



Terra Latinoamericana

ISSN: 0187-5779

ISSN: 2395-8030

Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo A.C.

Velasco-Jiménez, Antonio; Castellanos-Hernández, Osvaldo; Acevedo-Hernández, Gustavo; Aarland, Rayn Clarenc; Rodríguez-Sahagún, Araceli
Bacterias rizosféricas con beneficios potenciales en la agricultura
Terra Latinoamericana, vol. 38, núm. 2, 2020, Abril-Junio, pp. 333-345
Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo A.C.

DOI: <https://doi.org/10.28940/terra.v38i2.470>

Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57363391010>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org



Sistema de Información Científica Redalyc
Red de Revistas Científicas de América Latina y el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso
abierto

Bacterias rizosféricas con beneficios potenciales en la agricultura

Rhizospheric bacteria with potential benefits in agriculture

Antonio Velasco-Jiménez¹, Osvaldo Castellanos-Hernández¹ , Gustavo Acevedo-Hernández¹ ,
Rayn Clarenc Aarland¹ y Araceli Rodríguez-Sahagún^{1‡} 

¹ Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de la Ciénega. Av. Universidad 1115 Col Lindavista. 47820 Ocotlán, Jalisco, México.

[‡] Autora para correspondencia (aracelics@cuci.udg.mx)

RESUMEN

Las rizobacterias son un vasto y muy diverso grupo de bacterias que habitan en las inmediaciones de las raíces. Estas desarrollan relaciones tanto benéficas, neutrales e incluso perjudiciales, aunque estas últimas en menor medida. Las interacciones entre las bacterias y las raíces de las plantas han jugado un papel determinante en la adaptación y productividad de las especies vegetales a través del tiempo. Diversos estudios ponen en evidencia que las rizobacterias han mejorado el crecimiento, la producción y la salud de las plantas, directamente: mediante mecanismos que incluyen la asimilación de nutrientes vitales como la fijación de nitrógeno, solubilización de fósforo y potasio, y la fitoestimulación mediante la producción de diversas fitohormonas; e indirectamente: afectando el crecimiento de importantes fitopatógenos, activando la inmunidad en las plantas y mejorando los problemas ocasionados por estrés abiótico. Por su diversidad metabólica las rizobacterias podrían contribuir positivamente en la mejora de la productividad agrícola y la solución de problemas ambientales ocasionados por los métodos utilizados en la agricultura actual. Diversos géneros como: *Acidithiobacillus*, *Aminobacter*, *Arthrobacter*, *Azoarcus*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Clostridium*, *Enterobacter*, *Gluconoacetobacter*, *Pseudomonas*, *Serratia* y *Sphingomonas* han demostrado su enorme capacidad promotora de crecimiento. Esta revisión proporciona un enfoque sobre los mecanismos mediante los cuales las rizobacterias mejoran el crecimiento de las plantas, su contribución en la agricultura sustentable y su

comercialización, un campo que continúa en constante crecimiento.

Palabras clave: bacterias promotoras de crecimiento vegetal, fijación biológica de nitrógeno, rizosfera, solubilización de fosfatos.

SUMMARY

Rhizobacteria are a vast and diverse group of bacteria that live in the environs of the plant roots, which develop beneficial, neutral and even harmful relationships, although the latter to a lesser extent. The interactions between bacteria and plant roots rich in nutrients have played a decisive role in the adaptation and productivity of plants over time. Several studies show that rhizobacteria have improved the growth, the production and health of plants directly through mechanisms that include the assimilation of vital nutrients such as nitrogen and the facilitation of nutrients such as phosphorus, potassium, and phyto stimulation through the production of various phytohormones; and indirectly affecting the growth of important phytopathogens, activating immunity in plants and lessen the problems caused by abiotic stress. Due to their metabolic diversity, rhizobacteria could positively contribute to the improvement of agricultural productivity and the solution of environmental problems caused by current agriculture. Different genera such as: *Acidithiobacillus*, *Aminobacter*, *Arthrobacter*, *Azoarcus*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Clostridium*, *Enterobacter*, *Gluconoacetobacter*, *Pseudomonas*, *Serratia* and *Sphingomonas* have demonstrated their

Cita recomendada:

Velasco-Jiménez, A., O. Castellanos-Hernández, G. Acevedo-Hernández, R. C. Aarland y A. Rodríguez-Sahagún. 2020. Bacterias rizosféricas con beneficios potenciales en la agricultura. *Terra Latinoamericana* 38: 333-345. DOI: <https://doi.org/10.28940/terra.v38i2.470>

Recibido: 23 de noviembre de 2018.

Aceptado: 10 de diciembre de 2019.

Publicado como Nota de Investigación en
Terra Latinoamericana 38: 333-345.

enormous capacity to promote growth. This review provides a focus on the mechanisms by which rhizobacteria improve plant growth, their contribution to sustainable agriculture and their commercialization, a field that continues to grow steadily.

Index words: plant growth promoting bacteria, biological nitrogen fixation, rhizosphere, phosphate solubilization.

INTRODUCCIÓN

La productividad agrícola ha aumentado increíblemente en los últimos cuarenta años gracias a las tecnologías desarrolladas durante la revolución verde y la expansión del uso de tierra, agua y otros recursos naturales (FAO, 2017). Sin embargo, este proceso de cultivo moderno ha incluido el uso indiscriminado de plaguicidas y fertilizantes (nitrógeno y fósforo), lo cual ha resultado en diversos problemas ambientales ocasionado por la contaminación de estos recursos naturales (Gupta *et al.*, 2015). Por otra parte, de acuerdo con la FAO (2017) la agricultura se enfrentará a un gran reto, ya que para el 2050 tendrá que producir casi un 50% más de alimentos, forraje y biocombustible que lo que producía en 2012, esto debido a una tendencia en el aumento de la población. Así mismo, la elevada variabilidad de la temperatura, precipitaciones, sequías e inundaciones, plagas y enfermedades resistentes a diferentes compuestos químicos, de los que se ha abusado en el uso, serán factores importantes que perjudicarán el rendimiento de los cultivos. Lo anterior plantea grandes retos para la agricultura teniendo que buscar sistemas que permitan obtener una producción óptima de alimentos con la reducción de costos y la conservación de los recursos naturales a largo plazo (Pretty *et al.*, 2018).

La naturaleza es punto clave en la solución de estos problemas. A través del tiempo, plantas y microorganismos han coevolucionado y desarrollado diversas relaciones que les han conferido ventajas adaptativas en diversos hábitats en la tierra (Werner *et al.*, 2014; Upson *et al.*, 2018). En primer lugar, las plantas por su capacidad para convertir la energía solar en energía química, se han posicionado en la cima de las cadenas tróficas, proveyendo a otros organismos, como rizobacterias, de alimento (fotosintatos y metabolitos secundarios), un lugar ideal para habitar y un elemento esencial en el metabolismo de la respiración aeróbica

celular (oxígeno) (Stringlis *et al.*, 2018). Mientras que las rizobacterias mejoran increíblemente el crecimiento, la salud y la capacidad de adaptación frente a diferentes condiciones de estrés biótico y abiótico de las plantas (Molina-Romero *et al.*, 2015; Stringlis *et al.*, 2018).

En los últimos años, se ha incentivado la investigación sobre el entendimiento de las interacciones planta-microorganismos, para de esta manera reemplazar los agroquímicos (fertilizantes y pesticidas) por productos altamente eficaces que contribuyen en la mejora en la productividad de las plantas y además son amigables con el medio ambiente (Gupta *et al.*, 2015).

Las Rizobacterias

Las rizobacterias son bacterias que habitan la rizosfera, área del suelo que se encuentra unida a la raíz y que se extiende a pocos milímetros de la superficie del sistema radicular. Esta zona se caracteriza por la interacción única y dinámica de los procesos biogeoquímicos que ocurren entre las raíces de las plantas y microorganismos del suelo, los cuales se ven altamente influenciados por los exudados radiculares (McNear, 2013), además, alberga una gran cantidad de microorganismos que en general estimulan el crecimiento vegetal y reducen la incidencia de enfermedades (Molina-Romero *et al.*, 2015). A este grupo bacteriano también se le ha asignado el nombre de rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR por sus siglas en inglés: *Plant Growth Promoting Rhizobacteria*) (Kloepper y Schroth, 1978).

En el proceso de establecimiento de las relaciones con rizobacterias las plantas invierten hasta el 20% de las fuentes de carbono obtenidas durante la fotosíntesis, esto a cambio de la mejora de la arquitectura de raíz, la absorción de nutrientes y estimulación del sistema inmune de la planta llevados a cabo por las PGPR (Stringlis *et al.*, 2018). Uno de los ejemplos más conocidos de tales beneficios se encuentra en el caso de la bacteria *Rhizobium* (Stringlis *et al.*, 2018).

El impacto de las rizobacterias se ve altamente influenciado por los exudados radiculares, que además juegan un rol importante en procesos de señalización y reconocimiento entre plantas y microorganismos (Venturi y Keel, 2016). Los mecanismos de atracción de la bacteria hacia la rizosfera de su hospedero están mediados por una quimiotaxis específica bacteriana hacia exudados vegetales particulares, así mismo una buena adhesión y colonización en la superficie de la raíz

son factores que pueden influir en la funcionalidad de la simbiosis asociativa (Molina-Romero *et al.*, 2015; Venturi y Keel, 2016) (Figura 1).

Mecanismos Directos en la Promoción de Crecimiento Vegetal

Fijación biológica de nitrógeno (FBN). El nitrógeno (N) es uno de los nutrientes vitales para el crecimiento y la productividad de las plantas. Este elemento se encuentra presente en aminoácidos propios de proteínas, amidas, clorofila, hormonas, nucleótidos, vitaminas, alcaloides y ácidos nucleicos (Ahemad y Kibret, 2014). Una característica común de los microorganismos involucrados en la FBN es la presencia de enzimas nitrogenasas, las cuales reducen el nitrógeno atmosférico en el ion asimilable NH_4^+ . La actividad enzimática es generalmente susceptible a la concentración de oxígeno en el medio, por lo que, los microorganismos han adoptado mecanismos de adaptación como la protección respiratoria, conformacional y la compartimentalización celular (Mayz-Figueroa, 2004).

En la tierra el N_2 constituye aproximadamente el 78% de los gases en la atmósfera, sin embargo, esta forma no es asimilable por las plantas. Los organismos que fijan el nitrógeno se clasifican generalmente en bacterias simbióticas fijadoras de N_2 , en las cuales se encuentran los miembros de la familia Rhizobiaceae y del género *Frankia* (Ahemad y Kibret, 2014) y no simbióticos de vida libre, asociativa y endófitas, tales como cianobacterias (*Anabaena*, *Nostoc*), *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Gluconoacetobacter diazotrophicus*, *Azocarus* (Bhattacharyya y Jha, 2012), *Paraburkholderia* (Perin *et al.*, 2006).

Solubilización de fosfatos. El fósforo (P) es el segundo nutriente más importante que interviene en el crecimiento y productividad de las plantas. Este elemento es esencial en la división celular, transducción de señales, biosíntesis macromolecular, fotosíntesis y respiración de plantas, siendo la adquisición, almacenamiento y uso de energía una de sus principales funciones (Razaq *et al.*, 2017). A diferencia del nitrógeno, el fósforo no se encuentra disponible en la atmósfera, por lo que su fuente principal se ve más limitada ya que proviene principalmente de minerales

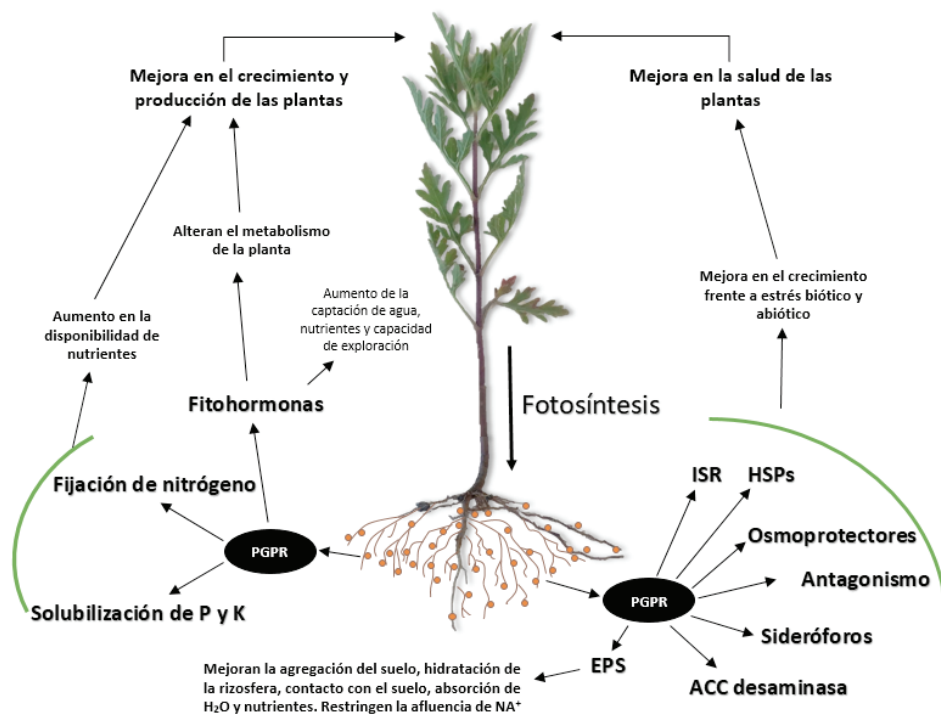


Figura 1. Mecanismos de acción de las PGPR. EPS: Exopolisacáridos; ISR: Resistencia Sistémica Inducida. HSPs: Proteínas de choque térmico.

Figure 1. Mechanisms of action of PGPR. EPS: Exopolysaccharides; ISR: Induced Systemic Resistance. HSPs: Thermal shock proteins.

primarios y secundarios presentes en el suelo. Otro problema es que este elemento suele encontrarse en concentraciones más bajas que otros elementos que oscilan entre 0.001 y 1 mg L⁻¹ (Brady y Weil, 2002), disminuyendo más su disponibilidad para las plantas.

El fósforo en el suelo suele encontrarse en tres categorías: (I) como compuesto inorgánico formando complejos con aluminio (Al), hierro (Fe), manganeso (Mn) y calcio (Ca); (II) compuestos orgánicos, como el humus, inositol, ácido fítico, fitina, fosfatos de azúcar, nucleótidos, fosfoproteínas, fosfonatos y fosfolípidos; y (III) como compuestos orgánicos e inorgánicos asociados a materia de células vivas (Yadav y Verma, 2012). Sin embargo, las plantas solo toman fosfato en forma monobásica: H₂PO₄⁻¹ y dibásica: HPO₄⁻² (Lugtenberg y Kamilova, 2009).

Algunas rizobacterias tienen la capacidad de solubilizar fosfatos a partir de compuestos inorgánicos u orgánicos, empleando distintas vías. Por ejemplo, se ha reportado la actividad de enzimas como: fosfatasa no específicas, fitasas, fosfonatasas y C-P liasas (Lugtenberg y Kamilova, 2009; Molina-Romero *et al.*, 2015) las cuales solubilizan fósforo a partir de compuestos orgánicos en el suelo. Así mismo, uno de los mecanismos más estudiados es la obtención de este elemento compuesto por las rizobacterias mediante la liberación de ácidos orgánicos como el ácido glucónico o 2-cetoglucónico, capaces de quelar el fósforo biodisponible en el suelo utilizando sus radicales hidroxilo y carboxilo. La producción de estos ácidos puede ser variable y depende de los exudados de la raíz (Ahmad y Kibret, 2014; Molina-Romero *et al.*, 2015; Oteino *et al.*, 2015). De esta manera, las rizobacterias solubilizadoras de fosfatos representan una alternativa en la mejora de la aplicación de los fertilizantes fosfatados químicos y productividad agrícola, ya que tienen la capacidad de proporcionar formas disponibles de fósforo a las plantas (Khan *et al.*, 2007).

Solubilización de potasio. El Potasio (K) es el tercer macronutriente esencial necesario en el crecimiento de las plantas, por lo cual su limitación afecta considerablemente la producción de los cultivos (Parmar y Sindhu, 2013; Gouda *et al.*, 2018). En las plantas el K desempeña un rol muy importante en procesos como la fotosíntesis, en la cual regula la apertura y el cierre estomático y por tanto la absorción de CO₂, además se ha encontrado que está involucrado en la activación de enzimas, síntesis de proteínas, mantenimiento de la turgencia de las células, reducción de la respiración,

transporte de azúcares y en absorción de nitrógeno, siendo de esta manera vital para un mejor desarrollo vegetal (Ahmad y Zargar, 2017). El déficit de K genera plantas con raíces poco desarrolladas, baja tasa de crecimiento y baja producción de semillas, lo que se ve reflejado en un menor rendimiento (Bhagyalakshmi *et al.*, 2017). Las deficiencias de potasio no suelen ser iguales que las de nitrógeno o fósforo, sin embargo, la aplicación inadecuada, escorrentía, lixiviación y erosión del suelo suelen ser graves problemas (Ahmad y Zargar, 2017).

Recientemente se han identificado rizobacterias con capacidad de solubilizar minerales como K lo cual puede contribuir a la conservación de los recursos aumentando así la productividad (Parmar y Sindhu, 2013). Así mismo se ha demostrado el efecto positivo de las rizobacterias sobre la disponibilidad de K en el suelo (Bakhshandeh *et al.*, 2014) y la absorción de K en cultivos como el maíz (Abou-el-Seoud y Abdel-Megeed, 2012), tabaco (Zhang y Kong, 2014) y trigo (Singh *et al.*, 2010) han sido reportados previamente. Los principales mecanismos relacionados con la solubilización de potasio mineral incluyen la producción de ácidos orgánicos como ácido oxálico, ácido tartárico, ácido glucónico, ácido 2-cetoglucónico, ácido cítrico, ácido málico, ácido succínico, ácido láctico, ácido propiónico, ácido glicólico, ácido malónico, ácido fumárico y producción de protones (Saiyad *et al.*, 2015). Algunos géneros como *Acidithiobacillus*, *Aminobacter*, *Arthrobacter*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Cladosporium*, *Enterobacter*, *Paenibacillus* y *Sphingomonas* han sido reportados como rizobacterias solubilizadoras de potasio (Etesami *et al.*, 2017).

Producción de fitohormonas. Las fitohormonas son moléculas orgánicas que en pequeñas concentraciones (<1 mM) regulan la expresión de genes implicados en el crecimiento y desarrollo vegetal; éstas pueden ser sintetizadas en diferentes lugares de la planta y su acción varía en función de los cambios ambientales que modifican la expresión génica del organismo, por lo cual tienen un impacto prominente en el desarrollo y productividad de las plantas (Damam *et al.*, 2016; Gouda *et al.*, 2018). Algunas rizobacterias tienen la capacidad de producir fitohormonas, siendo este uno de los mecanismos más estudiados que se asocian en la promoción del crecimiento vegetal, como *B. amyloliquefaciens* en cultivo de papa (Calvo *et al.*, 2010), *Azospirillum* y *Klebsiella* en cultivos de maíz (Carcaño-Montiel *et al.*, 2006), *Bacillus*, *Lysinibacillus*,

Arthrobacter y *Rahnella* en plantaciones de *Eucalyptus nitens* (Angulo *et al.*, 2014). Algunos de los grupos en los cuales influyen las rizobacterias incluyen auxinas, citocininas, giberelinas, ácido abscísico, etileno y ácido jasmónico (Pereira *et al.*, 2016; Egamberdieva *et al.*, 2017). Estas moléculas influyen sobre la fisiología vegetal, incrementando el volumen radicular, la tasa de respiración de la raíz de la planta hospedera y el flujo de protones en la membrana de la raíz; provocando un aumento en la absorción de nutrientes y minerales solubles (Fibach-Paldi *et al.*, 2011).

Auxinas. Las auxinas son un tipo de fitohormonas muy importantes en las plantas, éstas influyen en diversos eventos del desarrollo como la división celular, elongación, dominancia apical, formación de raíces adventicias y el fototropismo (Asgher *et al.*, 2014; Egamberdieva *et al.*, 2017). Una de las auxinas más conocidas y producidas por las rizobacterias es el ácido indol-3-acético (AIA) (Ali, 2015). El AIA liberado por las rizobacterias afecta principalmente al sistema radicular, aumentando su tamaño, peso, número de ramificación y el área de superficie en contacto con el suelo. Todos estos cambios conducen a un aumento en su capacidad de explorar el suelo para el intercambio de nutrientes, de esta manera, mejoran la nutrición de la planta y su capacidad de crecimiento. Además, se ha encontrado que esta auxina actúa como una molécula importante en la señalización e interacción planta-microorganismo (Raheem *et al.*, 2018). Así mismo, se ha demostrado la capacidad de las rizobacterias para modular y tolerar el estrés abiótico empleando esta fitohormona (Egamberdieva *et al.*, 2017).

Las rizobacterias utilizan L-triptófano que es secretado en la rizosfera para sintetizar el AIA principalmente a través de la vía del ácido indol-3-pirúvico (IPyA). Algunos géneros como *Azospirillum*, *Rhizobium* y *Bradyrhizobium* sintetizan la hormona por esta vía (Kang *et al.*, 2017).

Citocininas. Las citocininas son otro grupo importante de fitohormonas, su estructura generalmente derivada de adenina, donde la posición N6 de la adenina se sustituye con un isoprenoide, tal como en zeatina, o una cadena lateral aromática, tal como en cinetina. Este tipo de hormonas promueven procesos como la división y diferenciación celular, el incremento del área de la raíz mediante la formación de raíces adventicias, formación de hojas, así como la prevención de la senescencia (Liu *et al.*, 2013; Molina-Romero *et al.*, 2015).

A principios de la década de los 70s, Phillips y Torrey

(1972) reportaron una sustancia similar a las citocininas en filtrados de cultivo de *Rhizobium leguminosarum* y *Bradyrhizobium japonicum*, la cual posteriormente fue identificada como zeatina. En la actualidad se han encontrado más de 30 diferentes compuestos de citocininas promotoras de crecimiento en las plantas producidas por microorganismos asociados a las plantas como: zeatina, isopenteniladenina, dihidroxizeatina, entre otras. Así mismo, se han reportado una gran cantidad de especies productoras de esta fitohormona como: *Arthrobacter giacomelloi*, *Azospirillum brasilense*, *Bradyrhizobium japonicum*, *Bacillus licheniformis*, *Paenibacillus polymyxa*, *Pseudomonas fluorescens* y *Rhizobium leguminosarum*, entre otros (Vacheron *et al.*, 2013; Maheshwari *et al.*, 2015).

Giberelinas. Las giberelinas son un grupo de fitohormonas constituido por cerca de 136 moléculas con estructuras diferentes que regulan el crecimiento vegetal en diversos procesos metabólicos, incluidos la germinación de semillas, elongación del tallo, floración, formación del fruto y la altura de la planta (Kang *et al.*, 2017). Las giberelinas interactúan con otras fitohormonas, lo que provoca respuestas importantes que median la tolerancia al estrés (Egamberdieva *et al.*, 2017). Se ha reportado también la capacidad de estimular el crecimiento y desarrollo de plantas bajo diversas condiciones de estrés abiótico (Ahmad, 2010). Además, las giberelinas inducen la absorción eficiente de iones dentro de la planta, lo que aumenta el crecimiento y mantiene el metabolismo de las plantas bajo condiciones normales y condiciones de estrés (Iqbal y Ashraf, 2013).

Las giberelinas producidas por las PGPR promueven el crecimiento de la planta y aumentan los rendimientos (Desai, 2017). Actualmente se ha reportado la actividad por diversas especies de PGPR productoras de giberelinas, como: *Azotobacter* spp., *Bacillus pumilus*, *B. licheniformis*, *Herbaspirillum seropedicea*, *Leifsonia xyli*, *Pseudomonas* spp., *Rhizobium meliloti* y *R. phaseoli* las cuales han sido utilizadas para inducir la germinación en semillas (Molina-Romero *et al.*, 2015).

Ácido abscísico. El ácido abscísico (ABA) es una fitohormona con una estructura sesquiterpenoide que juega un rol muy importante en la fisiología de las plantas, principalmente en las respuestas adaptativas frente a estrés biótico y abiótico (Cohen *et al.*, 2015; Egamberdieva *et al.*, 2017; Zhou *et al.*, 2017). El ABA participa en procesos como la dormancia de la semilla y la abscisión de órganos. Así mismo, se ha reportado

que, bajo condiciones de estrés abiótico, ABA regula la expresión de genes sensibles al estrés, lo que conduce a un mejor desempeño en las respuestas de tolerancia (Sah *et al.*, 2016; Shahzad *et al.*, 2017). Además, durante la sequía, se ha encontrado que ABA funciona como un anti-transpirante ya que induce el cierre estomático para minimizar la pérdida de agua a través de la transpiración (Cohen *et al.*, 2015). Igualmente, se ha reportado que ABA puede controlar el crecimiento de las raíces y el contenido de agua bajo condiciones de estrés por sequía (Egamberdieva *et al.*, 2017). Su aplicación de forma exógena puede mejorar los efectos provocados por tensiones, como la salinidad, sequía y estrés por frío, así como heridas (Li *et al.*, 2014; Egamberdieva *et al.*, 2017).

El estudio relacionado con rizobacterias productoras de ABA y su metabolismo se ha visto un poco más limitado comparado con el de otras fitohormonas, sin embargo, existen algunas especies como: *Azospirillum brasilense*, *Arthrobacter koereensis*, *Bacillus amyloliquefaciens*, *B. licheniformis* que han demostrado la capacidad para producir esta fitohormona (Egamberdieva *et al.*, 2017; Shahzad *et al.*, 2017), contrarrestando los efectos negativos ocasionados por el estrés biótico y abiótico.

Producción de exopolisacáridos y biopelículas.

Una amplia variedad de rizobacterias poseen la capacidad para liberar exopolisacáridos (EPS) y formar biopelículas en la raíz (Mohammed, 2018). De esta manera, las comunidades de rizobacterias forman estructuras complejas de células microbianas que se adhieren a la superficie de la raíz, las cuales se encuentran rodeadas por una matriz polimérica extracelular (biopelículas) (Upadhyay *et al.*, 2011; Gupta *et al.*, 2017). Las rizobacterias dentro de la biopelícula protegen significativamente a las plantas del estrés externo, debido a que mantienen una mayor adherencia a las superficies, mejorando el estado de agregación del suelo de la rizosfera, lo que aumenta la disponibilidad de agua y nutrientes, así mismo, la densidad microbiana aumenta, lo que mejora el crecimiento de la planta (Kasim *et al.*, 2016; Mohammed, 2018). Además, los exopolisacáridos de las rizobacterias funcionan como moléculas señal que activan la respuesta de defensa durante el proceso de infección de patógenos. Algunos EPS se unen a cationes, incluido el Na^+ , lo que sugiere un papel en la mitigación del estrés por salinidad reduciendo el contenido de Na^+ disponible para consumo de plantas (Gupta *et al.*, 2017). Algunas PGPR como *Rhizobium*

leguminosarum, *Azotobacter vinelandii*, *Bacillus drentensis*, *Enterobacter cloacae*, *Agrobacterium* sp., *Xanthomonas* sp. y *Rhizobium* sp. liberan exopolisacáridos (Mahmood *et al.*, 2016; Gouda *et al.*, 2018). La aplicación de PGPR productoras de EPS representan una medida prometedora para combatir el estrés por sequía y salinidad, aumentando así la seguridad alimentaria mundial (Naseem *et al.*, 2018).

Mecanismos Indirectos en la Promoción de Crecimiento Vegetal

Controladores de estrés. El estrés es definido como cualquier factor que influya de manera negativa en el desarrollo de la planta (Foyer *et al.*, 2016). Las plantas son organismos sésiles y frecuentemente son sometidas a diversos tipos de estrés como: altas temperaturas, frío, sequía, salinidad, alcalinidad, radiación UV e infección por patógenos. Estos factores suelen ser impredecibles y llegan a perjudicar considerablemente la productividad agrícola (Gouda *et al.*, 2018). Frente al presente cambio climático las problemáticas anteriormente mencionadas representan un desafío en la mejora de la sustentabilidad y producción agrícola. A continuación, se hace mención de la participación de las PGPR y su papel en el manejo del estrés.

ACC desaminasa. El etileno es un metabolito esencial para el crecimiento y la senescencia de hojas, flores y frutos. Esta hormona se produce endógenamente y en niveles óptimos es importante para inducir cambios fisiológicos en las plantas, ya que funciona como una molécula señal que activa la transcripción de diversos genes que influyen en la progresión, éxito reproductivo y longevidad de órganos, regulando de esta manera la vida útil de las plantas (Barnawal *et al.*, 2017). Sin embargo, bajo condiciones de estrés como los generados por salinidad, sequía, metales pesados y patogenicidad, los niveles endógenos de etileno se incrementan deliberadamente causando defoliación, inhibición de la elongación de células, senescencia y otros procesos celulares que afectan negativamente el desarrollo de la planta (Stearns *et al.*, 2012; Vacheron *et al.*, 2013; Sarkar *et al.*, 2018). Por lo tanto, se han buscado alternativas que ayuden a contrarrestar y disminuir el estrés en las plantas, ocasionado por los cambios ambientales impredecibles.

El precursor directo en la síntesis del etileno en las plantas es el ACC (ácido 1-aminociclopropano-1-carboxilato). Las rizobacterias con capacidad de

producir la enzima ACC desaminasa, facilitan y ayudan al crecimiento y desarrollo de la planta bajo condiciones de estrés, ya que disminuyen los niveles de etileno metabolizando el precursor en una fuente de carbono (alfa-cetobutirato) y nitrógeno (amoníaco), los cuales utilizan como alimento (Shen *et al.*, 2012; Molina-Romero *et al.*, 2015). Además, se ha encontrado que en algunas leguminosas esto puede aumentar el número de nódulos, produciendo cambios en la arquitectura de la raíz y promoviendo el desarrollo de raíces laterales (Cedeño-García *et al.*, 2018).

Actualmente, las cepas bacterianas que presentan ACC desaminasa se han identificado en una amplia gama de géneros como *Achromobacter*, *Alcaligenes*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Rhizobium*, *Rhodococcus*, *Enterobacter*, *Klebsiella*, *Methylobacterium*, *Mesorhizobium*, *Pseudomonas* y *Sinorhizobium* (Molina-Romero *et al.*, 2015; Patil *et al.*, 2016).

Osmoprotectores. Bajo condiciones de estrés por sequía, muchas rizobacterias producen moléculas que funcionan como osmoprotectores (glutamato, trehalosa, prolina, glicina betaína (GB), prolina betaína, ectoína etc.), manteniendo el equilibrio de los fluidos en las células y estimulando el crecimiento de la planta bajo condiciones desfavorables. Algunas especies de rizobacterias como *Bacillus polymyxa*, *Pseudomonas jessenii*, *Pseudomonas synxantha*, *Azospirillum lipoferum*, *Arthrobacter nitroguajacolicus*, han logrado mejorar el crecimiento de las plantas bajo condiciones de estrés hídrico a través de la acumulación de aminoácidos libres como la prolina y azúcares solubles (Vurukonda *et al.*, 2016).

Algunas cepas como *Bacillus subtilis*, *Klebsiella variicola*, *Pseudomonas fluorescens* y *Raoultella planticola* han mostrado la capacidad de mejorar la biosíntesis y acumulación de colinas, un precursor en el metabolismo de GB, dando como resultado una mayor acumulación de este compuesto, mejorando así el contenido relativo de agua en la hoja y el peso seco (Vurukonda *et al.*, 2016).

Proteínas de choque térmico. Las altas temperaturas (>40 °C) es un problema importante que afecta la producción de muchos cultivos en todo el mundo (Ali *et al.*, 2011). Esta promueve la desnaturalización y agregación de proteínas, ocasionando graves problemas en las plantas. Algunas rizobacterias como *Bacillus subtilis* poseen la capacidad de inducir termotolerancia en plantas, sintetizando proteínas de alto peso molecular

(8-90 kDa), conocidas como proteínas de choque térmico (HSPs: *Heat Shock Proteins*). La principal función de las HSPs es la protección de otras proteínas que son afectadas por las altas temperaturas (Palacio-Rodríguez *et al.*, 2016).

Los HSPs están constituidas por chaperones (como GroEL, DnaK, DnaJ, GroES, ClpB, ClpA, ClpX, pequeñas proteínas de choque térmico (sHSP) y proteasas). Los chaperones están involucrados en el plegamiento adecuado de las proteínas que son desnaturalizadas, mientras que las proteasas se encargan de la degradación de proteínas que fueron irreversiblemente dañadas. La actividad de tales chaperones es esencial para la supervivencia celular durante el choque térmico y para la recuperación posterior (Grover *et al.*, 2011).

Resistencia sistémica inducida (ISR). Algunas rizobacterias incrementan la capacidad defensiva en las plantas por periodos prolongados, mecanismo conocido como ISR (resistencia sistémica inducida, por sus siglas en inglés) (Lucas *et al.*, 2013). Esta respuesta mantiene en estado de alerta a toda la planta y se induce en partes distantes o no afectadas (Chaturvedi y Paul Khurana, 2018). La respuesta ISR depende de la señalización del ácido jasmónico y etileno en la planta. La acumulación de estas moléculas coordina a nivel sistémico la activación y el mejoramiento de la capacidad de defensa, como el reforzamiento de la pared celular, la producción de fitoalexinas antimicrobianas, peroxidasa, quitinasa, β -1,3-glucanasa, fenilalanina amonio liasa, proteínas relacionadas con la patogénesis y producción de biosurfactantes (Sunar *et al.*, 2015). Durante la interacción con la planta, las rizobacterias liberan estructuras celulares como: lipopolisacáridos (LPS), flagelos, ácido salicílico, sideróforos, lipopéptidos cíclicos, entre otros, que inducen la ISR (Poupin *et al.*, 2013; Molina-Romero *et al.*, 2015). La inducción de la ISR por rizobacterias es una herramienta útil para reducir las enfermedades ocasionadas por patógenos.

Mecanismos de Biocontrol (Antagonismo)

Algunas PGPR eliminan de forma natural a los fitopatógenos (bacterias, hongos, maleza e insectos), mediante la producción de diversos metabolitos secundarios que son excretados localmente o cerca de la superficie de la planta (Bloemberg y Lugtenberg, 2001). Las moléculas liberadas por estos microorganismos son biodegradables y se necesitan en pequeñas

cantidades, a diferencia de algunos agroquímicos que son resistentes a la degradación y se aplican en grandes cantidades a los cultivos agrícolas (Molina-Romero

et al., 2015). A continuación, se presentan algunos de los principales compuestos inhibitorios producidos por algunas rizobacterias (Cuadro 1).

Cuadro 1. Potencial biotecnológico de rizobacterias en la agricultura.

Table 1. Biotechnological potential of rhizobacteria in agriculture.

Rizobacteria	Planta	Condiciones	Resultados	Referencia
<i>Pseudomonas gessardii</i> BLP141, <i>P. fluorescens</i> A506 y <i>P. fluorescens</i> LMG 2189	Girasol (<i>Helianthus annuus</i>)	Invernadero	Mejóro el crecimiento de las plantas, fisiología, rendimiento y actividades antioxidantes, así como la acumulación de prolina.	Saleem <i>et al.</i> (2018)
<i>Bacillus</i> sp. JS	Tabaco (<i>Nicotiana tabacum</i> 'Xanthi') y lechuga (<i>Lactuca sativa</i> 'Crispa')	<i>In vitro</i>	Aumentó el peso fresco y longitud de brotes.	Kim <i>et al.</i> (2018)
<i>Klebsiella</i> sp. Br1, <i>Klebsiella pneumoniae</i> Fr1, <i>Bacillus pumilus</i> S1r1, <i>B. subtilis</i> y <i>Acinetobacter</i> sp. S3r2	Maíz (<i>Zea mays</i> L.)	Invernadero	Aumentó la biomasa seca de la parte superior y raíz, y contenido total de nitrógeno.	Kuan <i>et al.</i> (2016)
<i>P. luteola</i> IMPCA244, <i>O. anthropi</i> IMP311, <i>Aeromonas salmonicida</i> N264, <i>Burkholderia cepacia</i> N172, <i>P. fluorescens</i> N50 y <i>S. maltophilia</i>	Caña de azúcar (<i>Saccharum officinarum</i>)	Invernadero	Aumentó la altura de la planta (27.75%), el diámetro del tallo (30.75%), el número de macollos (38.5%), el área foliar en (49%), y el peso de materia seca aérea y de raíz.	Morgado González <i>et al.</i> (2015)
<i>Pseudomonas putida</i> , <i>Azospirillum</i> , <i>Azotobacter</i>	Alcachofa (<i>Cynara scolymus</i>)	<i>In vitro</i>	Aumentó la longitud de los brotes, peso de brote y tiempo de germinación.	Jahanian <i>et al.</i> (2012)
<i>Pseudomonas</i> sp.	Soya y trigo	Campo	Aumentó las actividades enzimáticas del suelo, la productividad total y la absorción de nutrientes.	Sharma <i>et al.</i> (2011)
<i>Bradyrhizobium</i> sp., <i>Pseudomonas</i> sp., <i>Ochrobactrum cytisi</i>	<i>Lupinus luteus</i>	Campo	Aumentó tanto la biomasa como el contenido de nitrógeno.	Dary <i>et al.</i> (2010)
<i>Pseudomonas putida</i> cepa R-168, <i>P. fluorescens</i> cepa R-93, <i>P. fluorescens</i> DSM 50090, <i>P. putida</i> DSM291, <i>Azospirillum lipoferum</i> DSM 1691, <i>A. brasilense</i> DSM 1690	Maíz (<i>Zea mays</i> L.)	Campo	Aumentó la altura de la planta, el peso de la semilla, número de semillas, y área de hoja.	Gholami <i>et al.</i> (2009)
<i>Azospirillum amazonense</i>	Arroz (<i>Oryza sativa</i> L.)	Invernadero	Aumentó la acumulación de materia seca en el grano (7-11.6%), el número de panículas (3-18.6%) y acumulación de nitrógeno en la maduración del grano (3.5-18.5%).	Rodrigues <i>et al.</i> (2008)
<i>Pseudomonas</i> sp.	Arroz (<i>Oryza sativa</i>), maíz (<i>Zea mays</i>)	<i>In vitro</i>	Mostraron capacidad para controlar las patógenos fúngicos de la raíz.	Lawongsa <i>et al.</i> (2008)
<i>Azospirillum brasilense</i> Sp245	Frijol (<i>Phaseolus vulgaris</i>)	Invernadero	Aumentó el crecimiento de la raíz.	Remans <i>et al.</i> (2008)
<i>Bacillus subtilis</i> , <i>Pseudomonas aeruginosa</i>	<i>Solanum lycopersicum</i> , <i>Abelmoschus esculentus</i> , <i>Amaranthus</i> sp.	Invernadero	Aumentó la biomasa seca un 31% en <i>Solanum lycopersicum</i> , 36% para <i>Abelmoschus esculentus</i> y 83% para <i>Amaranthus</i> sp.	Adesemoye <i>et al.</i> (2008)
<i>Pseudomonas jessenii</i> PS06, <i>Mesorhizobium ciceri</i> C-2/2	<i>Cicer arietinum</i>	Invernadero	El tratamiento de co-inoculación aumentó el rendimiento de la semilla (52% más que el control) y el peso fresco del nódulo.	Valverde <i>et al.</i> (2006)
<i>Azotobacter chroococcum</i> HKN-5, <i>Bacillus megaterium</i>	<i>Brassica juncea</i>	Invernadero	Protegió a la planta de la toxicidad metálica y estimuló el crecimiento de la planta.	Wu <i>et al.</i> (2006)

Antibióticos. Muchas rizobacterias secretan moléculas que eliminan o disminuyen el crecimiento de algunos fitopatógenos mediante la inhibición de la síntesis de pared celular, la desestabilización estructural de la membrana celular o la inhibición de la traducción en los fitopatógenos, entre otros (Beneduzi *et al.*, 2012). La producción de antibióticos es una de las estrategias de biocontrol más estudiadas de las rizobacterias e incluyen una amplia variedad de antibióticos (amfisina, 2,4-diacetilfloroglucinol (DAPG), oomicina-A, fenazina, piroluteorina, pirrolnitrina, tensina, oligomicina A, kanosamina, zwittermicina A y xantobaccina) (Odoh, 2017).

Algunos géneros de rizobacterias productoras de antibióticos corresponden a *Burkholderia* (Tenorio-Salgado *et al.*, 2013), *Streptomyces* (Rajesh y Prakash, 2011), *Bacillus*, *Pseudomonas* y *Stenotrophomonas* (Odoh, 2017).

Producción de sideróforos. El hierro (Fe) es un elemento esencial para prácticamente todos los seres vivos, en importantes funciones celulares como síntesis de ADN, respiración y destoxificación de radicales libres (Rajkumar *et al.*, 2010). Para los microorganismos, la disponibilidad de este elemento es fundamental en el éxito o fracaso de la colonización de un ambiente determinado. Para resolver este problema, muchos organismos como las rizobacterias, secretan moléculas de bajo peso molecular (0.5 a 1.0 kDa) llamados sideróforos los cuales actúan de manera específica como agentes quelantes para secuestrar hierro en presencia de otros metales y reducirlo a Fe^{2+} , una forma mucho más soluble y aprovechable para su nutrición (Stearns *et al.*, 2012). Las PGPR con capacidad de producir sideróforos adquieren ventajas competitivas en la colonización de la raíz, competencia por el nicho ecológico e inhibición del crecimiento de hongos fitopatógenos por la baja concentración de Fe^{3+} disponible en suelos (Sunar *et al.*, 2015).

Compuestos orgánicos volátiles (VOCs). Los VOCs son moléculas diversas de bajo peso molecular (300 g mol^{-1}); dentro de las cuales se encuentran aldehídos, alcoholes, cetonas, hidrocarburos, indoles, derivados de ácidos grasos, terpenos y jasmonatos (Farg *et al.*, 2013). Recientemente, se han reportado cerca de 846 VOCs diferentes, producidos por 350 especies bacterianas, entre los cuales los más representativos son la acetoina y el 2,3-butanodiol (Tahir *et al.*, 2017). Una gran cantidad de géneros

de rizobacterias como *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Arthrobacter*, *Stenotrophomonas* y *Serratia* han demostrado la capacidad de producir compuestos orgánicos volátiles que afectan positivamente el crecimiento de las plantas (Gouda *et al.*, 2018).

CONCLUSIONES

Las rizobacterias representan una alternativa biotecnológica en la agricultura principalmente por la gran cantidad de mecanismos moleculares que permiten mejorar el rendimiento y la salud de las plantas. Los inoculantes a base de rizobacterias son una alternativa biotecnológica en la agricultura sustentable, que permite incrementar el rendimiento, disminuyendo los costos de producción en la práctica agrícola. Igualmente, las rizobacterias pueden ayudar a disminuir el uso de fertilizantes químicos, plaguicidas y reguladores artificiales que tienen efectos negativos en los ecosistemas naturales, y contribuir a una agricultura más amigable con el medio ambiente. Es necesario una mayor investigación en la comprensión de los mecanismos de fitoestimulación en diferentes condiciones ambientales y diferentes cultivos, así como encontrar cepas que se puedan controlar en diferentes escenarios.

AGRADECIMIENTOS

Al CONACYT por el financiamiento con la beca N° 819029 en el Posgrado en Ciencias, Universidad de Guadalajara.

LITERATURA CITADA

- Adesemoye, A. O., M. Obini, and E. O. Ugoji. 2008. Comparison of plant growth-promotion with *Pseudomonas aeruginosa* and *Bacillus subtilis* in three vegetables. *Braz. J. Microbiol.* 39: 423-426. doi: <https://doi.org/10.1590/S1517-83822008000300003>.
- Abou-el-Seoud, I. I. and A. Abdel-Megeed. 2012. Impact of rock materials and biofertilizations on P and K availability for maize (*Zea mays* L.) under calcareous soil conditions. *Saudi J. Biol. Sci.* 19: 55-63. doi: <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2011.09.001>.
- Ahemad, M. and M. Kibret. 2014. Mechanisms and applications of plant growth Promoting rhizobacteria: Current perspective. *J. King Saud Univ. Sci.* 26: 1-20. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jksus.2013.05.001>.
- Ahmad, P. 2010. Growth and antioxidant responses in mustard (*Brassica juncea* L.) plants subjected to combined effect of gibberellic acid and salinity. *Arch. Agron. Soil Sci.* 56: 575-588. doi: <https://doi.org/10.1080/03650340903164231>.

- Ahmad, M. S. and M. Y. Zargar. 2017. Characterization of potassium solubilizing bacteria (KSB) in rhizospheric soils of apple (*Malus domestica* Borkh.) in temperate Kashmir. *J. Appl. Life Sci. Int.* 15: 1-7. doi: <https://doi.org/10.9734/JALSI/2017/36848>.
- Ali, S. Z., V. Sandhya, M. Grover, V. R. Linga, and V. Bandi. 2011. Effect of inoculation with a thermotolerant plant growth promoting *Pseudomonas putida* strain AKMP7 on growth of wheat (*Triticum* spp.) under heat stress. *J. Plant Interact.* 6: 239-246. doi: <https://doi.org/10.1080/17429145.2010.545147>.
- Ali, B. 2015. Bacterial auxin signaling: Comparative study of growth induction in *Arabidopsis thaliana* and *Triticum aestivum*. *Turk J. Bot.* 39:1-9. doi: <https://doi.org/10.3906/bot-1401-31>.
- Angulo, V. C., E. A. Sanfuentes, F. Rodríguez, and K. E. Sossa. 2014. Characterization of growth-promoting rhizobacteria in *Eucalyptus nitens* seedlings. *Rev. Argent. Microbiol.* 46: 338-347. doi: [https://doi.org/10.1016/S0325-7541\(14\)70093-8](https://doi.org/10.1016/S0325-7541(14)70093-8).
- Asgher, M., M. I. R. Khan, N. A. Anjum, and N. A. Khan. 2014. Minimising toxicity of cadmium in plants-role of plant growth regulators. *Protoplasma* 252: 399-413. doi: <https://doi.org/10.1007/s00709-014-0710-4>.
- Bakhshandeh, E., H. Rahimian, H. Pirdashti, and G. A. Nematzadeh. 2014. Phosphate solubilization potential and modeling of stress tolerance of rhizobacteria from rice paddy soil in northern Iran. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 30: 2437-2447. doi: <https://doi.org/10.1007/s11274-014-1669-1>.
- Barnawal, D., S. S. Pandey, N. Bharti, A. Pandey, T. Ray, S. Singh, C. S. Chanotiya, and A. Kalra. 2017. ACC deaminase-containing plant growth-promoting rhizobacteria protect *Papaver somniferum* from downy mildew. *J. Appl. Microbiol.* 122: 1286-1298. doi: <https://doi.org/10.1111/jam.13417>.
- Beneduzi, A., A. Ambrosini, and L. M. P. Passaglia. 2012. Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): Their potential as antagonists and biocontrol agents. *Genet. Mol. Biol.* 35: 1044-1051. doi: <https://doi.org/10.1590/s1415-47572012000600020>.
- Bhagyalakshmi, B., P. Ponmurugan, and A. Balamurugan. 2017. Potassium solubilization, plant growth promoting substances by potassium solubilizing bacteria (KSB) from southern Indian Tea plantation soil. *Biocatal. Agric. Biotechnol.* 12: 116-124. doi: <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2017.09.011>.
- Bhattacharyya, P. N. and D. K. Jha. 2012. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): Emergence in agriculture. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 28: 1327-1350. doi: <https://doi.org/10.1007/s11274-011-0979-9>.
- Bloembergen, G. V. and B. J. Lugtenberg. 2001. Molecular basis of plant growth promotion and biocontrol by rhizobacteria. *Curr. Opin. Plant Biol.* 4: 343-350. doi: [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(00\)00183-7](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(00)00183-7).
- Brady, N. C. and R. R. Weil. 2002. The nature and properties of soils. Prentice Hall. New Delhi, India.
- Calvo, P., E. Ormeño-Orillo, E. Martínez-Romero, and D. Zuñiga. 2010. Characterization of *Bacillus* isolates of potato rhizosphere from andean soils of Peru and their potential PGPR characteristics. *Braz. J. Microbiol.* 41: 899-906. doi: <http://dx.doi.org/10.1590/S1517-83822010000400008>.
- Carcaño-Montiel, M. G., R. Ferrera-Cerrato, J. Pérez-Moreno, J. D. Molina-Galán, and Y. Bashan. 2006. Nitrogenase activity, production of phytohormones, siderophores and antibiosis in strains of *Azospirillum* and *Klebsiella* isolated from maize and teosintle. *Terra Latinoamericana* 24: 493-502.
- Cedeño-García, G. A., M. Gerding, G. Moraga, L. Inostroza, S. Fischer, M. Sepúlveda-Caamaño, and P. Oyarzúa. 2018. Plant growth promoting rhizobacteria with ACC deaminase activity isolated from Mediterranean dryland areas in Chile: Effects on early nodulation in alfalfa. *Chil. J. Agric. Res.* 78: 360-369. doi: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-58392018000300360>.
- Chaturvedi, S. and S. M. Paul Khurana. 2018. Induced systemic resistance. *J. Microbiol. Biotechnol.* 3: 1-2. doi: <https://doi.org/10.23880/oajmb-16000126>.
- Cohen, A. C., R. Bottini, and P. Piccoli. 2015. Role of abscisic acid producing PGPR in sustainable agriculture. pp. 259-282. In: D. K. Maheshwari (ed.). *Bacterial metabolites in sustainable agroecosystem. Sustainable development and biodiversity*. Vol. 12. Springer. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-319-24654-3_9.
- Damam, M., K. Kaloori, B. Gaddam, and R. Kausar. 2016. Plant growth promoting substances (phytohormones) produced by rhizobacterial strains isolated from the rhizosphere of medicinal plants. *Int. J. Pharm. Sci. Rev. Res.* 37: 130-136.
- Dary, M., M. A. Chamber-Pérez, A. J. Palomares, and E. Pajuelo. 2010. "In situ" phytostabilisation of heavy metal polluted soils using *Lupinus luteus* inoculated with metal resistant plant-growth Promoting rhizobacteria. *J. Hazard. Mater.* 177: 323-330. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2009.12.035>.
- Desai, S. A. 2017. Isolation and characterization of gibberellic acid (GA3) producing rhizobacteria from sugarcane roots. *Biosci. Discov.* 8: 488-494.
- Egamberdieva, D., S. J. Wirth, A. A. Alqarawi, E. F. Abd-Allah, and A. Hashem. 2017. Phytohormones and beneficial microbes: Essential components for plants to balance stress and fitness. *Front. Microbiol.* 8: 1-14. doi: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02104>.
- Etesami, H., S. Emami, and H. A. Alikhani. 2017. Potassium solubilizing bacteria (KSB): Mechanisms, promotion of plant growth, and future prospects - A review. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 17: 897-911. doi: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162017000400005>.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). 2017. El futuro de la alimentación y la agricultura: Tendencias y desafíos. <http://www.fao.org/3/a-i6881s.pdf> (Consulta: marzo 03, 2019).
- Farag, M. A., H. Zhang, and C. M. Ryu. 2013. Dynamic chemical communication between plants and bacteria through airborne signals: Induced resistance by bacterial volatiles. *J. Chem. Ecol.* 39: 1007-1018. doi: <https://doi.org/10.1007/s10886-013-0317-9>.
- Fibach-Paldi, S., S. Burdman, and Y. Okon. 2011. Key physiological properties contributing to rhizosphere adaptation and plant growth promotion abilities of *Azospirillum brasilense*. *FEMS Microbiol. Lett.* 326: 99-108. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2011.02407.x>.
- Foyer, C. H., B. Rasool, J. W. Davey, and R. D. Hancock. 2016. Cross-tolerance to biotic and abiotic stresses in plants: A focus on resistance to aphid infestation. *J. Exp. Bot.* 67: 2025-2037. doi: <https://doi.org/10.1093/jxb/erw079>.
- Gholami, A., S. Shahsavani, and S. Nezarat. 2009. The effect of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on germination, seedling growth and yield of maize. *Int. J. Biol. Sci.* 3: 35-40.

- Gouda, S., R. G. Kerry, G. Das, S. Paramithiotis, H. S. Shin, and J. K. Patra. 2018. Revitalization of plant growth promoting rhizobacteria for sustainable development in agriculture. *Microbiol. Res.* 206: 131-140. doi: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.08.016>.
- Gupta, G., S. Singh Parihar, N. Kumar Ahirwar, S. Kumar Snehi, and V. Singh. 2015. Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): Current and future prospects for development of sustainable agriculture. *Microbiol. Biochem. Technol.* 7: 096-102. doi: <https://doi.org/10.4172/1948-5948.1000188>.
- Gupta, G., S. K. Snehi, and V. Singh. 2017. Role of PGPR in biofilm formations and its importance in plant health. pp. 27-42. In: I. Ahmad and F. Mabood Husain (eds.). *Biofilms in Plant and Soil Health*. doi: <https://doi.org/10.1002/9781119246329.ch2>. Online ISBN: 9781119246329.
- Grover, M., S. Z. Ali, V. Sandhya, A. Rasul, and B. Venkateswarlu. 2011. Role of microorganisms in adaptation of agriculture crops to abiotic stresses. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 27: 1231-1240. doi: <https://doi.org/10.1007/s11274-010-0572-7>.
- Iqbal, M. and M. Ashraf. 2013. Gibberellic acid mediated induction of salt tolerance in wheat plants: growth, ionic partitioning, photosynthesis, yield and hormonal homeostasis. *Environ. Exp. Bot.* 86: 76-85. doi: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.06.002>.
- Jahanian, A., M. R. Chaichi, K. Rezaei, K. Rezayazdi, and K. Khavazi. 2012. The effect of plant growth promoting rhizobacteria (pgpr) on germination and primary growth of artichoke (*Cynara scolymus*). *Int. J. Agric. Crop Sci.* 4: 923-929.
- Kasim, W. A., R. M. Gaafar, R. M. Abou-Ali, M. N. Omar, and H. M. Hewait. 2016. Effect of biofilm forming plant growth Promoting rhizobacteria on salinity tolerance in barley. *Ann. Agric. Sci.* 61: 217-227. doi: <https://doi.org/10.1016/j.aas.2016.07.003>.
- Kang, S. M., M. Waqas, M. Hamayun, S. Asaf, A. L. Khan, A. Y. Kim, Y. G. Park, and I. J. Lee. 2017. Gibberellins and indole-3-acetic acid producing rhizospheric bacterium *Leifsonia xyli* SE134 mitigates the adverse effects of copper-mediated stress on tomato. *J. Plant Interact.* 12: 373-380. doi: <https://doi.org/10.1080/17429145.2017.1370142>.
- Khan, M. S., A. Zaidi, and P. A. Wani. 2007. Role of phosphate-solubilizing microorganisms in sustainable agriculture - A review. *Agron. Sustain. Dev.* 27: 29-43. doi: <https://doi.org/10.1051/agro:2006011>.
- Kim, J. S., J. E. Lee, H. Nie, Y. J. Lee, S. T. Kim, and S. H. Kim. 2018. Physiological and proteomic analysis of plant growth enhancement by the rhizobacteria *Bacillus* sp. JS. *Genes Genom.* 40: 129-136. doi: <https://doi.org/10.1007/s13258-017-0615-7>.
- Kloepper, J. W. and M. N. Schroth. 1978. Plant growth-promoting rhizobacteria on radishes. pp. 879-882. In: *Proc. 4th Int. Conf. Plant Path. Bact.* Vol. 12. Angers, France.
- Kuan, K. B., R. Othman, K. Abdul Rahim, and Z. H. Shamsuddin. 2016. Plant growth-promoting rhizobacteria inoculation to enhance vegetative growth, nitrogen fixation and nitrogen remobilization of maize under greenhouse conditions. *PLoS ONE* 11: 1-19. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0152478>.
- Lawongsa, P., N. Boonkerd, S. Wongkaew, F. O'Gara, and N. Teamroong. 2008. Molecular and phenotypic characterization of potential plant growth-promoting *Pseudomonas* from rice and maize rhizospheres. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 24: 1877-1884. doi: <https://doi.org/10.1007/s11274-008-9685-7>.
- Li, X., J. Cai, F. Liu, T. Dai, W. Cao, and D. Jiang. 2014. Exogenous abscisic acid application during grain filling in winter wheat improves cold tolerance of offspring's seedlings. *J. Agron. Crop Sci.* 200: 467-478. doi: <https://doi.org/10.1111/jac.12064>.
- Liu, F., S. Xing, H. Ma, Z. Du, and B. Ma. 2013. Cytokinin-producing, plant growth-promoting rhizobacteria that confer resistance to drought stress in *Platycladus orientalis* container seedlings. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 97: 9155-9164. doi: <https://doi.org/10.1007/s00253-013-5193-2>.
- Lucas, J. A., A. García-Villaraco, B. Ramos, J. García-Cristobal, E. Algar, and J. Gutierrez-Mañero. 2013. Structural and functional study in the rhizosphere of *Oryza sativa* L. plants growing under biotic and abiotic stress. *J. Appl. Microbiol.* 115: 218-235. doi: <https://doi.org/10.1111/jam.12225>.
- Lugtenberg, B. and F. Kamilova. 2009. Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annu. Rev. Microbiol.* 63: 541-556. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.62.081307.162918>.
- Maheshwari, D. K., S. Dheeman, and M. Agarwal. 2015. Phytohormone-producing PGPR for sustainable agriculture. pp. 159-182. In: D. K. Maheshwari (ed.). *Bacterial metabolites in sustainable agroecosystem. Sustainable development and biodiversity*. Vol. 12. Springer. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-319-24654-3_7.
- Mahmood, S., I. Daur, S. G. Al-Solaimani, S. Ahmad, M. H. Madkour, M. Yasir, H. Hirt, S. Ali, and Z. Ali. 2016. Plant growth promoting rhizobac and silicon synergistically enhance salinity tolerance of mung bean. *Front Plant Sci.* 7: 1-14. doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00876>.
- Mayz-Figueroa, J. 2004. Fijación biológica de nitrógeno. *Rev. Científ. UDO Agric.* 4: 1-20.
- McNear Jr., D. H. 2013. The rhizosphere - roots, soil and everything in between. *Nat. Educat. Knowledge* 4:1.
- Mohammed, A. E. 2018. Effectiveness of exopolysaccharides and biofilm forming plant growth promoting rhizobacteria on salinity tolerance of faba bean (*Vicia faba* L.). *Afr. J. Microbiol. Res.* 12: 399-404. doi: <https://doi.org/10.5897/AJMR2018.8822>.
- Molina-Romero, D., M. Bustillos-Cristales, O. Rodríguez-Andrade, Y. E. Morales-García, Y. Santiago-Saenz, M. Castañeda-Lucio y J. Muñoz-Rojas. 2015. Mecanismos de fitoestimulación por rizobacterias, aislamientos en América y potencial biotecnológico. *Biológicas* 17: 24-34.
- Morgado González, A., D. Espinosa Victoria, and F. C. Gómez Merino. 2015. Efficiency of plant growth promoting rhizobacteria (pgpr) in sugarcane. *Terra Latinoamericana* 33: 321-330.
- Naseem, H., M. Ahsan, M. A. Shahid, and N. Khan. 2018. Exopolysaccharides producing rhizobacteria and their role in plant growth and drought tolerance. *J. Basic Microbiol.* 58: 1009-1022. doi: <https://doi.org/10.1002/jobm.201800309>.
- Odoh, C. K. 2017. Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR): A Bioprotectant bioinoculant for Sustainable Agrobiolgy. A Review. *Int. j. Adv. Res. Biol. Sci.* 4: 123-142. doi: <http://dx.doi.org/10.22192/ijarbs.2017.04.05.014>.

- Oteino, N., R. D. Lally, S. Kiwanuka, A. Lloyd, D. Ryan, K. J. Germaine, and D. N. Dowling. 2015. Plant growth promotion induced by phosphate solubilizing endophytic *Pseudomonas* isolates. *Front. Microbiol.* 6: 1-9. doi: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00745>.
- Palacio-Rodríguez, R., B. P. Ramos, J. L. Coria-Arellano, B. Nava Reyes y J. Sáenz-Mata. 2016. Mecanismos de las PGPR para mitigar el estrés abiótico de plantas. *Árido-Ciencia* 1: 4-11.
- Parmar, P. and S. S. Sindhu. 2013. Potassium solubilisation by Rhizosphere Bacteria: influence of nutritional and environmental conditions. *J. Microbiol. Res.* 3: 25-31. doi: <https://doi.org/10.5923/j.microbiology.20130301.04>.
- Patil, C., R. Suryawanshi, S. Koli, and S. Patil. 2016. Improved method for effective screening of ACC (1-aminocyclopropane-1-carboxylate) deaminase producing microorganisms. *J. Microbiol. Methods* 131: 102-104. doi: <https://doi.org/10.1016/j.mimet.2016.10.009>.
- Pereira, S. I. A., C. Monteiro, A. L. Vega, and P. M. L. Castro. 2016. Endophytic culturable bacteria colonizing *Lavandula dentata* L. plants: isolation, characterization and evaluation of their plant growth-promoting activities. *Ecol. Eng.* 87: 91-97. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.11.033>.
- Perin, L., L. Martínez-Aguilar, R. Castro-González, P. Estrada-de los Santos, T. Cabellos-Avelar, H. V. Guedes, V. M. Reis, and J. Caballero-Mellado. 2006. Diazotrophic *Burkholderia* species associated with field-grown maize and sugarcane. *Appl. Environ. Microbiol.* 72: 3103-3110. <https://doi.org/10.1128/aem.72.5.3103-3110.2006>.
- Phillips, D. A. and J. G. Torrey. 1972. Studies on cytokinin production by *Rhizobium*. *Plant Physiol.* 49: 11-15. doi: <https://doi.org/10.1104/pp.49.1.11>.
- Poupin, M. J., T. Timmermann, A. Vega, A. Zuñiga, and B. González. 2013. Effects of the plant growth-promoting bacterium *Burkholderia* phytofirmans PsJN throughout the life cycle of *Arabidopsis thaliana*. *PLoS ONE* 8: 1-15. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069435>.
- Pretty, J., T. G. Benton, Z. P. Bharucha, L. V. Dicks, C. V. Flora, H. C. J. Godfray, D. Goulson, S. Hartley, N. Lampkin, C. Morris, G. Pierzynski, P. V. V. Prasad, J. Reganold, P. Smith, P. Thorne, and S. Wratten. 2018. Global assessment of agricultural system redesign for sustainable intensification. *Nat. Sustain.* 1: 441-446. doi: <https://doi.org/10.1038/s41893-018-0114-0>.
- Raheem, A., A. Shaposhnikov, A. Belimov, I. C. Dodd, and B. Ali. 2018. Auxin production by rhizobacteria was associated with improved yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress. *Arch. Agron. Soil Sci.* 64: 574-587. <https://doi.org/10.1080/03650340.2017.1362105>.
- Rajesh-Kannan, R. and S. G. Prakash-Vincent. 2011. Molecular characterization of antagonistic *Streptomyces* isolates from a Mangrove Swamp. *Asian J. Microbiol. Biotechnol.* 3: 237-245. doi: <https://doi.org/10.3923/ajbkr.2011.237.245>.
- Rajkumar, M., N. Ae, M. N. V. Prasad, and H. Freitas. 2010. Potential of siderophore-producing bacteria for improving heavy metal phytoextraction. *Trends Biotechnol.* 28: 142-149. doi: <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2009.12.002>.
- Razaq, M., P. Zhang, H. Shen, and Salahuddin. 2017. Influence of nitrogen and phosphorous on the growth and root morphology of *Acer mono*. *PLoS ONE* 12: 1-13. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171321>.
- Remans, R., S. Beebe, M. Blair, G. Manrique, E. Tovar, I. Rao, A. Croonenborghs, R. Torres-Gutierrez, M. El-Howeity, J. Michiels, and J. Vanderleyden. 2008. Physiological and genetic analysis of root responsiveness to auxin-producing plant growth-promoting bacteria in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Soil* 302: 149-161. doi: <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9462-7>.
- Rodrigues, E. P., L. S. Rodrigues, A. L. M. de Oliveira, V. L. D. Baldani, K. R. dos S. Teixeira, S. Urquiaga, and V. M. Reis. 2008. *Azospirillum amazonense* inoculation: effects on growth, yield and N₂ fixation of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Soil* 302: 249-261. doi: <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9476-1>.
- Saleem, M., H. N. Asghar, Z. A. Zahir, and M. Shahid. 2018. Impact of lead tolerant plant growth promoting rhizobacteria on growth, physiology, antioxidant activities, yield and lead content in sunflower in lead contaminated soil. *Chemosphere* 195: 606-614. doi: <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.12.117>.
- Sah, S. K., K. R. Reddy, and J. Li. 2016. Abscissic acid and abiotic stress tolerance in crop Plants. *Front. Plant Sci.* 7: 1-26. doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00571>.
- Saiyad, S. A., Y. K. Jhala, and R. V. Vyas. 2015. Comparative efficiency of five potash and phosphate solubilizing bacteria and their key enzymes useful for enhancing and improvement of soil fertility. *Int. J. Sci. Res. Publ.* 5: 1-6.
- Sarkar, A., P. K. Ghosh, K. Pramanik, S. Mitra, T. Soren, S. Pandey, M. H. Mondal, and T. K. Maiti. 2018. A halotolerant *Enterobacter* sp. displaying ACC deaminase activity promotes rice seedling growth under salt stress. *Res. Microbiol.* 169: 20-32. doi: <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2017.08.005>.
- Shahzad, R., A. L. Khan, S. Bilal, M. Waqas, S. M. Kang, and I. J. Lee. 2017. Inoculation of abscissic acid-producing endophytic bacteria enhances salinity stress tolerance in *Oryza sativa*. *Environ. Exp. Bot.* 136: 68-77. doi: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.01.010>.
- Sharma, S. K., B. N. Johri, A. Ramesh, O. P. Joshi, and S. V. S. Prasad. 2011. Selection of plant growth-promoting *Pseudomonas* spp. that enhanced productivity of soybean-wheat cropping system in central India. *J. Microbiol. Biotechnol.* 21: 1127-1142. doi: <https://doi.org/10.4014/jmb.1012.12018>.
- Shen, M., Y. Jun-Kang, H. Li-Wang, X. Sheng-Zhang, and Q. Xin-Zhao. 2012. Effect of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPRs) on plant growth, yield, and quality of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) under simulated seawater irrigation. *J. Gen. Appl. Microbiol.* 58: 253-262. doi: <https://doi.org/10.2323/jgam.58.253>.
- Singh, G., D. R. Biswas, and T. S. Marwah. 2010. Mobilization of potassium from waste mica by plant growth promoting rhizobacteria and its assimilation by maize (*Zea mays*) and wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Plant Nutr.* 33: 1236-1251. doi: <https://doi.org/10.1080/01904161003765760>.
- Stearns, J. C., O. Z. Woody, B. J. McConkey, and B. R. Glick. 2012. Effects of bacterial ACC deaminase on *Brassica napus* gene expression. *Mol. Plant Microbe Interact.* 25: 668-676. doi: <https://doi.org/10.1094/mpmi-08-11-0213>.
- Stringlis, I. A., S. Proietti, R. Hickman, M. C. Van Verk, C. Zamioudis, and C. M. J. Pieterse. 2018. Root transcriptional dynamics induced by beneficial rhizobacteria and microbial immune elicitors reveal signatures of adaptation to mutualists. *Plant J.* 93: 166-180. doi: <https://doi.org/10.1111/tbj.13741>.

- Sunar, K., P. Dey, U. Chakraborty, and B. Chakraborty. 2015. Biocontrol efficacy and plant growth promoting activity of *Bacillus altitudinis* isolated from Darjeeling hills. *J. Basic Microbiol.* 55: 91-104. doi: <https://doi.org/10.1002/jobm.201300227>.
- Tahir, H. A. S., Q. Gu, H. Wu, W. Raza, A. Hanif, L. Wu, M. V. Colman, and X. Gao. 2017. Plant growth promotion by volatile organic compounds produced by *Bacillus subtilis* SYST2. *Front. Microbiol.* 8: 1-11. doi: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00171>.
- Tenorio-Salgado, S., R. Tinoco, R. Vazquez-Duhalt, J. Caballero-Mellado, and E. Pérez-Rueda. 2013. Identification of volatile compounds produced by the bacterium *Burkholderia tropica* that inhibit the growth of fungal pathogens. *Bioengineered* 4: 236-243. doi: <https://doi.org/10.4161/bioe.23808>.
- Upadhyay, S. K., J. S. Singh, and D. P. Singh. 2011. Exopolysaccharide producing plant growth-promoting rhizobacteria under salinity condition. *Pedosphere* 21: 214-222. doi: [https://doi.org/10.1016/s1002-0160\(11\)60120-3](https://doi.org/10.1016/s1002-0160(11)60120-3).
- Upton, J. L., E. K. Zess, A. Białas, Ch. Wu, and S. Kamoun. 2018. The coming of age of EvoMPMI: evolutionary molecular plant-microbe interactions across multiple timescales. *Curr. Opin. Plant Biol.* 44: 108-116. doi: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2018.03.003>.
- Vacheron, J., G. Desbrosses, M. L. Bouffaud, B. Touraine, Y. Moenne-Loccoz, D. Muller, L. Legendre, F. Wisniewski-Dye, and C. Prigent-Combaret. 2013. Plant growth-promoting rhizobacteria and root system functioning. *Front. Plant Sci.* 4: 1-19. doi: <https://dx.doi.org/10.3389/fpls.2013.00356>.
- Valverde, A., A. Burgos, T. Fiscella, R. Rivas, E. Velázquez, C. Rodríguez-Barrueco, E. Cervantes, M. Chamber, and J. M. Igual. 2006. Differential effects of coinoculations with *Pseudomonas jessenii* PS06 (a phosphate-solubilizing bacterium) and *Mesorhizobium ciceri* C-2/2 strains on the growth and seed yield of chickpea under greenhouse and field conditions. *Plant Soil* 287: 43-50. doi: <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9057-8>.
- Venturi, V. and C. Keel. 2016. Signaling in the rhizosphere. *Trends Plant Sci.* 21: 187-198. doi: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.01.005>.
- Vurukonda, S. S. K. P., S. Vardharajula, M. Shrivastava, and A. SkZ. 2016. Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth promoting rhizobacteria. *Microbiol. Res.* 184: 13-24. doi: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.12.003>.
- Werner, G. D. A., W. K. Cornwell, J. I. Sprent, J. Kattge, and E. T. Kiers. 2014. A Single evolutionary innovation drives the deep evolution of symbiotic N₂-fixation in angiosperms. *Nat. Commun.* 5: 4087. doi: <https://doi.org/10.1038/ncomms5087>.
- Wu, C. H., T. K. Wood, A. Mulchandani, and W. Chen. 2006. Engineering plant-microbe symbiosis for rhizoremediation of heavy metals. *Appl. Environ. Microbiol.* 72: 1129-1134. doi: <https://doi.org/10.1128/aem.72.2.1129-1134.2006>.
- Yadav, B. K. and A. Verma. 2012. Phosphate solubilization and mobilization in soil through soil microorganisms under arid ecosystems. pp. 93-108. In: M. Ali (ed.). *The functioning of ecosystems*. Intech Open. London, UK. doi: <https://doi.org/10.5772/35917>. ISBN: 978-953-51-0573-2.
- Zhang, C. and F. Kong. 2014. Isolation and identification of potassium solubilizing bacteria from tobacco rhizospheric soil and their effect on tobacco plants. *Appl. Soil Ecol.* 82: 18-25. doi: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.05.002>.
- Zhou, C., F. Li, Y. Xie, L. Zhu, X. Xiao, Z. Ma, and J. Wang. 2017. Involvement of abscisic acid in microbe-induced saline-alkaline resistance in plants. *Plant Signal. Behav.* 12: 1-4. doi: <https://doi.org/10.1080/15592324.2017.1367465>.