



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

**Efecto de la inoculación de bacterias
promotoras del crecimiento en la
dinámica del fósforo edáfico en kikuyo
(*Cenchrus clandestinum* Hochst. ex
Chiov.)**

Daniel Ricardo Torres Cuesta

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agrarias
Maestría en Ciencias Agrarias con énfasis en Suelos y Aguas
Bogotá, Colombia
2023

Efecto de la inoculación de bacterias promotoras del crecimiento en la dinámica del fósforo edáfico en kikuyo (*Cenchrus clandestinum* Hochst. ex Chiov.)

Daniel Ricardo Torres Cuesta

Tesis o trabajo de investigación presentada(o) como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Ciencias Agrarias

Director (a):

Ph.D Germán Andres Estrada Bonilla

Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, AGROSAVIA - Tibaitatá

Codirector (a):

MSc Carmen Rosa Bonilla

Universidad Nacional de Colombia UNAL, sede Bogotá

Línea de Investigación:

Suelos y Aguas

Grupo de Investigación:

Sistemas Agropecuarios Sostenibles (SAS)

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias

Bogotá, Colombia

2023

A Dios

Por ser la luz incondicional que ha guiado mi camino

A mi esposa e hijos

Porque son mi mayor fortaleza y el impulso para ser mejor persona cada día

A mis padres y hermanos

Por su apoyo y gran ejemplo que me ha permitido trazarme un camino

“No es el conocimiento, sino el acto de aprendizaje; y no la posesión, sino el acto de llegar a ella, lo que concede el mayor disfrute.”

CARL FRIEDRICH GAUSS

Declaración de obra original

Yo declaro lo siguiente:

He leído el Acuerdo 035 de 2003 del Consejo Académico de la Universidad Nacional. «Reglamento sobre propiedad intelectual» y la Normatividad Nacional relacionada al respeto de los derechos de autor. Esta disertación representa mi trabajo original, excepto donde he reconocido las ideas, las palabras, o materiales de otros autores.

Cuando se han presentado ideas o palabras de otros autores en esta disertación, he realizado su respectivo reconocimiento aplicando correctamente los esquemas de citas y referencias bibliográficas en el estilo requerido.

He obtenido el permiso del autor o editor para incluir cualquier material con derechos de autor (por ejemplo, tablas, figuras, instrumentos de encuesta o grandes porciones de texto).

Por último, he sometido esta disertación a la herramienta de integridad académica, definida por la universidad.



Daniel Ricardo Torres Cuesta

Fecha 31/01/2023

Agradecimientos

Al Dr. Germán Estrada, por su incondicional apoyo y disposición para el desarrollo de este trabajo de investigación.

A la Dra. Ruth Rebeca Bonilla, por su confianza en mí y por su ejemplo de entereza y calidad personal y profesional.

A la profesora Carmen Rosa Bonilla, por aceptar la codirección del trabajo de investigación y compartir conmigo su experticia y valioso conocimiento. Al profesor Jaime Torres, por su disposición y consejo.

A Felipe Romero, Juan Pablo Chavarro, Dr. Cesar Augusto Vargas, Leidy Molano, Duber Alejandro Mora, Andres Olaya, por su acompañamiento y apoyo durante el desarrollo del trabajo. Y a todos los compañeros del grupo de Investigación de Sistemas Agropecuarios Sostenibles de Agrosavia, por su disposición de ayuda.

A la fundación ceiBA, quienes impulsaron la culminación de este trabajo de investigación con el otorgamiento de una beca.

Resumen

Efecto de la inoculación de bacterias promotoras del crecimiento en la dinámica del fósforo edáfico en kikuyo (*Cenchrus clandestinum* Hochst. ex Chiov.)

La co-inoculación con bacterias solubilizadoras de fósforo (PGPB) en asocio con fuentes de fósforo (P) puede mejorar la disponibilidad de P en el suelo, generando sistemas de cultivos más sostenibles, eficientes en el aprovechamiento de nutrientes y de mayor productividad. La implementación de estas tecnologías en gramíneas de pastoreo como el kikuyo establecidas sobre suelos Andisoles con alta retención fosfórica ha sido poco explorada. El objetivo de esta investigación fue evaluar la respuesta productiva del pasto kikuyo y la dinámica del P en el suelo a la co-inoculación de PGPB con diferentes fuentes de P. El experimento se estableció sobre una pradera de kikuyo durante 18 meses, utilizando fuentes de P: alta solubilidad (fosfato diamónico-DAP), baja solubilidad (roca fosfórica-RF) y (compost-MO); y la co-inoculación de tres BSF (*Herbaspirillum* sp. AP21, *Azospirillum brasilense* D7, *Rhizobium leguminosarum* T88). Se encontró que la co-inoculación con BSF mejoró en 20% la disponibilidad de P en el suelo con una mayor actividad enzimática (64%), incrementando la productividad del kikuyo en 45,2% con la aplicación de RF. La co-inoculación con aplicación de MO aumentó la disponibilidad del P inorgánico en la reserva del P lábil. En conclusión, la co-inoculación de estas BSF mostró una mayor eficiencia en la solubilización y mineralización de fuentes de P de baja solubilidad, mejorando la disponibilidad del Fósforo inorgánico (Pi) en la solución del suelo y aumentando la producción del pasto kikuyo, representando una importante estrategia de manejo en praderas establecidas con esta gramínea de pastoreo.

Palabras claves: Fosfato diamónico; Roca fosfórica; Compost; Inoculantes microbianos; BPCV, Fraccionamiento secuencial de fosfato; Actividad enzimática.

Abstract

Effect of growth promoting bacteria inoculation on soil phosphorus dynamics in kikuyo (*Cenchrus clandestinum* Hochst. ex Chiov.).

Inoculation of Phosphorus Solubilizing Bacteria (PSB) in association with phosphorus (P) sources can improve the availability of P in the soil, generating more sustainable crop systems, efficient in the use of nutrients with higher productivity. The implementation of these technologies in grazing grasses such as kikuyo in Andisols with high phosphorus retention has been little explored. The objective of this research was to evaluate the productive response of kikuyo grass and soil P dynamics to BSF inoculation with different P sources. The experiment was established on a kikuyo pasture for ten and eight months, using P sources: high solubility (diammonium phosphate (DAP)), low solubility (rock phosphate (RF)) and (compost (MO)); and the co-inoculation of three BSF (*Herbaspirillum* sp. AP21, *Azospirillum brasilense* D7, *Rhizobium leguminosarum* T88). It was found that inoculation with BSF improved soil P availability by 20% with higher enzymatic activity (64%), increasing kikuyo productivity by 45.2% with RF application. Inoculation with MO application increased the availability of inorganic P in the labile P pool. In conclusion, the inoculation of these BSF showed greater efficiency in the solubilization of low solubility P sources, improving the availability of inorganic Phosphate (Pi) in the soil solution and increasing the production of kikuyo grass, representing an important management strategy in established pastures with this grazing grass.

Keywords: Diammonium Phosphate; Phosphate Rock; Compost; Microbial inoculants; PGPV, Phosphate sequential fractionation; Enzymatic activity.

Contenido

	Pág.
Resumen	IX
Abstract.....	X
Tabla de Figuras.....	XIII
Lista de tablas	XV
Lista de Símbolos y abreviaturas.....	XVI
1. Introducción.....	19
2. Marco Teórico.....	23
2.1 Generalidades del pasto kikuyo	23
2.2 Fósforo en el suelo	24
2.3 Ciclo del P en el suelo.....	27
2.3.1 Precipitación – disolución de minerales fosfatados.....	28
2.3.2 Adsorción-desorción de iones ortofosfatos de los coloides del suelo.....	30
2.3.3 Mineralización e inmovilización de P orgánico.....	32
2.4 Suelos Andisoles.....	34
2.4.1 Distribución geográfica	34
2.4.2 Génesis de los Andisoles	35
2.4.3 Propiedades de los Andisoles	36
2.5 Bacterias solubilizadoras de fosfato (BSF)	37
2.5.1 Solubilización de P inorgánico	39
2.5.2 Mineralización del P orgánico.....	40
2.5.3 Efecto de la co-inoculación de bacterias solubilizadoras de fosfato con aplicación de fuentes fosfatadas	41
3. Materiales y Métodos	44
3.1 Sitio de investigación.....	44
3.2 Cepas bacterianas.....	47
3.3 Experimento en campo	48
3.3.1 Tratamientos	49
3.4 Variables de respuesta.....	50

3.4.1 Producción y calidad nutricional del pasto kikuyo.....	50
3.4.2 Evaluación de fracciones de fósforo del suelo.....	51
3.4.3 Actividad Enzimática del suelo.....	53
3.5 Análisis estadístico.....	53
4. Resultados.....	55
4.1 Dinámica del P total edáfico en respuesta a la co-inoculación con bacterias solubilizadoras de P (BSF) y la aplicación de fuentes fosfatadas de diferente solubilidad.....	55
4.2 Efecto de la co-inoculación con BSF y aplicación de fuentes fosfatadas sobre la dinámica el P lábil del suelo.....	59
4.2 Actividad de las fosfomonoesterasas ácida y alcalina en respuesta a la co-inoculación con BSF y fertilización con fuentes fosfatadas.....	61
4.3 Relacionamiento entre la actividad de las fosfomonoesterasas y las dinámicas del P orgánico y lábil.....	63
4.4 Producción y calidad de forraje disponible.....	65
4.5 Relacionamiento entre la acumulación de materia seca (MS) del pasto Kikuyo y la dinámica del P lábil.....	67
4.4 Relacionamiento de la dinámica del P edáfico, la actividad enzimática y las variables productivas del pasto Kikuyo.....	68
5. Discusión de Resultados.....	71
5.1 Efecto de la aplicación de BSF y fuentes de P sobre la dinámica del P edáfico	71
5.2 Actividad de las fosfomonoesterasas ácida y alcalina sobre la dinámica del P en el suelo.....	74
5.3 Producción y calidad de forraje disponible.....	76
6. Conclusiones y recomendaciones.....	79
a. Conclusiones.....	79
b. Recomendaciones.....	80
A. Anexo: Metodología del fraccionamiento secuencial de P utilizada en el estudio, adaptada de Gatiboni & Condrón (2021).....	81
Bibliografía.....	85

Tabla de Figuras

	Pág.
Figura 2-1: Reacción de precipitación del fósforo edáfico (Adaptado de Prisca et al., 2021).....	29
Figura 2-2: Adsorción de fósforo vía intercambio de ligandos sobre óxidos de Aluminio (Adaptado de Prisca et al., 2021)	31
Figura 2-3: Región Andina de Colombia.	34
Figura 2-4: Principales mecanismos de los Bacterias solubilizadoras de fósforo (BSF) para la solubilización de fosfato edáfico. Adaptado de Moluka et al (2019).	39
Figura 3-1: <i>Temperatura mínima (línea roja) y máxima (línea gris) histórica y precipitación pluvial mensual (barras grises) en el municipio de Mosquera, Cundinamarca. Las flechas rojas indican los tres momentos de muestreo evaluados en este estudio: muestreo 0 mes (M0m) o inicial (ala establecimiento del experimento), muestreo 6 meses (M6m) y 18 meses (M18m). Círculos de color amarillo indican los momentos donde se realizaron los cortes productivos de forraje y las co-inoculaciones con BSF. Los círculos en color verde indican las fertilizaciones realizadas con las diferentes fuentes de P evaluadas.</i>	45
Figura 3-2: <i>Localización de área de muestreo y diseño experimental de parcelas divididas completamente al azar.</i>	46
Figura 3-3: <i>Flujograma del método de fraccionamiento secuencial adaptado de Gatiboni & Condrón (2021).</i>	52
Figura 4-1: <i>Influencia de los tratamientos (Control, Roca fosfórica (RF), Materia Orgánica (MO) y Fosfato diamónico (DAP) * inoculado y no inoculado con BSF), sobre la dinámica del fósforo (P) total, representado en las fracciones P-ocluido, P-moderadamente lábil (Pi-OH y Pi-HCl), P orgánico (Po-OH) y Lábil (P-Sol y P-Mehlich3); para los muestreos de los 0 (inicial), 6 y 18 meses después del establecimiento del experimento.</i>	56
Figura 4-2: <i>Efecto de la inoculación con Bacterias Solubilizadoras de Fosforo sobre las concentraciones promedio de las fracciones de P lábil, Moderadamente lábil, ocluida, orgánico y total, A) a los 6 y B) 18 meses después del establecimiento. Según el ANOVA para las diferentes fracciones de P (lábil, moderadamente lábil, ocluida y orgánica), (***) designa diferencias significativas al 0,1% (p<0,001), (**) designa diferencias estadísticas al 1% (p<0,01), (*) diferencias significativas al 5% (p<0,05) y (ns) designa diferencias no significativas. Letras mayúsculas representan el P Total, (***) designa diferencias significativas al 0,1% (p<0,001), (**) designa diferencias estadísticas al 1% (p<0,01), (*) diferencias significativas al 5% (p<0,05) y (NS) designa diferencias no significativas.</i>	58
Figura 4-3: <i>Disponibilidad de P en la fracción lábil del suelo (P-solución y P- Mehlich 3) en la interacción Fuente de P * Co-inoculación con Bacterias Solubilizadoras de Fosfato</i>	

(BSF). A) P-Solución 6 meses, B) P-Solución a 18 meses, C) P-Mehlich3 6 meses, D) P-Mehlich3 18 meses, después del establecimiento. Letras minúsculas indican diferencias significativas al 5 % ($p > 0,05$) entre tratamientos co-inoculados para cada fuente de P. Letras mayúsculas sin cursiva indican diferencias significativas al 5 % ($p > 0,05$) entre las fuentes de P co-inoculadas y letras mayúsculas con cursiva indican diferencias significativas al 5 % ($p > 0,05$) entre las fuentes de P no co-inoculadas.....	60
Figura 4-4: Actividad enzimática del suelo (Fosfomonoesterasa acida y fosfomonoesterasa alcalina) en la interacción fuente de P * Co-inoculación con Bacterias Solubilizadoras de Fosfato (BSF). A) Fosfomonoesterasa ácida a los 6 meses, B) Fosfomonoesterasa ácida a los 18 meses, C) Fosfomonoesterasa alcalina a los 6 meses y D) Fosfomonoesterasa alcalina a los 18 meses después del establecimiento del experimento.	62
Figura 4-5: Relación bivariada entre la actividad de las fosfomonoesterasas ácida y la fracción de P orgánica, en la interacción fuente de P * Co-inoculación con Bacterias Solubilizadoras de Fosfato (BSF). A) a los 6 meses y B) a los 18 meses después del establecimiento del experimento. $r(P)$ Correlación de Pearson.	63
Figura 4-6: Relación bivariada entre la actividad de las fosfomonoesterasas (ácida + alcalina) y la fracción de P lábil, en la interacción fuente de P * Co-inoculación con Bacterias Solubilizadoras de Fosfato (BSF). A) a los 6 meses y B) a los 18 meses después del establecimiento del experimento. $r(P)$ Correlación de Pearson	64
Figura 4-7: Variables productivas del pasto Kikuyo (Materia seca disponible (MS), Proteína Cruda (PC), y P Foliar (PF)) en la interacción Fuentes de P * Co-inoculación con Bacterias Solubilizadoras de Fosfato (BSF). A) Producción de forraje seco (MS) a los 6 meses, B) Producción de forraje seco (MS) a los 18 meses, C) Concentración de Proteína Cruda (PC) a los 6 meses, D) Concentración de Proteína Cruda (PC) a los 18 meses, E) Concentración de P Foliar (PF) a los 6 meses, Concentración de P Foliar (PF) a los 18 meses. Promedios seguidos de la misma letra no difieren de acuerdo con la prueba de Tukey ($p 0.05$); ns: no significativo. Las barras de error denotan el error estándar.....	65
Figura 4-8: Relación bivariada entre la Materia Seca acumulada (MS) y la fracción de P lábil, en la interacción fuente de P * Co-inoculación con Bacterias Solubilizadoras de Fosfato (BSF). A) a los 6 meses y B) a los 18 meses después del establecimiento del experimento. $r(P)$ Correlación de Pearson.	68
Figura 4-9: Matriz de correlaciones de Pearson de las variables evaluadas (dinámica del P edáfico, actividad de fosfomonoesterasas y variables productivas del pasto Kikuyo). A) A los 6 meses y B) a los 18 meses de establecimiento del experimento. Las correlaciones se muestran con base en la intensidad de color (rojo = negativa, verde = positiva). Correlaciones significativas ($p \text{ value} < 0.05$ *). El tamaño del círculo y la intensidad del color son proporcionales al coeficiente de correlación.	69
Figura 4-10: Análisis de Componentes Principales (ACP) usado para evaluar el efecto de las diferentes variables evaluadas sobre la dinámica del P edáfico y la productividad del pasto kikuyo. A) a los seis meses y B) a los 18 meses de establecimiento del experimento.	70

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 2-1: Tipos de fósforo inorgánico que se pueden encontrar en los suelos. Adaptado de Velasco (2021).	29
Tabla 2-2: <i>Resultados de estudios realizados con aplicación de fuentes fosfatadas e co-inoculación con Bacterias Solubilizadoras de Fosfato (BSF) en condiciones de campo y controladas sobre diferentes cultivos.</i>	41
Tabla 3-1. <i>Propiedades físicas y químicas del suelo del sitio experimental.</i>	46
Tabla 3-2. <i>Propiedades de las fuentes de P seleccionadas en el estudio.</i>	48

Lista de Símbolos y abreviaturas

Símbolos con letras latinas

Símbolo	Término
N	Nitrógeno
P	Fósforo
K	Potasio
Ca	Calcio
Mg	Magnesio
S	Azufre
B	Boro
Mn	Manganeso
Mo	Molibdeno
Zn	Zinc
Cu	Cobre
Kg	Kilogramo
g	gramo
mg	Miligramo
cm	Centímetro
L	Litro
mL	Mililitro
ha	hectárea
Mha	Megahectárea
t	Tonelada
m	Metro
V	Volumen

Símbolos con letras griegas

Símbolo	Término
μg	Microgramos

Subíndices

Subíndice	Término
Pi-OH	Fracción P inorgánico extraído con Hidróxido de sodio a 0,5M
Po-OH	Fracción P orgánico extraído con Hidróxido de sodio a 0,5M
Pi-HCl	Fracción P inorgánico extraído con Ácido clorhídrico a 1 M
P-Sol	Fracción P inorgánico extraído con Cloruro de Calcio
P-M3	Fracción P inorgánico extraído con solución Mehlich 3
P - Total	Fracción P extraído con Ácido Sulfúrico concentrado y Peróxido de Hidrógeno
P - ocluido	Fracción P inorgánico determinado por la diferencia entre P-Total y sumatoria demás fracciones

Abreviaturas

Abreviatura Término

<i>MO</i>	Materia Orgánica
<i>RF</i>	Roca Fosfórica
<i>DAP</i>	Fosfato Diamónico
<i>MS</i>	Materia Seca
<i>PC</i>	Proteína Cruda
<i>PF</i>	Fósforo Foliar
<i>BSF</i>	Bacterias Solubilizadoras de Fosfato
<i>BPCV</i>	Bacterias Promotoras del Crecimiento Vegetal
<i>F.Ac</i>	Fosfomonoesterasa Ácida
<i>F.Alc</i>	Fosfomonoesterasa Alcalina
<i>pH</i>	Potencial de Hidrogeniones
<i>C.E</i>	Conductividad Eléctrica del suelo
<i>D.A</i>	Densidad Aparente
<i>Pi</i>	Fósforo Inorgánico
<i>Po</i>	Fósforo Orgánico
<i>pNP o PNP</i>	Paranitrofenol
<i>AO</i>	Ácido Orgánico
<i>DE</i>	Desviación Estándar
<i>EPS</i>	Exopolisacárido

1. Introducción

En Colombia, el pasto kikuyo (*Cenchrus clandestinus* [Hochst. ex Chiov] Morrone), es la gramínea perenne de mayor importancia en sistemas de producción de leche del Trópico Alto en Colombia (Correa et al., 2018). Con un buen manejo, es una gramínea de pastoreo que presenta una aceptable acumulación de biomasa (>15 t MS ha⁻¹), un sistema radical desarrollado y altos contenidos de proteína (18%, fuente: Alimento, 2018) (Carulla et al., 2004; Marais, 2001).

El kikuyo es un pasto que crece bien en suelos con adecuada disponibilidad de materia orgánica y nutrientes especialmente de nitrógeno (N) (superior a 0,007% de N disponible) y fósforo (P) (15 ppm) además de buenas condiciones físicas (textura densidad aparente, infiltración de agua y agregados estables) y biológicas (elevada actividad biológica que por su actividad metabólica mineralice la materia orgánica). Es sensible a deficiencias de magnesio (Mg), hierro (Fe), potasio (K) y otros elementos. La fertilización en praderas de pasto kikuyo incrementa su productividad y como efecto indirecto mejora la respuesta productiva de los bovinos en pastoreo (Carulla et al 2004; Mojica et al 2009); no obstante, es una gramínea que requiere de altos niveles de fertilización mineral anual (400-600 kg de N ha⁻¹, 150-300 kg de P₂O₅ ha⁻¹ y 200-400 kg de K₂O kg ha⁻¹) (Chaverra et al., 1967; Bernal, 1998), para garantizar sus requerimientos nutricionales de acuerdo al potencial productivo y a las frecuentes defoliaciones bajo un manejo adecuado del pastoreo (rotaciones de 35 – 40 días) a lo largo del año (Benavides et al., 2019), con el fin de evitar la degradación de la pastura y del suelo. En cuanto al uso del P, el kikuyo requiere de alta disponibilidad edáfica para ello son necesarias aplicaciones de fertilizantes fosfatados para su crecimiento y calidad del forraje (Quintero y Boschetti, 2003; Marais, 2001). No obstante, la reactividad del P en el suelo hace que entre 75–90 % (kg kg⁻¹) de los fertilizantes fosforados minerales agregados sea adsorbido por complejos de metal-cationes y por adsorción en la fracción mineral de los suelos (Walpola & Yoon, 2012; Sharma et al., 2013). Las elevadas cantidades de fertilizante sintético requeridos, por lo tanto, incrementan los

costos de producción y pueden promover la contaminación ambiental dependiendo del manejo (Echeverri et al., 2010), causando problemas de eutroficación y la pérdida de nutrientes por volatilización, lixiviación y escorrentía (Gyaneshwar et al., 2002).

El P en el suelo se encuentra asociado a diferentes fracciones minerales y orgánicas, con diferentes grados de disponibilidad para las plantas. El P se asocia con minerales primarios y secundarios (P_i), con materiales orgánicos (P_o) y como componente estructural de minerales del suelo (P ocluido) (Hedley et al., 1982; Condrón & Newman, 2011). La disponibilidad de P depende de la interacción entre sus diferentes fracciones en el suelo y de su regulación mediante procesos fisicoquímicos (adsorción-desorción) y biológicos (mineralización-inmovilización) (Dahlgren et al., 2004; Crews & Brookes, 2014). La distribución del P total depende de factores como el tipo de suelo, pH, temperatura, humedad, vegetación, actividad microbiana y fertilización (Rooney & Clipson, 2009). El P es utilizado por las plantas como aniones de ortofosfato, predominantemente $H_2PO_4^-$ y HPO_4^{2-} (Arcand & Schneider, 2006); no obstante, la mayor parte del P presente en el suelo está en forma insoluble (Nesme et al., 2018) debido principalmente a la adsorción química en el suelo y su interacción con otros elementos metálicos (Rafi, 2019). Por esta razón, las plantas solo pueden utilizar una fracción muy baja de P edáfico, lo que hace que su disponibilidad sea un factor restrictivo para el crecimiento de estas (Lambers & Plaxton, 2018).

Por otra parte, las praderas de pasto kikuyo se distribuyen en las zonas altas de la región Andina de Colombia (Vargas et al., 2018), altiplanicies y paisajes de montaña de las cordilleras Central y Oriental (Ávila, 2005). La región Andina de Colombia se caracteriza por ser dominada por Andisoles, suelos derivados de ceniza volcánica (Velásquez et al., 2016), los cuales cubren alrededor del 4,5 % ($Mha\ Mha^{-1}$) (cerca de 5.200.000 ha) del territorio nacional. Los Andisoles están constituidos por minerales arcillosos amorfos o de bajo orden cristalino (alófanos, imogolita y ferrihidrita), cuya característica particular es la de adsorber fuertemente el P por la formación de complejos órgano-minerales difíciles de descomponer (Dahlgren et al., 2004; Alvarado et al., 2014). De esta manera, muchos Andisoles contienen altas concentraciones de P total, de las cuales solo una fracción muy baja está disponible para la nutrición vegetal (Escudey et al., 2001; Borie & Rubio, 2003; Briceño et al., 2004; Redel et al., 2007; Chiu et al., 2021).

Diversas tecnologías han sido desarrolladas para mejorar la disponibilidad de P en los suelos y su absorción por las plantas. En particular, el uso de microorganismos del suelo, como las bacterias, tienen un importante potencial para el desarrollo de sistemas sostenibles y la optimización en el uso de los fertilizantes fosforados (Delfim et al., 2018). Un grupo de microorganismos, colectivamente llamado bacterias solubilizadoras de fosfato (BSF), puede incrementar el P disponible en el suelo a través de la solubilización de formas inorgánicas de P de baja solubilidad (Adesemoye et al., 2009; Behera et al., 2014; Sharma et al., 2013; Li et al., 2015). Así mismo, otros microorganismos son capaces de incrementar la disponibilidad de P mediante la degradación enzimática de compuestos orgánicos fosforados.

Los biofertilizantes, definidos por el Instituto Colombiano Agropecuario (ICA) mediante la resolución 00375 de 2004 como un “producto elaborado con base en una o más cepas de microorganismos benéficos que, al aplicarse al suelo o a las semillas, promueve el crecimiento vegetal o favorece el aprovechamiento de los nutrientes en asociación con la planta o su rizosfera”, son considerados como una herramienta biotecnológica ambientalmente amigable que permite reducir el uso de fertilizantes minerales (Dodd & Ruiz, 2012; Rafi, 2019). Esta tecnología permite reducir los altos costos asociados a los fertilizantes minerales solubles, los cuales se han venido encareciendo como consecuencia de los conflictos geopolíticos en zonas productoras y proveedoras de estos insumos y la disminución del precio de la divisa colombiana. Adicionalmente, la fuente fosfatada principal, la roca fosfórica (RF), un recurso natural finito y no renovable se está agotando (Singh & Reddy, 2011).

Por lo tanto, es imperativo la utilización de fuentes de P nacionales de fácil consecución como la RF cuyos yacimientos se encuentran en los departamentos de Huila, Boyacá y Santander con contenidos promedios de P_2O_5 entre 15 – 31%, además el uso de abonos orgánicos como el compost. Estas fuentes de P han cobrado relevancia en la sustitución de fuentes de alta solubilidad por medio del uso de herramientas biotecnológicas como la utilización de BSF que disponibilizan el P (Masuco et al., 2020; Estrada et al., 2021). El uso de RF de baja solubilidad como fertilizante para las plantas es una alternativa de bajo costo e impacto ambiental (Carpenter, 2008).

No obstante, si bien existe evidencia de la eficacia de las formulaciones microbianas para mejorar la fertilidad del suelo y la productividad de las plantas en diferentes sistemas de

cultivo, su desempeño como biofertilizantes en experimentos de campo sigue siendo debatido por algunos autores que piden una mayor evaluación en términos de la eficacia del uso de las BSF en la reducción de la fertilización mineral (Raymond et al., 2021).

Por otra parte, para el caso del Trópico Alto en Colombia, el uso de BSF en la mejora de la biodisponibilidad del P se ha evaluado en diferentes especies forrajeras con resultados exitosos obtenidos en condiciones de laboratorio e invernadero, no obstante, para el caso del pasto kikuyo en suelos andisoles aún no se han desarrollado evaluaciones en condiciones de campo, por lo que este trabajo será pionero en el tema. Por tanto, en este trabajo se evaluó la respuesta productiva del pasto kikuyo (*Cenchrus clandestinum* Hochst. ex Chiov.) y la dinámica del P edáfico a la co-inoculación de BSF con diferentes fuentes de P, en suelos andisoles de la Sabana de Bogotá.

2. Marco Teórico

2.1 Generalidades del pasto kikuyo

El pasto kikuyo (*Cenchrus clandestinus* Hochst. ex Chiov) es originario de África central y oriental, es una gramínea perenne de alta capacidad de producción de biomasa, adaptada a altitudes superiores a 1500 m.s.n.m. (Marais, 2001) y climas subtropicales, templados y cálidos alrededor del mundo (García, et al, 2014).

El kikuyo crece durante todo el año debido a su adaptación a regiones donde la temperatura y la radiación solar tiene un comportamiento continuo. No obstante, su crecimiento está ligado a la disponibilidad hídrica, a la variación de temperaturas (Colf et al., 2014; García, 2014) y a la disponibilidad de nutrientes del suelo (Fulkerson et al., 2010). El kikuyo crece naturalmente en las tierras altas a nivel mundial, cuyos suelos generalmente se originaron de la actividad volcánica (Mears, 1970).

En Colombia, el pasto kikuyo es la fuente alimenticia de mayor importancia para los sistemas de producción lechero de la zona andina colombiana (MADR, 2014), se encuentra establecido en un rango entre los 180 y los 3000 m.s.n.m., la temperatura óptima de crecimiento varía entre 16 a 21 °C, con acentuadas restricciones bajo altas (superior a 30°C) y bajas temperaturas (debajo de 7 °C) (Sánchez, 2010).

Esta planta prefiere suelos bien drenados y eventualmente puede tolerar periodos de anegamiento (10 días promedio), tolera la acidez (4-6 pH), no obstante, en suelos muy ácidos la absorción de Calcio (Ca) se reduce y es muy susceptible a la deficiencia de N, P, K, Mg, Azufre (S), Fe, Manganeso (Mn) y cobre (Cu) (Marais, 2001). En adecuadas condiciones físicas, químicas y biológicas, el pasto kikuyo puede presentar una alta productividad (30 t ha⁻¹año⁻¹), pero en condiciones de baja disponibilidad de nutrientes es improductivo (Insuasti et al., 2014). En cuanto al N, Miles (1997) reportó la aplicación de 300-500 kg ha⁻¹ para una producción máxima de materia seca, fraccionada entre 50-100 kg ha⁻¹ durante la temporada de crecimiento para incrementar la eficiencia del uso de N. No obstante, esas cantidades de fertilizante representan un alto costo en los programas

de fertilización en praderas de kikuyo y pueden ocasionar un alto riesgo de contaminación ambiental (Echeverri et al., 2010, Pérez et al., 2011; Mojica et al., 2014; Correa et al., 2018a).

A diferencia del N, los planes de fertilización con P en pasto kikuyo han recibido poca atención en trabajos de investigación. Por lo que se desconoce la respuesta del pasto kikuyo a la fertilización fosfórica, excepto en suelos con deficiencias (donde sería esperada una respuesta) o cuando se aplica junto con N, lo que indica que existe una interacción entre ambos elementos (Barrera, 2001).

2.2 Fósforo en el suelo

El P es un nutriente indispensable para el crecimiento de las plantas, representa entre el 0,2 y el 0,8 % (g g^{-1}) del peso seco de las plantas y está contenido en ácidos nucleicos, enzimas, coenzimas, nucleótidos y fosfolípidos (Sharma et al., 2013). El contenido de P en la litosfera terrestre ronda el 0,12% (kg kg^{-1}), en tanto que, en suelos superficiales el contenido total de P varía de 0,02 a 0,15% (kg kg^{-1}) con un promedio de 0,06% (kg kg^{-1}) (Lindsay 1979; Zou et al., 1992; Fu et al., 2018).

El P es un nutriente indispensable en procesos fisiológicos y bioquímicos de las plantas, incluyendo la fotosíntesis (Rawat et al., 2021), el desarrollo y crecimiento de raíces, el fortalecimiento de tallos, la formación de flores y semillas, la madurez y calidad de los cultivos (Rawat et al., 2021). El P también está involucrado en el mecanismo de transferencia de energía en las plantas. La energía liberada durante la respiración o aprovechada en la reacción luminosa de la fotosíntesis se utiliza en la síntesis de adenosín trifosfato (ATP) a partir de adenosín difosfato (ADP) con la formación de un enlace pirofosfato rico en energía (Shrivastava et al., 2018; Billah et al., 2019); además, tiene un importante rol en la división y crecimiento celular (Wyngaard et al., 2016; Hutchins et al., 2019), la fijación de N en leguminosas (Sohm et al., 2011), la resistencia a enfermedades de plantas (Kumar et al., 2016), la transformación de azúcar en almidón y transporte de rasgos genéticos (Satyaprakash et al., 2017; Hutchins et al., 2019) y también es importante en la respiración de las plantas (Khan et al., 2010).

A diferencia del N, el ciclo completo del P en el medio ambiente puede describirse como "sedimentario", debido a que no hay intercambio con la atmósfera y no se puede disponer biológicamente de una reserva atmosférica (Rodríguez & Fraga, 1999; Walpola & Yoon, 2012).

En el suelo, el P no existe como forma elemental, sino que se combina con otros elementos para formar fosfatos debido a que es un elemento altamente reactivo, por lo tanto, tiene muchos estados de oxidación desde -III hasta +V (Jahnke, 1992; Ehrlich et al., 2016). En los sistemas naturales, el P está presente casi exclusivamente como H_3PO_4 , ácido fosfórico (en la oxidación +V), molécula altamente soluble en agua que al disociarse produce sucesivamente aniones ortofosfato como el fosfato de dihidrógeno (H_2PO_4^-), fosfato de hidrógeno (HPO_4^{2-}) y el oxianión tetraédrico (PO_4^{3-}), formas de P fácilmente disponibles para los microorganismos del suelo y las raíces de las plantas (Jahnke, 1992).

Las formas en las cuales el Pi se encuentra en la solución del suelo cambian de acuerdo al pH edáfico (Walpola & Yoon, 2012), por ejemplo, cuando el pH del suelo es menor a 7,0, el ión monovalente H_2PO_4^- es la forma predominante en el suelo, mientras que cuando el pH es superior a 7,0 la forma HPO_4^{2-} es la dominante y a pH de 7,0 los aniones de ortofosfato se mantendrán en la misma cantidad en la solución del suelo (Stephano & Mng'ong'o, 2022). Sin embargo, estas formas iónicas de P altamente reactivas interactúan con numerosos componentes inorgánicos y orgánicos del suelo volviéndose indisponible para las plantas (Behera et al., 2014) permitiendo que entre 1 - 5 % (kg kg^{-1}) del P total se encuentre disuelto en la solución del suelo (Richardson & Simpson, 2011; Bunemann, 2015), mientras que el P restante se encuentra atrapado en minerales primarios, precipitados con cationes del suelo, adsorbidos o en formas orgánicamente complejadas (Lindsay, 1979; Condon et al. 2005a; Pierzynski et al. 2005; Pradhan & Sukla, 2005; Stutter et al. 2012; Kishore et al. 2015). La baja disponibilidad de los fosfatos, debido a la pobre solubilidad y movilidad del P del suelo, frecuentemente afecta el crecimiento de las plantas y las vías metabólicas asociadas y, por lo tanto, es un factor importante que limita el rendimiento de las plantas en muchos suelos naturales y agrícolas en todo el mundo (Walpola & Yoon, 2012). El principal mecanismo de contacto ión - raíz del P con la planta es la difusión, responsable de aproximadamente 95% (kg kg^{-1}) del total de P que es absorbido por la planta; con relación a la interceptación radicular y el flujo de masas proveen 3,4 y 2,5 % (kg kg^{-1}), respectivamente, debido a la elevada dilución de este nutriente en la solución del suelo (Chapin, 1980). La tasa de difusión de P es de

aproximadamente 10-12 a 10-15 m² s⁻¹, siendo bajo debido a las fuertes reacciones de este elemento con los componentes del suelo (Schachtman et al, 1998).

2.2.1 Fuentes de fósforo

Existen diferentes fuentes de P, las más conocidas y utilizadas desde la puesta en marcha de la revolución verde son las fuentes de alta solubilidad como el fosfato diamónico (DAP con 46 % (g 100 g⁻¹) de P₂O₅), súper fosfato triple (TSP con 30 % (g 100 g⁻¹) de P₂O₅), súper fosfato simple (SSP con 14 - 18 % (g 100 g⁻¹) de P₂O₅), entre otros. Estas fuentes tienen una alta disponibilidad de P que buscan satisfacer los requisitos de nutrientes del cultivo, sin embargo, gran parte del P aplicado deja de estar disponible por los fenómenos de adsorción y precipitación con Fe, Aluminio (Al) y Ca en el suelo (Shrivastava et al. 2011). Por otra parte, aplicaciones con elevadas cantidades de fertilizantes minerales fosfatados generan impactos negativos en el pH del suelo por alcalinización o acidificación, contaminación de acuíferos por escorrentía, destrucción de macro y microfauna del suelo, salinización del suelo, acumulación de metales pesados, y degradación de la estructura del suelo por el incremento en la descomposición de la materia orgánica (Chen et al. 2006). Además, el aumento en los precios de importación de fertilizantes minerales hace que su uso sea cada vez más restringido. Situaciones que ponen de manifiesto y obligan a la utilización de reservas en Colombia de RF, de fertilizantes y fuentes orgánicas como el compost, y de otras fuentes de bajo costo, para cumplir con los requisitos nutricionales de los cultivos.

La RF se clasifica según el contenido total de P₂O₅ en los minerales; minerales con bajo contenido (12–16 g 100 g⁻¹ de P₂O₅), minerales con contenido intermedio (17–25 % (g 100 g⁻¹) de P₂O₅) y minerales de alto contenido (26–35 % (g 100 g⁻¹) de P₂O₅) (Sengul et al., 2006). La disolución de la RF depende de su origen y de factores edáficos como el pH, la capacidad tampón, la textura, la capacidad de fijación de P, la capacidad de intercambio de Ca y la comunidad microbiana presente en el suelo (Bolland et al., 2001; Barea et al. 2002); asó como, del origen de la RF.

Los fertilizantes orgánicos también son alternativas de fuente de P y ayudan a mejorar la fertilidad del suelo, pero debido al bajo nivel de nutrientes (en comparación con los fertilizantes minerales) y su contenido de humedad, se requiere una gran cantidad de material orgánico para aplicar al suelo (Ibrahim et al., 2008). La liberación de nutrientes

esenciales como N y P a las plantas se da lentamente (Sullivan et al., 2002). Los abonos compostados contienen entre 2 y 16 % (kg kg^{-1}) de su P total como P_i lábil y entre 40 y 77 % (kg kg^{-1}) del P total corresponde al P_i de baja labilidad asociado a cationes metálicos (Frossard et al., 2002). Mejorar la disponibilidad de P de los abonos orgánicos es posible con el uso de BSF (Beltran-Medina et al., 2022).

2.3 Ciclo del P en el suelo

El P reacciona tanto en condiciones de acidez y de alcalinidad del suelo y está presente bajo dos formas diferentes que coexisten en equilibrio, como P_o (ortofosfato, fosfolípidos y ácidos nucleicos) que puede representar entre el 20 y 80% (kg kg^{-1}) del P total (Shrivastava et al., 2018) y como P_i unido a oxihidróxidos de Al/Fe (en suelos ácidos) o unido a Ca (en suelo alcalino) (Hedley et al., 1982; Condrón & Newman, 2011). El P_i del suelo puede encontrarse como P soluble (en la solución del suelo, como forma intercambiable y adsorbida y P presente en los minerales) y P ocluido (precipitado con óxidos y oxihidróxidos de Fe, Al y Ca) (Shrivastava et al., 2018). Las plantas y los microorganismos absorben P (predominantemente como ión fosfato) de la solución del suelo, proveniente de las fracciones inorgánica y orgánica. Por lo tanto, el P de la solución del suelo debe reponerse frecuentemente para satisfacer la demanda de la planta (Frossard et al., 2000).

Zhu et al (2018) clasifican las formas de P total acorde a su disponibilidad, como: P lábil, es el P inorgánico disponible para la planta, representado por una reserva lábil que es la porción de P retenido en la fase sólida del suelo por adsorción a las superficies de las partículas organominerales y por el P en solución que es el P de inmediata disponibilidad para la planta. La reserva lábil es una medida de los iones de P en la fase sólida del suelo que pueden intercambiarse rápidamente con iones del mismo elemento en la fase solución, reemplazando estos iones intercambiados a medida que se pierden del sistema a través de la absorción de la planta o por lixiviación, este último fenómeno poco frecuente en suelos tropicales (Ebelhar, 2008).

P moderadamente lábil, P_i adsorbido dependiendo del pH edáfico a superficies de arcilla, formando enlaces de gran estabilidad con óxidos de Fe, hidróxidos Al o Mn y Ca (Bobadilla y Rincón, 2008). En suelos ácidos las cargas positivas de los coloides aumentan de la misma manera que la adsorción del fosfato (Bai et al., 2017; Beltrán, 2014). Este P

adsorbido se libera lentamente para la absorción de la planta. De igual manera, se encuentra el Po asociado a fosfolípidos y ácidos fúlvicos presentes en la materia orgánica, que es solubilizado por la biomasa microbiana (Zhu et al., 2018).

P no lábil u ocluido: Pi que se encuentra fuertemente adsorbido en las arcillas, óxidos y carbonatos. La liberación de P mineral es extremadamente lenta y ocurre cuando el mineral primario se intemperiza y se disuelve en el agua del suelo (Gueçaimburu et al., 2019). La remoción y reposición del P de la solución del suelo resultan de una combinación de procesos fisicoquímicos (adsorción/desorción y precipitación/disolución) y biológicos/bioquímicos (mineralización/inmovilización) (Bunemann, 2015). El Pi en la fase sólida se encuentra como P adsorbido o como fosfatos secundarios precipitados. El fenómeno de adsorción-desorción gobierna predominantemente el suministro de P a bajas concentraciones de P, mientras que la precipitación comienza cuando la solución del suelo se satura con los constituyentes de un mineral de fosfato en particular (Barrow, 2017).

2.3.1 Precipitación – disolución de minerales fosfatados

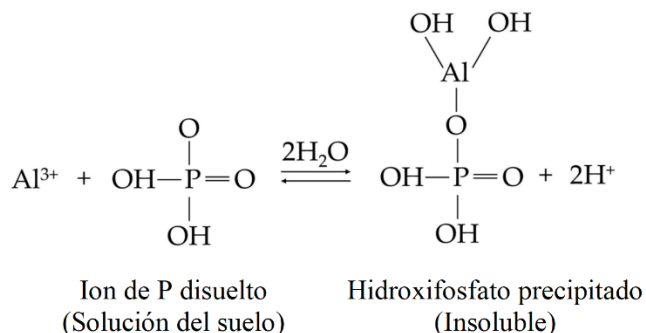
Los ortofosfatos se precipitan fácilmente con cationes metálicos como Al^{3+} , Fe^{3+} , Mn^{2+} , Ca^{2+} y Mg^{2+} , para formar minerales de fosfato. El mineral de fosfato que se produce depende del pH edáfico debido a que este determina la ocurrencia y abundancia de cationes metálicos en la solución del suelo que pueden precipitar con los ortofosfatos. Por lo tanto, en suelos neutros a alcalinos, los iones ortofosfatos se complejan como fosfatos de Ca (apatita soluble) (Hinsinger, 2001; Kruse et al., 2015; Fink et al., 2016; Stephano & Mng'ong'o, 2022) (Tabla 2.1).

Tabla 2-1: Tipos de fósforo inorgánico que se pueden encontrar en los suelos. Adaptado de Velasco (2021).

Tipos de Fosfato	Denominación	Composición	Características
Fosfatos de calcio	Hidroxiapatita	$3\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2\text{Ca}(\text{OH})_2$	Poco soluble
	Oxiapatita	$3\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2\text{CaO}$	Poco soluble
	Fluoroapatita	$3\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2\text{CaFe}_2$	Poco soluble
	Carbonatoapatita	$3\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2\text{CaCO}_3$	Poco soluble
	Fosfato tricálcico	$3\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$	Menor solubilidad
	Fosfato dicálcico	CaHPO_4	Mayor solubilidad
	Fosfato monocálcico	$\text{Ca}(\text{HPO}_4)_2$	Mayor solubilidad
Fosfatos de hierro	Livianita	$\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot 8\text{H}_2\text{O}$	Poco soluble
	Estrengita	$\text{FePO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	Poco soluble
Fosfato de aluminio	Variscita	$\text{AlPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	Poco soluble

Por el contrario, en suelos ácidos los iones ortofosfatos reaccionan y se precipitan como Fe-P y Al-P para formar estrengita, livianita y variscita (Kruse et al., 2015; Stephano & Mng'ong'o, 2022), tal como se presenta en la Figura 2-1.

Figura 2-1: Reacción de precipitación del fósforo edáfico (Adaptado de Prisca et al., 2021)



El equilibrio entre precipitación y disolución de P gobierna la solubilidad y disponibilidad de los minerales de fosfato junto con el pH, la concentración de ortofosfatos y de los cationes metálicos. De esta manera, la disolución de la hidroxiapatita (Fosfato de Ca poco soluble) puede incrementarse si se suministran protones o si se eliminan los iones ortofosfatos o Ca^{2+} de la solución del suelo (Stephano & Mng'ong'o, 2022).

A un pH del suelo entre 5,0 a 8,0, rango favorable para el crecimiento de los cultivos, los hidrogeniones (H^+) están disponibles en pequeñas concentraciones; por lo tanto, la cantidad de ortofosfatos de las formas H_2PO_3^- y HPO_4^{2-} son mínimas en comparación con el P total en los coloides del suelo (Barrow, 2017; Barrow, 2020).

2.3.2 Adsorción-desorción de iones ortofosfatos de los coloides del suelo

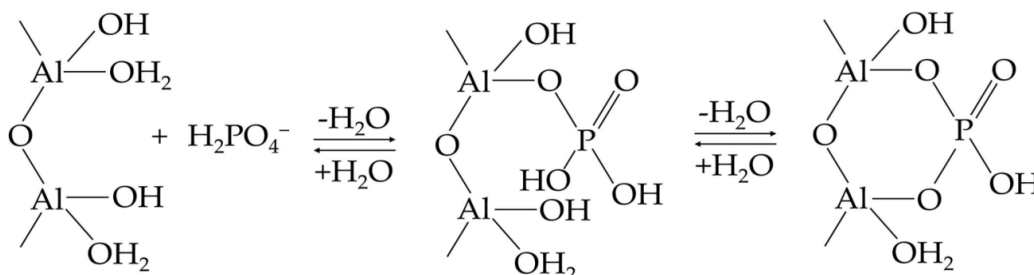
En el suelo las reacciones de adsorción y desorción mantienen el ortofosfato en equilibrio entre la fracción sólida y la solución del suelo. La sorción y desorción de ortofosfatos varían de acuerdo con su concentración, cristalinidad y área superficial en los coloides del suelo. La adsorción de fosfato describe los procesos que limitan la disponibilidad del fosfato inorgánico del suelo, principalmente por adsorción superficial y precipitación (Del Campillo et al., 1999). Los factores más importantes que determinan la capacidad del suelo para retener P son la presencia de óxidos e hidróxidos de Al y Fe, complejos organometálicos de Al y Fe, bordes de arcillas de silicato y calcita y carbonatos (Gasparatos et al., 2006; Adegoke et al., 2013; De Bolle, 2013; Jiang et al., 2015; Kumar et al., 2016).

El pH influye en la proporción de aniones ortofosfatos en la solución del suelo, en la cantidad de cargas eléctricas negativas y positivas, es decir, en el potencial eléctrico en la superficie de los coloides con cargas eléctricas variables. En suelos ácidos, el P puede absorberse primero en la superficie de minerales arcillosos y oxihidróxidos de Fe/Al (gibbsita, la hematita y la goetita) formando varios complejos. En pH entre 4-9 los complejos superficiales bidentados protonados y no protonados pueden coexistir, en tanto que, en condiciones de suelo ácido predominan los complejos de esfera interna bidentados protonados (Hinsinger, 2001; Luengo et al., 2006; Arai & Sparks, 2007; Fink et al., 2016). El proceso de adsorción de fosfatos puede seguir un orden preferencial según la abundancia de los siguientes minerales: arcillas 2:1 < arcillas 1:1 < óxidos cristalinos de Fe y Al < óxidos amorfos de Fe y Al (Fox & Searle, 1978).

La adsorción específica es el proceso de adsorción del fosfato por estos compuestos (óxidos de Al y Fe) que también se conocen como adsorbentes y el ión de fosfato que se adsorbe se conoce como adsorbato. La adsorción específica de iones puede ocurrir en adsorbentes sin carga e incluso en superficies con carga del mismo signo que el adsorbente. Por lo tanto, el fosfato puede adsorberse en superficies de minerales de carga variable, como óxidos de Al y Fe, incluso a un pH alcalino, donde estos tienen carga negativa (Barrow & Debnath, 2015; Barrow, 2017). La adsorción específica se caracteriza por la formación de complejos de esfera interna (a través de ligando puente con enlace covalente), donde la adsorción se da mediante una sustitución de ligando en la que el ligando entrante o fosfato, desplaza al ligando saliente (una molécula de agua o un ión

hidroxilo) que estuvo coordinado con el Fe (III) o Al (III)), reacción que se ilustra en la Figura 2-2, la cual, muestra cómo se une el P a un ion Al a través de un enlace Al-O-P, y continua siendo lábil. Finalmente, el oxígeno del P sustituye a un segundo hidroxilo, formando una estructura en forma de anillo con dos iones Al, quedando completamente adsorbido.

Figura 2-2: Adsorción de fósforo vía intercambio de ligandos sobre óxidos de Aluminio (Adaptado de Prisca et al., 2021)



Los hidróxidos o sesquióxidos de Fe y Al amorfos (pobrementemente ordenados) poseen un área de superficie específica (ASE) muy grande ($800 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$), 10 veces mayor que la ASE de las formas cristalinas correspondientes y cuyos sitios reactivos son una alta densidad de grupos hidroxilo (OH^-) superficiales coordinados de forma sencilla (Schwertmann et al., 1986). El oxígeno de estos grupos hidroxilo que está coordinado de manera simple con un ión estructural de Fe (III) o Al (III) se protonan y desprotonan respondiendo al pH de la solución (Kwesi, 2020).

Los grupos OH^- de coordinación simple en los que se adsorben aniones específicamente absorbibles como los iones fosfato (Borggaard et al., 2004), resultan en la formación de un complejo binuclear o superficial para el sistema fosfato óxido de hierro, donde el ión fosfato ocupa dos sitios superficiales; proceso que se acompaña de una liberación de grupos hidroxilo (OH^-) y H_2O .

En suelos con un rango de pH entre neutros a calcáreos, el P es retenido por reacciones de precipitación con Ca, generando fosfato dicálcico (Lindsay et al., 1989), aunque también puede ser adsorbido en la superficie de carbonatos de Ca (Larsen, 1967) y minerales arcillosos (Devau et al., 2010). El fosfato dicálcico se puede transformar en formas más estables, como el fosfato octocálcico y la hidroxiapatita (HAP), que están menos disponibles para las plantas a pH alcalino (Arai y Sparks, 2007). La acidificación de la

rizosfera puede ser una estrategia eficiente para movilizar el P de un suelo calcáreo, pues se ha comprobado que la disolución de HAP aumenta con la disminución del pH del suelo (Wang & Nancollas, 2008).

La desorción como proceso contrario a la adsorción se refiere a la liberación de P de la fase sólida a la fase de solución (Stevenson & Cole, 1999). La desorción de P ocurre principalmente a través de reacciones de intercambio de ligandos, es decir, que una disminución en la concentración de iones P en la solución del suelo, a través de la absorción de P por la planta y un aumento en la concentración de aniones competidores cambiarán el equilibrio adsorción-desorción hacia una desorción mejorada (Hinsinger, 2001; Pierzynski et al., 2005). La materia orgánica reduce la adsorción de fosfato al inhibir la cristalización de los óxidos de Fe y Al por la formación de quelatos metálicos (Fontes et al., 1992; Acevedo et al., 2004), o incluso bloqueando los sitios de adsorción a través de ácidos orgánicos de bajo peso molecular (húmicos) y recubriendo la superficie de los óxidos (Fontes et al., 1992).

2.3.3 Mineralización e inmovilización de P orgánico

Con relación al Po, este se encuentra en el suelo en formas estables (fosfonatos e inositol fosfato) y en formas activas (monoésteres de ortofosfato lábiles, polifosfatos orgánicos y diésteres de ortofosfato) (Shrivastava et al., 2018) cuya solubilidad es regulada por procesos como la mineralización y la inmovilización.

La mineralización es un proceso importante donde se lleva a cabo la transformación de Po a formas inorgánicas solubles a través de la actividad de microorganismos del suelo que producen ácidos orgánicos que inducen una reducción del pH del suelo (acidificación) liberando iones fosfato a la solución del suelo y haciéndolos disponibles para las plantas (Sharma et al, 2013; Albacete, 2014; Satyaprakash et al., 2017; Kumar & Patel, 2018).

De otra parte, la inmovilización se define como la conversión de elementos por parte de los microorganismos del suelo en compuestos bioquímicos esenciales para el metabolismo microbiano o en biomasa microbiana (Pierzynski et al., 2005). La mineralización de Po en el suelo está estrechamente relacionada con la cantidad relativa de carbono (C) en el sustrato orgánico, que actúa como fuente energética para los microorganismos.

Una alta relación C/P del sustrato orgánico proporciona alta energía y estimula el crecimiento de la microbiota del suelo, agotando el P disponible. En tanto que, bajas

relaciones C/P pueden generar una cantidad excesiva de P soluble disponible, mucho más que la biomasa microbiana necesaria, exceso que queda disponible para la absorción por las plantas, la lixiviación o la escorrentía (Stevenson & Cole, 1999; Pierzynski et al., 2005). Los mecanismos bioquímicos específicos en la conversión de P_o a P_i en los suelos ocurren a través de la producción de enzimas extracelulares producidas por las raíces de las plantas (mineralización química) y los microorganismos del suelo (mineralización biológica). La mineralización bioquímica es la liberación de P_i a través de procesos enzimáticos extracelulares impulsados por la deficiencia del nutriente, seguida por la adsorción de la solución del suelo. En tanto que, la mineralización biológica se define como la oxidación microbiana de la materia orgánica promovida por la necesidad de energía, que puede estar asociada con la liberación de P_i antes o después de la absorción microbiana (Bunemann, 2015). La actividad enzimática está relacionada con la cantidad de P biodisponible en los suelos, se incrementa cuando los suelos se vuelven deficientes en P, lo que explica como la solubilización de P es un patrón cíclico (Yousefi et al., 2011; Selvi et al., 2017). Las enzimas extracelulares pueden ubicarse en el espacio periplásmico, en la superficie de las células, en la solución del suelo o asociadas con la materia orgánica del suelo y minerales arcillosos (Burns et al., 2013).

2.4 Suelos Andisoles

2.4.1 Distribución geográfica

Los suelos derivados de cenizas volcánicas cubren aproximadamente el 0,8 % (Mha Mha^{-1}) de la superficie de la tierra (124 Mha) (Leamy, 1984; Bonatutzky et al., 2021). Según Soil Survey Staff (1999) los Andisoles se distribuyen en las zonas de mayor actividad volcánica a lo largo de la costa occidental del continente americano (cinturón de fuego del Pacífico), se extienden a través de las Islas Aleutianas, hacia el sur de la Península de Kamchatka en Rusia, de un lado a otro de Japón, Filipinas e Indonesia, a través de otras Islas del Pacífico hasta Nueva Zelanda.

El 60 % (Mha Mha^{-1}) de los suelos Andisoles se encuentran en países tropicales (Takahashi y Shoji, 2003). En Colombia cubren alrededor de 7.200.000 ha o el 7,5 % (Mha Mha^{-1}) del área del territorio nacional, distribuidos en la región Andina (Región Andina de Colombia, 2014) (Figura 2-3), principalmente en la cordillera Central y con menor extensión en la Occidental y Oriental, con mayor presencia en paisajes de altiplanicies, montaña, piedemontes y planicies aluviales (Ávila, 2005).

Figura 2-3: Región Andina de Colombia.



La zona de mayor cubrimiento es el Eje Cafetero, que incluye los departamentos de Antioquia, Caldas, Risaralda y Quindío. Depósitos volcánicos originados de la actividad del complejo Ruíz-Tolima (volcanes Cerro Bravo, Ruíz, Santa Isabel y Tolima) (Nieuwenhuis & Elbersen, 1972 citado por Herrera, 2006). En los departamentos de Tolima, Huila, Cauca, Valle del Cauca y Nariño se encuentran depósitos derivados de cenizas volcánicas

transportadas por el viento o por el río Magdalena. Según un estudio del Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC) en la Sabana de Bogotá se han identificado 52 unidades cartográficas de suelos, de las cuales, el 42,3 % (Mha Mha⁻¹) presentan suelos cuyo material parental son las cenizas volcánicas.

El IGAC (2012) también describió los Andisoles como los suelos más representativos de la región Andina desde el punto de vista de la tipología, pues integran el 16 % (Mha Mha⁻¹) (Hapludands, 11 % (Mha Mha⁻¹) y Melanudands, 5 % (Mha Mha⁻¹)). En tanto que, los Molisoles y Alfisoles, sólo abarcan el 3 % (Mha Mha⁻¹) de la región. El 67 % (Mha Mha⁻¹) restante lo conforman suelos de menor evolución (Inceptisoles y Entisoles), destacándose los Dystrudepts (55 % Mha Mha⁻¹).

2.4.2 Génesis de los Andisoles

En diferentes regiones del mundo los suelos de cenizas volcánicas muestran patrones similares de intemperismo y desarrollo; sin embargo, los procesos que gobiernan la formación del suelo son el resultado de las condiciones ambientales particulares en un lugar determinado. En general, el intemperismo de los depósitos volcánicos da como resultado la formación de suelos Andisoles en ambientes templados y tropicales húmedos (Tsai et al., 2010; Delmelle et al., 2015).

La composición mineralógica de los suelos derivados de cenizas volcánicas es caracterizada por la presencia de minerales de arcilla desarrollados a partir del intemperismo del vidrio volcánico y otros minerales primarios (feldespatos, anfíboles y piroxenos). Esto resulta en minerales poco cristalinos y no cristalinos que se diferencian por desarrollarse bajo diferentes condiciones de acidez y acumulación de materia orgánica (Fisher & Schmincke, 1984). Los de baja cristalinidad caracterizados por la alófana, imogolita, ferrihidrita y haloisita, y los no cristalinos por complejos de Fe/Al y sílica opalina (Herrera, 2006). Los complejos Al/Fe-humus y la sílice opalina se forman en ambientes ácidos ($\text{pH} \leq 5$, rango en que los ácidos orgánicos son los principales donadores de protones (H^+), disminuyendo el pH y el Al activo soluble) ricos en materia orgánica, y la alófana, imogolita, halloysita y ferrihidrita se forman en ambientes con $5 \leq \text{pH} \leq 7$ y bajo contenido de materia orgánica (Ugolini & Dahlgren, 2003). La alófana predomina en suelos jóvenes y la haloisita en depósitos más antiguos, bajo el mismo material original de cenizas

volcánicas y condiciones climáticas (Herrera et al., 2007). La presencia de estos minerales poco cristalinos y no cristalinos que contienen superficies de carga variable y la acumulación de materia orgánica le confieren a los Andisoles propiedades morfológicas, físicas y químicas distintivas que rara vez se encuentran en suelos derivados de otros materiales originales (Nanzyo, 2002).

Malagón (2003) argumenta que los Andisoles de la región Andina sufren procesos de pérdida por erosión y lixiviación, que son compensados parcialmente por efecto del clima en ganancia de materiales orgánicos (contenidos medios y altos de carbono orgánico, 1.5 a > 6 % (g kg⁻¹)), situación que conlleva a la aparición de horizontes A úmbricos (ricos en materia orgánica, de color muy oscuro, de gran espesor, con saturación de bases <50 % (cmol(+) kg⁻¹)).

2.4.3 Propiedades de los Andisoles

Espinoza y Rubiano (2015) sintetizan las propiedades de los andisoles modales así:

Físicas: tienen una densidad aparente inferior a 0,8 Mg m⁻³, presentan permeabilidad y porosidad elevadas y una estructura característica de microagregados estables que generan grumos, gránulos o bloques subangulares muy finos con una consistencia particular pegajosa y untuosa al tacto en estado húmedo y de polvo fino en estado seco. Estos suelos poseen una enorme capacidad de retención de humedad tanto a capacidad de campo como en el punto de marchitamiento. Sin embargo, al someterlos a una desecación prolongada pueden reducir considerable e irreversiblemente su capacidad de campo en un 50 % (g g⁻¹).

QUÍMICAS: Los andisoles poseen una alta capacidad de intercambio catiónico y aniónico en función del pH, lo que resulta en una alta capacidad tampón y un elevado número de cargas dependientes del pH. Así mismo, presentan elevados contenidos de Al y Fe activos. Son suelos con una reacción desde muy fuertemente ácida en los horizontes superficiales a moderadamente ácida en los profundos (pH: 5,1 - 6,5).

En cuanto al N, los Andisoles contienen elevadas cantidades de materia orgánica, que se acumula y es muy resistente a la descomposición microbial (mineralización), lo que reduce la disponibilidad de N mineralizable.

El P disponible es bajo en los Andisoles debido a que es fuertemente retenido por los materiales no cristalinos de Al y de Fe; al ser aplicado al suelo en forma de fertilizantes de

alta solubilidad, este reacciona rápidamente con los minerales de baja y nula cristalinidad formando componentes insolubles metal-P, productos en los que desempeñan papel preponderante el Al y el Fe activos (Shoji & Takahashi, 2002).

La disponibilidad de potasio (K) en los Andisoles está influenciada por el contenido de K en la ceniza volcánica y en las arcillas del suelo. Generalmente, el contenido de K es bajo en arcillas alofánicas como consecuencia de que estas no presentan retención preferencial por el K, por lo que se lixivia y su contenido edáfico decrece a medida que avanza el intemperismo (Shoji y Takahashi, 2002). Estos mismos autores señalan que en Andisoles se pueden presentar serias deficiencias de micronutrientes como el cobre, zinc y cobalto y su abundancia y disponibilidad depende de su contenido en los materiales volcánicos y de la tasa de liberación a través de la alteración química.

BIOLOGICAS: La actividad microbiana en suelos Andisoles no cultivados no es muy alta debido a la fuerte deficiencia de P, a su reacción de ácida a moderadamente ácida y la alta estabilización de la materia orgánica (Nishio, 1996 mencionado por Nanzyo (2002)) debido a la presencia de minerales de bajo orden cristalino como alófanos y óxidos de Fe y Al con gran capacidad para formar complejos estables con moléculas orgánicas que se degradan lentamente por la acción microbiana (Rumpel et al., 2012). Nanzyo (2002) menciona que suelos Andisoles de Japón con adición de fosfatos y pH superior a 5 presentan un incremento en el número de bacterias aeróbicas, actinomicetos y hongos y mejora la respiración del suelo. Al comparar el número de microorganismos en suelos no cultivados, los Andisoles tenían significativamente más actinomicetos y bacterias anaerobias que otros suelos.

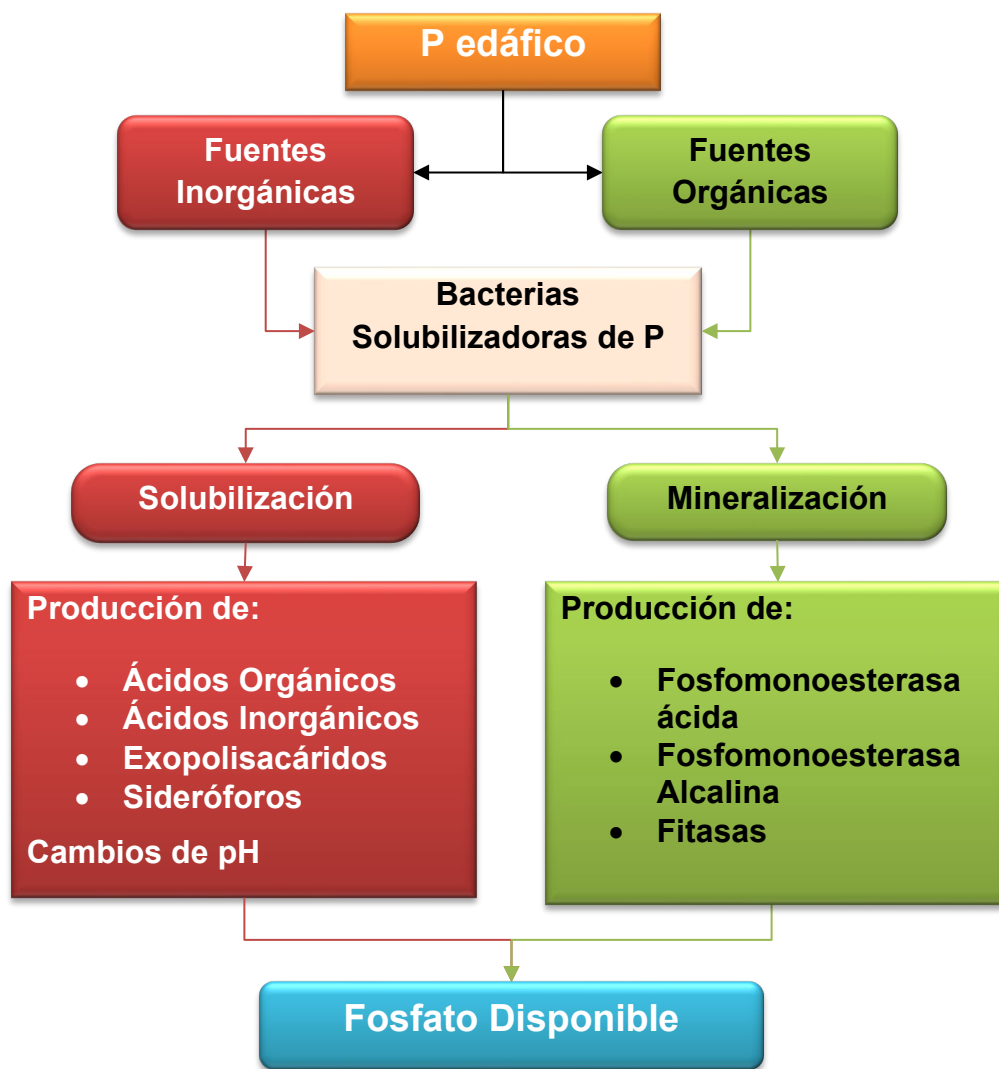
2.5 Bacterias solubilizadoras de fosfato (BSF)

Los microorganismos cumplen importantes funciones en la dinámica de los ecosistemas, actuando como componentes fundamentales del ciclaje de nutrientes y de los ciclos biogeoquímicos (Leite, 2009). Estos microorganismos son los encargados de mediar los procesos de descomposición y mineralización de nutrientes, liberación de nutrientes y fijación y desnitrificación de N. Los microorganismos edáficos, adicionalmente, poseen la capacidad de solubilizar y mineralizar compuestos fosforados, y por lo tanto de hacer disponible P a partir de formas complejas inorgánicas u orgánicas (Chandler et al., 2008;

Aipova et al., 2010; Silva et al., 2022). Este P soluble puede ser aprovechado por las plantas para su nutrición.

Los microorganismos solubilizadores de P, bacterias u hongos, juegan un papel importante en la liberación de P inorgánico soluble. Este grupo de microorganismos se denomina colectivamente bacterias u hongos solubilizadores de fosfato. El mecanismo asociado involucra la liberación de compuestos capaces de disolver los minerales fosfatados, a través de la liberación de compuestos quelantes catiónicos, y mediante el bloqueo de los sitios de adsorción de los coloides del suelo (He et al., 2002). Notablemente, las bacterias son más numerosas que los hongos en suelos rizosféricos, probablemente explicando por qué son más efectivas en la solubilización de P (Mokula et al., 2019). De igual manera, durante la descomposición de la materia orgánica, la mineralización enzimática de compuestos orgánicos fosforados resulta en la liberación de fósforo disponible. Las plantas pueden tomar el P disponible en el suelo siempre y cuando los procesos de solubilización de P inorgánico (ligado a los minerales) y de mineralización de Po (ligado a la fracción orgánica) excedan al proceso de inmovilización de P (Sharma et al., 2013). Existen varias rutas bioquímicas que permiten la disponibilidad del P en el suelo, las principales se muestran en la figura 2-4.

Figura 2-4: Principales mecanismos de los Bacterias solubilizadoras de fósforo (BSF) para la solubilización de fosfato edáfico. Adaptado de Moluka et al (2019).



2.5.1 Solubilización de P inorgánico

El mecanismo más importante para la solubilización de P_i en el suelo es la secreción bacteriana de ácidos orgánicos (AO) de bajo peso molecular (Tamad et al., 2021). Algunos de los ácidos orgánicos asociados son el cítrico (tricarboxílico), láctico, oxálico, glicólico, 2-cetoglucónico, málico, tartárico, aspártico, acético, fumárico, malónico, isobutírico,

gluconato (dicarboxílico), succínico, glutárico, propiónico, butírico, glioxálico y adípico; siendo el ácido glucónico y el ácido 2-cetoglucónico los AO de mayor importancia (Alori et al., 2017; Zeng et al., 2017; Kalayu, 2019). Las bacterias solubilizadoras de P varían considerablemente en su capacidad para secretar ácidos orgánicos, y en consecuencia en su capacidad para solubilizar fosfatos minerales (Santos et al., 2021). La secreción microbiana de AO provoca la acidificación del medio circundante, debido a la liberación de protones (H^+) a la superficie extracelular. Estos protones disuelven el P retenido en forma de fosfatos de Ca, Fe y Al, al quelar los cationes (Goldstein, 1995; Illmer & Schinner, 1995; Son et al., 2006). La asimilación de NH_4^+ dentro de las células microbianas también libera protones conduciendo a la solubilización del fósforo (Sharma et al., 2013; Timofeeva et al., 2022).

Otro mecanismo utilizado por las bacterias para la solubilización de P es la producción de exopolisacáridos (EPS). Estos EPS son producidos como una respuesta ante el estrés y tienen la capacidad de unirse con metales en el suelo. La unión a estos metales resulta en la solubilización de fosfatos metálicos en el suelo. La producción de sideróforos también tiene influencia en la solubilización de fosfatos de Fe en el suelo, pues son sustancias secretadas por los microorganismos con una alta afinidad por la quelación de Fe (Prabhu et al., 2019).

2.5.2 Mineralización del P orgánico

El Po del suelo se deriva de la materia orgánica estable o en descomposición (Ohel et al., 2004). La mineralización bioquímica de Po es un proceso enzimático que resulta en la liberación de Pi (McGill & Cole, 1981). Este proceso biológico involucra a dos grupos de enzimas que son sintetizadas por ciertos grupos de microorganismos en respuesta a la limitación de nutrientes o energía (Konietzny & Greiner, 2004). El primer grupo de enzimas se denomina fosfomonoesterasas no específicas, las cuales, desfosforilan el enlace fosfoéster o fosfoanhídrido de los compuestos orgánicos para formar fosfato inorgánico (Nannipieri et al., 2011). Estas enzimas pueden ser subdivididas en fosfomonoesterasas ácidas o alcalinas (Jorquera et al., 2011). Las fosfomonoesterasas ácidas tienden a predominar en suelos ácidos ($pH < 7$) y son producidas por bacterias y plantas, mientras que las alcalinas son más abundantes en suelos neutros y alcalinos ($pH > 7$) y son

producidas principalmente por microorganismos (Rodríguez & Fraga, 1999; Mukhmetzyanova et al., 2012).

Las fitasas son otro grupo de enzimas producidas por microorganismos para la mineralización de Po. Estas enzimas catalizan la hidrólisis del ácido fítico y liberan formas disponibles de P en el suelo (inositol y ácido ortofosfórico) (Ahmad et al., 2008; Richardson & Simpson, 2011). Este proceso es requerido puesto que las plantas no pueden adquirir P directamente del fitato (Sharma et al., 2013). La presencia de microorganismos degradadores de fitato en la rizosfera, por lo tanto, pueden mediar la disponibilidad de P a partir de esta molécula orgánica (Richardson & Simpson, 2011).

2.5.3 Efecto de la co-inoculación de bacterias solubilizadoras de fosfato con aplicación de fuentes fosfatadas

Numerosos estudios en condiciones controladas y en campo han demostrado que el uso simultáneo de BSF y diferentes fuentes de fósforo incrementa la absorción de P, y el crecimiento y la producción de biomasa de varios cultivos. En la Tabla 2-2 se presentan algunos ejemplos.

Tabla 2-2: Resultados de estudios realizados con aplicación de fuentes fosfatadas e co-inoculación con Bacterias Solubilizadoras de Fosfato (BSF) en condiciones de campo y controladas sobre diferentes cultivos.

Referencia	Cultivo	Fuente de P	Bacterias Solubilizadoras de Fosfatos (BSF)	Condiciones del experimento (campo/controladas)	Resultados
Santos - Torres et al. (2021)	Asociación Raigrás/Trébol rojo	DAP RF	<i>Rhizobium sp.</i> T88 y <i>Herbaspirillum sp.</i> AP21, individual y co-inoculadas	Controladas	Mayor producción de biomasa y valor nutricional con aplicación de DAP 75% y RF 25% con la inoculación de BSF individual o co-inoculadas

Beltran et al., 2022	Maíz	DAP Dosis creciente s (0,25 y 50%)	<i>Rhizobium</i> sp. B02	Controladas	Mejor tratamiento 50% DAP + <i>Rhizobium</i> , incrementó 17% rendimiento de grano e influyó en el peso seco de las plantas, el contenido relativo de clorofila, la concentración de P en la planta, el área foliar, la tasa fotosintética y el peso de 1000 granos.
Estrada - Bonilla et al. (2021)	Caña de azúcar	SPT RF y Compost	<i>Pseudomonas</i> sp., <i>Azotobacter</i> sp., <i>Rhizobium</i> sp. y <i>Bacillus</i> sp	Controladas	Mayor acumulación de P, N y K en los brotes de caña con co-inoculación de BSF, que se correlaciona con mayor disponibilidad de P y con la comunidad bacteriana del suelo
Masuco - Lopes et al. (2021)	Caña de azúcar	Compost enriqueci do con RF	<i>Pseudomonas</i> <i>aeruginosa</i> PSBR12 and <i>Bacillus</i> sp. BACBR01	Campo	Incrementos en rendimiento de caña del 6% y de la actividad enzimática con aplicación de Compost enriquecido con RF y del 5% con la co-inoculación con BSF. La adición de RF reduce la aplicación de compost en 50%.
Romero - Perdomo et al., 2021	Algodón	DAP y RF	<i>Rhizobium</i> sp (SP20, N8, N9, G56, G58 y B02)	Controladas	<i>Rhizobium</i> sp. B02 + RF mejoró el crecimiento, el contenido de P en la planta, la tasa fotosintética, la tasa de transpiración y el contenido relativo de clorofila en suelos con baja disponibilidad de P.

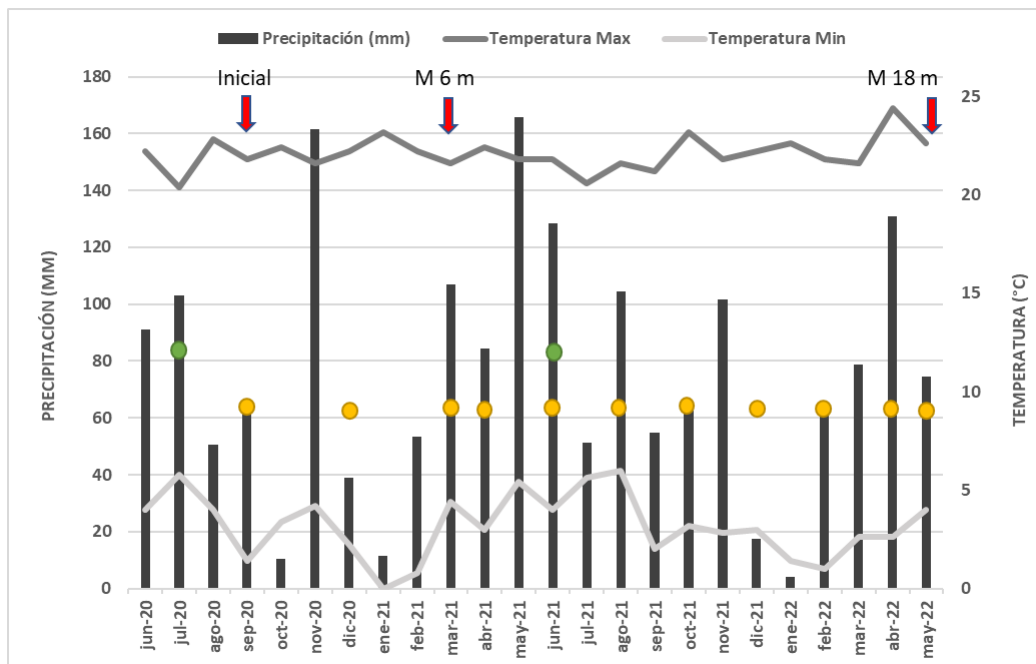
					Además, B02 incrementó el uso eficiente de la RF.
Khan et al. (2022)	Frijol Mungo	SFS RF	<i>Bacillus mageterium and Bacillus polymyxa</i>	Campo	Incrementos del 15% en biomasa fresca y correlaciones significativas positivas entre la disponibilidad de P y la adquisición de P con la aplicación de RF y la co-inoculación con BSF
Alamzeb (2022)	Garbanzo	SFS RF	<i>Rhizobium</i> sp. y otras BSF	Campo	Mayores rendimientos de semilla y absorción de P con la aplicación de 100 y 75% SFS con co-inoculación de BSF.
Tahir et al. (2018).	Trigo	Compost enriquecido con RF	<i>Bacillus MWT-14</i>	Campo	Incrementos en los rendimientos de grano de 54-83% y mejoras en el contenido de MO y P en el suelo con la aplicación de Compost enriquecido con RF y la co-inoculación con <i>Bacillus</i> .
Alam et al. (2022)	Trigo	Diferentes dosis DAP (0,25,50 y 100 kg P ha ⁻¹)	Producto comercial de BSF en dosis de 0 y 1,5 kg ha ⁻¹ .	Campo	Mayores rendimientos de grano y tasa fotosintética con la aplicación más alta de DAP y la co-inoculación del producto comercial de BSF.

3. Materiales y Métodos

3.1 Sitio de investigación

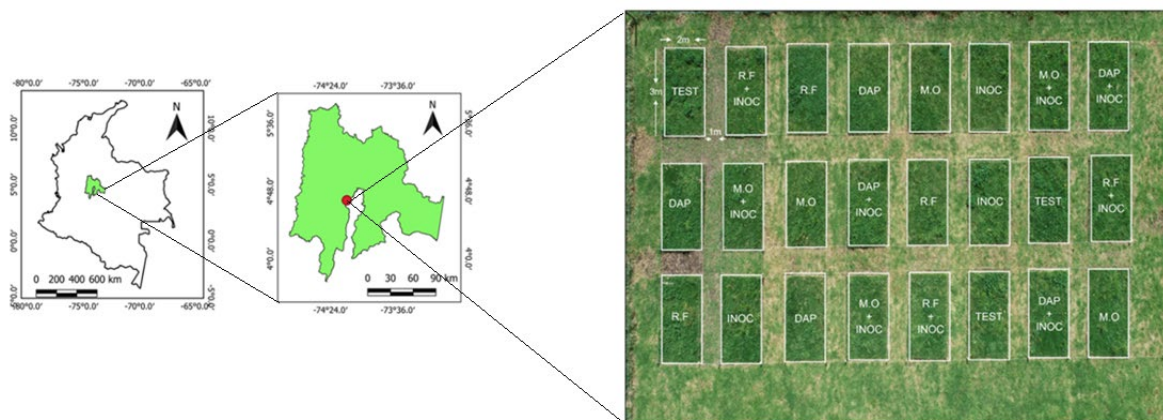
La fase de experimentación en campo se llevó a cabo en el periodo de septiembre de 2020 hasta mayo de 2022, en un lote del Centro de Investigación Tibaitatá de AGROSAVIA, en Mosquera - Cundinamarca (Colombia) (4°41'43,1349" N y 74°12'18,7666" W), a una altitud de 2.600 m.s.n.m. con un rango de temperatura entre 7 a 20°C y un régimen bimodal de lluvias (máxima precipitación 200 mm mes⁻¹, mínima precipitación 44 mm mes⁻¹). Durante el periodo de experimentación en campo (julio/2020 – mayo/2022) las precipitaciones estuvieron dentro del rango de 4,2 – 165,6 mm, mientras que la temperatura del aire varió entre 0 – 24,4 °C (Figura 3-1). Se presentaron dos períodos con drástica reducción de las precipitaciones: enero de 2020 y 2021; no obstante, las precipitaciones fueron abundantes y prolongadas presentándose una alteración en el patrón bimodal característico de la zona de estudio (dos épocas de lluvias: marzo-mayo y septiembre – octubre) (Figura 3-1).

Figura 3-1: Temperatura mínima (línea roja) y máxima (línea gris) histórica y precipitación pluvial mensual (barras grises) en el municipio de Mosquera, Cundinamarca. Las flechas rojas indican los tres momentos de muestreo evaluados en este estudio: muestreo 0 mes (M0m) o inicial (ala establecimiento del experimento), muestreo 6 meses (M6m) y 18 meses (M18m). Círculos de color amarillo indican los momentos donde se realizaron los cortes productivos de forraje y las co-inoculaciones con BSF. Los círculos en color verde indican las fertilizaciones realizadas con las diferentes fuentes de P evaluadas.



Se seleccionó una pradera de pasto kikuyo de baja productividad anual (10 t ha^{-1} de materia seca) y en ella un área de 340 m^2 (Figura 3.2). El suelo utilizado para el establecimiento del experimento es clasificado taxonómicamente como Andisol (IGAC et al., 2000), perteneciente a la unidad cartográfica Consociación Cota, definida como Typic Hapludands medial, mezclada, isomésico, con una alta retención de fosfatos (superior al 85%) debido a la presencia de arcillas alófanas (IGAC, 2012).

Figura 3-2: Localización de área de muestreo y diseño experimental de parcelas divididas completamente al azar.



Antes del establecimiento del experimento fueron determinadas algunas características químicas y físicas del suelo que se muestran en la Tabla 3-1, para esto se tomaron muestras compuestas de suelo a 20 cm de profundidad. El suelo presentó una reacción moderadamente ácida, sin problemas de salinidad, sin restricción por aluminio intercambiable, altos contenidos de Materia orgánica (MO), S, Ca, Mg y K.

Tabla 3-1. Propiedades físicas y químicas del suelo del sitio experimental.

Clase Textural	Arena	Arcilla	Limo	pH	C.E	D.A	M.O	K _{av}	S _{av}	Ca _{av}	Mg _{av}
	(%)	(%)	(%)		(dS m ⁻¹)	(g cm ⁻³)	(g 100g ⁻¹)	(cmol kg ⁻¹)	(mg kg ⁻¹)	(cmol kg ⁻¹)	(cmol kg ⁻¹)
Franca	32.9	23.8	43.3	6.0	0,99	0.44	11.2	4.2	27.4	18	7.8

C.E: Conductividad Eléctrica; D.A: Densidad Aparente; M.O: Materia Orgánica; K_{av}: Potasio disponible; S_{av}: Azufre disponible; Ca_{av}: Calcio disponible; Mg_{av}: Magnesio disponible.

3.2 Cepas bacterianas

En esta investigación se utilizaron tres cepas: *Herbaspirillum* sp. AP21, *Azospirillum brasilense* D7, *Rhizobium leguminosarum* T88, procedentes del Banco de Germoplasma de microorganismos de la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (Agrosavia), Colombia. Las cepas AP21 y D7 son bacterias que fueron aisladas de pasto kikuyo mientras que T88 es una bacteria simbiótica fijadora de nitrógeno aislada de nódulos activos de trébol rojo (*Trifolium pratense*). Estas cepas se seleccionaron porque en investigaciones previas se mostró su capacidad para promover el crecimiento del trébol rojo y del raigrás en condiciones de estrés abiótico (sequia) (Cortes-Patiño et al., 2021; Cortes-Patiño et al., 2022) y fueron capaces de optimizar el uso del P, AP21 mostró capacidad en la mineralización del Po y T88 presentó mayor capacidad para la solubilización de Pi (Santos-Torres et al., 2021); además AP21 y D7 también mostraron potencial en la reducción de la fertilización mineral con N (Pardo-Díaz et al., 2021). Las cepas se identificaron previamente sobre la base de la secuenciación de su genoma y las secuencias fueron depositadas en GeneBank con los siguientes números de acceso: MT302839 (*Azospirillum brasilense*. D7), MT375980 (*Rhizobium leguminosarum*. T88) y MT302840 (*Herbaspirillum* sp. AP21). Las células bacterianas se obtuvieron de cultivos puros en medio sólido DYGS (*Herbaspirillum* sp, y *Azospirillum* sp.) (Baldani et al., 2014) y YM (*Rhizobium* sp.) (Barnet and Vincent, 1970). Caldos de cada medio de cultivo fueron inoculados con estas suspensiones celulares al 1 % (v v⁻¹) y se llevaron a agitación a 120 rpm durante 24 horas a 30 °C. Después de este tiempo se realizó control de calidad de pureza y concentración mediante diluciones seriadas y siembra en los respectivos medios sólidos, asegurando una concentración final de los inóculos de 1 x 10¹⁰ UFC para las cepas AP21 y D7 y de 1 x 10⁹ UFC para la cepa T88.

Componente ético: El uso y evaluación de *Herbaspirillum* sp. AP21, *Azospirillum brasilense* D7, *Rhizobium leguminosarum* T88 se encuentra amparado bajo la resolución 0063 de 2018 por la cual se le otorga a la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria – Agrosavia, el acceso a recursos genéticos y productos derivados para el proyecto denominado “Programa de Bioprospección en Agrobiodiversidad Colombiana”, de conformidad con lo establecido en el contrato de acceso a recursos genéticos y productos derivados N° 168 de 2017.

3.3 Experimento en campo

En el área seleccionada se realizó el proceso de renovación de praderas mediante dos pases cruzados de desbrozadora y un pase de renovador de praderas. Después de 45 días de rebrote, se trazaron veinticuatro (24) parcelas experimentales de 6 m² (3 x 2 m). Inmediatamente, después del trazado del área experimental, se estableció el experimento en julio de 2020 con el corte de homogenización en cada una de las parcelas mediante una cortacésped (Husqvarna HU550FH (Husqvarna - Suecia)) para ajustar la altura de corte (5 cm) (Fulkerson & Donaghy, 2001). El experimento se dispuso en un diseño de parcelas divididas completamente al azar, donde la parcela principal fueron cuatro fuentes de P (sin aplicación, roca fosfórica (R.F), fosfato diamónico (DAP) y compost (MO)) y las subparcelas los dos niveles de co-inoculación de BSF (con y sin la co-inoculación con BSF (AP21, D7, T88). La RF fuente de P inorgánica de baja solubilidad contenía un 26 % de P₂O₅, proveniente de yacimientos subterráneos de Pesca del departamento de Boyacá (Fosforita, Fosfatos Boyacá S.A, Colombia). El compost denominado como MO, fue utilizado como la fuente de P orgánica de baja solubilidad con un contenido de 1,28 % (m m⁻¹) de P₂O₅, este fue elaborado a partir de estiércol bovino y material vegetal recolectado de podas y finalmente, como fuente de P de alta solubilidad se utilizó el DAP con 46% de P₂O₅. En la tabla 3-2 se muestran las principales características de las fuentes utilizadas en este estudio.

Tabla 3-2. *Propiedades de las fuentes de P seleccionadas en el estudio.*

Propiedad	Fuentes de P		
	Roca Fosfórica (RF)	Compost (M.O)	Fosfato Diamónico (DAP)
P ₂ O ₅ Total, g kg ⁻¹	260	13	460
P ₂ O ₅ disponible, g kg ⁻¹	20	4	460
N Total, g kg ⁻¹	-	18	180
Humedad, %	5,0	40,9	2,5
pH	7,2	7,3	6,8 – 7,0

3.3.1 Tratamientos

Para evaluar el efecto de la co-inoculación con BSF en asocio con la aplicación de fuentes fosfatadas sobre la dinámica del P edáfico y la productividad del pasto kikuyo se establecieron ocho tratamientos que fueron aleatorizados en tres repeticiones, para un total de 24 parcelas experimentales.

Los tratamientos fueron: 1) Control absoluto sin la aplicación de inoculantes, ni fuentes de P, 2) fuente insoluble inorgánica de P (RF), 3) fuente insoluble orgánica de P (compost - MO), 4) fuente soluble de P (DAP), 5) Control inoculado con BSF, 6) RF inoculado con BSF, 7) MO inoculado con BSF y 8) DAP inoculado con BSF (Figura 3-2).

Todas las fuentes de P fueron ajustadas a una dosis anual de 80 kg ha⁻¹ de P₂O₅; así mismo, se aplicó una dosis mínima anual de N (33 kg ha⁻¹) a todas las parcelas, teniendo en cuenta los niveles de extracción de nutrientes del pasto kikuyo (Bernal & Espinosa, 2003). Las cantidades anuales ajustadas de RF (308 kg ha⁻¹ de contenido total de P₂O₅), DAP (174.5 kg ha⁻¹ de contenido total de P₂O₅) y compost (6250 kg ha⁻¹ de contenido total de P₂O₅) fueron aplicadas anualmente desde el momento del establecimiento, disponiendo al voleo la fuente de P sobre cada parcela experimental.

La co-inoculación de las BSF fue realizada posterior a cada corte productivo (11 co-inoculaciones), mediante la aspersion con bomba de espalda (capacidad de 20 L) a razón de 2 L ha⁻¹ del inoculante en los tratamientos respectivos, mezclando las cepas al momento del cargue de la bomba de espalda con agua.

3.4 Variables de respuesta

3.4.1 Producción y calidad nutricional del pasto kikuyo

La estimación de la biomasa disponible se inició en septiembre de 2020 y se extendió por un periodo de 18 meses hasta mayo de 2022. En total se realizaron once (11) cortes productivos. Cada corte productivo se realizó cuando más del 50% de las plantas de kikuyo alcanzaron 4,5 hojas verdaderas (Fonseca et al., 2016) y el intervalo entre cortes estuvo supeditado a la variación de las condiciones climáticas de la zona de estudio.

Cada corte productivo consistió en ubicar un cuadro de PVC (siglas en inglés de Polyvinyl chloride) de 0,25 m² de área, en el centro de cada parcela experimental, cortando la biomasa verde (kg ha⁻¹) dentro de cada cuadro y pesándolo (biomasa verde/área) inmediatamente en una báscula electrónica. Finalmente, con una corta césped se cortó el forraje remanente de cada parcela experimental con el fin de uniformizar la altura de corte a 5 cm (Fulkerson & Donaghy, 2001).

La producción de biomasa seca disponible (MS) por unidad de área para cada tratamiento (kg ha⁻¹) y en los 11 muestreos realizados, se estimó tomando sub-muestras de 200 g de forraje verde cosechado por tratamiento y secándolas en un horno a 60°C durante 48 horas para extraer la humedad del forraje y obtener el porcentaje de MS. Se calculó la producción de biomasa seca disponible por día (kg ha⁻¹ día⁻¹) de la siguiente manera:

Biomasa seca (kg ha⁻¹ día⁻¹) = Biomasa seca (kg ha⁻¹) / N° días hasta alcanzar 4,5 hojas

Para la determinación de Proteína Cruda (PC) y disponibilidad de P Foliar (PF), se llevaron al Laboratorio de Nutrición Animal de Agrosavia las sub-muestras de forraje seco de tres cortes productivos: i) al momento del establecimiento del experimento (M0), ii) 6 meses (M6) y iii) 18 meses (M18) posteriores al establecimiento del experimento. Estos parámetros de calidad nutricional fueron determinados mediante la técnica de espectroscopia de reflectancia en el infrarrojo cercano (NIRS), de acuerdo con la ecuación generada para pasto kikuyo por Ariza et al. (2018). Se calculó el rendimiento por día de PC y PF para cada tratamiento de la siguiente manera:

Proteína cruda ($\text{kg ha}^{-1} \text{ día}^{-1}$) acumulada = resultado reportado por laboratorio ($\text{g } 100 \text{ g}^{-1} \text{ MS}$) * Biomasa seca ($\text{kg ha}^{-1} \text{ día}^{-1}$).

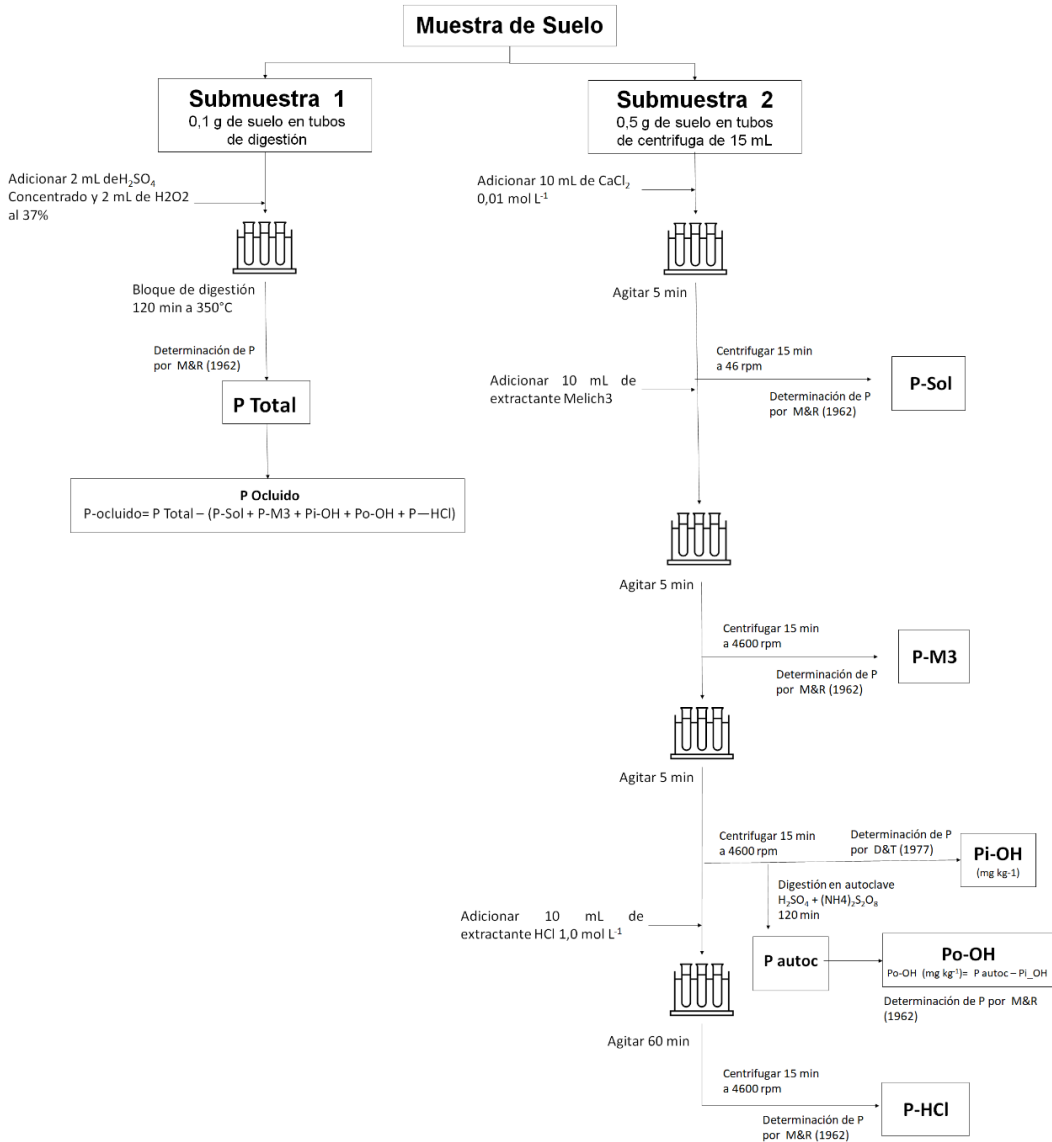
Fosforo Foliar (PF) ($\text{kg ha}^{-1} \text{ día}^{-1}$) acumulado = resultado reportado por laboratorio ($\text{g } 100 \text{ g}^{-1} \text{ MS}$) * Biomasa seca ($\text{kg ha}^{-1} \text{ día}^{-1}$).

3.4.2 Evaluación de fracciones de fósforo del suelo

Para evaluar la dinámica del P en el suelo se realizaron 3 muestreos de suelo: i) muestreo de caracterización previo al establecimiento del experimento (P inicial), ii) 6 meses y iii) 18 meses posteriores al establecimiento del experimento. Se realizaron muestreos de suelo tomando una muestra compuesta (500 g) de cuatro submuestras tomadas de la parte central de cada parcela experimental a una profundidad de 20 cm, utilizando un barreno holandés. Las muestras de suelo compuestas se secaron en un horno de aire caliente (Memmert, UF55, Germany) a 60°C por 72 horas y luego se tamizaron en malla de 2 mm de diámetro.

La dinámica del P edáfico se realizó mediante la metodología de fraccionamiento secuencial generada por Gatiboni & Condron (2021) (Figura 3-3). Se utilizó una submuestra A para la determinación del P Total y una submuestra B para la determinación de las diferentes fracciones de P. La determinación de las fracciones de P con la submuestra B presentó el siguiente orden: 1) P de la solución del suelo extraído por CaCl_2 0,01 M, 2) el P disponible en la planta por Mehlich 3, 4) el P_i y P_o moderadamente lábil extraído por NaOH 0,5 M y 5) el P en minerales primarios extraídos por HCl 1 M. Además, se estimó el contenido de P total medido en otra submuestra de suelo por digestión ácida y se calculó el P ocluido por diferencia entre el P total y los extractores mencionados (Figura 3-3). La metodología se describe en el anexo A y se ilustra en la figura 3-3.

Figura 3-3: Flujograma del método de fraccionamiento secuencial adaptado de Gatiboni & Condron (2021).



Con el fin de permitir una mejor comprensión de la dinámica del P, las fracciones determinadas se agruparon en cinco grandes fracciones de P a partir de su grado de solubilidad. La primera fracción fue la de P lábil, compuesta por P-Solución y P-Melich 3, la segunda fracción fue el P moderadamente lábil, compuesta por Pi- NaOH, 0,5 M y P-HCl. La tercera correspondió a la fracción orgánica total (Po), la cuarta al Pi-ocluído y finalmente la quinta a la fracción de P-Total determinada con la submuestra 1.

3.4.3 Actividad Enzimática del suelo

Fosfomonoesterasas ácidas y alcalinas

Para la determinación de la actividad enzimática se utilizó la técnica descrita por Tabatabai and Bremner (1969) con modificaciones de Tabatabai (1994). Se tomó una muestra de 50 g de suelo húmedo de cada tratamiento obtenida en M0, M6 y M18. En un tubo de centrifuga de 50 mL se agregó 1 g de suelo además de 0,2 mL de tolueno y 4,0 mL de buffer MUB (compuesta por 12.1 g de Tris hidroximetil aminometano (THAM), 11,6 g de ácido maleico, 14 g de ácido cítrico y 6,3 g de ácido bórico (H_3BO_3) en 488 mL de hidróxido de sodio (NaOH 1 M) y aforado hasta 1L con agua desionizada, ajustada a pH 6,5 para fosfomonoesterasas ácidas (F.Ac) o pH 11 para alcalinas (F.Alc). Se adicionó 1 mL de una solución de *p*-nitrofenil fosfato de sodio, y la reacción fue incubada a 37 °C por 1 h. La reacción se detuvo mediante la adición de 1 mL de $CaCl_2$ 0,5M y 4 mL de NaOH 0,5M. Se filtró la suspensión obtenida en filtros de papel Whatman N°2 y se midió la intensidad del color amarillo en el espectrofotómetro a 420 nm (Hernández et al., 2018).

3.5 Análisis estadístico

Las propiedades del suelo (incluidas las fracciones de P del suelo) y las variables de producción (Producción de forraje, Proteína y P Foliar) se ajustaron utilizando modelos lineales de efectos mixtos (lmer), donde el efecto factorial entre las fuentes de P y las inoculaciones (fuente de P (4) * Co-inoculación (2)) se usaron como efectos fijos y las réplicas como efectos aleatorios, se usaron los supuestos de normalidad, comprobado por análisis residual exploratorio. Después del ajuste del modelo, se aplicó la prueba HSD Tukey (valor de $p < 0,05$) para encontrar diferencias entre las interacciones.

En el análisis multivariado, se aplicó el coeficiente de correlación de Pearson ($p < 0,05$) para encontrar la correlación entre la actividad de la fosfomonoesterasa ácida y la fracción de P lábil y entre la acumulación de MS y la fracción de P lábil.

Se aplicó un análisis de componentes principales (PCA) para correlacionar las fracciones de P del suelo, las propiedades biológicas del suelo y las variables de producción con las fuentes de P y las inoculaciones. La PCA se realizó utilizando el paquete "FactoMineR" y

"factoextra". Además, para evaluar el efecto de la co-inoculación en las variables PCA, se aplicó la prueba de Monte-Carlo con 999 permutaciones a PCA utilizando el paquete "Ade4". Todos los análisis se realizaron con R versión 4.2.0 y RStudio versión 1.3.1.

4. Resultados

4.1 Dinámica del P total edáfico en respuesta a la co-inoculación con bacterias solubilizadoras de P (BSF) y la aplicación de fuentes fosfatadas de diferente solubilidad

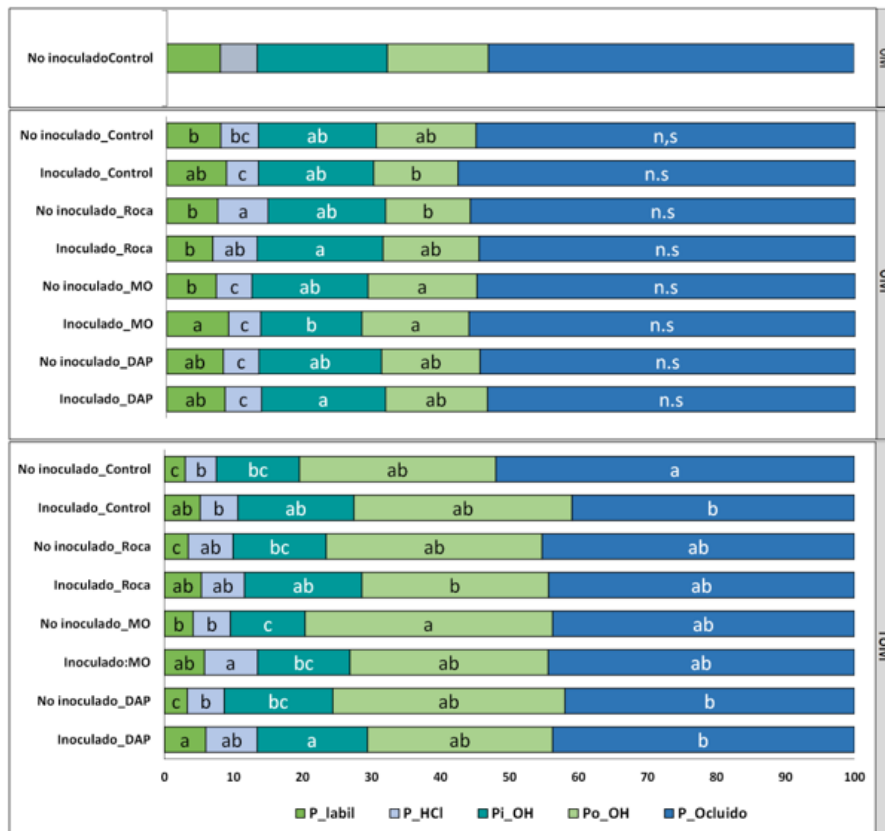
Se estudió el efecto directo de la co-inoculación con BSF y aplicación de diferentes fuentes fosfatadas sobre la disponibilidad del P en el suelo, determinado a través del fraccionamiento secuencial de P propuesto por Gatiboni & Condrón (2021). Se determinaron las fracciones de P-ocluido, P-moderadamente lábil (Pi-OH y Pi-HCl), P orgánico (Po-OH) y lábil (P-Solución y P-Mehlich 3) para los muestreos: inicial, 6 y 18 meses del establecimiento del experimento; tal como se muestra en la Figura 4-1.

En general, la dinámica del P en el Andisol estudiado estuvo representado en mayor proporción por el P de la fracción ocluida (41 – 56 % del P-total). En tanto que, las fracciones orgánica y moderadamente lábil representaron valores medios de P-Total (13 – 33 % y 16 – 28 % del P-total, respectivamente) y la fracción lábil solo representó una pequeña fracción (4 y 10 %). Es decir, más del 90 % del P edáfico se encuentra retenido como componente estructural de los minerales constitutivos (P-ocluido) o adsorbido bajo formas moderadamente lábiles de fosfatos de Fe (Pi-OH) y Ca (P-HCl) e inmovilizado bajo formas orgánicas de P (Po).

La fracción Moderadamente Lábil, referido al P que se encuentra adsorbido en la superficie de minerales secundarios de Fe (Pi-OH) y Ca (P-HCl), en general, presentó un comportamiento sin cambios en las concentraciones del Pi-OH, entre el muestreo inicial y los 6 meses, con un promedio de los tratamientos de 18 %, en tanto que, a los 18 meses las concentraciones se redujeron hasta 14,35 % (promedio de todos los tratamientos). No obstante, en el muestreo de los 6 meses, no se presentaron efectos de la co-inoculación sobre la acumulación de P en esta fracción con las diferentes fuentes evaluadas; sin embargo, se presentaron reducciones de Pi-OH cuando se fertilizó con MO co-inoculado (16,2 % del P total). A los 18 meses la inoculación con BSF si mostró efectos significativos ($p < 0,05$) con los tratamientos fertilizados con DAP. Mientras que, la concentración del P-

HCl no presentó mayores cambios entre el muestreo inicial, el de los 6 y 18 meses (5,8 % del P total, promedio de todos los tratamientos). A los 6 meses, las reducciones se presentaron en el Pi-OH cuando se fertilizó con MO y se co-inoculó (16,2 % del P total), así como, en los tratamientos Control, con y sin co-inoculación (16,9 y 17,1 %; respectivamente). En tanto que, la aplicación de RF, contrariamente, incrementó la adsorción en el P-HCl sin la co-inoculación con BSF, al pasar de 5 % en el muestreo inicial a 7 % a los 6 meses. A los 18 meses, las reducciones en el Pi-OH fueron acentuadas sin la co-inoculación de BSF en los tratamientos con la aplicación de MO (10 % del P total) y DAP con la co-inoculación incrementó en 7 % las concentraciones de P-HCl (promedio para tratamientos inoculados) (Figura 4-1).

Figura 4-1: Influencia de los tratamientos (Control, Roca fosfórica (RF), Materia Orgánica (MO) y Fosfato diamónico (DAP) * inoculado y no inoculado con BSF), sobre la dinámica del fósforo (P) total, representado en las fracciones P-ocluido, P-moderadamente lábil (Pi-OH y Pi-HCl), P orgánico (Po-OH) y Lábil (P-Sol y P-Mehlich3); para los muestreos de los 0 (inicial), 6 y 18 meses después del establecimiento del experimento.

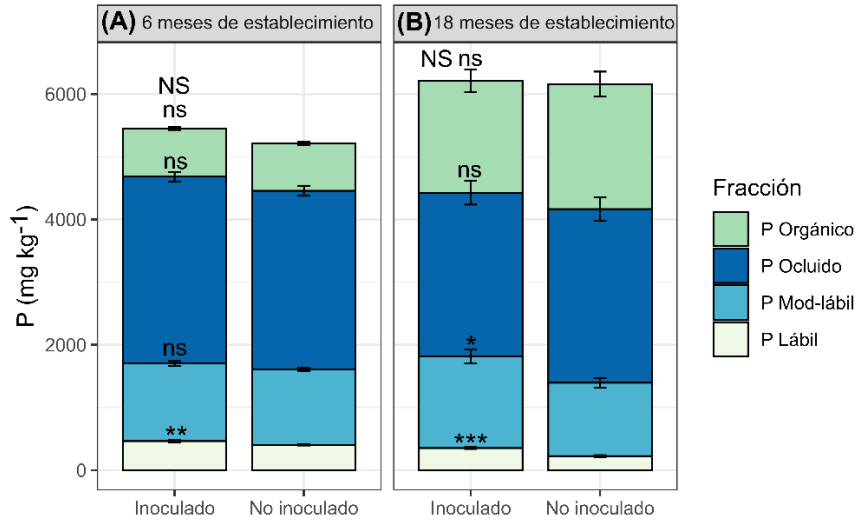


En cuanto a la fracción de P-ocluido, el cual se encuentra fuertemente adsorbido en la estructura de minerales primarios y secundarios del suelo, no se presentaron cambios entre el muestreo inicial y 6 meses con la aplicación de todas las fuentes de P (53 % promedio de todos los tratamientos) del P total. Contrariamente a los 18 meses, el P-ocluido presentó una reducción generalizada hasta el 43 % para todas las fuentes de P evaluadas. Sin embargo, la co-inoculación con BSF aminoró la adsorción de P en todas las aplicaciones de fuentes en 3,7% respecto a las Fuentes de P No inoculadas (Figura 4-1).

La fracción orgánica (Po-OH), no presentó cambios entre el muestreo inicial y a los 6 meses de establecido el experimento (14,25 % promedio de todos los tratamientos), independiente de las fuentes de P aplicadas y de la co-inoculación con BSF. No obstante, a los 18 meses presentó un incremento de 106 % (promedio de todos los tratamientos) respecto al muestreo inicial, pasando de 14,7 % a 30,4 % del P total (promedio de todos los tratamientos). Por su parte, los tratamientos co-inoculados con BSF presentaron las menores concentraciones de Po-OH (28,6 %) respecto a los no co-inoculados (32,9 %).

Al considerar la respuesta de la co-inoculación con BSF sobre las concentraciones de P en las fracciones lábiles (sumatoria de P-Solución y P-Mehlich3), moderadamente lábil (sumatoria de Pi-OH y P-HCl), ocluida, total (suma de todas las fracciones) y orgánica, se encontró que, a los 6 meses, las fracciones P Total, moderadamente lábil, orgánica y ocluida de P, no presentaron diferencias estadísticas ($p > 0,05$) por efecto de la co-inoculación en las fracciones evaluadas (Figura 4-2 A). No obstante, en la fracción lábil los tratamientos co-inoculados con BSF (464 mg kg^{-1}) fue estadísticamente diferente ($p < 0,01$) a los tratamientos sin co-inoculación con BSF (405 mg kg^{-1}) (Figura 4-2 A).

Figura 4-2: Efecto de la inoculación con Bacterias Solubilizadoras de Fosforo sobre las concentraciones promedio de las fracciones de P lábil, Moderadamente lábil, ocluida, orgánico y total, A) a los 6 y B) 18 meses después del establecimiento. Según el ANOVA para las diferentes fracciones de P (lábil, moderadamente lábil, ocluida y orgánica), (***) designa diferencias significativas al 0,1% ($p < 0,001$), (**) designa diferencias estadísticas al 1% ($p < 0,01$), (*) diferencias significativas al 5% ($p < 0,05$) y (ns) designa diferencias no significativas. Letras mayúsculas representan el P Total, (***) designa diferencias significativas al 0,1% ($p < 0,001$), (**) designa diferencias estadísticas al 1% ($p < 0,01$), (*) diferencias significativas al 5% ($p < 0,05$) y (NS) designa diferencias no significativas.



A los 18 meses, la co-inoculación con BSF no presentó cambios ($p > 0,05$) en el P total, así como en las fracciones orgánica y ocluida (Figura 4-2 B). Mientras que, se detectaron diferencias estadísticas en la fracción moderadamente lábil ($p < 0,05$) que registró una acumulación de P de 1463,7 mg kg⁻¹ superior a las acumulaciones de los tratamientos sin co-inoculación (1167,1 mg kg⁻¹) y en la fracción lábil del suelo ($p < 0,001$), donde los tratamientos co-inoculados superaron en más de 127 mg kg⁻¹ (56%) a los tratamientos sin co-inoculación.

4.2 Efecto de la co-inoculación con BSF y aplicación de fuentes fosfatadas sobre la dinámica el P lábil del suelo

La fracción P-Lábil, guarda una relación directa con la nutrición y productividad de las plantas, por lo que para el presente estudio es la fracción de P con mayor relevancia. Según la metodología desarrollada por Gatiboni & Condrón, (2021), la fracción lábil en el suelo que se compone de el P-solución, P en la fase solución del suelo y de P- Mehlich 3, el cual, se considera como la reserva lábil de P y es extraído con una solución de Mehlich 3 (Mehlich, 1984). El comportamiento y dinámica de la fracción de P-lábil para el suelo estudiado se muestra en la Figura 4-3.

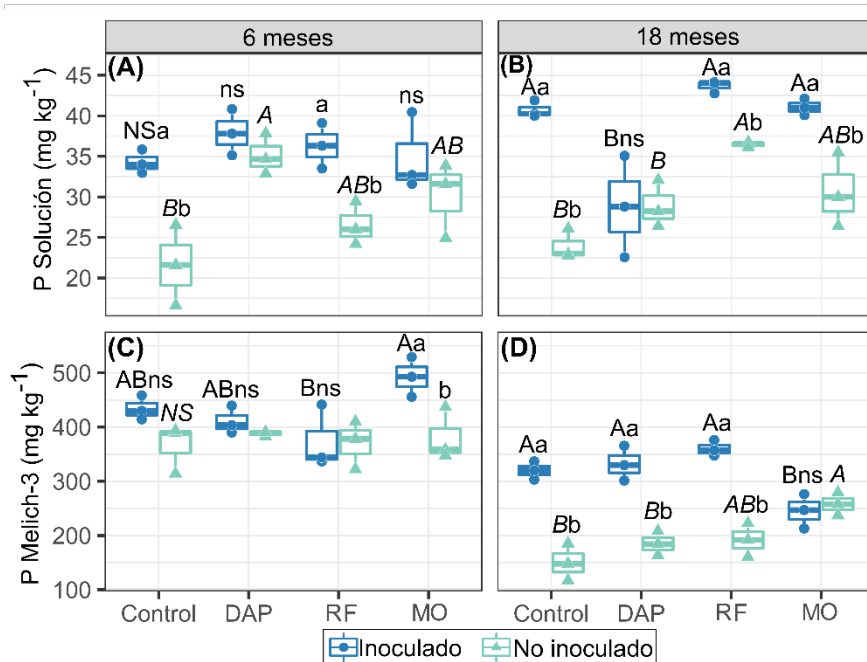
En general, la disponibilidad de P en la fracción lábil presentó diferencias significativas ($p < 0,05$) tanto en P-solución como en P-Mehlich 3 para los muestreos a los 6 y 18 meses (Figura 4-3), siendo los valores de P-Mehlich 3 ($328,68 \text{ mg kg}^{-1}$, promedio de todos los tratamientos) los de mayor contribución y los que determinaron la dinámica de la fracción lábil respecto a los valores de P-solución ($33,2 \text{ mg kg}^{-1}$, promedio de todos los tratamientos). Las mayores concentraciones de P-Mehlich3 de encontraron a los 6 meses ($402,2 \text{ mg kg}^{-1}$, promedio de tratamientos) (Figura 4-3C) con una fuerte reducción a los 18 meses ($255,4 \text{ mg kg}^{-1}$, promedio de tratamientos) (Figura 4-3D).

A los 6 meses de establecido el experimento, para el P-solución, se presentaron efectos de la co-inoculación en los tratamientos fertilizados con RF ($36,3$ vs $26,5 \text{ mg kg}^{-1}$, respecto de los tratamientos no co-inoculados) y sin fertilización de P ($34,2$ vs $21,6 \text{ mg kg}^{-1}$, respecto de los tratamientos no co-inoculados) (Figura 4-3A). Por otra parte, no se presentaron efectos significativos ($p > 0,05$) entre las fuentes de P evaluadas con co-inoculación ($35,9 \text{ mg kg}^{-1}$, promedio de fuentes de P co-inoculadas), mientras que, sin co-inoculación se presentaron diferencias significativas entre fuentes de P en fertilizaciones con DAP y control ($35,1$ vs $21,6 \text{ mg kg}^{-1}$; respectivamente).

Para el P-Melich3, los efectos de la co-inoculación solo fueron significativos en los tratamientos fertilizados con MO que registraron los mayores valores de disponibilidad de P (493 mg kg^{-1}), representado un 29% de incremento de P disponible respecto al tratamiento sin co-inoculación (Figura 4-3 C). Se presentaron efectos en la disponibilidad de P con las Fuentes de P con co-inoculación, en tratamientos fertilizados con MO ($492,7$

mg kg⁻¹), que fue diferente ($p < 0,05$) a los fertilizados con RF (374,1 mg kg⁻¹). Sin embargo, no hubo efectos estadísticos entre las fuentes de P no co-inoculadas.

Figura 4-3: Disponibilidad de P en la fracción lábil del suelo (P-solución y P-Mehlich 3) en la interacción Fuente de P * Co-inoculación con Bacterias Solubilizadoras de Fosfato (BSF). A) P-Solución 6 meses, B) P-Solución a 18 meses, C) P-Mehlich3 6 meses, D) P-Mehlich3 18 meses, después del establecimiento. Letras minúsculas indican diferencias significativas al 5 % ($p > 0,05$) entre tratamientos co-inoculados para cada fuente de P. Letras mayúsculas sin cursiva indican diferencias significativas al 5 % ($p > 0,05$) entre las fuentes de P co-inoculadas y letras mayúsculas con cursiva indican diferencias significativas al 5 % ($p > 0,05$) entre las fuentes de P no co-inoculadas.



A los 18 meses, la dinámica del P solución registró un efecto significativo ($p < 0,05$) en la disponibilidad de P con la co-inoculación de BSF en tratamientos fertilizados con fuentes de baja solubilidad (RF (43,7 mg kg⁻¹) y MO (41,1 mg kg⁻¹)), lo que representó un incremento de 20 y 34 % respectivamente, frente a sus contrapartes sin co-inoculación (Figura 4-3B). Así mismo, se presentaron efectos en la disponibilidad de P solución en tratamientos inoculados y fertilizados con Fuentes de P de baja solubilidad (RF y MO) y en el control (43,7, 41,1 y 40,7 mg kg⁻¹; respectivamente) y fueron diferentes ($p < 0,05$) al tratamiento fertilizado con la fuente de alta solubilidad (DAP) (28,8 mg kg⁻¹). También se presentaron efectos significativos ($p < 0,05$) con la fertilización de Fuentes de P sin co-inoculación, con la fertilización de Fuentes de baja solubilidad (RF y MO) que fueron diferentes a la fertilización con la fuente soluble (DAP) y al tratamiento sin P.

En cuanto al P-Melich3, tanto la inoculación con BSF como las Fuentes de P con co-inoculación presentaron efectos sobre la disponibilidad de P en tratamientos fertilizados con RF, DAP y control (360,2, 332,3 y 320mg kg⁻¹; respectivamente), siendo diferentes ($p < 0,05$) al tratamiento fertilizado con MO (245,4 mg kg⁻¹) (Figura 4-3D). También, se presentó efecto de las Fuentes de P sin co-inoculación en los tratamientos fertilizados con MO y RF (258 y 191,6 mg kg⁻¹), los cuales, fueron superiores a los tratamientos fertilizados con DAP y control.

4.2 Actividad de las fosfomonoesterasas ácida y alcalina en respuesta a la co-inoculación con BSF y fertilización con fuentes fosfatadas

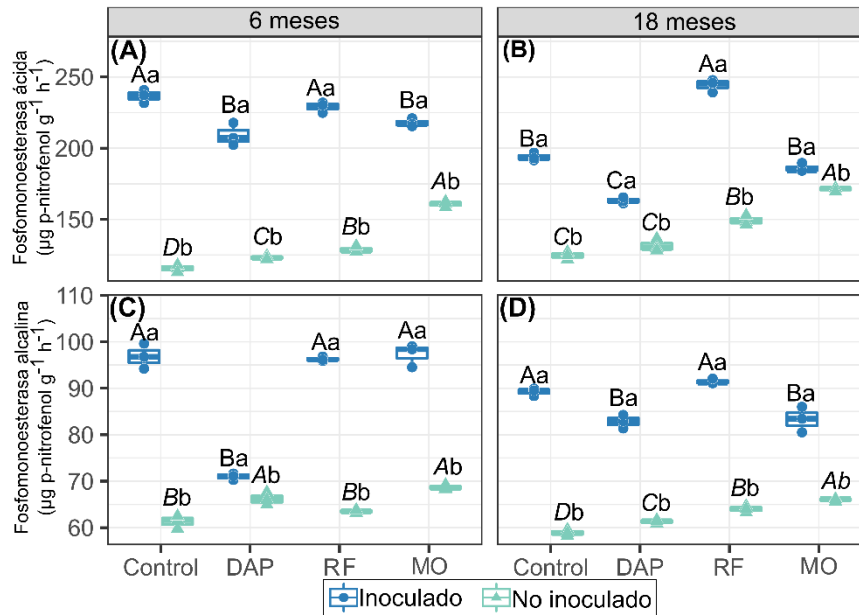
La Fosfomonoesterasa Ácida (F.Ac) presentó la mayor actividad respecto de la Fosfomonoesterasa Alcalina (F.Alc). Además, la actividad en las dos enzimas se redujo a los 18 meses, con excepción de los tratamientos co-inoculados y fertilizados con RF (Figura 4-4B). Mientras que, en los tratamientos no co-inoculados la actividad enzimática se mantuvo baja con relación a los tratamientos co-inoculados (Figura 4-4).

Para el muestreo de los 6 meses, la co-inoculación influyó ($p < 0,05$) una mayor actividad en F.Ac y F.Alc en todas las fuentes de P. Así mismo, F.Ac y F.Alc registraron mayor actividad con la fertilización de fuentes de P con co-inoculación en tratamientos fertilizados con RF (229 y 96,28 $\mu\text{g } p\text{-nitrofenol g}^{-1}\text{h}^{-1}$) y control (236,5 y 96,8 $\mu\text{g } p\text{-nitrofenol g}^{-1}\text{h}^{-1}$), adicionalmente con MO (217 y 97,3 $\mu\text{g } p\text{-nitrofenol g}^{-1}\text{h}^{-1}$) para las F.Alc. En tanto que, las fuentes de P sin co-inoculación presentaron mayor actividad en los tratamientos fertilizados con MO (160,8 y 68,7 $\mu\text{g } p\text{-nitrofenol g}^{-1}\text{h}^{-1}$), además, con la fertilización de DAP en el caso de F.Alc (123,1 y 66,2 $\mu\text{g } p\text{-nitrofenol g}^{-1}\text{h}^{-1}$) (Figura 4-4 A y C).

A 18 meses, la actividad enzimática presentó efecto ($p < 0,05$) de la co-inoculación con BSF en todas las fuentes de P evaluadas. Por otra parte, las fertilizaciones de Fuentes de P con co-inoculación influyeron en la actividad de F.Ac en tratamientos fertilizados con RF (244 $\mu\text{g } p\text{-nitrofenol g}^{-1}\text{h}^{-1}$) constituyendo los valores más altos de actividad enzimática, lo que representó un incremento del 63,9 % respecto al tratamiento sin co-inoculación (Figura 4-4B). También influyeron en la actividad de las F.Alc en tratamientos fertilizados con RF (91,5 $\mu\text{g } p\text{-nitrofenol g}^{-1}\text{h}^{-1}$) y control (89,3 $\mu\text{g } p\text{-nitrofenol g}^{-1}\text{h}^{-1}$), lo que corresponde a un

incremento respecto a su contraparte sin co-inoculación del 43 y 55,3%; respectivamente (Figura 4-4D). Cabe resaltar que la fertilización con DAP como fuente de alta solubilidad de P registro baja actividad de las F.Alc y F.Ac, sin embargo, fue mayor con el efecto de la co-inoculación en los dos muestreos evaluados (Figura 4-4).

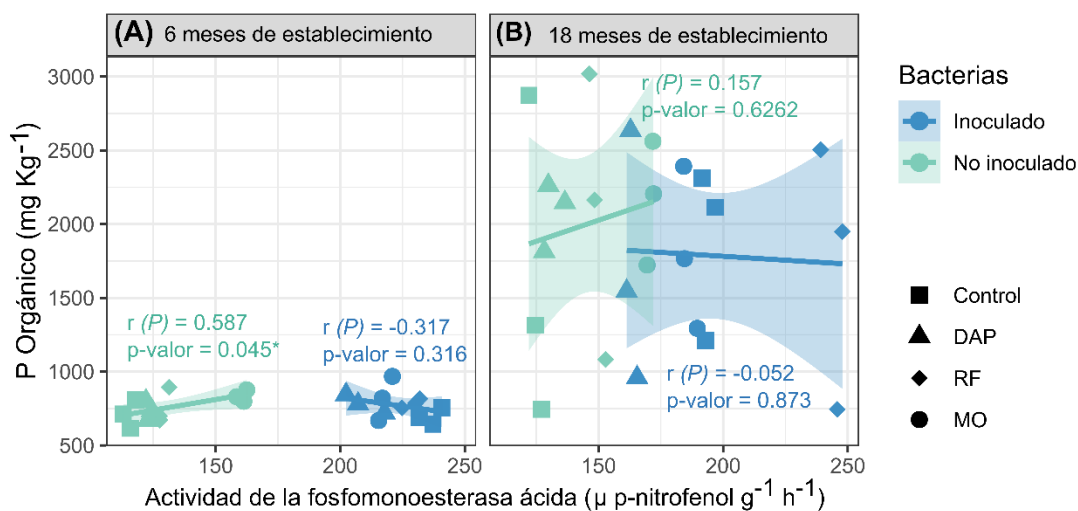
Figura 4-4: Actividad enzimática del suelo (Fosfomonoesterasa ácida y fosfomonoesterasa alcalina) en la interacción fuente de P * Co-inoculación con Bacterias Solubilizadoras de Fosfato (BSF). A) Fosfomonoesterasa ácida a los 6 meses, B) Fosfomonoesterasa ácida a los 18 meses, C) Fosfomonoesterasa alcalina a los 6 meses y D) Fosfomonoesterasa alcalina a los 18 meses después del establecimiento del experimento.



4.3 Relacionamiento entre la actividad de las fosfomonoesterasas y las dinámicas del P orgánico y lábil

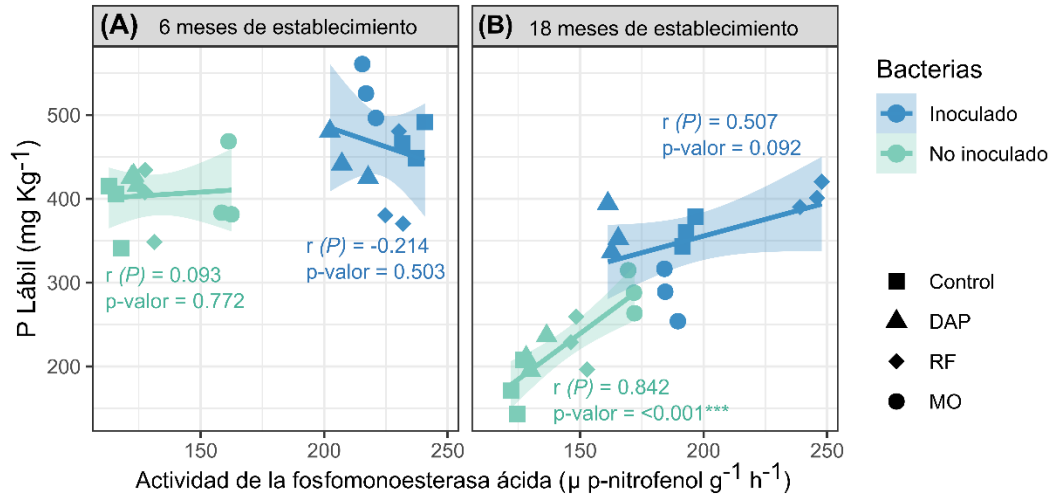
La Figura 4-5 muestra el análisis de correlación de Pearson entre la actividad de las fosfomonoesterasas ácida y la fracción orgánica del suelo. A los 6 meses, se presentaron correlaciones significativas en los tratamientos sin co-inoculación ($r = 0,58$) y correlacionamientos negativos en tratamientos co-inoculados ($r = -0,31$). En tanto que, a los 18 meses, aunque en los tratamientos co-inoculados se presentaron correlaciones negativas y no significativas ($r = -0,05$), el comportamiento de las dos variables fue contrario, mientras se presentaron mayores acúmulos de P_o en el suelo, la actividad de la F.Ac se redujo respecto a los 6 meses.

Figura 4-5: Relación bivariada entre la actividad de las fosfomonoesterasas ácida y la fracción de P orgánica, en la interacción fuente de P * Co-inoculación con Bacterias Solubilizadoras de Fosfato (BSF). A) a los 6 meses y B) a los 18 meses después del establecimiento del experimento. $r(P)$ Correlación de Pearson.



El relacionamiento entre la actividad de las fosfomonoesterasas (ácida y alcalina) y la fracción lábil del suelo se muestra en la Figura 4-6. En general, no se presentaron correlaciones significativas ($p > 0,05$) entre las fosfomonoesterasas y la fracción lábil de P a los 6 meses, aunque, se presentaron los valores más altos para las dos variables en los tratamientos inoculados y fertilizados con MO (Figura 4-6 A).

Figura 4-6: Relación bivariada entre la actividad de las fosfomonoesterasas (ácida + alcalina) y la fracción de P lábil, en la interacción fuente de P * Co-inoculación con Bacterias Solubilizadoras de Fosfato (BSF). A) a los 6 meses y B) a los 18 meses después del establecimiento del experimento. $r(P)$ Correlación de Pearson

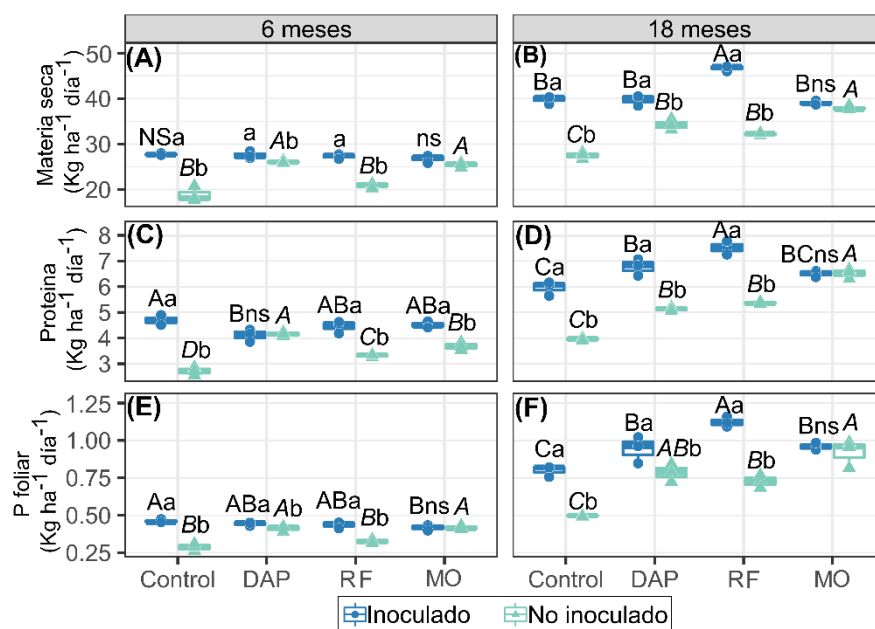


A los 18 meses se observó una correlación significativa y positiva ($r = 0,84$) entre la actividad de las fosfomonoesterasas y la fracción de P-lábil en los tratamientos no co-inoculados, donde del tratamiento fertilizado con MO registró los mayores valores en ambas variables, seguido de las aplicaciones de RF y DAP y el tratamiento control que presentó valores inferiores (Figura 4-6 B); adicionalmente, cabe resaltar que los mayores valores de la correlación entre estas dos variables para este muestreo se presentaron en los tratamientos co-inoculados y fertilizados con RF; correlación que fue positiva, aunque no significativa ($r = 0,52$).

4.4 Producción y calidad de forraje disponible

La producción de materia seca disponible (MS), la acumulación de proteína cruda (PC) y P foliar (PF) del pasto kikuyo presentaron diferencias significativas ($p < 0,05$) en función de la co-inoculación con BSF y de la aplicación de fuentes de P como se muestra en la Figura 4-7.

Figura 4-7: Variables productivas del pasto Kikuyo (Materia seca disponible (MS), Proteína Cruda (PC), y P Foliar (PF)) en la interacción Fuentes de P * Co-inoculación con Bacterias Solubilizadoras de Fosfato (BSF). A) Producción de forraje seco (MS) a los 6 meses, B) Producción de forraje seco (MS) a los 18 meses, C) Concentración de Proteína Cruda (PC) a los 6 meses, D) Concentración de Proteína Cruda (PC) a los 18 meses, E) Concentración de P Foliar (PF) a los 6 meses, Concentración de P Foliar (PF) a los 18 meses. Promedios seguidos de la misma letra no difieren de acuerdo con la prueba de Tukey ($p < 0.05$); ns: no significativo. Las barras de error denotan el error estándar.



La acumulación de MS a los 6 meses presentó efectos ($P < 0,05$) con la co-inoculación de BSF sobre la acumulación de MS en tratamientos sin fertilización de P ($27,8 \text{ kg MS ha}^{-1} \text{ día}^{-1}$) y fertilizados con DAP ($27,6 \text{ kg MS ha}^{-1} \text{ día}^{-1}$) y RF ($27,3 \text{ kg MS ha}^{-1} \text{ día}^{-1}$), tratamientos que incrementaron la acumulación de MS en 44 % (promedio de los tratamientos mencionados) respecto al tratamiento sin co-inoculación. De otra parte, las fuentes de P con co-inoculación no presentaron efectos sobre la acumulación de MS del

pasto kikuyo, mientras que, las fuentes de P sin co-inoculación influyeron en la acumulación en los tratamientos fertilizados con MO y DAP (Figura 4-7 A). A los 18 meses, la acumulación de MS del pasto kikuyo presentó los mayores valores (Figura 4-7 A y B) y fue influenciada por efectos de la co-inoculación en tratamientos sin fertilización de P y fertilizados con DAP y RF. En cuanto a las fuentes de P con co-inoculación los tratamientos fertilizados con RF (46,7 kg MS ha⁻¹ día⁻¹) presentaron efectos ($p < 0,05$) sobre la acumulación de MS del kikuyo, representando un incremento del 45,2 % respecto al tratamiento sin co-inoculación; en tanto que, en las fuentes sin co-inoculación los tratamientos fertilizados con MO (37,9 kg MS ha⁻¹ día⁻¹) influenciaron la acumulación de MS en este muestreo.

Es importante mencionar que en los dos muestreos evaluados los tratamientos fertilizados con MO (sin y con co-inoculación) fueron similares al tratamiento inoculado con fertilización de DAP, resultado que evidencia la importancia del uso de materiales orgánicos como fuentes fosfatadas que permitan la sustitución de fertilizantes de síntesis química.

En cuanto a la acumulación de PC, a los 6 meses, presentó efectos con la co-inoculación de BSF en tratamientos sin fertilización de P y fertilizados con RF y MO. En cuanto, a las fuentes de P con co-inoculación los tratamientos sin fertilización de P (4,7 kg ha⁻¹ día⁻¹) y fertilizados con RF (4,52 kg ha⁻¹ día⁻¹) y MO (4,5 kg ha⁻¹ día⁻¹) influyeron en la acumulación de P con incrementos de 73, 34 y 23 %; respectivamente, con respecto a sus contrapartes sin co-inoculación. Mientras que en las fuentes de P sin co-inoculación la acumulación influyó solo en tratamientos fertilizados con DAP (4,2 kg ha⁻¹ día⁻¹) (Figura 4-7 C). A los 18 meses, la co-inoculación tuvo efectos sobre la acumulación de P_c en los tratamientos sin fertilización de P y fertilizados con RF y DAP. Sin embargo, las fuentes de P con co-inoculación influyeron en la acumulación de PC en tratamientos fertilizados con RF (7,52 kg ha⁻¹ día⁻¹) lo que representó un incremento del 40,1 % respecto al tratamiento sin co-inoculación; mientras que, sin co-inoculación la acumulación de PC se vio influenciada en tratamientos fertilizados con MO (6,5 kg ha⁻¹ día⁻¹) (Figura 4-7 D).

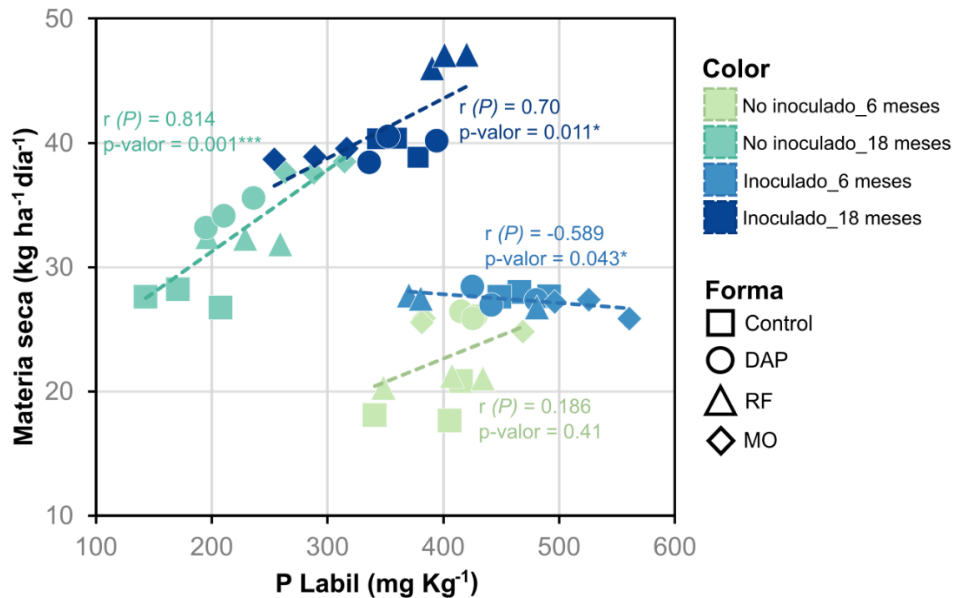
La acumulación de PF a los 6 meses, fue influenciada por la co-inoculación en tratamientos sin fertilización de P (0,46 kg ha⁻¹ día⁻¹) y fertilizados con DAP (0,44 kg ha⁻¹ día⁻¹) y RF (0,44 kg ha⁻¹ día⁻¹); tendencia que se presentó de la misma forma en las fuentes de P con co-inoculación. En cuanto a las fuentes de P sin co-inoculación los tratamientos fertilizados con MO (0,42 kg ha⁻¹ día⁻¹) y DAP (0,41 kg ha⁻¹ día⁻¹) influyeron en la acumulación de PF

(Figura 4-7 E). A los 18 meses, la co-inoculación también jugó un rol importante presentando efectos sobre las acumulaciones de PF, especialmente con los tratamientos fertilizados con RF que registraron los mayores ($1,12 \text{ kg ha}^{-1} \text{ día}^{-1}$); en tanto que, las fuentes de P sin co-inoculación influyeron en mayores acúmulos en tratamientos fertilizados con MO las mayores acumulaciones se presentaron con los tratamientos fertilizados con MO ($0,92 \text{ kg ha}^{-1} \text{ día}^{-1}$) (Figura 4-7 F).

4.5 Relacionamiento entre la acumulación de materia seca (MS) del pasto Kikuyo y la dinámica del P lábil

La correlación de Pearson entre la acumulación y la fracción lábil del suelo se observa en la Figura 4-8. A los 18 meses de establecido el experimento se presentaron correlaciones positivas y altamente significativas ($p \text{ valor} = 0,001$) para los tratamientos no co-inoculados ($r = 0,81$) donde se observó un mayor relacionamiento entre las dos variables con los tratamientos fertilizados con MO. Así mismo, se registraron correlaciones significativas ($p \text{ valor} = 0,011$) en los tratamientos co-inoculados ($r = 0,7$), pero fue la fertilización con RF la que influyó en gran medida a la mejora en la disponibilidad de P y en la producción de MS. Mientras que, a los 6 meses no se evidenciaron correlaciones significativas para los tratamientos no co-inoculados ($r = 0,186$) y fueron negativas ($r = -0,58$) en los tratamientos co-inoculados.

Figura 4-8: Relación bivariada entre la Materia Seca acumulada (MS) y la fracción de P lábil, en la interacción fuente de P * Co-inoculación con Bacterias Solubilizadoras de Fosfato (BSF). A) a los 6 meses y B) a los 18 meses después del establecimiento del experimento. $r(P)$ Correlación de Pearson.



4.4 Relacionamiento de la dinámica del P edáfico, la actividad enzimática y las variables productivas del pasto Kikuyo

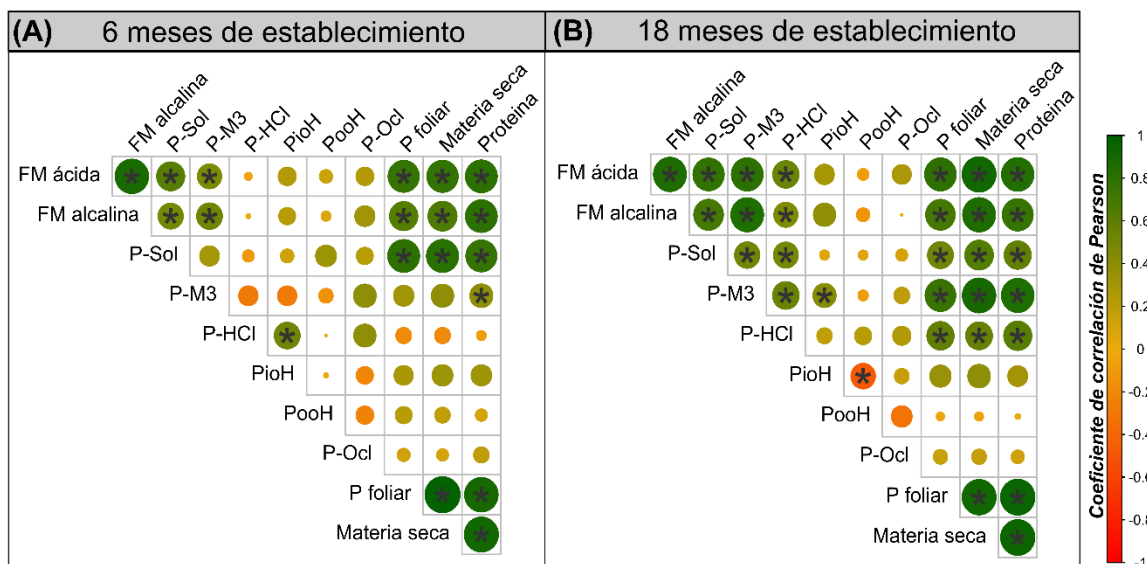
El análisis de correlación de Pearson para todas las variables evaluadas en este estudio se presenta en la Figura 4-9. encontró que a los 6 meses de establecimiento del experimento se presentaron correlaciones significativas y positivas entre la acumulación de MS y PF con la fracción lábil de P (P solución ($r = 0,82$ y $r = 0,81$; respectivamente) y la actividad de la F.Alc ($r = 0,66$ y $r = 0,63$; respectivamente) y F.Ac ($r = 0,77$ y $r = 0,77$; respectivamente). Así mismo, entre la actividad de las F.Ac y F.Alc y la fracción lábil del suelo (P solución ($r = 0,62$ y $r = 0,5$; respectivamente) y P Mehlich3 ($r = 0,46$ y $r = 0,52$; respectivamente)) (Figura 4-9 A).

Por otro lado los 18 meses, se presentaron correlaciones entre las mismas variables que a los 6 meses, sin embargo, la F.Ac mostró correlaciones altamente significativas con la acumulación de MS ($r = 0,91$), con la PF ($r = 0,8$), con el P solución ($r = 0,78$) y con el P Mehlich 3 ($r = 0,81$); por su parte, la F.Alc también se correlacionó significativamente con

el P solución ($r = 0,7$), P Mehlich 3 ($r = 0,86$), MS ($r = 0,86$) y PF ($r = 0,69$); además, el P Mehlich3 presentó una correlación altamente significativa con la acumulación de MS ($r = 0,89$).

Fue consistente, que en los muestreos evaluados la acumulación de MS presentó correlaciones altamente significativas ($r = 0,98$ a los 6 meses y $r = 0,92$ a los 18 meses) con el contenido de PF. Finalmente, la fracción PHCl mostró correlaciones positivas y significativas con las variables productivas (MS ($r = 0,57$) y PF ($r = 0,59$)), actividad de F.Ac ($r = 0,56$) y con la fracción P solución ($r = 0,49$). Así mismo, las fracciones P solución y PMehlich3 presentaron correlación positiva y significativa ($r = 0,51$). En tanto que, la fracción PioH presentó correlaciones negativas significativas con la fracción PooH ($r = -0,47$) (Figura 4-9 B).

Figura 4-9: Matriz de correlaciones de Pearson de las variables evaluadas (dinámica del P edáfico, actividad de fosfomonoesterasas y variables productivas del pasto Kikuyo). A) A los 6 meses y B) a los 18 meses de establecimiento del experimento. Las correlaciones se muestran con base en la intensidad de color (rojo = negativa, verde = positiva). Correlaciones significativas (p value < 0.05 *). El tamaño del círculo y la intensidad del color son proporcionales al coeficiente de correlación.

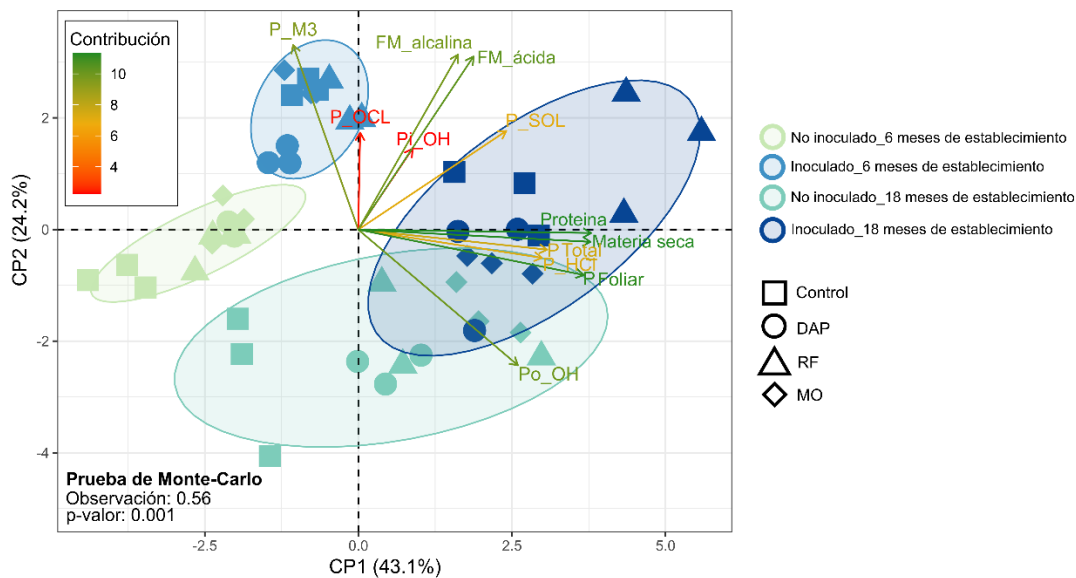


El efecto de las variables evaluadas sobre la dinámica del P edáfico y la productividad del pasto Kikuyo a los 6 y 18 meses de establecimiento del experimento, se muestra con el Análisis de Componentes Principales (ACP) ilustrado en la Figura 4-10.

El ACP mostró los componentes 1(CP1) y 2 (CP2) que explicaron el 67,3 % de la variación total de los datos y se evidenció el agrupamiento de los tratamientos con co-inoculación y

sin co-inoculación con BSF en los 6 y 18 meses de establecido el experimento, independientemente de la fuente fosfatada aplicada (Figura 4-9). El CP1 explicó gran parte de la varianza de los datos (43,1 %). Las variables productivas del pasto kikuyo (MS, PC y PF) presentaron un mayor relacionamiento entre sí y con el P-HCI, P total y P-Sol, con los tratamientos co-inoculados con BSF a los 18 meses. Mientras que el CP2 contabilizó el 24,2 % de la variación total y se asoció principalmente con el P Mehlich3 en los tratamientos co-inoculados a los 6 meses. Resultados que indican una mejor respuesta de las variables evaluadas con los tratamientos co-inoculados para los muestreos de los 6 y los 18 meses. Por otra parte, las fosfomonoesterasas presentaron correlación positiva con el Pi-OH y los tratamientos no co-inoculados para el muestreo de los 6 meses.

Figura 4-10: Análisis de Componentes Principales (ACP) usado para evaluar el efecto de las diferentes variables evaluadas sobre la dinámica del P edáfico y la productividad del pasto kikuyo. A) a los seis meses y B) a los 18 meses de establecimiento del experimento.



5. Discusión de Resultados

5.1 Efecto de la aplicación de BSF y fuentes de P sobre la dinámica del P edáfico

Los resultados obtenidos permitieron observar que durante el tiempo de evaluación de la dinámica del P edáfico en condiciones de campo, el 93,4 % del P total edáfico en los suelos estudiados se encuentra retenido en diferentes fracciones de P. 50,4 % (promedio de los tratamientos) se encuentra ocluido en componentes estructurales de los minerales constitutivos, 23 % se encuentra moderadamente lábil asociado a fosfatos de Fe (17 % en promedio de los tratamientos) y Ca (6 % en promedio de los tratamientos) y 20 % (promedio de los tratamientos) asociado a formas orgánicas de P (Po). Las concentraciones de P total retenido encontradas en este estudio superan los valores reportados por el IGAC, (2012) en su caracterización de suelos de la Sabana de Bogotá, donde se menciona que la principal característica de los suelos Andisoles de la consociación Cota (a la que pertenece este suelo) es una retención fosfórica cercana al 85 %, promovido por la presencia de arcillas alófanas.

De igual manera, se evidenciaron cambios en la dinámica del P en respuesta a la co-inoculación con BSF y a las aplicaciones de fuentes fosfatadas. Al respecto, la co-inoculación incrementó la disponibilidad de P en la fracción lábil del suelo, en el caso del P Solución se mejoró la disponibilidad en 21,5 % (promedio de los dos muestreos), respecto a los tratamientos sin co-inoculación (Figura 4-2). A los 6 meses, la fertilización con MO incrementó la disponibilidad en PMehlich3 (reserva Lábil) para este mismo muestreo, dejando en evidencia que es importante reservorio de P en el suelo que a mediano plazo se moviliza acorde con la absorción por parte de la planta (Ebelhar, 2008). A los 18 meses la co-inoculación con BSF y la fertilización con RF representó la mayor disponibilidad en todas las fracciones lábiles de P. Khan et al. (2022) afirman que las BSF desempeñan un papel en la meteorización de las rocas como efecto indirecto a través de la producción de ácidos orgánicos producto del metabolismo bacteriano, además enfatizan en su importancia como biofertilizante especialmente en suelos con restricciones en la adquisición de P, así su uso puede incrementar el rendimiento de los cultivos optimizando

el uso del P. Por su parte Santos (2020) evaluando la disponibilidad de P a los 1,5 meses posteriores al establecimiento de la asociación Raigrás–Trébol rojo, reportó mejoras en la fracción lábil de P con la co-inoculación de *Herbaspirillum* sp. AP21 y la aplicación del 25% de la dosis de P con RF, lo que corrobora que la co-inoculación de BSF con la fertilización con fuentes minerales de P de baja solubilidad promueve la disponibilidad de P en suelos que presentan restricciones para su adquisición.

Los resultados encontrados en la fracción lábil de P sugieren que, a mediano y largo plazo la co-inoculación con BSF junto con la fertilización con fuentes alternativas de P de baja solubilidad (MO y RF) puede ser una estrategia eficiente en la sustitución de fertilizantes fosfatados de alta solubilidad (DAP) (Estrada - Bonilla et al., (2021); Tahir et al., (2018); Masuco - Lopes et al. (2021)).

En cuanto a la fracción moderadamente lábil, los resultados mostraron que la fertilización con MO y la co-inoculación con BSF redujeron la adsorción de P asociado con el Fe (PiNaOH) en los muestreos evaluados (Masuco - Lopes et al., 2021). En general, los tratamientos sin co-inoculación fertilizados con MO y RF no mejoraron la disponibilidad de P, debido a su lenta liberación natural en el suelo, comportamiento del que se infiere que la co-inoculación de diferentes cepas de BSF, podrían tener un “efecto sinérgico”, permitiendo mejorar la disponibilidad de P de fuentes de baja solubilidad aplicadas al suelo (Santos, 2020); mecanismos que requieren más estudios para su validación especialmente en condiciones de campo.

Cabe resaltar el comportamiento en las diferentes fracciones de P que se presentó a los 18 meses de manera natural. Las concentraciones de P-ocluido, P-Mehlich3 de la fracción lábil y Pi-OH de la fracción moderadamente lábil se vieron reducidas (de 53 a 43 %, de 8 a 4 % y de 19 a 15 % del P total; respectivamente), respecto a las concentraciones reportadas para los muestreos inicial y a los 6 meses (Figura 4-1). Estas reducciones en las fracciones de Pi antes mencionadas contribuyeron al incremento en las concentraciones del Po, que pasó del 15% del P total para los muestreos inicial y 6 meses (promedio de todos los tratamientos en cada muestreo) a 31 % del P Total a los 18 meses (Figura 4-1). Resultados que pueden ser explicados por dos aspectos relacionados con el tipo de suelo evaluado y sus concentraciones medias a altas de MO (Tabla 3-1) y con el uso del suelo en praderas de pasto kikuyo como cobertura vegetal.

Respecto al tipo de suelos, algunos autores explican que los suelos derivados de cenizas volcánicas están constituidos por arcillas amorfas (Alófana e Imogolita) que tienen la capacidad de formar complejos órgano-minerales (humus-Fe y humus-Al), donde los grupos hidroxilo combinados con los Al y Fe acomplejados, entran en reacciones de intercambio de ligandos, fijando el P en los suelos o secuestrando carbono (Espinoza y Rubiano, (2015); Anda et al., (2021); Mahfud et al., (2022)), también puede darse una protección física de la MO en microagregados estables del suelo (Huygens et al., 2005). Adicionalmente, los Andisoles sufren procesos de pérdida por erosión y lixiviación, que son compensados parcialmente por efecto del clima en ganancia de materiales orgánicos (Malagon, 2003). Esto se debe, a que a bajas temperaturas edáficas se favorecen procesos de acumulación de MO (Leirós et al., 1999), condiciones preponderantes en suelos de la Sabana de Bogotá, que generan una baja tasa de mineralización de la MO; Según Stevenson, citado por Fassbender (1982), la mineralización de la MO se inicia a 10°C y aumenta hasta alcanzar su máximo entre 30 y 40°C (Bol et al., 2003). De esta manera, a temperaturas relativamente bajas se acumulan mayor cantidad de residuos orgánicos de los que se mineralizan (Valenzuela & Visconti, 2018).

Respecto al uso del suelo en cultivos de cobertura como las praderas de pasto kikuyo, la biomasa vegetal subterránea es mayor que la biomasa aérea, como consecuencia, un mayor aporte de materia orgánica se agrega al suelo subterráneo en las praderas (Mason & Zanner, 2005), especialmente en gramíneas perennes C4 como el pasto kikuyo que tienen la capacidad de almacenar más carbono por su alta biomasa radical (Yang et al., 2019). La producción de forraje puede potencialmente aumentar la MO del suelo, secuestrando así el carbono atmosférico (Conant et al., 2001). Fujii et al. (2020) reportaron que en sistemas de praderas perennes de pasto Imperata (*Imperata cylindrica*), el carbono orgánico del suelo derivado de la pradera aumentó rápidamente de 12 a 48 % en solo 9 años. Tiecher et al. (2012a), evaluando durante 23 años, sistemas sin labranza en cultivos de cobertura con fertilización anual, encontraron reducciones en la proporción de Pi (de 57 a 49%) y consecuentemente un aumento en la proporción de Po (de 43 a 51%) en términos del P total. De igual manera, Rheinheimer et al. (2019), reportaron incrementos del contenido edáfico del P total y MO en sistemas agrícolas con cobertura, lo que contribuyó a la transformación de Pi en Po, reflejándose en una baja tasa de mineralización del carbono orgánico debido a la ausencia de manejo del suelo. Los autores atribuyeron las ganancias de Po a la adopción de sistemas de manejo con alto potencial para aumentar la MO del suelo utilizando cultivos de cobertura, como es el caso de las praderas, aludiendo a que

solo una parte de los restos vegetales se encuentran en contacto directo con el suelo, dificultando su descomposición por la acción de los microorganismos.

5.2 Actividad de las fosfomonoesterasas ácida y alcalina sobre la dinámica del P en el suelo

Las F.Ac predominan en suelos de reacción ácida y son producidas tanto por las bacterias como por la planta, en tanto que, las F.Alc son más abundantes en suelos neutros - alcalinos y son producidas solo por las bacterias (Rodríguez & Fraga, 1999; Mukhmetzyanova et al., 2012). Las fosfomonoesterasas son enzimas que hidrolizan el Po en Pi en forma de ácido ortofosfórico ($^{-2}$ y $^{-1}$) (Azeem et al., 2014; Abbasi et al., 2015; Belgaroui et al., 2016). En el presente estudio se encontró que la actividad de la F.Ac prevaleció sobre la F.Alc, lo que era algo esperado teniendo en cuenta que el pH edáfico fue de reacción moderadamente acida (pH = 6) y lo confirman Waldrip et al. (2011) y Estrada - Bonilla et al. (2020).

Estudios previos han informado que la tasa de crecimiento de las bacterias está relacionada con el nivel de fosfato soluble (Thomas et al., 2012) y que la actividad de las fosfomonoesterasas es una respuesta mecanicista a la deficiencia de P lo que permite la mineralización de P orgánico incrementando la disponibilidad de P, tanto para las plantas como para los organismos del suelo (Nannipieri et al., 2011; Janes et al., 2022). Al respecto, George et al. (2006) reportaron una mayor actividad de la fosfatasa ácida extracelular en la rizosfera de arbustivas forrajeras como *Tithonia diversifolia* y *Crotalaria grahamiana* asociada a un agotamiento del Po en suelos deficientes de P.

Sin embargo, para el presente estudio se encontraron altas cantidades de P lábil ($170 - 470 \text{ mg kg}^{-1}$) en el suelo evaluado, pese a esto se evidenció una importante actividad enzimática, especialmente a los 6 meses de establecimiento del experimento. En este sentido, investigaciones realizadas por Bush et al. (2008) encontraron que la tasa de crecimiento de una cepa BSF, *Pseudomonas aeruginosa*, fue 25 veces mayor con alta disponibilidad de P que con deficiencia de P y lo confirma Janes et al. (2022) argumentando que la disponibilidad de Po tiene mayor influencia sobre el comportamiento de la actividad de las fosfomonoesterasas, que los niveles de deficiencia de P en el suelo. Hallazgos que explican el comportamiento presentado a los 18 meses en la fracción orgánica, donde se observó un incremento del Po con una consecuente reducción en la actividad de las

fosfomonoesterasas y se explica con la tendencia presentada en la correlación entre el Po y la actividad de la F.Ac, con el relacionamiento negativo no significativo entre ambas variables. Además, otro resultado que corrobora que la actividad de las fosfomonoesterasas fue influenciada por las concentraciones de Po edáficas, fue el hecho de que, los tratamientos con co-inoculación de BSF presentaron una tendencia a reducir los incrementos de Po a los 18 meses.

Teniendo en cuenta los resultados anteriores y que la co-inoculación con BSF incrementó la actividad de las fosfomonoesterasas ácidas y la disponibilidad de P en la fracción lábil del suelo, con un relacionamiento positivo a los 6 y 18 meses del establecimiento del experimento, en tratamientos fertilizados con RF, se puede inferir que la co-inoculación influyó en la disolución y solubilización de Pi de la RF por efectos de la producción de ácidos orgánicos que quelatan cationes unidos al fosfato, reducen el pH circundante, forman complejos con iones metálicos unidos a fosfatos y compiten con el P por los sitios de adsorción (Billah et al., 2019; Kishore et al. 2015; Rawat et al., 2021). Waldrip-Dail et al. (2011) encontraron en condiciones controladas, mejoras en la disponibilidad de P lábil con el incremento de la actividad de enzimas como las fosfomonoesterasas (ácidas y alcalinas) con aplicaciones de estiércol vacuno al suelo. Así mismo, Redel et al. (2019) enfatizan en la estrecha relación entre la actividad de las fosfomonoesterasas y la absorción de P y destacan la importancia de estas enzimas para la nutrición de P; en su estudio bajo condiciones controladas encontraron una mayor disponibilidad de P que incrementó la actividad de las fosfomonoesterasas en suelos Andisoles fertilizados con RF. No obstante, un estudio realizado por Rodrigues et al. (2023) reportó que la actividad de las fosfatasas se redujo con una mayor cantidad de P lábil en fertilizaciones de Fitato de calcio orgánico, RF y SPT para un cultivo de maíz en condiciones de invernadero.

Por otra parte, sin la co-inoculación de BSF los tratamientos fertilizados con MO representaron una mayor actividad de la F.Ac, lo que sugiere que puede representar una alternativa de fertilización para pasto kikuyo en circunstancias donde no se puedan usar las BSF.

Es importante mencionar que las aplicaciones de DAP presentaron baja actividad de las fosfomonoesterasas, lo que concuerda con lo reportado por Nannipieri et al. (2011) quienes argumentan que la aplicación de fuentes inorgánicas de alta solubilidad de P puede reprimir la síntesis de las fosfomonoesterasas en el suelo.

5.3 Producción y calidad de forraje disponible

Producción de Materia Seca en respuesta a la co-inoculación con bacterias Solubilizadoras de P y la aplicación de fuentes fosfatadas

La producción de forraje seco fue mayor a los 18 meses en los tratamientos con co-inoculación con BSF y fertilizados con RF. Resultados que coinciden con la mayor actividad enzimática de las fosfomonoesterasas (Figura 4-4) y la mayor disponibilidad en P solución y PMehlich3 (Figura 4-3) de la fracción lábil del suelo, variables que se correlacionaron significativamente con la MS (Figura 4-8).

Mientras que, a los 6 meses la co-inoculación con BSF incrementó la disponibilidad de MS con el tratamiento sin fertilización de P, que fue similar a las acumulaciones de MS producida en los tratamientos fertilizados con DAP y RF, respectivamente. En tanto que, en los fertilizados con MO no influyó significativamente en la disponibilidad de MS.

Lo que indica el gran desempeño a mediano y largo plazo de la co-inoculación de BSF y su efecto sinérgico con fuentes minerales de baja solubilidad de P en el aumento de la disponibilidad de MS en praderas de pasto kikuyo. Al ser una gramínea de pastoreo, el incremento en la disponibilidad de MS está relacionada con el crecimiento de las hojas que se limita a una región corta que se encuentra en su base, cerca del punto de unión de la hoja a la base del tallo que produce continuamente células (Davidson & Milthorpe 1966). El P es un nutriente importante en la división celular y el desarrollo de nuevos tejidos, también está asociado con transformaciones energéticas complejas en la planta (Wyngaard et al., 2016; Hutchins et al., 2019). Por lo que un adecuado suministro de P incrementa las tasas de división y expansión celular (Kavanová et al., 2006); por lo tanto, aumenta la acumulación de biomasa.

Estudios previos también han reportado incrementos en el rendimiento de diferentes cultivos con la co-inoculación de BSF y la fertilización con diferentes fuentes de P. Al respecto, Santos - Torres et al. (2021) en su estudio bajo condiciones controladas demostraron incrementos de biomasa seca y valor nutricional en praderas mixtas de Raigrás y Trébol rojo con la aplicación conjunta de DAP y RF (75 y 25%, respectivamente) y la co-inoculación de *Rhizobium* sp. T88 y *Herbaspirillum* sp. AP21 (dos de las BSF utilizadas en este estudio), individual y co-inoculadas. Masuco - Lopes et al. (2021) en condiciones de campo reportaron el 6% de incremento en el rendimiento del cultivo de la

caña de azúcar y aumentos en la actividad enzimática con aplicación de compost enriquecido con RF, así mismo, reportaron incrementos del 5% con la co-inoculación con *Pseudomonas aeruginosa* PSBR12 y *Bacillus* sp. BACBR01. Estrada - Bonilla et al. (2021) estudiaron en condiciones de invernadero el efecto de la co-inoculación con *Pseudomonas* sp., *Azotobacter* sp., *Rhizobium* sp. y *Bacillus* sp y la fertilización con Super Fosfato Triple (SPT), RF y Compost sobre la productividad del cultivo de la caña de azúcar y encontraron que la co-inoculación incrementó la disponibilidad de P y a su vez se correlacionó con la mayor acumulación de P, N y K en las plántulas de caña.

Acumulación de Proteína Cruda en respuesta a la co-inoculación con bacterias Solubilizadoras de P y la aplicación de fuentes fosfatadas

Los resultados respecto al comportamiento de la PC en pasto kikuyo obtenidos en este estudio y de los reportados en estudios previos evaluando estas cepas bacterianas se puede inferir que los contenidos de P solubilizados y de N fijados biológicamente (Pardo – Diaz et al., 2021) por las BSF evaluadas contribuyeron positivamente a la productividad del pasto kikuyo, liberando macro y micronutrientes en el suelo.

En cuanto a la disponibilidad de PC por día, las mayores acumulaciones se presentaron con la co-inoculación de BSF en tratamientos fertilizados con RF y control. Probablemente, los incrementos en PC encontrados en este estudio se dieron por una mayor adquisición del N en las plantas por efectos de la fijación biológica realizada por las cepas co-inoculadas y por una mayor disponibilidad de P, pues el efecto sinérgico de la actividad de las cepas inoculadas estimula el crecimiento y mejora la absorción de N y P por parte de la planta (Fageira, 2001). Estrada et al. (2013) mencionaron que la inoculación de BPCV es importante para la adsorción de P del suelo y mejoró la eficiencia de uso del N y su contenido en los tejidos aéreos.

Singh et al. (2018) encontraron incrementos de PC en cultivos de arroz con la co-inoculación con BSF y la fertilización con dosis de P de hasta 80 kg ha⁻¹. No obstante, Elhaissofi et al. (2020) reportaron altos contenidos de PC con aplicaciones de SPT sobre cultivos de trigo en condiciones controladas, tratamiento que superó los contenidos de PC reportados en este estudio en los tratamientos fertilizados con RF y co-inoculados con BSF.

Acumulación de P Foliar en respuesta a la co-inoculación con bacterias Solubilizadoras de P y la aplicación de fuentes fosfatadas

Similar a la tendencia registrada por la PC se observó para el acumulo de P foliar por día, donde la co-inoculación de BSF incidió en los valores más altos de PF disponible. Los tratamientos con aplicación de RF a los 18 meses presentaron la máxima disponibilidad de PF, ya a los 6 meses los tratamientos control y fertilizados con fuentes minerales solubles (DAP y de baja solubilidad (RF) incidieron en la acumulación de PF. Santos et al. (2021) encontraron que la co-inoculación con *Rhizobium legomiusarium* T88 en asociaciones Raigrás – Trébol rojo (gramínea – leguminosa) produjeron mayores contenidos de PF junto con la aplicación de DAP y RF en su dosis de 75-25%; respectivamente. También Khan et al. (2022) reportaron en el cultivo de frijol Mungo bajo condiciones de campo, incrementos del 15% en biomasa fresca y correlaciones significativas entre la disponibilidad de P y la disponibilidad de PF con la co-inoculación con *Bacillus mageterium* y *Bacillus polymyxa* en aplicación conjunta con RF.

6. Conclusiones y recomendaciones

a. Conclusiones

Este estudio para el pasto kikuyo en suelos Andisoles, indicó que la co-inoculación de *Herbaspirillum* sp. AP21, *Azospirillum brasilense* D7, *Rhizobium leguminosarum* T88, mejora la dinámica del P edáfico, especialmente la disponibilidad de P en la fracción Lábil (P solución y P Mehlich3). La fuente orgánica de baja solubilidad de P incrementa la reserva (P Mehlich3) del P solución, actuando como un reservorio importante de P que permite su suministro dependiendo de la necesidad de la planta, mientras que, la fertilización con la fuente inorgánica de baja solubilidad incrementa la disponibilidad de P tanto en la solución del suelo como en su reserva determinada por P Mehlich3.

La fertilización con compost, sin la co-inoculación incrementó la actividad de la fosfomonoesterasa ácida, promoviendo una mayor disponibilidad de P en la fracción lábil del suelo y la producción de MS y PC del pasto kikuyo, lo que la constituye como una fuente de P que mejora la nutrición de gramíneas de pastoreo del trópico alto en Colombia.

La disponibilidad del P en su fracción lábil estuvo influenciada por una mayor actividad de las fosfomonoesterasas (ácida y alcalina), la cual, se potenció con la co-inoculación con BSF y la fertilización de las fuentes de P orgánica e inorgánica de baja solubilidad.

La co-inoculación con BSF tiene un efecto positivo sobre la respuesta productiva del pasto kikuyo especialmente en los tratamientos fertilizados con la fuente inorgánica de P de baja solubilidad, los cuales, propiciaron la mayor acumulación de materia seca, proteína cruda y fósforo foliar, como consecuencia de una mejora en la disponibilidad de P en la fracción lábil del suelo.

La co-inoculación con BSF presenta un efecto sinérgico con la aplicación de fuentes orgánicas e inorgánicas de P de baja solubilidad, mejorando la dinámica y disponibilidad del P en suelos Andisoles con fuertes restricciones para la adquisición de este nutriente y

la capacidad productiva del pasto kikuyo, una gramínea de pastoreo con altos requerimientos de fertilización fosfatada.

La mayor acumulación de fósforo foliar en el pasto kikuyo, podría representar una valiosa alternativa en la reducción de los costos de producción para los sistemas de lechería especializada de la Sabana de Bogotá, donde generalmente, las sales mineralizadas fosfatadas son un insumo importante en la suplementación alimenticia de los bovinos, sin embargo, representa un rubro de alto costo dentro del presupuesto ganadero.

b. Recomendaciones

La co-inoculación de las cepas AP21, T88 y D7 representan una alternativa para mejorar la disponibilidad del P presente en el suelo con la mineralización de fuentes orgánicas y la solubilización de fuentes inorgánicas de P, lo que implicaría una reducción en el uso de fertilizantes fosfatados de alta solubilidad con alto costo e impacto ambiental, en planes de fertilización de praderas de pasto kikuyo que a consecuencia de la frecuente defoliación presentan una elevada demanda nutricional. No obstante, es importante realizar la validación de aspectos como las dosis mínimas aplicadas de las fuentes de P, métodos de co-inoculación de las BSF y evaluar la tecnología en diferentes especies forrajeras, ambientes climáticamente contrastantes y en condiciones reales de pastoreo directo con bovinos, para evidenciar el potencial uso de las BSF como biofertilizantes que permitan la sostenibilidad económica y ambiental de los sistemas ganaderos.

Estos resultados no solo representan una estrategia ante los actuales costos de los fertilizantes de síntesis química, sino una solución para esos sistemas agrícolas y pecuarios que se desarrollan sobre suelos Andisoles con fuertes limitaciones en la disponibilidad de P. Para futuros trabajos se propone evaluar el uso conjunto de las fuentes de P de baja solubilidad (orgánica e inorgánica) y co-inoculación con BSF, con el fin de incrementar consistente la disponibilidad de P en la fracción lábil del suelo y un suministro constante de este nutriente para las plantas.

A. Anexo: Metodología del fraccionamiento secuencial de P utilizada en el estudio, adaptada de Gatiboni & Condrón (2021)

La dinámica del P edáfico se realizó mediante la metodología de fraccionamiento secuencial generada por Gatiboni & Condrón (2021) (Figura 3-3). Se utilizó una sub-muestra A para la determinación del P Total y una sub-muestra B para la determinación de las diferentes fracciones de P. La determinación de las fracciones de P con la sub-muestra B presentó el siguiente orden: 1) P de la solución del suelo extraído por CaCl_2 0.01 M, 2) la reserva de P disponible para la planta por Mehlich 3, 4) el P inorgánico y orgánico moderadamente lábil extraído por NaOH 0.5 M y 5) el P en minerales primarios extraídos por HCl 1 M. Además, se estimó el contenido de P total medido en otra submuestra de suelo por digestión ácida y se calculó el P ocluido por diferencia entre el P total y los extractores mencionados.

Submuestra 1 para determinación de P Total:

Se agregó 0,1 g de suelo a un tubo Taylor o de digestión de vidrio de 50 mL, al cual, se le adicionó 2 mL de ácido sulfúrico concentrado (H_2SO_4) y 2 mL de 37- v v⁻¹ peróxido de hidrógeno (H_2O_2). Se colocaron los tubos en un bloque de digestión a una temperatura de 350 °C durante 120 min. Luego de que la muestra se enfrió, se completó el volumen del tubo hasta 50 mL con agua destilada, extrayendo una alícuota para la determinación de la concentración de P inorgánico (P_i) para extractos ácidos por la técnica de Murphy y Riley (1962). Finalmente, se calculó el P ocluido y como su nombre lo indica son las formas de P_i y P_o recalcitrantes y ocluidas en minerales primarios del suelo, que no fueron extraídos por ninguno de los extractantes utilizados para el fraccionamiento secuencial (descrito a continuación) y lo determinamos mediante la diferencia entre el P total obtenido con la

digestión de la submuestra A y la sumatoria del P obtenido con las diferentes fracciones de P de la submuestra B (Figura 3-3).

Submuestra 2 para Fraccionamiento secuencial de P:

P- Sol: Es la fracción más lábil de P que se encuentra en la solución del suelo, disponible para la absorción de las plantas. La determinación de esta fracción de P se realizó agregando 0,5 g de suelo en un tubo de centrifuga de 15 mL y añadimos 10 mL de una solución de CaCl_2 $0,01 \text{ mol L}^{-1}$. El tubo se agitó por 30 min a 30 rpm en un agitador orbital. Se centrifugaron los tubos durante 5 min a 3600 g y finalmente se recogió el sobrenadante para análisis guardando el suelo en el tubo de centrifuga para la siguiente extracción. Se realizó la determinación del P en solución mediante la técnica de Murphy y Riley (1962) para P_i de extractos ácidos.

P-Melich 3: Es el P de la fracción lábil del suelo disponible para la planta que se encuentra ligeramente ligada superficialmente a minerales constitutivos del suelo. Para su determinación se agregaron 10 mL de solución extractante Mehlich 3 (Mehlich, 1984) a un tubo de centrifuga con el suelo de la extracción anterior (P solución). Los tubos se agitaron en un agitador orbital a 30 rpm durante 30 min. Luego, se centrifugaron durante 5 min a 3600 g y se recogió el sobrenadante para análisis guardando el suelo en el tubo de centrifuga para la siguiente extracción. Se realizó la determinación del P_i mediante la técnica de Murphy y Riley (1962) para extractos ácidos.

$\text{P}_i\text{-NaOH } 0.5 \text{ M}$: Es el P inorgánico de la fracción moderadamente lábil que se encuentra ligado a óxidos de Fe y Al y que puede ser asequible para las plantas en condiciones de máximo consumo o en déficit severo de P. Para su determinación se añadieron 10 mL de NaOH $0,5 \text{ mol L}^{-1}$ repitiendo los procesos de agitación, centrifugado y recolección de sobrenadante de las fracciones anteriores. La cuantificación de la concentración de $\text{P}_i\text{-OH}$ en el sobrenadante se realizó mediante la técnica de Dick & Tabatabai (1977) para extractos alcalinos.

$\text{P}_o\text{-NaOH } 0.5\text{M}$: Es el P asociado a la materia orgánica estable del suelo. Se determinó llevando una alícuota de 2 mL del sobrenadante a un tubo de digestión. Se agregaron 1,0 mL de ácido sulfúrico concentrado (H_2SO_4) (96 v v^{-1}) y 0,75 g de persulfato de amonio ($(\text{NH}_4)_2\text{S}_2\text{O}_8$) (98 v v^{-1}). Los tubos fueron cubiertos con una hoja de papel de aluminio y llevados a la autoclave durante 120 min. Después de la digestión, se completó el volumen a 20 mL con agua tipo I y se realizó la determinación de la concentración de P por Murphy

& Riley (1962) para extractos ácidos. El valor de Po-OH se determinó entre el valor obtenido en la digestión y el valor del Pi-OH.

P HCl: Es el P ligado a minerales de Ca perteneciente a la fracción moderadamente lábil del suelo. Se realizó la cuantificación de la concentración de P-HCl en el sobrenadante después de la digestión del sobrenadante de la siguiente manera: Se agregaron 10 mL de HCl 1.0 mol L⁻¹ al tubo de centrifuga con el suelo de la extracción anterior. Se repitieron los procesos de agitación, centrifugado y recolección de sobrenadante de las fracciones anteriores. La cuantificación de la concentración de P se realizó por Murphy y Riley (1962) para extractos ácidos.

Bibliografía

Acevedo, O., Ortiz, E., Cruz, M y Cruz, E. 2004. El papel de óxidos de hierro en suelos Terra Latinoamericana, vol. 22, núm. 4, octubre-diciembre, 2004, pp. 485-497 Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, A.C. Chapingo, México.
<https://www.redalyc.org/pdf/573/57311096013.pdf>.

Abbasi, M., Musa, N & Manzoor, M., 2015. Mineralization of soluble P fertilizers and insoluble rock phosphate in response to phosphate-solubilizing bacteria and poultry manure and their effect on the growth and P utilization efficiency of Chilli (*Capsicum annuum* L.). Biogeosciences 12, 4607–4619. <https://doi.org/10.5194/bg-12-4607-2015>.

Adegoke, H., Adekola, F., Fatoki, O & Ximba, B. 2013. Sorptive interaction of oxyanions with iron oxides: a review. Polish Journal of Environmental Studies 22:7-24.
<http://www.pjoes.com/pdf-88948-22807?filename=Sorptive%20Interacción%20of.pdf>.

Adesemoye, A., Torberto, H & Kloepper, J. 2009. Plant growth-promoting rhizobacteria allow reduced application rates of chemical fertilizers. Microb. Ecol. 2009, 58, 921–929.
<https://doi.org/10.1007/s00248-009-9531-y>.

Ahmad, F., Ahmad, I & Khan, M. S. 2008. Screening of free-living rhizospheric bacteria for their multiple plant growth promoting activities. Microbiol Res 163, 173–181 (2008). doi: 10.1016/j.micres.2006.04.001.

Aipova, R., Aitkeldiyeva, S., Kurmanbayev, A., Sadanov, A & Topalova, O. 2010. Assessment of biotechnological potential of phosphate solubilizing bacteria isolated from soils of Southern Kazakhstan. Natural Science Vol.2 No.8, August 25, 2010. DOI: 10.4236/ns.2010.28105.

Albacete, M. 2014. Residuos orgánicos como fuentes de fósforo (Doctoral disertación, Universidad Politécnica de Madrid).

Alam, F., Khan, A., Fahad, S., Nawaz, S., Ahmed, N., Arif Ali, M., Adnan, M., Dawar, K., Saud, S., Hassan, S., Aown M., Raza, S., Naveed, K., Arif, M., Datta, R & Danish,S.

2022. Phosphate solubilizing bacteria optimize wheat yield in mineral phosphorus applied alkaline soil, *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*, Volume 21, Issue 5, 2022, Pages 339-348, ISSN 1658-077X, <https://doi.org/10.1016/j.jssas.2021.10.007>.

Alamzeb, M. 2022. Management of Phosphorus Sources in Combination with Rhizobium and Phosphate Solubilizing Bacteria Improve Nodulation, Yield and Phosphorus Uptake in Chickpea. *Gesunde Pflanzen*, 1-16. <https://doi.org/10.1007/s10343-022-00722-2>.

Alori, E., Glick, B & Babalola, O. 2017. Microbial Phosphorus Solubilization and Its Potential for Use in Sustainable Agriculture. *Front. Microbiol.*, 02 June 2017. Sec. Plant Pathogen Interactions. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00971>.

Alvarado, A., Mata, R., Chinchilla, M. 2014. Arcillas identificadas en suelos de costa rica a nivel generalizado durante el período 1931-2014: i. Historia, metodología de análisis y mineralogía de arcillas en suelos derivados de cenizas volcánicas. *Agronomía Costarricense* 38(1):75-106. ISSN:0377-9424 / 2014.

Anda, M., Kasno, A., Ginting, C., Barus, P & Purwanto, S. 2021. Response of Andisols to intensive agricultural land use: Implication on changes in P accumulation and colloidal surface charge. *Earth and Environmental Science* 648 (2021) 012016. Doi:10.1088/1755-1315/648/1/012016.

Arai, Y & Sparks, D. 2007. Phosphate reaction dynamics in soils and soil minerals: a multiscale approach. *Adv Agron* 94: 135–179. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(06\)94003-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(06)94003-6).

Arcand, M & Schneider, K. 2006. Plant- And microbial-based mechanisms to improve the agronomic effectiveness of phosphate rock: A review. In *Anais da Academia Brasileira de Ciências* (Vol. 78, Issue 4, pp. 791-807). Academia Brasileira de Ciências. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652006000400013>.

Ariza-Nieto, C., Mayorga, O. L., Mojica, B., Parra, D., & Afanador-Tellez, G. 2018. Use of LOCAL algorithm with near infrared spectroscopy in forage resources for grazing systems in Colombia. *Journal of Near Infrared Spectroscopy*, 26(1), 44-52. https://journals.sagepub.com/doi/pdf/10.1177/0967033517746900?casa_token=7bneph80isAAAAA:uVcRn63Yf2OiGcvy0gah9wTNQRtOZgLa2LIBtHeOBLcbOBXAsqDycWz0-qtDVtEh_VHhDuH5I-vl3oE.

Ávila, E. 2005. Los suelos de Colombia y sus estadísticas más recientes. *Análisis Geográficos* 29, pp. 13-21. <http://documentación.ideam.gov.co/cgi-bin/koha/opac-MARCdetail.pl?bibliónumber=29015>.

- Azeem, M., Riaz, A., Chaudhary, A., Hayat, R., Hussain, Q., Tahir, M & Imran, M.,** 2014. Microbial phytase activity and their role in organic P mineralization. *Archives of Agronomy and Soil Science* 14, 1–16. <https://doi.org/10.1080/03650340.2014.963796>.
- Bai, J., Ye, X., Jia, J., Zhang, G., Zhao, Q., Cui, B & Liu, X.** 2017. Phosphorus sorption-desorption and effects of temperature, pH and salinity on phosphorus sorption in marsh soils from coastal wetlands with different flooding conditions, *Chemosphere*, Volume 188, 2017, Pages 677-688, ISSN 0045-6535, <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.08.117>.
- Barrow, N & Debnath, A.** 2015. Effect of phosphate status and pH on sulphate sorption and desorption *Eur. J. Soil Sci.*, 66 (2) (2015), pp. 286-297, <https://doi.org/10.1111/ejss.12223>.
- Barrow, N.** 2017. The effects of pH on phosphate uptake from the soil. *Plant Soil*, 410 (1-2) (2017), pp. 401-410, <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3008-9>.
- Barrow, N.** 2020. Comparing two theories about the nature of soil phosphate *Eur. J. Soil Sci.*, 72 (2) (2020), pp. 679-685. <https://doi.org/10.1111/ejss.13027>.
- Behera, B., Singdevasachan, S., Mishra, R., Dutta, S & Thatoi, H.** 2014. Diversity, mechanism and biotechnology of phosphate solubilising microorganism in mangrove – A review. *Biocatal. Agr. Biotechn.* (Netherlands). 3:97-110. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2013.09.008>.
- Benavides, J., Avellaneda, Y., Buitrago, C., Castro, E., Castillo, J., Rendón, C., Romero, J., Torres, D., Vargas, J., Zuñiga, A., Benavides, G., Carrillo, J., Díaz, J., Gómez, C., Hernández, D., Porras, A & Vela, J.** 2019. Guías de mejores prácticas en sistemas de producción de leche con base en pasturas para el trópico alto colombiano. Mosquera, Colombia: Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA) y The Agribusiness Group. <http://hdl.handle.net/20.500.12324/35641>.
- Beltrán, M.** 2014. La solubilización de fosfatos como estrategia microbiana para promover el crecimiento vegetal. Artículo de revisión. *Corpoica Cienc. Tecnol. Agropecu.* (2014) 15(1) 101-113. <http://www.scielo.org.co/pdf/ccta/v15n1/v15n1a09.pdf>.
- Beltran-Medina, J. I., Romero-Perdomo, F., Molano-Chavez, L., Silva, A. M., & Estrada-Bonilla, G. A.** 2022. Differential Plant Growth Promotion Under Reduced Phosphate Rates in Two Genotypes of Maize by a Rhizobial Phosphate-Solubilizing Strain. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 6, 1-13. <https://www.researchgate.net/profile/German-Estrada->

[Bonilla/publication/361847066_Differential_Plant_Growth_Promotion_Under_Reduced_P_hosphate_Rates_in_Two_Genotypes_of_Maize_by_a_Rhizobial_Phosphate-Solubilizing_Strain/links/62c975f8cab7ba7426dfedf7/Differential-Plant-Growth-Promotion-Under-Reduced-Phosphate-Rates-in-Two-Genotypes-of-Maize-by-a-Rhizobial-Phosphate-Solubilizing-Strain.pdf](#).

Belgaroui, N., Berthomieu, P., Rouached, H., & Hanin, M. 2016. The secretion of the bacterial phytase PHY-US 417 by Arabidopsis roots reveals its potential for increasing phosphate acquisition and biomass production during co-growth. *Plant biotechnology journal*, 14(9), 1914-1924. <https://doi.org/10.1111/pbi.12552>.

Bernal, J. 1998. Fertilización de pastos mejorados. En: Guerrero, R. (ed). Fertilización de cultivos en clima frío. Ed. Sáenz y Cía. Ltda. Bogotá, Colombia. p. 278-328.

Billah, M., Khan, M., Bano, A., Hassan, T. U., Munir, A., & Gurmani, A. 2019. Phosphorus and phosphate solubilizing bacteria: Keys for sustainable agriculture. *Geomicrobiology Journal*, 1–13. <https://doi:10.1080/01490451.2019.1654043>.

Bobadilla, C y Rincón, S. 2008. Aislamiento y producción de Bacterias Fosfatosolubilizadoras a partir de compost obtenido de residuos de plaza. Trabajo de grado para obtener el título de Microbiología Industrial, Pontificia Universidad Javeriana, Facultad de Ciencias. Junio 2008. <https://repository.javeriana.edu.co/handle/10554/8433>.

Borggaard, O., Szilas, C., Gimsing, A & Rasmussen, L. 2004. Estimation of soil phosphate absorption capacity by means of a pedotransfer function. *Geoderma*. Volume 118, issue 1-2; 55-61. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(03\)00183-6](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(03)00183-6).

Bol, R., Bolger, T., Cully, R., & Little, D. 2003. Recalcitrant soil organic materials mineralize more efficiently at higher temperatures. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 166(3), 300–307. <https://doi.org/10.1002/jpln.200390047>.

Bolland, M., Gilkes, R & Brennan, R. 2001. The influence of soil proper- ties on the effectiveness of phosphate rock fertilizers. *Soil Res* 39:773–798. <https://doi.org/10.1071/SR00025>.

Bonatotzky, T., Ottner, F., Erendsson, E & Gísladottir, G. 2021. Weathering of tephra and the formation of pedogenic minerals in young andosols, South East Iceland. *Catena* 198, 105030 (2021). <https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.105030>.

Borie, F., Rubio, R. 2003. Total and organic phosphorus in Chilean volcanic soils. *Gayana Botanica*. 60, 69-78. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432003000100011>.

Briceño, M., Escudey, M., Galindo, G., Borchardt, D., Chang, A. 2004. Characterization of chemical phosphorus forms in volcanic soils using ³¹P-NMR spectroscopy. *Commun. Soil Sci. Plan.* 35, 1323-1337. <https://doi.org/10.1081/CSS-120037549>.

Bunemann, E. 2015. Assessment of gross and net mineralization rates of soil organic phosphorus—A review. *Soil Biology and Biochemistry*, 89, 82–98. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.06.026>.

Burns, R., DeForest, J., Marxsen, J., Sinsabaugh, R., Stromberger, M., Wallenstein, M., Weintraub, M & Zoppini, A. 2013. Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions. *Soil Biology and Biochemistry*, Volume 58, 2013, Pages 216-234. ISSN 0038-0717. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.11.009>.

Carulla, J., Cárdenas, E., Sánchez, N., Riveros, C. 2004. Valor nutricional de los forrajes más usados en los sistemas de producción lechera especializada de la zona andina colombiana; En: *Eventos y Asesorías Agropecuarias EU* (editores), Seminario Nacional de Lechería Especializada: “Bases Nutricionales y su Impacto en la Productividad”. Medellín, 21 – 38 p.

Carpenter, S. 2008. Phosphorus control is critical to mitigating eutrophication. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 11039–11040. <https://doi.org/10.1073/pnas.0806112105>.

Chandler, D., Davidson, G., Grant, W.P., Greaves, J & Tatchell, G. 2008. Microbial biopesticides for integrated crop management: an assessment of environmental and regulatory sustainability: *Trends Food Sci. Tec.*, 19: 275-283. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2007.12.009>.

Chaverra, G., Davila, S., Villamizar, R & Bernal, J. 1967. El cultivo de los pastos en la Sabana de Bogotá. ICA. Bogotá, Colombia. Cursillo sobre manejo de praderas y cultivo de pastos de clima frío. Sociedad de Agricultores de Colombia. Aedita Editores Ltda., Bogotá, COL.

Chapin, F. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual review of ecology and systematics*, Alaska, p. 233-260, 1980. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.11.110180.001313>.

Chen, Y., Rekha, P., Arun, A., Shen, F., Lai, W & Young, C. 2006. Phosphate solubilizing bacteria from subtropical soil and their tricalcium phosphate solubilizing abilities. *App Soil Ecol* 34:33–41. doi.org/10.1016/j.apsoil.2005.12.002.

- Chiu, C., Baillie, I., Jien, S., Hallett, L & Hallett, S.** 2021. Sequestration of P fractions in the soils of an incipient ferralite chronosequence on a humid tropical volcanic island. *Bot Stud.* 2021 Dec 2;62(1):20. doi: 10.1186/s40529-021-00326-5. PMID: 34855017; PMCID: PMC8639856.
- Colf, J., Truter, W & Botha, P.** 2014. The production potential of Kikuyu (*Pennisetum clandestinum*) pastures over-sown with Ryegrass (*Lolium* spp.); “University of Pretoria. <https://repository.up.ac.za/bitstream/handle/2263/25770/dissertation.pdf?sequence=1>.
- Condon, L., Turner, B., Cade-Menun, B.** 2005. Chemistry and dynamics of soil organic phosphorus. In: Sims, J.T., Sharpley, A.N. (Eds.), *Phosphorus: agriculture and the environment*. ASA/CSSA/SSSA, Madison, Wisconsin. United States of America, pp 87-121. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr46.c4>.
- Condon, L & Newman, S.** 2011. Revisiting the fundamentals of phosphorus fractionation in soils and sediments. *J. Soils Sediments.* 11, 830-840. <https://doi.org/10.1007/s11368-011-0363-2>.
- Conant, R., Paustian, K., & Elliott, E.** 2001. Grassland Management and Conversion into Grassland: Effects on Soil Carbon. *Ecological Applications*, 11(2), 343–355. <https://doi.org/10.2307/3060893>.
- Correa, H., Pabón, M., Sánchez, M., Carulla, J.** 2018a. Efecto del nivel de suplementación sobre el uso de nitrógeno, el volumen y la calidad de la leche en vacas Holstein de primer y segundo tercio de lactancia en el trópico alto de Antioquia. *Livestock Research and Rural Development* 2011; 23:77. URL: <http://www.lrrd.org/lrrd23/4/corr23077.htm>.
- Cortés-Patiño, S., Vargas, C., Álvarez-Flórez, F., Bonilla, R., Estrada-Bonilla, G.** 2021. Potential of *Herbaspirillum* and *Azospirillum* Consortium to Promote Growth of Perennial Ryegrass under Water Deficit. *Microorganisms* 2021, 9, 91. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9010091>.
- Cortés-Patiño, S., Vargas, C., Alvarez-Flórez, F., Estrada-Bonilla, G.** 2022. Co-Inoculation of Plant-Growth Promoting Bacteria Modulates Physiological and Biochemical Responses of Perennial Ryegrass to Water Deficit. *Plants* 2022, 11, 2543. <https://doi.org/10.3390/>
- Crews, T & Brookes, P.** 2014. Changes in soil phosphorus forms through time in perennial versus annual agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 184: 168–181 <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2013.11.022>.

- Dahlgren, R., Saigusa, M & Ugolini, F.** 2004. The Nature, Properties and management of Volcanic Soils. Glob. In Advances in Agronomy, Vol 82, 113-181. <https://books.google.com.co/books?hl=es&lr=&id=19ObhE8rRoC&oi=fnd&pg=PA113&dq=Ugolini,+F.C.,+Dahlgren,+R.A.,+2003.+Soil+development+in+volcanic+ash.&ots=vikujWDo1V&sig=zRL8YGGSKBrDaj4eCYEz0YWd4To#v=onepage&q=Ugolini%2C%20F.C.%2C%20Dahlgren%2C%20R.A.%2C%202003.%20Soil%20development%20in%20volcanic%20ash.&f=false>.
- Davidson, J & Milthorpe, F.** 1966. Leaf Growth in *Dactylis glomerata* after Defoliation, Annals of Botany, Volume 30, Issue 2, April 1966, Pages 173–184. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a084065>.
- De Bolle, S.** 2013. Phosphate saturation and phosphate leaching of acidic sandy soils in Flanders: analysis and mitigation options. Ghent University, Faculty of Bioscience Engineering, Ghent, Belgium. Doctoral dissertation, Thesis submitted for degree of Doctor (PhD) in Applied Biological Sciences. <https://biblio.ugent.be/publicación/4143518/file/4143536>.
- Del Campillo, M., Van der Zee, S & Torrent, J.** 1999. Modelling long-term phosphorus leaching and changes in phosphorus fertility in excessively fertilized acid sandy soils. European Journal of Soil Science. Volume 50, issue 3;391-399. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.1999.00244.x>.
- Delfim, J., Schoebitz, M., Paulino, L., Hirzel, J & Zagal, E.** 2018. Phosphorus Availability in Wheat, in Volcanic Soils Inoculated with Phosphate-Solubilizing *Bacillus thuringiensis*. Sustainability 2018, 10, 144. <https://doi.org/10.3390/su10010144>.
- Delmelle, P., Opfergelt, S and Cornelis, J.** 2015. The Encyclopedia of Volcanoes || Volcanic Soils. , (), 1253–1264. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385938-9.00072-9>.
- Devau, N., Le Cadre, E., Hinsinger, P & Gérard, F.** 2010. A mechanistic model for understanding root-induced chemical changes controlling phosphorus availability. Annals of Botanic (Lond), Volume 105: 1183–1197. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq098>.
- Dodd, I. & Ruiz, J.** 2012. Microbial enhancement of crop resource use efficiency. Curr. Opin. Biotechnol. 2012, 23, 236–242. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2011.09.005>.
- Ebelhar, S.** 2008. Labile pool. In: Chesworth, W. (eds) Encyclopedia of Soil Science. Encyclopedia of Earth Sciences Series. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3995-9_313.

- Echeverri, J; Restrepo, L y Parra, J.** 2010. Evaluación comparativa de los parámetros productivos y agronómicos del pasto kikuyo *Pennisetum clandestinum* bajo dos metodologías de fertilización. Revista Lasallista de Investigación, vol. 7, núm. 2, julio-diciembre, 2010, pp. 94 - 100. Corporación Universitaria Lasallista Antioquia, Colombia.
- Elhassoufi, W., Khourchi, S., Ibyasser, A., Ghoulam, C., Rchiad, Z., Zeroual, Y., Ehrlich, H., Newman, D., Kappler, A., editors.** 2016. Ehrlich's Geomicrobiology book. 6th edition. Boca Raton: Taylor & Francis Group; 2016. Geomicrobial Interactions with Phosphorus. ISBN 9780367658724, Published March 30, 2021 by CRC Press 668 Pages. https://books.google.com.co/books?hl=es&lr=&id=0NWYCgAAQBAJ&oi=fnd&pg=PP1&dq=Ehrlich,+H.,+Newman,+D.,+Kappler,+A.,+editors.+2016.+Ehrlich%C2%B4s+Geomicrobiology+&ots=DMXLgS7k0F&sig=IYvdkry3bFC0B850BohT8eTX_TM&redir_esc=y#v=onepage&q&f=false.
- Escudey, M., Galindo, G., Förster, J., Briceño, M., Diaz, P., Chang, A.** 2001. Chemical forms of phosphorus of volcanic ash derived soils in Chile. Commun. Soil Sci. Plant. 32, 601-606. <https://doi.org/10.1081/CSS-100103895>.
- Espinoza, J.** 2004. Fijación de fósforo en suelos derivados de ceniza volcánica. *informaciones agronómicas* 55:5-8. 2004. https://www.researchgate.net/publicación/237118666_FIJACIÓN_DE_FOSFORO_EN_SU_ELOS_DERIVADOS_DE_CENIZA_VOLCANICA.
- Espinoza, J y Rubiano, Y.** 2015. Procesos específicos de formación en Andisoles, Alfisoles y Ultisoles en Colombia. Revista Escuela de Ingeniería de Antioquia - EIA, ISSN 1794-1237 / Año XII / Volumen 12 / Edición Especial N.2 / junio 2015/ pp. E85-E97. <https://revistas.eia.edu.co/index.php/reveia/article/view/709/664>.
- Estrada, G., Baldani, V., De Oliveira, D. et al.** 2013. Selection of phosphate-solubilizing diazotrophic *Herbaspirillum* and *Burkholderia* strains and their effect on rice crop yield and nutrient uptake. Plant Soil 369, 115–129 (2013). <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1550-7>.
- Estrada-Bonilla, G., Durrer, A., & Cardoso, E.** 2021. Use of compost and phosphate-solubilizing bacteria affect sugarcane mineral nutrition, phosphorus availability, and the soil bacterial community. *Applied Soil Ecology*, 157, 103760. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103760>.
- Estrada, G., Durrer, A & Cardoso, E.** 2021. Use of compost and phosphate-solubilizing bacteria affect sugarcane mineral nutrition, phosphorus availability, and the soil bacterial community. *Appl. Soil Ecol.* 157, 103760. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103760>.

- Fageria, V.** 2001. Nutrient interactions in crop plants, *Journal of Plant Nutrition*, 24:8, 1269-1290, <https://doi.org/10.1081/PLN-100106981>.
- Fassbender, H.** 1982. *Química de suelos; con énfasis en suelos de América Latina*. 1ed. 3 reimpression. San José de Costa Rica, IICA. 422 p.
- Fujii, K., Sukartiningsih, Hayakawa, C. et al.** 2020. Effects of land use change on turnover and storage of soil organic matter in a tropical forest. *Plant Soil* 446, 425–439 (2020). <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04367-5>.
- Fisher, R & Schmincke, H.** 1984. *Pyroclastic Rocks*. Springer-Verlag, Berlin. <https://www.geokniga.org/bookfiles/geokniga-pyroclastic-rocks.pdf>.
- Fink, J., Inda, A., Tiecher, T & Barrón, V.** 2016. Iron oxides and organic matter on soil phosphorus availability *Cienc. e Agrotecnologia*, 40 (4) (2016), pp. 369-379. <https://doi.org/10.1590/1413-70542016404023016>.
- Fonseca, C., Balocchi, O., Keim, J. P., & Rodríguez, C.** 2016. Effect of defoliation frequency on yield and nutritional composition of *Pennisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov. *Agro Sur*, 44(3), 67-76. <http://revistas.uach.cl/pdf/agrosur/v44n3/art07.pdf>.
- Frossard, E., Sinaj, S., Bangerter, F & Traore, O.** 2002. Forms and exchangeability of inorganic phosphate in composted solid organic waste. *Nutr Cycle Agroecosyst* 62:103–113. https://www.research-collection.ethz.ch/bitstream/handle/20.500.11850/422919/1/10705_2004_Article_323297.pdf.
- Fontes, M., Weed, S & Bowen, L.** 1992. Association of Microcrystalline Goethite and Humic Acid in Some Oxisols from Brazil. *Soil Science Society of America Journal*, 56: 982-990. <https://doi.org/10.2136/sssaj1992.03615995005600030050x>.
- Fox, R & Searle, P.** 1978. Phosphate Adsorption by Soils of the Tropics. In *Diversity of Soils in the Tropics* (eds J.J. Nicholaidis and L.D. Swindale). <https://doi.org/10.2134/asaspepub34.c7>.
- Fu, H., Yang, Y., Zhu, R., Liu, J., Usman, M., Chen, Q., & He, H.** 2018. Superior adsorption of phosphate by ferrihydrite-coated and lanthanum-decorated magnetite. *Journal of Colloid and Interface Science*, 530, 704-713. <https://doi.org/10.1016/j.jcis.2018.07.025>.
- Fulkerson, B., Griffiths, N., Sinclair, K., & Beale, P.** 2010. Milk production from kikuyu grass-based pastures. *Primefacts*, 1068(May), 1–13.

https://www.dpi.nsw.gov.au/_data/assets/pdf_file/0012/359949/Milk-production-from-kikuyu-grass-based-pastures.pdf.

Fulkerson, W & Donaghy, D. 2001. Plant-soluble carbohydrate reserves and senescence- Key criteria for developing an effective grazing management system on Ryegrass-based pastures: A review. Australian Journal of Experimental Agriculture. 41: 261-275. <https://doi.org/10.1071/EA00062>.

García, S., Islam, M., Clark, E & Martin, P. 2014. Kikuyu based pasture for dairy production: A review. Crop and Pasture Science 65(8). <https://doi.org/10.1071/CP13414>.

Gasparatos, D., Haidouti, C., Haroulis, A & Tsaousidou, P. 2006. Estimation of phosphorus status of soil Fe-enriched concretions with the acid ammonium oxalate method. Communications in Soil Science and Plant Analysis 37:2375-2387. <https://doi.org/10.1080/00103620600819891>.

Gatiboni, L & Condrón, L. 2021. A rapid fractionation method for assessing key soil phosphorus parameters in agroecosystems, Geoderma, Volume 385, 2021, 114893, ISSN 0016-7061, <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114893>.

Goldstein, A. 1995. Recent progress in understanding the molecular genetics and biochemistry of calcium phosphate solubilization by gram negative bacteria. Biological Agriculture & Horticulture Vol 12:185–193. <https://doi.org/10.1080/01448765.1995.9754736>.

Gyaneshwar, P., Kumar, G., Parekh, L., Poole, P. 2002. Role of soil microorganisms in improving P nutrition of plants. Plant Soil 245: 83-93. <https://doi.org/10.1023/A:1020663916259>.

He, Z., Bian, W & Zhu, J. 2002. Screening and identification of microorganisms capable of utilizing phosphate adsorbed by goethite. Comm. Soil Sci. Plant Anal., 33: 647-663. <https://doi.org/10.1081/CSS-120003057>.

Gueçaimburu, J., Vázquez, J., Tancredi, F., Reposo, G., Rojo, V., Martínez, M & Introcaso, R. 2019. Evolución del fósforo disponible a distintos niveles de compactación por tráfico agrícola en un argiudol típico. Chilean journal of agricultural & animal sciences, 35(1), 81-89. <https://dx.doi.org/10.4067/S0719-38902019005000203>.

Hedley, M., Steward, J., Chauhuan, B. 1982. Changes in organic and inorganic soil phosphorus fractions induced by cultivation practices and by laboratory incubations. Soil Sci. Soc. Am. J. 46, 970-976. <https://doi.org/10.2136/sssaj1982.03615995004600050017x>.

- Hernández, G., Cabrera, G., Izquierdo, I., Socarrás, A., Hernández, L., Sánchez, J.** 2018. Indicadores edáficos después de la conversión de un pastizal a sistemas Agroecológicos. Pastos y Forrajes, Vol. 41, No. 1, pp 3-12. enero-marzo, 2018.
- Herrera, M.** 2006. Suelos derivados de cenizas volcánicas en Colombia: Estudio fundamental e implicaciones en ingeniería. Trabajo presentado para obtener el título de Doctor en ingeniería. Universidad de los Andes, Facultad de Ingeniería. <https://repositorio.uniandes.edu.co/bitstream/handle/1992/7812/u277084.pdf?sequence=1&isAllowed=y>.
- Hinsinger, P.** 2001. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. Plant and Soil, 237(2), 173-195. <https://doi.org/10.1023/A:1013351617532>.
- Huygens, D., Boeckx, P., Van Cleemput, O., Oyarzún, C., & Godoy, R.** 2005. Aggregate and soil organic carbon dynamics in South Chilean Andisols, Biogeosciences, 2, 159–174, <https://doi.org/10.5194/bg-2-159-2005>.
- Hutchins, D., Qu, P., Fu, F., Kling, J., Huh, M., Wang, X.** 2019. Distinct responses of the nitrogen-fixing marine cyanobacterium *Trichodesmium* to a thermally-variable environment as a function of phosphorus availability. Front Microbiol 10:1282. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01282>.
- Ibrahim, M., Anwar-UI-Hassan, Iqbal, M & Valeem, E.** 2008. Response of wheat growth and yield to various levels of compost and organic manure. Pakistan J Bot 40(5):2135–2141. https://www.researchgate.net/publication/222101716_Response_of_wheat_growth_and_yield_to_various_levels_of_compost_and_organic_manure.
- Illmer, P & Schinner, F.** 1995. Solubilización of inorganic calcium phosphates—solubilización mechanisms Soil Biology and Biochemistry. Vol 27, 257–263. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)00190-C](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)00190-C).
- Instituto geográfico Agustín Codazzi (IGAC).** 2012. Levantamiento Detallado de Suelos en las Áreas Planas de 14 municipios de la Sabana de Bogotá. Departamento de Cundinamarca. Escala 1:10.000.
- Insuasti, G., Parra, A. S., & Salazar, J. J.** 2014. Producción de materia seca y calidad del pasto Kikuyo *Pennisetum clandestinum* en diferentes niveles de fertilización nitrogenada y en asocio con aliso *Alnus acuminata* en el trópico alto colombiano. <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/123660/1/p32-41-Doc.-268-Anais.pdf>.

- Janes, V., Blackwell, M., Blair, G., Davies, J., Haygarth, P., Mezeli, M & Stewart, G.** 2022. A meta-analysis of phosphatase activity in agricultural settings in response to phosphorus deficiency. *Soil Biology and Biochemistry*, Volume 165, 2022, 108537, ISSN 0038-0717. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108537>.
- Jahnke, R.** 1992. The Phosphorus Cycle. *International Geophysics*, Volume 50, 1992, Pages 301-315. [https://doi.org/10.1016/S0074-6142\(08\)62697-2](https://doi.org/10.1016/S0074-6142(08)62697-2).
- Jiang, X., Peng, C., Fu, D., Chen, Z., Shen, L., Li, Q., Ouyang, T & Wang, Y.** 2015. Removal of arsenate by ferrihydrite via surface complexation and surface precipitation. *Applied Surface Science* 353:1087-1094. <https://doi.org/10.1016/j.apsusc.2015.06.190>.
- Jorquera, M., Crowley, D., Marschner, P., Greiner, R., Fernández, M., Romero, D., Menezes-Blackburn, D & De La Luz Mora, M.** 2011. Identificación of β -propeller phytase-encoding genes in culturable *Paenibacillus* and *Bacillus* spp. from the rhizosphere of pasture plants on volcanic soils. *FEMS Microbiol. Ecol.* 2011, 75, 163–172. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.00995.x>.
- Kalayu, G.** 2019. Phosphate Solubilizing Microorganisms: Promising Approach as Biofertilizers. *Int. J. Agron.* Volume 2019 | Article ID 4917256 | <https://doi.org/10.1155/2019/4917256>.
- Kavanová, M., Lattanzi, F., Grimoldi, A & Schnyder, H.** 2006. Phosphorus deficiency decreases cell division and elongation in grass leaves. *Plant Physiol.* 2006 Jun;141(2):766-75. <https://doi.org/10.1104/pp.106.079699>.
- Kwesi, S.** 2020. Processes and Factors Affecting Phosphorus Sorption in Soils. *Sorption in 2020s*. <https://doi.org/10.5772/intechopen.90719>.
- Khan, M., Zaidi, A., Ahemad, M., Oves, M., Wani, P.** 2010. Plant growth promotion by phosphate solubilizing fungi—current perspective. *Arch Agron Soil Sci* 56:73–98.. <https://doi.org/10.1080/03650340902806469>.
- Khan, I., Zada, S., Rafiq, M. et al.** 2022. Phosphate solubilizing epilithic and endolithic bacteria isolated from clastic sedimentary rocks, Murree lower Himalaya, Pakistan. *Arch Microbiol* 204, 332 (2022). <https://doi.org/10.1007/s00203-022-02946-2>.
- Kishore, N., Pindi, P.K., Ram Reddy, S.** 2015. Phosphate-Solubilizing Microorganisms: A Critical Review. In: Bahadur, B., Venkat Rajam, M., Sahijram, L., Krishnamurthy, K. (eds) *Plant Biology and Biotechnology*. Springer, New Delhi. https://doi.org/10.1007/978-81-322-2286-6_12.

Konietzny, U & Greiner, R. 2004. Bacterial phytase: potential application, in vivo function and regulation of its synthesis. *Brazilian Journal of Microbiology*. Vol. 35 p. 11–18. <https://doi.org/10.1590/S1517-83822004000100002>.

Kruse, J., Abraham, M., Amelung, W., Baum, C., Bol, R., Kühn, O., Lewandowski, H., Niederberger, J., Oelmann, Y., Rieger, C., Santner, J., Siebers, M., Siebers, N., Spohn, M., Vestergren, J., Vogts, A & Leinweber, P. 2015. Innovative methods in soil phosphorus research: A review. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 178 (1) (2015), pp. 43-88. <https://doi.org/10.1002/jpln.201400327>.

Kumar, R., Kumar, R., Mittal, S., Arora, M & Babu, J. 2016. Role of soil physicochemical characteristics on the present state of arsenic and its absorption in alluvial soils of two agri-intensive region of Bathinda, Punjab, India. *Journal of Soils and Sediments* 16:605-620. <https://doi.org/10.1007/s11368-015-1262-8>.

Kumar, A & Patel, H. 2018. Role of microbes in phosphorus availability and acquisition by plants. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, vol. 7, no. 5, pp. 1344–1347, 2018. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2018.705.161>.

Lambers, H & Plaxton, W. 2018. P: back to the roots. *Annu. Plant Rev.* 48,3–22. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-102720>.

Larsen S. 1967. Soil phosphorus. In *Adv Agron*, Volume 19: 151–210. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60735-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60735-X).

Leamy, M. 1984. Andisols of the world In: *Congreso internacional de suelos volcánicos comunicaciones Universidad de la Laguna Secretariado de Publicaciones serie informes* 13 pp 368–387. https://escholarship.org/content/qt0xw6q794/qt0xw6q794_noSplash_9f88f13468576cabd293c6888416e1a3.pdf.

Leirós, M., Trasar-Cepeda, C., Seoane, S & Gil-Sotres, F. 1999. Dependence of mineralization of soil organic matter on temperature and moisture, *Soil Biology and Biochemistry*, Volume 31, Issue 3, Pages 327-335, ISSN 0038-0717, [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(98\)00129-1](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00129-1).

Leite, M. 2009. Fungos Filamentosos do Lodo de Esgoto: Impacto na Microbiana Fúngica e Potencial Enzimático. 65 f. *Dissertação (Mestrado em Desenvolvimento de Processos Ambientais)* — Universidade Católica de Pernambuco, Recife. http://tede2.unicap.br:8080/bitstream/tede/590/1/dissertacao_marcela_leite.pdf.

- Li, X., Luo, L., Yang, J., Li, B & Yuan, H.** 2015. Mechanisms for solubilization of various insoluble phosphates and activation of immobilized phosphates in different soils by an efficient and salinity-tolerant *Aspergillus niger* strain An2. *Appl. Biochem. Biotechnol.* 2015, 175, 2755–2768. <https://doi.org/10.1007/s12010-014-1465-2>.
- Lindsay, W.** 1979. *Chemical equilibria in soils*. New York: Wiley. <http://catalog.hathitrust.org/api/volumes/oclc/4883190.html>.
- Lindsay, W., Vlek, P & Chien, S.** 1989. Phosphate minerals. In *Minerals in Soil Environment* - Dixon JB Weed SB eds, Ed 2. Soil Science Society of America, Madison, WI, pp 1089–1130. <https://doi.org/10.2136/sssabookser1.2ed.c22>.
- Luengo, C., Brigante, M., Antelo, J & Avena, M.** 2006. Kinetics of phosphate adsorption on goethite: comparing batch adsorption and ATR-IR measurements. *J Colloid Interface Sci* 300: 511–518. <https://doi.org/10.1016/j.jcis.2006.04.015>.
- Mahfud, A., Devnita, M., Anda, M., Goenadi, D & Nugraha, A.** 2022. "Characteristics of Andisols Developed from Andesitic and Basaltic Volcanic Ash in Different Agro-Climatic Zones" *Soil Systems* 6, no. 4: 78. <https://doi.org/10.3390/soilsystems6040078>.
- Masuco, M., Miranda, A., Estrada, G., Ferraz, R., Vilela, J., Otto, R., Vitti, G & Nogueira, E.** 2021. Improving the fertilizer value of sugarcane wastes through phosphate rock amendment and phosphate-solubilizing bacteria inoculation. *Journal of Cleaner Production* 298 (2021) 126821. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2021.126821>.
- Mears, P.** 1970. Kikuyu (*Pennisetum clandestinum*) as a pasture grass - a review. *Tropical Grasslands* 4, 139-152. https://www.doc-developpement-durable.org/file/Culture/Fertilisation-des-Terres-et-des-Sols/eaux-et-sols-salins/plantes-pour-sols-salins/Pennisetum%20clandestinum/Pennisetum%20clandestinum%20as%20a%20pasture%20grass_review.pdf.
- MADR.** 2014. Resultados del primer censo de Unidades Productoras de leche en la Región del Valle de Ubaté y Chiquinquirá. Ministerio de agricultura y desarrollo rural; Unidad de seguimiento de precios de la leche, USP; Corporación Colombia Internacional, CCI.
- McGill, W & Cole, C.** 1981. Comparative aspects of cycling of organic C, N, S and P through soil organic matter, *Geoderma*, Volume 26, Issue 4, 1981, Pages 267-286, ISSN 0016-7061, [https://doi.org/10.1016/0016-7061\(81\)90024-0](https://doi.org/10.1016/0016-7061(81)90024-0).
- Malagón, D.** 2003. Ensayo sobre tipología de suelos colombianos -Énfasis en génesis y aspectos ambientales- *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 27(104): 319-341. 2003. ISSN 0370-3908. https://www.accefyn.com/revista/Vol_27/104/319-341.pdf.

- Marais, J.** 2001. Factors affecting the nutritive value of kikuyu grass (*Cenchrus clandestinus*) a review. *Tropical Grasslands* 35: 65-84. https://www.tropicalgrasslands.info/public/journals/4/Historic/Tropical%20Grasslands%20Journal%20archive/PDFs/Vol_35_2001/Vol_35_02_01_pp65_84.pdf.
- Mason, J & Zanner, C.** 2005. *Grassland Soils*, Editor(s): Daniel Hillel, *Encyclopedia of Soils in the Environment*, Elsevier, 2005, Pages 138-145, ISBN 9780123485304, <https://doi.org/10.1016/B0-12-348530-4/00028-X>.
- Mejía, A., Ochoa, R., & Medina, M.** 2014. Efecto de diferentes dosis de fertilizante compuesto en la calidad del pasto kikuyo (*Pennisetum clandestinum* Hochst. Ex Chiov.). Obtenido de Grupo de investigación en ciencias agrarias (GRICA), Universidad de Antioquia: http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0864-03942014000100004.
- Miles, N.** 1997. Responses of productive and unproductive kikuyu pastures to top - dressed nitrogen and phosphorus fertilizer. *African Journal of Range and Forage Science* 14: 1–6. <https://doi.org/10.1080/10220119.1997.9647911>.
- Mojica, J., Castro, E., León, J., Cárdenas, E., Pabón, M., & Carulla, J.** 2009. Efecto de la oferta de pasto kikuyo y ensilaje de avena sobre la producción y calidad composicional de la leche bovina. *Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 10(1), 81-90.
- Mokula, R., Krishnaveni, M & Charyulu, P.** 2019. Phosphate-Solubilizing Microorganisms and Their Emerging Role in Sustainable Agriculture. *Recent Developments in Applied Microbiology and Biochemistry*, Pages 223-233. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-816328-3.00017-9>.
- Mukhametzyanova, A., Akhmetova, A & Sharipova, M.** 2012. Microorganisms as phytase producers. *Microbiology* 81, 267–275 (2012). <https://doi.org/10.1134/S0026261712030095>.
- Nanzyo, M.** 2002. Unique Properties of Volcanic Ash Soils. *Global Environmental Research*, 6, pp. 99-112. https://d1wgtxts1xzle7.cloudfront.net/43820929/06_2-11-with-cover-page-v2.pdf?Expires=1661605700&Signature=YPFozXInu0CNjrSHS-rqYAmBMmICAZfFTUA3kWrAPiwAmtJj6IO8VEPcl13h0bP-YajkLkx7cWIQQXqRCrgZZ2P5pdWhxEzpRrC7ko4xE68k92aEJ~4ldwFzQ6yO3UWpYXp0m3JpnBs~uLtuYYTeD12aC-2i~SDZH6lsmtbcLIIUrtTTAJG5pAubisblUv4~DYNwV0dYc9N0CZpjKgZ8Ud7ZlprsnOJMrtbHOi2HCe5rKRYsiviRjaW9YH9kIiY-BDZjfSUITps8QDhpu~~UE~VyLy1sOETQFI3-

[1RyWvnFjU7M6B6DJXcOZzQcWoSZzz~rioH1PvW6kwwZSfuPNw](https://doi.org/10.1007/978-3-642-15271-9_9) &Key-Pair-Id=APKAJLOHF5GGSLRBV4ZA.

Nannipieri, P., Giagnoni, L., Landi, L., Renella, G. 2011. Role of Phosphatase Enzymes in Soil. In: Bünemann, E., Oberson, A., Frossard, E. (eds) Phosphorus in Action. Soil Biology, vol 26. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-15271-9_9.

Nesme, T; Metson, G & Bennett, E. 2018. Global P flows through agricultural trade. Glob. Environ. Change 50, 133–141. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2018.04.004>.

Nieuwenhuis, E & Elbersen, G. 1972. Algunas observaciones sobre las cenizas volcánicas en Colombia. Revista Centro Interamericano de Fotointerpretación – CIAF.

Ohel, F., Frossard, E., Fliessbach, A., Dubois, D. 2004. Basal organic phosphorus mineralization in soils under different farming systems. Soil Biol. Biochem, 36: 667-675. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2003.12.010>.

Pardo-Díaz, S., et al. 2021. Endophytic PGPB Improves Plant Growth and Quality, and Modulates the Bacterial Community of an Intercropping System. Front. Sustain. Food Syst. 5:715270. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.715270>.

Pérez, L., Peyraud, J & Delagarde, R. 2011. Pasture intake, milk production and grazing behavior of dairy cows grazing low-mass pastures at three daily allowances in winter. Livestock Science, 137(1-3), 151–160. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2010.10.013>.

Pierzynski, G., McDowell, R & Sims, T. 2005. Chemistry, cycling, and potential movement of inorganic phosphorus in soils. In: Sims JT, Sharpley AN (eds) Phosphorus: agriculture and the environment. vol phosphorus agric. American Society of Agronomy, pp 53-86. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr46.c3>.

Prabhu, N., Borkar, S., & Garg, S. 2019. Phosphate solubilization by microorganisms: overview, mechanisms, applications and advances. Advances in biological science research, 161-176. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-817497-5.00011-2Get>.

Pradhan, N & Sukla, L. 2005. Solubilization of inorganic phosphate by fungi isolated from agriculture soil. African Journal of Biotechnology, vol. 5, pp. 850–854, 2005. <https://www.ajol.info/index.php/ajb/article/view/42884>.

Prisca, J., Osumanu, A., Latifah, O & Aainaa, H. 2021. Phosphorus Transformation in Soils Following Co-Application of Charcoal and Wood Ash. Agronomy. 11. 2010. <https://doi.org/10.3390/agronomy11102010>.

Quintero, C. & Boschetti, N. 2003. Manejo del fósforo en pasturas. Disponible on line.

- Rafi, M.** 2019. Recent Developments in Applied Microbiology and Biochemistry || Phosphate-Solubilizing Microorganisms and Their Emerging Role in Sustainable Agriculture. 223–233. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-816328-3.00017-9>.
- Rawat, P., Das, S., Shankhdhar, D & Shankhdhar, S.** 2021. Phosphate-Solubilizing Microorganisms: Mechanism and Their Role in Phosphate Solubilization and Uptake. *J Soil Sci Plant Nutr* 21, 49–68 (2021). <https://doi.org/10.1007/s42729-020-00342-7>.
- Raymond, N., Gomez, B., Van der Bom, F., Nybroe, O., Jensen, L.S., Muller-Stover, D., Oberson, A & Richardson, A.** 2021. Phosphate-solubilising microorganisms for improved crop productivity: A critical assessment. *New Phytol.* 2021, 229, 1268–1277. <https://doi.org/10.1111/nph.16924>.
- Redel, Y., Rubio, R., Rouanet, J & Borie, F.** 2007. Phosphorus bioavailability affected by tillage and crop rotation on a Chilean volcanic derived Ultisol. *Geoderma.* 139. 388–396. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2007.02.018>.
- Redel, Y., Staunton, S., Durán, P. et al.** 2019. Fertilizer P Uptake Determined by Soil P Fractionation and Phosphatase Activity. *J Soil Sci Plant Nutr* 19, 166–174 (2019). <https://doi.org/10.1007/s42729-019-00024-z>.
- Región Andina de Colombia. (20 de octubre de 2014).** En Wikipedia. [https://commons.wikimedia.org/w/index.php?title=File:Mapa de Colombia \(regi%C3%B3n Andina\).svg&oldid=615248045](https://commons.wikimedia.org/w/index.php?title=File:Mapa de Colombia (regi%C3%B3n Andina).svg&oldid=615248045).
- Rheinheimer, D., Fornari, M., Bastos, M., Fernandes, G., Santanna, M. A., et al.** 2019. Phosphorus distribution after three decades of different soil management and cover crops in subtropical region. *Soil Tillage Res.* 192, 33–41. <https://doi.org/10.1016/j.still.2019.04.018>.
- Richardson, A & Simpson, R.** 2011. Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus. *Plant Physiol.* 2011, 156, 989–996. <https://doi.org/10.1104/pp.111.175448>.
- Rodrigues, Y., Andreote, F., Miranda, M., Franco, A., Taketani, R & Cotta, S.** 2023. Disentangling the role of soil bacterial diversity in phosphorus transformation in the maize rhizosphere. *Applied Soil Ecology*, Volume 182, 2023, 104739, ISSN 0929-1393, <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2022.104739>.
- Rodríguez, H & Fraga, R.** 1999. Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promoción. *Biotechnol Adv.* 1999 Oct;17(4-5):319-39. [https://doi.org/10.1016/s0734-9750\(99\)00014-2](https://doi.org/10.1016/s0734-9750(99)00014-2).

- Romero-Perdomo, F., Beltrán, I., Mendoza-Labrador, J., Estrada-Bonilla, G., & Bonilla, R.** 2021. Phosphorus nutrition and growth of cotton plants inoculated with growth-promoting bacteria under low phosphate availability. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4, 618425. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.618425>.
- Rooney, D & Clipson, N.** 2009. Phosphate Addition and Plant Species Alters Microbial Community Structure in Acidic Upland Grassland Soil. *Microb Ecol* 57, 4–13 (2009). <https://doi.org/10.1007/s00248-008-9399-2>.
- Rumpel, C., Rodríguez, A., González, J., Arbelo, C., Chabbi, A., Nunan, N., & González-Vila, F.** 2012. Contrasting composition of free and mineral-bound organic matter in top-and subsoil horizons of Andosols. *Biology and Fertility of Soils*, 48, 401-411. <https://doi.org/10.1007/s00374-011-0635-4>.
- Sánchez, P.** 2010. Tripling crop yields in tropical Africa. *Nature Geoscience*, 3(5), 299-300. <https://doi.org/10.1038/ngeo853>.
- Santos, M.** 2020. Mejoramiento de la fertilización fosfatada en la asociación ryegrass y trébol rojo mediante el uso de bacterias solubilizadoras de fosfato. Trabajo de investigación presentada(o) como requisito parcial para optar al título de Magister en Ciencias – Microbiología. Universidad Nacional de Colombia Facultad de Ciencias, Instituto de Biotecnología. Bogotá, Colombia.
- Santos, M., Romero, F., Mendoza, J., Gutiérrez, A., Vargas, C., Castro, E., Caro, A., Uribe, D & Estrada, G.** 2021. Genomic and phenotypic analysis of rock phosphate-solubilizing rhizobacteria, *Rhizosphere*, Volume 17, 2021, 100290, ISSN 2452-2198, <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2020.100290>.
- Satyaprakash, M., Nikitha, T., Reddi, E., Sadhana, B & Vani, S.** 2017. A review on phosphorous and phosphate solubilising bacteria and their role in plant nutrition. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, vol. 6, pp. 2133–2144, 2017. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2017.604.251>.
- Selvi, K., Paul, J., Vijaya, V & Saraswathi, K.** 2017. Phosphate solubilizing bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi impacts on inorganic phosphorus fractions and wheat growth. *World Applied Sciences Journal*, vol. 15, pp. 1310–1318, 2011. <https://doi.org/10.21767/2471-8084.100029>.
- Sengul, H., Ozer, A & Gulaboglu, M.** 2006. Beneficiation of Mardin Mazıdagı (Turkey) calcareous phosphate rock using dilute acetic acid solutions. *Chemical Eng J* 122:135–140. journal ISSN : 1385-8947. <https://doi.org/10.1016/j.cej.2006.06.005>.

- Schachtman, D., Reid, R & Ayling, S.** 1998. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiology*, Washington, v. 116, n. 2, p. 447-453, 1998. <https://doi.org/10.1104/pp.116.2.447>.
- Schwertmann, U., Kodama, H & Fischer, W.** 1986. Mutual interactions between organics iron oxides. In: Huang PM, Schnitzer M, editors. *Interactions of Soil Minerals with Natural Organics and Microbes*. Soil Science Society of America, Madison, WI. pp. 223-250. <https://doi.org/10.2136/sssaspecpub17.c7>.
- Sharma, S., Sayyed, R., Trivedi, M & Gobi, T.** 2013. Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils. SpringerPlus, vol. 2, p. 587, 2013. <https://doi.org/10.1186/2193-1801-2-587>.
- Shrivastava, M., Kale, S & D'Souza, S.** 2011. Rock phosphate enriched post-methanation bio-sludge from kitchen waste based biogas plant as P source for mungbean and its effect on rhizosphere phosphatase activity. *European J Soil Biol* 47:205–212. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2011.02.002>.
- Shrivastava, M., Srivastava, P & D'Souza, S.F.** 2018. Phosphate-Solubilizing Microbes: Diversity and Phosphates Solubilization Mechanism. In: Meena, V. (eds) *Role of Rhizospheric Microbes in Soil*. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-13-0044-8_5.
- Shoji, S & Takahashi, T.** 2002. Environmental and agricultural significance of volcanic ash soils. *Global Environmental Research*. 6. https://www.researchgate.net/publication/228767895_Environmental_and_agricultural_significance_of_volcanic_ash_soils.
- Singh, H & Reddy, M.** 2011. Effect of inoculation with phosphate solubilizing fungus on growth and nutrient uptake of wheat and maize plants fertilized with rock phosphate in alkaline soils. *European Journal of Soil Biology*, Volume 47, 30–34. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2010.10.005>.
- Silva, F., Winck, B., Borges, C., Santos, F., Bataioli, R., Backes, T., ... & Sá, E.** 2020. Native rhizobia from southern Brazilian grassland promote the growth of grasses. *Rhizosphere*, 16, 100240. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2019.09.019>.
- Singh, R Singh, P, Singh V & Yadav, R.** 2018. Effect of phosphorus and PSB on growth parameters, yield, quality and economics of summer greengram (*Vigna radiata* L). *International Journal of Chemical Studies* 2018, 6(4): 2798-2803. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.32764.26240>.

- Soil Survey Staff.** 1999. Soil Taxonomy, a Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys. Second ed. Soil survey staff. USA, Natural Resources Conservation Service. Agriculture Handbook N. 436, Washington D.C., USA. 868p. <https://www.nrcs.usda.gov/wps/portal/nrcs/main/soils/survey/class/taxonomy/>.
- Sohm, J., Webb, E. & Capone, D.** 2011. Emerging patterns of marine nitrogen fixation. Nat Rev Microbiol 9, Pg. 499–508 (2011). <https://doi.org/10.1038/nrmicro2594>.
- Soltangheisi, A., Rodrigues, M., Coelho, M. J. A., Gasperini, A. M., Sartor, L. R., & Pavinato, P.** 2018. Changes in soil phosphorus lability promoted by phosphate sources and cover crops. Soil and Tillage Research, 179, 20-28. <https://doi.org/10.1016/j.still.2018.01.006>.
- Son, H., Park, G., Cha, M & Heo, M.** 2006. Solubilization of insoluble inorganic phosphates by a novel salt- and pH-tolerant *Pantoea agglomerans* R-42 isolated from soybean rhizosphere. Bioresources. Technology. Volume 97, Issue 2, Pages 204-210. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2005.02.021>.
- Stevenson, F & Cole, M.** 1999. Cycles of soils: carbon, nitrogen, phosphorus, sulfur, micronutrients. John Wiley & Sons. https://books.google.com.co/books?hl=es&lr=&id=KdnWlzM-OHIC&oi=fnd&pg=PR17&dq=Stevenson+%26+Cole,+1999&ots=97tYKtoFvf&sig=siMBw-0Aq9l9lG9trRqDkhfD_D0#v=onepage&q=Stevenson%20%26%20Cole%2C%201999&f=false.
- Stephano, F & Mng'ong'o, M.** 2022. On the tropical soils; The influence of organic matter (OM) on phosphate bioavailability, Saudi Journal of Biological Sciences, Volume 29, Issue 5, 2022, Pages 3635-3641, ISSN 1319-562X, <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2022.02.056>.
- Stutter, M., Shand, C., George, T., Blackwell, M., Bol, R., MacKay, R., Richardson, R., Condon, L., Turner, B & Haygarth, P.** 2012. Recovering phosphorus from soil: a root solution?. Environ Sci Technol 46:1977–1978. <https://doi.org/10.1021/es2044745>.
- Sullivan, D., Bary, A., Thomas, D., Fransen, S & Cogger, C.** 2002. Food waste compost effects on fertilizer nitrogen efficiency, available nitrogen, and tall fescue yield. Soil Sci Soci Am J 66:154–161. <https://doi.org/10.2136/sssaj2002.1540a>.
- Tabatabai, M & Bremner, J.** 1969. Use of P-nitro phenyl phosphate for assay of phosphatase activity. Soil Biol Biochem. 1969; 1:301–307. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(69\)90012-1](https://doi.org/10.1016/0038-0717(69)90012-1).
- Tabatabai, M.** 1994. Soil enzymes. Methods of soil analysis: Part 2 Microbiological and biochemical properties, 5, 775-833. <https://doi.org/10.2136/sssabookser5.2.c37>.

- Tahir, M et al.** 2018. Combined application of bio-organic phosphate and phosphorus solubilizing bacteria (*Bacillus* strain MWT 14) improve the performance of bread wheat with low fertilizer input under an arid climate. *Brazilian Journal of Microbiology* [online]. 2018, v. 49, suppl 1 , pp. 15-24. Available from: <<https://doi.org/10.1016/j.bjm.2017.11.005>>. ISSN 1678-4405.
- Tamad, M., Hanudin, E., Widada, J.** 2021. The mechanism of phosphate bacteria in increasing the solubility of phosphorus in Indonesian Andisols. *Journal of Water and Land Development*. No. 49 (IV–VI) p. 188–194. <https://doi.org/10.24425/jwld.2021.137111>.
- Takahashi, T., Shoji, S.** 2003. Distribución and clasificación of volcanic ash soils. *Glob. Environ. Res.* 6, 83–97. https://www.nasa.gov/centers/johnson/pdf/486016main_Takahashi.pdf.
- Thomas, L., Hodgson, D., Wentzel, A., Nieselt, K., Ellingsen, T., Moore J, Morrissey, E., Legaie, R., Wohlleben, W., Rodríguez, A., Martín, J., Burroughs, N., Wellington, E & Smith, M.** 2012. Metabolic switches and adaptations deduced from the proteomes of *Streptomyces coelicolor* wild type and *phoP* mutant grown in batch culture. *Mol. Cell. Proteomics*. <https://doi.org/10.1074/mcp.M111.013797>.
- Tiecher, T., Rheinheimer, D., & Calegari, A.** 2012a. Soil organic phosphorus forms under different soil management systems and winter crops, in a long term experiment. *Soil Till. Res.* 124, 57–67. <https://doi.org/10.1016/j.still.2012.05.001>.
- Timofeeva, A., Galyamova, M & Sedykh, S.** 2022. Prospects for Using Phosphate-Solubilizing Microorganisms as Natural Fertilizers in Agriculture. *Plants* 2022, 11 (16), 2119. <https://doi.org/10.3390/plants11162119>.
- Tsai, C., Chen, Z., Kao, C., Ottner, F., Kao, S & Zehetner, F.** 2010. Pedogenic Development of Volcanic Ash Soils Along a Climosequence in Northern Taiwan. *Contents Lists Available. Geoderma*, 156, pp.48-59. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.01.007>.
- Ugolini, F & Dahlgren, R.** 2003. Soil Development in Volcanic Ash. *Global Environmental Research*, Vol 6, N° 2. Association of International Research Initiatives for Environmental Studies (AIRIES), Japan. http://www.airies.or.jp/save/06_2_09.pdf.
- Valenzuela, I & Visconti, E.** 2018. Influence of climate, soil use and soil depth on soil organic carbon content at two Andean altitudinal sites in Norte de Santander, Colombia. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 12(1), 233–243. <https://doi.org/10.17584/rcch.2018v12i1.7349>.

- Van-Straaten, P.** 2002. Rocks for Crops: Agro-Minerals of Sub-Saharan Africa. Nairobi, Kenya: ICRAF, p338. http://apps.worldagroforestry.org/Units/Library/Books/PDFs/11_Rocks_for_crops.pdf.
- Vargas, J., Sierra, A., Mancipe, E & Avellaneda, Y.** 2018. El kikuyo, una gramínea presente en los sistemas de rumiantes en trópico alto colombiano. Rev. CES Med. Zotec. 2018; Vol 13 (2): 137-156. <https://doi.org/10.21615/cesmvz.13.2.4>.
- Velasco, A.** 2021. Inoculación de compost con microorganismos solubilizadores de fosfato y su efecto sobre la disponibilidad del fósforo. Universidad de Almería, Facultad de Ciencias Experimentales. Trabajo final de grado para optar por el título de Biotecnóloga. <http://repositorio.ual.es/bitstream/handle/10835/13510/VELASCO%20SALAS%2C%20ANAHIS%20ISABEL.pdf?sequence=1&isAllowed=y>.
- Velásquez, G., Calabi, M., Poblete, P., Rumpel, C., Demanet, R., Condrón, L & Mora, M.** 2016. Fertilizer effects on phosphorus fractions and organic matter in Andisols. Journal of soil science and plant nutrition, 16(2), 294-309. Epub 04 de mayo de 2016. <https://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162016005000024>.
- Vijayakumar, A & Rajasekharan, R.** 2016. Distinct Roles of Alpha/Beta Hydrolase Domain Containing Proteins. Biochem. Biochemistry & Molecular Biology Journal ISSN 2471-8084. Vol. 2 No. 3: 18. DOI: 10.21767/2471-8084.100027.
- Walpola, B & Yoon, M.** 2012. Prospectus of phosphate solubilizing microorganisms and phosphorus availability in agricultural soils: a review. African Journal of Microbiology Research, vol. 6, pp. 6600–6605, 2012. https://academicjournals.org/article/article1380799180_Walpola%20and%20Yoon.pdf.
- Waldrip, H., He, Z., & Erich, M.** 2011. Effects of poultry manure amendment on phosphorus uptake by ryegrass, soil phosphorus fractions and phosphatase activity. Biology and Fertility of Soils, 47, 407-418. <https://doi.org/10.1007/s00374-011-0546-4>.
- Wang, L & Nancollas, G.** 2008. Calcium orthophosphates: crystallization and dissolution. Chem Rev, Volume 108: 4628–4669. <https://doi.org/10.1021/cr0782574>.
- Wu, C., Wei, X., Sun, H., Wang, Z.** 2005. Phosphate availability alters lateral root anatomy and root architecture of *Fraxinus mandshurica* Rupr. Seedlings. J Integrative Plant Biol 7:292–301. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2005.00021.x>.
- Wyngaard, N., Cabrera, M., Jarosch, K., Bunemann, E.** 2016. Phosphorus in the coarse soil fraction is related to soil organic phosphorus mineralization measured by isotopic dilution. Soil Biol Biochem 96:107–118. <https://pdf.sciencedirectassets.com/271195/1->

[s2.0-S0038071716X0003X/1-s2.0-](#)

[S0038071716000377/Nicolas_Wyngaard_Organic_phosphorus_2016.pdf](#).

Yang, Y., Tilman, D., Furey, G. et al. 2019. Soil carbon sequestration accelerated by restoration of grassland biodiversity. *Nat Commun* 10, 718 (2019). <https://doi.org/10.1038/s41467-019-08636-w>.

Yang, Z., Zhang, Y., Wang, Y., Zhang, H., Zhu, Q., Yan, B., ... & Luo, G. 2022. Intercropping regulation of soil phosphorus composition and microbially-driven dynamics facilitates maize phosphorus uptake and productivity improvement. *Field Crops Research*, 287. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2022.108666>.

Yousefi, A., Khavazi, K., Moezi, A., Rejali, F & Nadian, H. 2011. Phosphate solubilizing bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi impacts on inorganic phosphorus fractions and wheat growth. *World Applied Sciences Journal*, vol. 15, pp. 1310–1318, 2011. https://scholar.googleusercontent.com/scholar?q=cache:nzfphxZ-XtYJ:scholar.google.com/&hl=es&as_sdt=0,5.

Zeng, Q., Wu, X., Wang, J., Ding, X. 2017. Phosphate solubilization and gene expression of phosphate-solubilizing bacterium *Burkholderia multivorans* WS-FJ9 under different levels of soluble phosphate. *J. Microbiol. Biotechnol.* 2017; 27(4): 844-855. Published April 28, 2017 <https://doi.org/10.4014/jmb.1611.11057>.

Zou, X., Binkley, D., & Doxtader, K. G. 1992. A new method for estimating gross phosphorus mineralization and immobilization rates in soils. *Plant and Soil*, 147, 243-250. <https://doi.org/10.1007/BF00029076>.

Zhu, L., Fu, F., & Tang, B. 2018. Coexistence or aggression? Insight into the influence of phosphate on Cr (VI) adsorption onto aluminum-substituted ferrihydrite. *Chemosphere*, 212, 408-417. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2018.08.085>.