

MECANISMOS DE LAS RIZOBACTERIAS PROMOTORAS DEL CRECIMIENTO VEGETAL PARA EL CONTROL DE FITOPATÓGENOS

MSc. Yunel Pérez Hernández¹, Dr. C. Ana Julia Rondón Castillo², Dr. C. Leticia Fuentes Alfonso³.

1. Universidad de Matanzas – Sede “Camilo Cienfuegos”, Vía Blanca Km.3, Matanzas, Cuba. yunel.perez@umcc.

Resumen

Las Rizobacterias Promotoras del Crecimiento Vegetal (RPCV) constituyen un grupo heterogéneo de bacterias que colonizan y se desarrollan en el rizosfera de las plantas. Estas bacterias promueven el crecimiento de las plantas mediante diferentes mecanismos directos como la producción de reguladores del crecimiento y la solubilización de fosfatos, e indirectos como la producción de antibióticos, enzimas hidrolíticas y sideróforos que afectan el crecimiento de fitopatógenos y en consecuencia el desarrollo y el rendimiento de los cultivos. El presente trabajo tiene como objetivo valorar la importancia de los diferentes mecanismos que presentan las RPCV asociados con el biocontrol de fitopatógenos, como una alternativa agroecológica, al uso de plaguicidas químicos convencionales que contaminan el medio ambiente.

Palabras claves: Antibióticos, Bacteriocinas, Cinauro de hidrógeno, Enzimas hidrolíticas, Bacillus

Introducción

La bioprospección o la prospección de la biodiversidad se define como la exploración de la biodiversidad para encontrar nuevos recursos de valor social o comercial. Desde la antigüedad, el hombre realiza esta actividad sobre todo lo que existe en la tierra, pero con el desarrollo científico las fronteras se desplazaron desde la búsqueda de animales y plantas, hacia otras formas de vida como bacterias, hongos, virus, etc., que también constituyen recursos genéticos con un potencial comercial elevado (Salvador *et al.*, 2019). La bioprospección es una actividad de exploración natural, no destructiva, la que a través de investigaciones científica, pretende obtener información derivada de pequeñas cantidades de material biológico para su aplicación en diversos sectores como la agricultura, la medicina y la industria (Setzer *et al.*, 2003).

Los microorganismos del suelo constituyen una fuente inagotable de nuevos agentes, con disímiles aplicaciones en diversas áreas, especialmente en la agricultura y algunas industrias como la alimenticia, la textil, entre otras. Estos microorganismos, especialmente las bacterias, producen una gama amplia de metabolitos y enzimas, que pueden ser utilizados en la solución de diferentes problemas como, por ejemplo, el aumento de la productividad de los cultivos con bajos costos de producción e impacto ambiental (Zahid *et al.*, 2015), y elevar la calidad (digestibilidad) de alimentos fibrosos, que se utilizan en la alimentación de animales monogástricos (Li *et al.*, 2008).

La agricultura es el principal sector de crecimiento económico de los países en desarrollo (Nehra *et al.*, 2016). Las producciones agrícolas mundiales se sustentan, principalmente, con el uso de grandes cantidades de insumos como fertilizantes químicos y plaguicidas. Sin embargo, estos productos tienen un impacto negativo en los agroecosistemas, como la lixiviación de nitratos, la contaminación de recursos hídricos, y las emisiones gaseosas, que provocan daños al ambiente y constituyen un riesgo para la salud del hombre y los animales (Zahid *et al.*, 2015; Vejan *et al.*, 2016). Debido a esta situación, los científicos buscan nuevas estrategias para disminuir uso de estos productos agroquímicos, por otros que sean menos agresivos al medioambiente y mantengan rendimientos que permitan satisfacer las demandas de la población.

Entre los microorganismos del suelo, las Rizobacterias Promotoras de Crecimiento Vegetal (RPCV) pueden ejercer un efecto positivo sobre el crecimiento de los cultivos. Las interacciones beneficiosas que se establecen planta-microbio, influyen sobre el vigor de las plantas y la fertilidad de los suelos. Los efectos beneficiosos de las RPCV están determinados por mecanismos directos e indirectos que presentan sobre las plantas (Moreno *et al.*, 2018).

La acción directa sobre el crecimiento está determinada por la producción de fitohormonas (auxinas, giberelinas y citoquininas) que estimulan el crecimiento, así como por otros compuestos químicos que solubilizan fosfatos minerales de baja solubilidad (Thanh y

Tram, 2018). Los mecanismos indirectos implican la reducción de las poblaciones de fitopatógenos, por la producción de diferentes metabolitos secundarios como los antibióticos y los sideróforos que afectan directamente al patógeno o limita su desarrollo (Thakur y Parikh, 2018). El presente trabajo tiene como objetivo valor la importancia de las Rizobacterias Promotoras del Crecimiento Vegetal para el control de fitopatógenos de cultivos, a través de los diferentes mecanismos bioquímicos que presentan.

Desarrollo

La rizosfera y su importancia agronómica

El término rizosfera fue denominado primeramente por Hiltner en 1904 para describir aquella zona de máxima actividad microbiana, que corresponde al volumen del suelo que está bajo la influencia de las raíces de las plantas. La población microbiana presente en la rizosfera es relativamente diferente de la que se encuentra a los alrededores, debido a la presencia de exudados que sirven como fuente de nutrición al crecimiento microbiano. La composición de estos exudados depende del estatus fisiológico de las plantas y de la especie vegetal en conjunto con los microorganismos que comparten el mismo espacio.

La diversidad de microorganismos presentes en el suelo, su actividad y población dinámica, depende de varios factores como la composición química y la textura del suelo, la disponibilidad de agua, las fuentes de energía disponible, la temperatura, la presión hidrostática, el pH y el potencial de oxidación-reducción (Delgado-Baquerizo *et al.*, 2017). Además, la diversidad puede ser alterada por factores antropogénicos como la urbanización, la agricultura y la contaminación (Huot *et al.*, 2017).

La rizosfera constituye un área importante en las investigaciones agrícolas que se desarrollan durante muchos años, debido a su incidencia sobre el crecimiento de las plantas, la productividad de los cultivos, el reciclaje de nutrientes y otros procesos ecosistémicos (Philippot *et al.*, 2013). Por otra parte, una parte de los microorganismos que se desarrollan en la rizosfera contribuyen notablemente no solo al crecimiento de las plantas, sino también atenúan el efecto negativo de estreses bióticos y abióticos (Yadav y Saini, 2018). Esta fracción de microorganismos beneficiosos se denomina en su conjunto Microorganismos Promotores del Crecimiento Vegetal (MPCV). Dentro de este grupo se distinguen las Rizobacterias Promotoras del Crecimiento Vegetal (RPCV), las cuales se caracterizan por ser no patogénicas, colonizar fuertemente las raíces de las plantas y estimular el crecimiento de las plantas por uno o más mecanismos (Babalola, 2010). Existe un rango amplio de especies de RPCV pertenecientes a los géneros *Pseudomonas*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Klebsiella*, *Enterobacter*, *Alcaligenes*, *Arthrobacter*, *Burkholderia*, *Bacillus* y *Serratia* (Saharan y Nehra, 2011).

Las RPCV como antagonistas y biocontroladores de organismos fitopatógenos

El empleo de rizobacterias como agentes biocontroladores de fitopatógenos constituye un tema de investigación en continuo crecimiento. Estas bacterias representan una fuente de agentes con potencial como controladores biológicos de plagas de cultivos, que pueden ser utilizados como alternativas sostenibles a la aplicación de compuestos agroquímicos sintéticos (Méndez-Bravo *et al.*, 2018). Sin embargo, solo recientemente se le ha dado una atención considerable a la supresión de estos patógenos que se asocian a las raíces de las plantas, como una alternativa para mantener la productividad de los agroecosistemas.

Los mecanismos antagonistas que presentan las RPCV están relacionados con la síntesis de enzimas hidrolíticas tales como quitinasas, glucanasas, proteasas y lipasas, que pueden provocar la lisis de las paredes celulares patogénicas de los hongos (Neeraja *et al.*, 2010; Maksimov *et al.*, 2011); la competencia por nutrientes y la colonización de nichos disponibles en la superficie de las raíces (Kamilova *et al.*, 2005), la regulación de los niveles de etileno en la planta a través de la enzima ACC-deaminasa, la cual actúa en la modulación de los niveles de etileno como resultado de estreses bióticos (Van Loon, 2007), así como mediante la producción de sideróforos y antibióticos (Tabla 1).

Tabla 1. RPCV con actividad antagonista a fitopatógenos.

RPCV	Mecanismo	Fitopatógeno	Autor (es)
<i>Bacillus</i> sp.	Producción de compuestos volátiles	<i>Phytophthora Cinnamomi</i>	Méndez-Bravo <i>et al.</i> (2018)
<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	Iturin (lipopéptido)	<i>Alternaria panax</i> , <i>Botrytis cinerea</i> , <i>Colletotrichum orbiculare</i> y <i>Penicillium digitatum</i>	Ji <i>et al.</i> (2013)
<i>Bacillus</i> spp. y <i>Pseudomonas</i> spp.	Producción de HCN, actividad quitinolítica	<i>Sclerotium rolfsii</i> y <i>Aspergillus niger</i>	Thakur y Parikh (2018)
<i>Pseudomonas</i> spp. y <i>Bacillus</i> spp.	Producción de HCN y sideróforos, actividad quitinolítica	<i>Alternaria</i> spp., <i>Fusarium</i> spp., <i>Pythium</i> spp.	Thakur <i>et al.</i> (2017)
<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	Producción del lipopéptido iturin A	<i>Fusarium oxysporum</i> f. sp.	Yuan <i>et al.</i> (2013)

<i>cepa NJN-6</i>	y compuestos orgánicos volátiles	Cubense	
<i>B. licheniformis</i> MML2501, <i>P. aeruginosa</i> MML2212, <i>Bacillus</i> sp. MML2551	No determinado	Virus de la necrosis del girasol (SNV)	Srinivasan y Mathivanan (2011)
<i>Bacillus</i> cepas CNPSo 2477 y CNPSo 2478	Producción de enzimas líticas y sideróforos	<i>Fusarium verticillioides</i> , <i>Colletotrichum graminicola</i> , <i>Bipolaris maydis</i> y <i>Cercospora zeamaydis</i> .	Szilagyi-Zecchin <i>et al.</i> (2014)
<i>Bacillus</i> sp. B19, <i>Bacillus</i> sp. P12 y <i>Bacillus amyloliquefaciens</i> B14	Lipopéptidos: surfactina, iturina y fengicina	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i> (Lib.) de Bary	Sabaté <i>et al.</i> (2018)

Producción de sideróforos

El hierro es un nutriente esencial para las plantas y la deficiencia de este elemento provoca modificaciones metabólicas drásticas en los vegetales. Esto se debe a que el hierro participa como un cofactor de varias enzimas fundamentales, que catalizan reacciones en procesos fisiológicos importantes como la respiración, la fotosíntesis y la fijación del nitrógeno. El hierro es abundante en los suelos pero frecuentemente se encuentra de forma no disponible para las plantas o para los microorganismos. La especie química predominante es la forma oxidada Fe^{3+} que reacciona para formar óxidos e hidróxidos insolubles, inaccesibles para los diferentes organismos (Goswami *et al.*, 2016).

Las plantas poseen dos estrategias para realizar la absorción eficiente del hierro. La primera consiste en liberar compuestos orgánicos capaces de quelatar hierro y convertirlo en una forma soluble que puede difundir hacia la planta, y posteriormente reducirlo y absorberlo por sistemas enzimáticos presentes en la membrana celular de la planta. La segunda vía está relacionada con la absorción del complejo formado por el compuesto orgánico y el Fe^{3+} , donde el hierro es reducido dentro de la planta. Algunas bacterias rizosféricas son capaces de liberar moléculas quelatadoras de hierro hacia la rizofera, que constituyen agentes

químicos que atraen este elemento hacia esta región donde puede ser absorbido por la planta (Payne, 1994).

Los sideróforos son compuestos de bajo peso molecular, los cuales poseen grupos funcionales capaces de unir hierro de manera reversible. Las bacterias rizosféricas liberan estos compuestos para incrementar su potencial competitivo, ya que estas sustancias tienen actividad antibiótica y favorecen la nutrición del hierro de la planta. Además, estos compuestos mejoran la salud de las plantas ya que dificultan el crecimiento de patógenos, generalmente hongos, ya que limitan la disponibilidad del hierro porque estos hongos no son capaces de absorber el complejo hierro-sideróforo, y los compuestos sideróforos se secretan tienen menos afinidad que los producidos por las RPCV (Shen *et al.*, 2013).

Producción de enzimas hidrolíticas

Uno de los mecanismos más efectivos que utilizan los agentes biocontroladores del suelo, está relacionado con la producción de enzimas que degradan o modifican la pared celular de los patógenos (Kobayashi *et al.*, 2002). Las enzimas líticas secretadas por las RPCV como las β -1,3-glucanasas, las quitinasas, las celulasas, las lipasas y las proteasas, tienen un efecto inhibitorio directo sobre el crecimiento de las hifas de los hongos patógenos, ya que las mismas actúan degradando o modificando los componentes de la pared celular.

Las enzimas que degradan la pared celular afectan la integridad estructural de la misma. La actividad quitinolítica de la cepa *Serratia marcescens* B2 sobre los hongos *Rhizoctonia solani* y *Fusarium oxysporum*, evidenció varias anomalías en las paredes celulares de estos patógenos como el hinchamiento parcial y curvamiento de las hifas y ruptura de la misma por los extremos (Someya *et al.*, 2000).

La quitinasa es una de las enzimas más importantes implicadas en los mecanismos de biocontrol, ya que degrada la quitina, un polímero lineal insoluble formado por β -1,4-N-acetil-glucosamina, que constituye el componente mayoritario de las paredes de los hongos. La β -1,3-glucanasa sintetizada por cepas de *Paenibacillus* y *Streptomyces* spp., pueden degradar las paredes celulares del hongo fitopatógeno *Fusarium oxysporum*; mientras que *Bacillus cepacia* expresa la β -1,3-glucanasa, que destruye las paredes celulares de otros patógenos como *Rhizoctonia solani*, *P. ultimum* y *Sclerotium rolfsii* (Compant *et al.*, 2005).

Producción de antibióticos

La producción de uno o más tipos de antibióticos es el mecanismo más común que expresan los agentes antagonistas de fitopatógenos, como las RPCV (Glick *et al.*, 2007). El conocimiento sobre los mecanismos de la antibiosis (actividad de biocontrol basada en la secreción de moléculas que destruyen o reducen el crecimiento de patógenos), se conoce con más detalle a partir de un grupo numeroso de investigaciones realizadas en las últimas dos décadas (Lugtenberg y Kamilova, 2009). Los antibióticos constituyen un grupo

heterogéneo de compuestos orgánicos de bajo peso molecular que son nocivos para el crecimiento o la actividad metabólica de otros microorganismos (Duffy, 2003).

Las RPCV biocontroladoras están dotadas fundamentalmente de la capacidad de producir antibióticos contra numerosos hongos fitopatógenos y bacterias. Estas rizobacterias producen uno o más tipos de antibióticos como el 2,4-diacetilfloroglucinol (2,4-DAPG), los compuestos de fenazina (Phz), la pirrolnitrina (Prn), y el piluteorin (Plt) (Raaijmakers *et al.*, 1997). Las PGPR pertenecientes a los géneros *Bacillus* y *Pseudomonas* tienen una función importante en la supresión de patógenos de plantas, mediante la producción y secreción extracelular de metabolitos que son inhibitorios incluso a bajas concentraciones (Goswami *et al.*, 2016).

Las bacterias del género *Bacillus* producen una amplia variedad de antibióticos antibacterianos y antifúngicos. Entre estos compuestos están la subtilina, la subtilosina A, la TasA y la sublancina, los cuales tienen un origen ribosomal; mientras que otros como bacilisina, clorotetaína, micobacilina, rizocitina, bacilaene, difficidina y lipopéptidos son producidos por péptido sintetasas no ribosomales (Leclere *et al.*, 2005).

La cepa *Bacillus cereus* UW85 que produce los antibióticos zwittermicina A y B, suprimen enfermedades con mayor efectividad que las cepas de *Bacillus* que no produce antibióticos (Stabb *et al.*, 1994). Esta cepa demostró ser efectiva también contra el patógeno *Phytophthora* (Emmert y Handelsman, 1999). En general, el antibiótico zwittermicina A producido por esta cepa puede afectar negativamente el crecimiento y la actividad de un amplio rango de hongos fitopatógenos (Silo-Suh *et al.*, 1998).

Muchas otras especies del género producen antibióticos, de las cuales la más importante es *Bacillus subtilis* (Foldes *et al.*, 2000), la cual está distribuida ampliamente en los sistemas agrícolas. La cepa comercial más exitosa es *B. subtilis* GBO3, la cual coloniza efectivamente las raíces y constituye un ingrediente activo de uno de los biofungicidas más ampliamente distribuidos (Kodiac, Gostafson LLC). *B. subtilis* A13 es otra cepa de buenos resultados en el biocontrol, la cual además de inhibir nueve patógenos enfrentados *in vitro*, estimuló subsecuentemente el crecimiento de cereales y zanahorias cuando se inoculó a las semillas (Kim *et al.*, 1997). *Bacillus* spp. se considera un candidato importante para su uso como agentes biocontroladores en programas de inoculación de semillas contra patógenos del suelo (Walker *et al.*, 1998).

Las bacterias del género *Pseudomonas* también producen diversos tipos de metabolitos con actividades biológicas importantes como antiviral, antimicrobiana, antialimentaria de insectos y mamíferos, antihelmíntica, fitotóxica, antioxidante, citotóxica y antitumoral (Hammer *et al.*, 1997). Varias cepas de *Pseudomonas* spp. son utilizadas para el control de enfermedades en diferentes cultivos y otras especies sin interés agrícola. Durante la fase de crecimiento estacionaria, las cepas biocontroladoras de *Pseudomonas* sintetizan los antibióticos ácido carboxílico fenazina, 2,4-DAPG, pioluterina y pirrolnitrina (Schnider *et al.*, 1995).

El cianuro de hidrógeno constituye otro grupo importante de antibióticos de naturaleza volátil, con efecto antagónico a diferentes fitopatógenos. La producción de este gas se observó en diferentes RPCV como la cepa de *Bacillus* sp. AvSB-5 y la cepa *Pseudomonas* sp. AvSP-7 (Thakur *et al.*, 2017), *Bacillus* sp. cepas BA1, BA4, BA6-8 (Karuppiah y Rajaram, 2011), *Bacillus amyloliquefaciens* cepa sks_bnj_1 y *Pseudomonas* sp., *Serratia* sp. y *Bacillus* sp. (Agbodjato *et al.*, 2015). Este compuesto se considera un agente biológico importante para el control de varios patógenos de plantas, ya que forma complejos con metales como el cobre e inactiva enzimas como la citocromo oxidasa, de la cadena de transporte electrónico. Esto provoca una interrupción en la producción de energía metabólica (ATP) que es requerida para todas las funciones metabólicas de cualquier organismos (Blumer y Haas, 2000).

Producción de bacteriocinas

Las bacteriocinas constituyen otro grupo de moléculas que utilizan los microorganismos en su sistema de defensa. Estos compuestos difieren de los antibióticos tradicionales en que comúnmente tienen un espectro de destrucción relativamente estrecho, y son tóxicos solamente a bacterias relacionadas estrechamente con la cepa productora (Riley y Wertz, 2002). Casi todas las bacterias pueden producir al menos un tipo de bacteriocina y muchas veces se nombran a partir del nombre científico del microorganismo que la produce: *Escherichia coli* (colicinas), *P. pyogenes* (piocinas), *Enterobacter cloacae* (cloacinas), *Serratia marcescens* (marcescinas) y *Bacillus megaterium* (megacinas) (Cascales *et al.*, 2007). La importancia de las bacteriocinas de *Bacillus* spp. aumentó notablemente debido al espectro de inhibición amplio que muestra algunas veces, en comparación con las bacteriocinas de otros grupos como las bacterias lácticas (Abriouel *et al.*, 2011).

Resistencia Sistémica Inducida

La resistencia sistémica inducida (ISR, por las siglas en inglés) constituye otro mecanismo mediante el cual las PGPR pueden proteger a las plantas de enfermedades. Este proceso está relacionado con un aumento de la defensa del hospedero (planta) frente a patógenos, cuando entra en contacto con las PGPR. Esto se manifiesta con una reducción de la severidad o incidencia de enfermedades provocadas por patógenos, que están separados espacialmente del agente inductor (van Loon *et al.*, 1998). Mayormente, la resistencia inducida es de carácter no específico y provoca un aumento de la resistencia basal a numerosos patógenos simultáneamente, lo cual constituye un beneficio importante en condiciones naturales donde múltiples patógenos se encuentran presentes (Thakker *et al.*, 2007; Thakker *et al.*, 2011).

Las RPCV utilizan varios mecanismos para inducir la Resistencia Sistémica de las plantas, los cuales están relacionados el reforzamiento de la pared celular o la liberación de compuestos químicos para la defensa contra el agente causante de la enfermedad. Las semillas de tomate (*Solanum lycopersicum* Mill.) tratadas con la cepa *Bacillus pumilus* SE34, indujo un reforzamiento de las paredes celulares del tomate frente a *F. oxysporum* f.

sp. radialis-lycopersici (Benhamou *et al.* 1996). Este tipo de reacción de defensa rápida no permite que el patógeno invada a la planta y además da al patógeno tiempo suficiente para utilizar otros mecanismos de defensa contra el patógeno.

La Resistencia Sistémica Inducida también puede ocurrir mediante la acumulación de proteínas relacionadas con la patogénesis, como las enzimas líticas β -1,3 glucanasas y endoquitinasas (Maurhofer *et al.*, 1994). Estas enzimas se acumulan en el sitio de penetración de las hifas del hongo *F. oxysporum* f. sp. pisi, lo que provoca la degradación de la pared celular del hongo (Benhamou *et al.*, 1996). De manera similar, las enzimas quitinasas y peroxidadas también pueden inducir la resistencia sistémica en la caña de azúcar (*Saccharum* spp.) (Viswanathan y Samiyappan, 1999).

Las plantas producen otras enzimas de defensa de actividad no lítica como la fenilamonioliasa (PAL, por sus siglas en inglés) y la polifenol oxidasa. Mientras que la última participa en la formación de la lignina junto a las peroxidadas, la PAL y otras enzimas están relacionadas con la producción de fitoalexinas (Figueiredo *et al.*, 2010). Estos compuestos constituyen metabolitos secundarios o antibióticos de bajo peso molecular, producidos por las plantas en respuesta a estreses físicos, químicos o biológicos y son capaces de prevenir o reducir la actividad de los patógenos. La velocidad de producción de las fitoalexinas depende del genotipo de la planta y/o del patógeno (Daniel y Purkayastha, 1995).

Las RPCV tales como cepas de *Pseudomonas* pueden inducir la resistencia sistémica en cultivos como el clavel (*Dianthus* sp.), la remolacha y *Arabidopsis thaliana* L., donde una cadena lateral antigénica del membrana lipopolisacárida externa actúa como el determinante inductor; mientras que el sideróforo pseudobactin induce la resistencia sistémica en tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) y *Arabidopsis thaliana* L. Otro tipo de sideróforo conocido como la pseudomanina, producido por cepas de *Pseudomonas*, induce la producción de ácido salicílico en el rábano (*Raphanus raphanus*) lo cual eleva la defensa de la planta. De esta forma, las rizobacterias inductoras en las raíces de las plantas producen señales, las cuales se extienden sistemáticamente dentro de las plantas y elevan la capacidad defensiva de los tejidos distantes de la infección por patógenos.

En trabajo realizado por Srinivasan y Mathivanan (2011), la aplicación de un consorcio de *B. licheniformis*, *Bacillus* sp., *P. aeruginosa* y *S. fradiae* a plántulas de girasol (*Helianthus annuus* L.) infestadas con el virus de la necrosis del girasol (SNV), redujo el título viral y no se observaron síntomas de la enfermedad ni se detectó la presencia de patógeno en hojas jóvenes, luego de 45 días de iniciado el tratamiento. Este resultado evidenció un efecto positivo del consorcio en la inducción sistémica de la planta.

La efectividad de la aplicación de las RPCV se mantiene durante cierto tiempo y posteriormente disminuye con el tiempo. Este hecho determina el número de aplicaciones de las formulaciones de RPCV que se necesitan para mantener niveles de resistencia en los cultivos (Dalisay y Kuc, 1995). El método de aplicación también afecta la durabilidad de la efectividad. La aplicación foliar de *Pseudomonas fluorescens* puede dar una resistencia a

intervalos de 15 días en el manejo de enfermedades en el arroz (*Oryza sativa* L.) (Vidhyasekaran *et al.*, 1997).

Los experimentos conducidos por Nayar (1996) indicaron que la inducción de los mecanismos de defensa de *P. fluorescens* persistieron hasta 60 días mediante el tratamiento de las semillas, 30 días por su aplicación en el sistema radicular y 15 días asperjado en las hojas. La duración de la resistencia inducida varía también en dependencia del tipo de cultivo y de cepa de RPCV que se utilice.

Conclusiones

Las Rizobacterias Promotoras del Crecimiento Vegetal constituyen una fracción de microorganismos que habitan en la rizosfera de las plantas, y estimulan el crecimiento de estas mediante mecanismos directos e indirectos. Varios de los mecanismos indirectos están relacionados con la inhibición del crecimiento de otros microorganismos patógenos que afectan el desarrollo de los cultivos. Los mecanismos fundamentales mediante los cuales las RPCV ejercen un efecto biocontrolador están asociados con la producción de varios tipos de antibióticos, bacteriocinas, enzimas hidrolíticas y otros compuestos como los sideróforos. *Bacillus* y *Pseudomonas* constituyen dos de los géneros descritos como RPCV y constituyen el foco de atención de investigaciones agrícolas, ya que el uso de cepas de estas especies con capacidad inhibitoria de patógenos, representa una alternativa al uso convencional de plaguicidas químicos, que afectan al medio ambiente y constituyen un riesgo para la salud del hombre.

Bibliografía

ABRIOUEL, H., FRANZ, C.M., BEN, OMAR, N. y GÁLVEZ, A. Diversity and applications of *Bacillus* bacteriocins. *FEMS Microbiol Rev*, vol. 35, 2011, pp. 201-232.

AGBODJATO, N. A., NOUMAVO, P. A., BABA-MOUSSA, F., SALAMI, H. A., SINA, H., SÈZAN, A., BANKOLÉ, H., ADJANOHOUN, A. y BABA-MOUSSA, L. Characterization of potential plant growth promoting rhizobacteria isolated from maize (*Zea mays* L.) in Central and Northern Benin (West Africa). *Applied and Environmental Soil Science*, vol. 5, 2015: 1-9.

BABALOLA, O. O. Beneficial bacteria of agricultural importance. *Biotechnol Lett*, vol. 32, 2010, pp. 1559–1570.

BENHAMOU, N., BELANGER, R. R. y PAULITZ, T. C. Induction of differential host responses by *Pseudomonas fluorescens* Ri T-DNA transformed pea roots after challenge

with *Fusarium oxysporum* f. sp. pisi and *Pythium ultimum*. *Phytopathology*, vol. 86, 1996, pp.114–178.

BLUMER, C. y HAAS, D. Mechanism, regulation, and ecological role of bacterial cyanide biosynthesis. *Arch Microbio*, vol. 173, 2000, pp. 170-177.

CASCALES, E., BUCHANAN, S.K., DUCHÉ, D., KLEANTHOUS, C., LLOUBÈS, R., POSTLE, K., RILEY, M., SLATIN, S. y CAVARD, D. Colicin Biology. *Microbiol Mol Biol Rev*, vol. 71, 2007, pp. 158-229.

COMPANT, S., DUFFY, B., NOWAK, J., CLEMENT, C. y BARKA, E. A. Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: Principles, mechanisms of action, and future prospects. *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 71, 2005, pp. 4951–4959.

DALISAY, R. F. y KUC, J. A. Persistence of induced resistance and enhanced peroxidase and chitinase activities in cucumber plants. *Physiol Mol Plant Pathol*, vol. 47, 1995, pp. 315–327.

DANIEL, M. y PURKAYASTHA, R. P. Handbook of phytoalexin metabolism and action. Marcel Dekker, New York, 1995. p 615.

DELGADO-BAQUERIZO, M., REICH, P.B., KHACHANE, A. N., CAMPBELL, C. D., THOMAS, N., FREITAG, T. E., ABU, AL-SOUD, W., SØRENSEN, S., BARDGETT, R. D. y SINGH, B. K. It is elemental: soil nutrient stoichiometry drives bacterial diversity. *Environmental Microbiology*, vol. 19, 2017, pp. 1176–1188.

DUFFY, B. Pathogen self-defense: Mechanisms to counteract microbial antagonism. *Annu Rev Phytopathol*, vol. 41, 2003, pp. 501-38.

FIGUEIREDO, M. V. B., SELDIN, L., ARAUJO, F. F. y MARIANO, R. L. R. Plant growth promoting rhizobacteria: fundamentals and applications. In: Maheshwari DK (ed) Plant growth and health promoting bacteria. Microbiology monographs 18. Springer, Berlin, 2010. Pp. 21–43.

FOLDES, T., BANHEGYI, I., HERPAI, Z., VARGA, L. y SZIGETI, J. Isolation of *Bacillus* strains from the rhizosphere of cereals and *in-vitro* screening for antagonism against phytopathogenic, and spoilage microorganisms. *Journal of Applied Microbiology*, vol. 89, 2000, pp. 840-846.

GLICK, B. R., CHENG, Z., CZARNY, J. y DUAN, J. Promotion of plant growth by ACC deaminase-producing soil bacteria. *Eur J Plant Pathol*, vol. 119, 2007, pp. 329-39.

GOSWAMI, D., THAKKER, J. N. y DHANDHUKIA, P. C. Portraying mechanics of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): A review. *Cogent Food & Agriculture*, vol. 2, 2016, pp. 1-19.

HAMMER, P. E., HILL, D. S., LAM, S. T., VAN PÉE, K. H. y LIGON, J. M. Four genes from *Pseudomonas fluorescens* that encode the biosynthesis of pyrrolnitrin. *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 63, 1997, pp. 2147–2154.

HUOT, H., JOYNER, J., CÓRDOBA, A., SHAW, R. K., WILSON, M. A., WALTER, R., MUTH, T. R. y CHENG, Z. Characterizing urban soils in New York City: profile properties and bacterial communities. *Journal of Soils and Sediments*, vol. 17, 2017, pp. 393–407.

JI, S. H., PAUL, N. C., DENG, J. X., KIM, Y. S., YUN, B. S. y YU, S. H. Biocontrol activity of *Bacillus amyloliquefaciens* CNU114001 against fungal plant diseases. *Mycobiol*, no. 4, vol. 41, 2013, pp. 234-242.

KAMILOVA, F., VALIDOV, S., AZAROVA, T., MULDER, I. y LUGTENBERG, B. Enrichment for enhanced competitive plant root tip colonizers selects for a new class of biocontrol bacteria. *Environ Microbiol*, vol. 7, 2005, pp. 1809-1817.

KARUPPIAH, P. y RAJARAM, S. Exploring the Potential of Chromium Reducing *Bacillus* sp. and there Plant Growth Promoting Activities. *Journal of Microbiology Research*, no. 1, vol. 1, 2011, pp. 17-23.

KIM, D. S., WELLER, D. M. y COOK R. J. Population dynamics of *Bacillus* sp. L324-92R12 and *Pseudomonas fluorescens* 2-79 RN10in the rhizosphere of wheat. *Phytopathology*, vol. 87, 1997, pp. 559-564.

KOBAYASHI, D. Y., REEDY, R. M., BICK, J. y OUDEMANS, P. V. Characterization of a chitinase gene from *Stenotrophomonas maltophilia* strain 34S1 and its involvement in biological control. *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 68, 2002, pp. 1047–1054.

LECLERE, V., BECHET, M., ADAM, A., GUEZ, J. S., WATHELET, B., ONGENA, M., y THONART, P. Mycosubtilin overproduction by *Bacillus subtilis* BBG100 enhances the organism's antagonistic and biocontrol activities. *Applied and Environmental Microbiology*. Vol. 71, 2005, pp. 4577–4584.

LI, Y., YANG, P., MENG, K., WANG, Y., LUO, H., WU, N., FAN, Y., y YAO, B. Gene cloning, expression, and characterization of a novel beta-mannanase from *Bacillus circulans* CGMCC 1416. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, no. 1, vol. 18, 2008, pp. 160–166.

LUGTENBERG, B. y KAMILOVA, F. Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annu Rev Microbiol*, vol. 63, 2009, pp. 541-555.

MAKSIMOV, I. V., ABIZGIL'DINAM, R. R. y PUSENKOVA, L. I. Plant growth promoting rhizobacteria as alternative to chemical crop protectors from pathogens (Review). *Appl Biochem Microbiol*, vol. 47, 2011, pp.333-345.

MAURHOFER, M., HASE, C. MEUWLEY, P., METRAUX, J. P. y DEFAGO, G. Induction of systemic resistance of tobacco to necrosis by root colonizing *Pseudomonas fluorescens* strain CHAO: Influence of *gac A* and of pyoverdinin production. *Phytopathology*, vol. 84, 1994, pp. 139-146.

MÉNDEZ-BRAVO, A., CORTAZAR-MURILLO, E. M., GUEVARA-AVENDAÑO, E., CEBALLOS-LUNA, O., RODRÍGUEZ-HAAS, B., KIEL-MARTÍNEZ, A. L., HERNÁNDEZ-CRISTÓBAL, O., GUERRERO-ANALCO, J. A. y REVERCHON, F. Plant growth-promoting rhizobacteria associated with avocado display antagonistic activity against *Phytophthora cinnamomi* through volatile emissions. *PLoS ONE*, no. 3, vol. 13, 2018, pp. 1-9.

MORENO, A., GARCÍA, V., REYES, J. L., VÁSQUEZ, J. y CANO, P. Rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal: una alternativa de biofertilización para la agricultura sustentable. *Revista Colombiana de Biotecnología*, no. 1, vol. 20, 2018, pp. 68-83.

NAYAR, K. Development and evaluation of a biopesticide formulation for control of foliar disease of rice. Ph.D. Dissertation. Tamil Nadu Agricultural University, Coimbatore (Tamil Nadu), India, 1996. p 223.

NEERAJA, C., ANIL, K., PURUSHOTHAM, P., SUMA, K., SARMA, P., MOERSCHBACHER, B. M. y PODILE, A.R. Biotechnological approaches to develop bacterial chitinases as a bioshield against fungal diseases of plants. *Crit. Rev. Biotechnol*, vol. 30, 2010, pp. 231-241.

NEHRA, V., SAHARAN, B. S. y CHOUDHARY, M. Evaluation of *Brevibacillus brevis* as a potential plant growth promoting rhizobacteria for cotton (*Gossypium hirsutum*) crop. *Springerplus*, no. 1, vol. 5, 2016, pp. 948-953.

PAYNE, S.M. Detection, isolation, and characterization of siderophores. *Methods in Enzymology*, vol. 235, 1994, pp. 329-344.

PHILIPPOT, L., RAAIJMAKERS, J. M., LEMANCEAU, P. y VANDER PUTTEN, W. H. Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. *Nat. Rev. Microbiol*, vol. 11, 2013, pp. 789-799.

RAAIJMAKERS, J. M., WELLER, D. M. y THOMASHOW, L. S. Frequency of antibiotic-producing *Pseudomonas* spp. in natural environments. *Environ. Microbiol*, vol. 63, 1997, pp. 881-887.

RILEY, M. A. y WERTZ, J. E. Bacteriocins: Evolution, ecology and application. *Annu Rev Microbiol*, vol. 56, 2002, pp. 117-137.

SABATÉ, D. C., PÉREZ, C., PETROSELLI, G., ERRA-BALSELLS, R. y AUDISIO, M.C. Biocontrol of *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary on common bean by native lipopeptide-producer *Bacillus* strains. *Microbiological Research*, vol. 211, 2018, pp. 21–30.

SAHARAN, B. S. y NEHRA, V. 2011. Assessment of Plant growth promoting attributes of cotton (*Gossypium hirsutum*) rhizosphere isolates and their potential as bio-inoculants. *Journal of Environmental Research and Development*, no. 3, vol. 5, 2011, pp. 575-583.

SALVADOR, C. A., ROJAS, M., MESA, L., LONDOÑO-LARREA, P., VILLAVICENCIO, J. y GONZÁLEZ, E. Obtention of cellulases in ecuador to reduce enzyme costs in sugar cane bagasse hydrolysis. *Revista Centro Azúcar*, no. 1, vol. 46, 2019, pp. 18-28.

SCHNIDER, U., KEEL, C., BLUMER, C., TROXLER, J., DEFAGO, G. y HASS, D. Amplification of the housekeeping sigma factor in *Pseudomonas fluorescens* CHAO enhances antibiotic production and improves bio-control abilities. *Journal of Bacteriology*, vol. 177, 1995, pp. 5387-5392.

SETZER, M., MORIARITY, D., LAWTON R. O., SETZER, W., GENTRY, G. y HABER, W. Phytomedical potential of tropical cloud forest plants from Monteverde, Costa Rica., *Rev. Biol.Trop*, no. 3-4, vol. 51, 2003, pp. 647-674.

SHEN, X., HU, H., PENG, H., WANG, W., y ZHANG, X. Comparative genomic analysis of four representative plant growth-promoting rhizobacteria in *Pseudomonas*. *BMC Genomics*, vol. 14, 2013, pp. 271-277.

SILO-SUH, L. A., STABB, E. V., RAFFEL, S. J. y HANDELSMAN, J. Target range of Zwittermycin A, an aminopolyol antibiotic from *Bacillus cereus*. *Current Microbiology*, vol. 37, 1998, pp. 6-11.

SOMEYA, N., KATAOKA, N., KOMAGATA, T., HIRAYAE, K., HIBI, T. y AKUTSU, K. Biological control of cyclamen soilborne diseases by *Serratia marcescens* strain B2. *Plant Disease*, vol. 84, 2000, pp. 334–340.

SRINIVASAN, K. y MATHIVANAN, N. Plant growth promoting microbial consortia mediated classical biocontrol of sunflower necrosis virus disease. *J. of Biopesticides*, no. 1, vol. 4, 2011, pp. 65 – 72.

STABB, E. V., JACOBSON, L. M. y HANDELSMAN, J. Zwittermycin A producing strains of *Bacillus cereus* from diverse soils. *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 60, 1994, pp. 4404-4412.

SZILAGYI-ZECCHIN, V. J., IKEDA, A. C., HUNGRIA, M., ADAMOSKI, D., KAVACORDEIRO, V., GLIENKE, C. y GALLI-TERASAWA, L. V. Identification and characterization of endophytic bacteria from corn (*Zea mays* L.) roots with biotechnological potential in agricultura. *AMB Express*, no. 26, vol. 4, 2014, pp. 2-9.

THAKKER, J. N., PATEL, N. y KOTHARI, I. L. *Fusarium oxysporum* derived elicitor-induced changes in enzymes of banana leaves against wilt disease. *Journal of Mycology and Plant Pathology*, vol. 37, 2007, pp. 510–513.

THAKKER, J. N., PATEL, P. y DHANDHUKIA, P. C. Induction of defense-related enzymes in susceptible variety of banana: Role of *Fusarium*-derived elicitors. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, vol. 44, 2011, pp. 1976–1984.

THAKUR, A., y PARIKH, S.C. Screening of Groundnut Plant Associated Rhizobacteria for Multiple Plant Beneficial Plant Growth Promoting Traits. *J Plant Pathol Microbiol*, vol. 9, 2018, pp. 457- 463.

THAKUR, D., KAUR, M. y MISHRA, A. Isolation and screening of plant growth promoting *Bacillus* spp. and *Pseudomonas* spp. and their effect on growth, rhizospheric population and phosphorous concentration of *Aloe vera*. *Journal of Medicinal Plants Studies*, no. 1, vol. 5, 2017, pp. 187-192.

THANH, D. T. N. y TRAM, D. T. T. Isolation and Characterization of Plant Growth Promoting Rhizobacteria in Black Pepper (*Piper nigrum* L.) Cultivated in Chon Thanh and LocNinh Districts of BinhPhuoc Province, Vietnam. *International Journal of Innovations in Engineering and Technology (IJET)*, no. 1, vol. 10, 2018, pp. 1-10.

VAN LOON, L. C. Plant responses to plant growth-promoting rhizobacteria. *Eur J Plant Pathol*, vol. 119, 2007, pp. 243-254.

VAN LOON, L. C., BAKKER, P. A. H. M. y PIETERSE, C. M. J. Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. *Annual Review of Phytopathology*, vol. 36, 1998, pp. 453–483.

VEJAN, P., ABDULLAH, R., KHADIRAN, T., ISMAIL, S. y NASRULHAQ-BOYCE, A. Role of Plant Growth Promoting Rhizobacteria in Agricultural Sustainability- A Review. *Molecules*, no. 5, vol. 21, 2016, pp. 1-8.

VIDHYASEKARAN, P., RABINDRAN, R., MUTHAMILAN, M., NAYAR, K., RAJAPPAN, K., SUBRAMANIAN, N. y VASUMATHI, K. Development of powder formulation of *Pseudomonas fluorescens* for control of rice blast. *Plant Pathol*, vol. 46, 1997, pp. 291–297.

VISWANATHAN, R. y SAMIYAPPAN, R. Induction of systemic resistance by plant growth promoting rhizobacteria against red rot disease caused by *Colletotrichum falcatum* Went in sugarcane. *Proc Sugar Tech Assoc India*, vol. 61, 1999, pp. 24–39.

WALKER, R., POWEL, A. A. y SEDDON, B. *Bacillus* isolates from the spermosphere of peas and dwarf French beans with anti-fungal activity against *Botrytis cinerea* and *Pythium* species. *Journal of Applied Microbiology*, vol. 84, 1998, pp. 791-801.

YADAV, R. K. y SAINI, P. K. Plant growth promoting rhizobacteria & its influence on plant growth: Review. *European Journal of Biotechnology and Bioscience*, no. 6, vol. 6, 2018, pp. 43-46.

YUAN, J., RUAN, Y., WANG, B., ZHANG, J., WASEEM, R., HUANG, Q. y SHEN, Q. Plant Growth-Promoting Rhizobacteria Strain *Bacillus amyloliquefaciens* NJN-6 -Enriched Bio-organic Fertilizer Suppressed *Fusarium* Wilt and Promoted the Growth of Banana Plants. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, vol. 61, 2013, pp. 3774–3780.

ZAHID, M., ABBASI, M. K., HAMEED, S. y RAHIM, N. Isolation and identification of indigenous plant growth promoting rhizobacteria from Himalayan region of Kashmir and their effect on improving growth and nutrient contents of maize (*Zea mays* L.). *Front Microbiol*, vol. 6, 2015, pp. 207-213.