogenase Gene in Major Filamentous Actinomycete Taxonomic Groups. *Applied and Environmental Microbiology*. China. (75): 4813–4820.

Gravel, V., Antoun, H. & Tweddell, R. 2007. Growth stimulation and fruit yield improvement of greenhouse tomato plants by inoculation with *Pseudomonas putida* or *Trichoderma atroviride*: Possible role of indole acetic acid (IAA). *Soil Biology and Biochemistry*. Canadá. (39): 1968–1977.

Glick BR, Todorovic B, Czarny J, Cheng Z, Duan J & McConkey B (2007) Promotion of plant growth by bacterial ACC deaminase. *Critical Reviews in Plant Science*. Canadá. (26):227–242

Hamdali, H., Bouizgarnea, B., Hafidi, M., Lebrhic, A., Virolleb, M. & Ouhdouch, Y. 2008 (a). Screening for rock phosphate solubilizing Actinomycetes from Moroccan phosphate mines. *Applied Soil Ecology*. Marruecos. (38): 12 - 19.

Hamdali, H., Hafidi, M., Virolle, M. & Ouhdouch, Y. (2008) (b) .Rock phosphate-solubilizing Actinomycetes: screening for plant growth-promoting activities. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. Marruecos.(24):2565–2575.

Hamdali, H., Hafidi, M., Virolle, M. & Ouhdouch, Y. (2008) (c). Growth promotion and protection against damping-off of wheat by two rock phosphate

solubilizing actinomycetes in a P-deficient soil under greenhouse conditions. *Applied Soil Ecology*. Marruecos.(4 0): 51 0 – 51 7

Hamdali, H., Smirnov, A., Esnault, C., Ouhdouch, & Viroille, M. 2009. Physiological studies and comparative analysis of rock phosphate solubilization abilities of Actinomycetales originating from Moroccan phosphate mines and of *Streptomyces lividans*. *Applied Soil Ecology*. Francia. (1329): 1- 8.

Han, Y., Li, Z., Miao, X & Zhang, F. 2008. Statistical optimization of medium components to improve the chitinase activity of *Streptomyces* sp. Da11 associated with the South China Sea sponge *Craniella australiensis*. *Process Biochemistry*. China. (43): 1088–1093.

Hassanin M., El-Mehalawy, A., Hassanin, N. & Zaki, S. 2007. Induction Of Resistance And Biocontrol Of *Rhizoctonia* In Cotton Damping-off Disease By Rhizosphere Bacteria And Actinomycetes .*The Internet Journal of Microbiology*. 3 (2).

Hernández, J., de-Bashan, L., Rodríguez, D., Rodríguez & Bashan, Y. 2009. Growth promotion of the freshwater microalga *Chlorella vulgaris* by the nitrogen-fixing, plant growth-promoting bacterium *Bacillus pumilus* from arid zone soils.*Europea. Journal of Soil Biology*. Bogotá, Colombia.(45): 88 – 9 3.

Ho, S., Eun, J., Hyun, J., Keun, H., Young,H., Chang, J., Jin, W. & Bum, J. 2007. Differentiation of *Streptomyces* spp. which cause potato scab disease on the basis of partial rpoB gene sequences. *Systematic and Applied Microbiology*. Japón. (30): 401 – 407.

Hong Sun, M., Gao, L., Shi, Y., Li, B. & Liu, X.2006. Fungi and actinomycetes associated with *Meloidogyne* spp. Eggs and females in China and their biocontrol potential. *Journal of Invertebrate Pathology*. China. (93): 22–28.

Hong, J.,Hui Gao, A., Yi Xie, Q., Gao, H., Zhuang, L., Lin, H., Yu, H., Li, J., Yao, X., Goodfellow, M. & Ruan, J. 2009. Actinomycetes for Marine Drug Discovery Isolated from Mangrove Soils and Plants in China. *Marine Drugs*. China. (7): 24-44.

Ibrahim, E. Arenskotter, M., Luftmann, H. & Steinbuchel, A. 2006. Identification of Poly(cis-1,4-Isoprene) Degradation Intermediates during Growth of Moderately Thermophilic Actinomycetes on Rubber and Cloning of a Functional lcp Homologue from *Nocardia farcinica* Strain E1. *Applied and Environmental Microbiology*. Alemania. (72): 3375–3382.

Joo, G. 2005. Purification and characterization of an extracellular chitinase from the antifungal biocontrol agent *Streptomyces halstedii*. *Biotechnology Letters*. Japón. (27): 1483–1486.

Jayasinghe, D. & Parkinson, D. 2008. Actinomycetes as antagonists of litter decomposer fungi. *Applied Soil Ecology*. Canadá. (38): 109-118.

Jiun-Ya, W., Jenn-Wen, H., Hsin-Der, S., Wei-Chen, L. & Yung-Chuan, L. 2008. Optimization of cultivation conditions for fungichromin production from *Streptomyces padanus* PMS-702. *Journal of the Chinese Institute of Chemical Engineers*. China. (39) 67-73.

Kai, M. & Piechulla, B. 2009. Plant growth promotion due to rhizobacterial volatiles – An effect of CO₂. *FEBS Letters*. Alemania. (583): 3473–3477.

Khamna, S., Yokota, A. & Lumyong, S. 2009 (a). Actinomycetes isolated from medicinal plant rhizosphere soils: diversity and screening of antifungal compounds, indole-3-acetic acid and siderophore production. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. Japón.(25):649–655.

Khamna, S., Yokota, A. & Lumyong, S. 2009 (b). L-Asparaginase production by actinomycetes isolate from some Thai medicinal plant rhizosphere soils. *international. Journal of Integrative Biology*. Japón. 6 (1):22-26

Khamna, S., Yokota, A., Peberdy, J.F., Lumyong, S. 2010. Indole-3-acetic acid production by *Streptomyces* sp. isolated from some Thai medicinal plant rhizosphere soils. *Journal of BioScience*. Tailandia. (4): 23-32

Loqman, S., Barka E., Clément, C. & Ouhdouch, Y. 2008. Antagonistic Actinomycetes from Moroccan soil to control the grapevine gray mold. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. Francia. 25 (1): 81-91

Macagnan, D., Romeiro, R., Pomella, A. & Souza, J. 2008. Production of lytic enzymes and siderophores, and inhibition of germination of basidiospores of *Moniliophthora* (ex *Crinipellis*) *perniciosa* by phylloplane actinomycetes. *Biological Control*. Brasil. (47): 309 – 314.

Madhaiyan, M., Poonguzhali, S., Senthilkumar, M., Sundaram, SP. & Tongmin, S. 2009. Nodulation and plant-growth promotion by methylotrophic bacteria isolated from tropical legumes. *Microbiological Research*. Japón. (164): 114—120.

Otiniano A, Meneses L, Blas F, Bello S. (2006) La materia orgánica, importancias y experiencia de su uso en la agricultura. Universidad Agraria Nacional La Molina, Departamento Fitotecnia, Desia, Chile.

Perrig, D., Boiero, M.L., Masciarelli, O.A. & Penna, C. 2007. Plant-growth-promoting compounds produced by two agronomically important strains of *Azospirillum brasilense*, and implications for inoculant formulation. *Applied Microbial And Cell Physiology*. Argentina.

Ruanpanun, P., Tangchitsomkid, N., Hyde, K. & Lumyong, S. 2010. Actinomycetes and fungi isolated from plant-parasitic nematode infested soils: screening of the effective biocontrol potential, indole-3-acetic acid and

siderophore production. World Journal of Microbiology and Biotechnology. Thailandia.

Ravnskov, S., Jensen, B., Knudsen, I., Bodker, L., Jensen, D., Karlinski, L. & Larsen, J. 2006. Soil inoculation with the biocontrol agent *Clonostachys rosea* and the mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* results in mutual inhibition, plant growth promotion and alteration of soil microbial communities. Soil Biology and Biochemistry. Polonia. (38): 3453–3462.

Ravindra, P. & Sakthivel, N. 2006. Functional characterization of a novel hydrocarbonoclastic *Pseudomonas* sp. strain PUP6 with plant-growth-promoting traits and antifungal potential. Research in Microbiology. India. (157): 538–546.

Sastoque, L., Mercado, M., Martinez, M., Queveso, B. & Pedroza, A. 2007. Production of Extracellular chitinases from alkalophilic moderately halophilic *Streptomyces* sp. Isolated of shrimp waste. Revista Mexicana de Ingenieria Quimica. Colombia. (6): 137 – 146.

Shoebitz, M., Ribaud, C., Pardo, M., Cantore, M., Ciampi, L. & Cura, J. 2009. Plant growth promoting properties of a strain of *Enterobacter ludwigii* isolated from *Lolium perenne* rhizosphere. Soil Biology and Biochemistry Argentina. (41): 1768–1774.

Shrivastava S, D'Souza S & Desai P. (2008). Production of indole-3-acetic acid by immobilized actinomycete (*Kitasatospora* sp.) for soil applications. Current Science. India. (94):12

Srinivasan, K. & Mathivanan, N. 2009. Biological control of sunflower necrosis virus disease with powder and liquid formulations of plant growth promoting microbial consortia under field conditions. Biological Control. India. (51): 395–402.

Singh, S., Pandey, A. & Palni, L. 2008. Screening of arbuscular mycorrhizal fungal consortia developed from the rhizospheres of natural and cultivated tea plants for growth promotion in tea *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze]. Pedobiologia. India. (52): 119–125.

Sun MH, Gao L, Shi YX, Li BJ & Liu XZ (2006). Fungi and actinomycetes associated with *Meloidogyne* spp. eggs and females in China and their biocontrol potential. Journal of Invertebrate Pathology. China. (93):22–28

Taddei, A., Rodríguez, M., Márquez, E. & Castelli, C. 2006. Isolation and identification of *Streptomyces* spp. from Venezuelan soils: Morphological and biochemical studies. Microbiological Research. Venezuela. (161): 222 – 231

Terkina, I., Parfenova, V. & Ahn, T. 2006. Antagonistic Activity of Actinomycetes of Lake Baikal. Applied Biochemistry and Microbiology. Japón. (42): 195–199.

Traag, B. & Wezel, G. 2008. The SsgA-like proteins in actinomycetes: small proteins up to a big task. *Antonie van Leeuwenhoek*. Holanda.(94): 85–97.

Ventura, M., Canchaya, A., Tauch, A., Chandra, G., Fitzgerald, G., Chater, K. & Sinderen, D. 2007. Genomics of Actinobacteria: Tracing the Evolutionary History of an Ancient Phylum. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. Alemania. (71): 495–548.

Verma, V., Gond, S., Kumar, A., Mishra, A., Kharwar, R. & Gange, A. 2009. Endophytic Actinomycetes from *Azadirachta indica* A. Juss.: Isolation, Diversity, and Anti-microbial Activity. *Microb Ecol. India*.(57):749–756.

Yang L, Xie J, Jiang D, Fu Y, Li G, Lin F (2007) Antifungal substances produced by *Penicillium oxalicum* strain PY-1—potential antibiotics against plant pathogenic fungi. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. China 24:909–915

Yao, L., Wu, Z., Zheng, Y., Kaleem, I. & Li, C. 2010. Growth promotion and protection against salt stress by *Pseudomonas putida* Rs-198 on cotton. *European Journal of Soil Biology*. China. (46): 49-54.

Yucel, S., & Yamac, M. 2010. Selection of *Streptomyces* isolates from turkish karstic caves against antibiotic resistant microorganisms. *Pakistan Journal of Pharmaceutical Sciences*. Turquía (23): 1-6

Yamaguchi, Shinjiro. 2008. Gibberellin and its regulation. *The Annual Review of Plant Biology*. Japón . (59):25–51

Zaidi, S., Usmani, S., Singh, B. & Musarrat, J. 2006. Significance of *Bacillus subtilis* strain SJ-101 as a bioinoculant for concurrent plant growth promotion and nickel accumulation in *Brassica juncea*. *Chemosphere*. India. (64): 991–997.

Zhao, Yunde. 2010. Auxin Biosynthesis and its Role in Plant Development. *Annual Reviews*. Estados Unidos. (59): 51-225

BIBLIOGRAFÍA COMPLEMENTARIA

Franco-Correa, M. 2008. Evaluación de Caracteres PGPR en Actinomicetos e Interacciones de estas Rizobacterias con Hongos Formadores de Micorrizas. Universidad de Granada. Granada, España. 46-51

Gálvez, T. 2007. Enfermería basada en la evidencia. Cómo incorporar la investigación a la práctica de los cuidados. Fundación Index, segunda edición, Granada España.