

IMPORTANCIA DE LAS BACTERIAS DEL SUELO PARA EL CRECIMIENTO DE
LAS PLANTAS

IMPORTANCE OF BACTERIA OF SOIL FOR THE PLANTS GROWTH

Ing. Dayne Amaro Sánchez¹ (0000-0001-5459-683X), Instituto de Investigaciones de Ingeniería Agrícola,

dayne5375@nauta.cu

Dr.C. Ana Julia Rondón Castillo² (0000-0003-3019-1971), Universidad de Matanzas.

M. Sc. Yonel Pérez Hernández² (0000-0002-7245-5632).

Resumen

Las bacterias son los microorganismos más abundantes de la microflora del suelo. Su capacidad de multiplicación les permite crear poblaciones muy grandes en un tiempo muy corto y colonizar rápidamente los sustratos a degradar para su nutrición. Estos microorganismos tienen una importancia vital en las interacciones suelo-planta y tienen funciones en el crecimiento, el desarrollo y la salud de las plantas. Esto se debe a la diversidad de mecanismos que poseen y que definen la actividad de las mismas como bioestimuladoras (producción de reguladores del crecimiento), biofertilizantes (fijación del nitrógeno, solubilización de minerales) y bioplaguicidas (producción de enzimas y antibióticos). Las bacterias son indispensables para recuperar la estructura del suelo, que se deteriora por las prácticas agrícolas y elevar la disponibilidad de los nutrientes para el crecimiento de los cultivos. El estudio de estos microorganismos y su empleo en nuevos productos agrícolas, constituye una alternativa agroecológica al uso excesivo de agroquímicos en los sistemas de producción convencionales. Por estas razones, el presente trabajo tuvo como objetivo valorar la importancia que tienen las bacterias asociadas a la rizosfera del suelo en el crecimiento y desarrollo de las plantas.

Palabras claves: *agroecología; bioestimuladores; biofertilizantes; RPCV*

Abstract

Bacteria are the most abundant microorganisms in the soil microflora. Their multiplication capacity allows them to create very large populations in a very short time and to rapidly colonize the substrates to be degraded for their nutrition. These microorganisms are of vital importance in soil-plant interactions and have roles in the growth, development and health of plants. This is due to the diversity of mechanisms that they possess and that define their activity as biostimulators (production of growth regulators), biofertilizers (nitrogen fixation, solubilization of minerals) and biopesticides (production of enzymes and antibiotics). Bacteria are essential to recover the structure of the soil, which is deteriorated by agricultural practices and to increase the availability of nutrients for the growth of crops. The study of these microorganisms and their use in new agricultural products constitutes an agroecological alternative to the excessive use of agrochemicals in conventional production systems. For these reasons, the present work aimed to assess the importance of bacteria associated with the soil rhizosphere in the growth and development of plants.

Keywords: *agroecology; biofertilizers; biostimulators; RPCV*

La producción continua de alimento y energía constituye un reto actual, debido al aumento vertiginoso de la población humana (Ray *et al.*, 2013). Con más de siete mil millones de personas que alimentar, se necesita un aumento en la productividad de los cultivos, que no es solamente el crecimiento de las plantas por hectárea, sino también la producción de alimento y el desarrollo saludable de las mismas (Edgerton, 2009). La mayoría de la pérdida de las producciones se debe a la incidencia de plagas, lo que se agudiza por el efecto de estreses abióticos como el calor y la sequía. Aunque algunos microorganismos responsables de las enfermedades de las plantas colonizan las partes superiores de éstas, la mayor cantidad se encuentra en el suelo y son capaces de destruir un número elevado de cultivares o desarrollan relaciones simbióticas útiles.

El estudio de las interacciones entre las raíces y los microorganismos y su impacto en la agricultura, constituye un campo de trabajo vertiginoso en la actualidad. Estas interacciones están mediadas fundamentalmente por sustancias químicas que son secretadas por los microorganismos y las raíces

hacia la rizosfera, como ejemplos de estos compuestos están: aminoácidos, ácidos orgánicos, flavonoides, glucosinolatos, compuestos indólicos, ácidos grasos, polisacáridos y proteínas (Zhang *et al.*, 2014). Estas sustancias actúan como señales en el proceso de comunicación e interacción planta-microorganismo.

Entre los microorganismos que tienen un impacto positivo sobre el desarrollo de las plantas se encuentran las bacterias, las cuales poseen diferentes mecanismos directos e indirectos para estimular el crecimiento de los cultivos. El conocimiento relativo sobre estos microorganismos abrió las puertas al desarrollo de nuevos productos agrícolas, más baratos, y amigables con el medio ambiente, con un efecto positivo probado sobre la productividad de numerosos cultivos. El presente trabajo tiene como objetivo describir cómo los exudados de las raíces son fundamentales en la selección de la comunidad de microorganismos durante la interacción planta-microbio y cómo esta interacción afecta la productividad de las plantas.

Las interacciones bióticas en la rizosfera tienen funciones vitales para la productividad de las plantas

El ecosistema del suelo está formado por las bacterias, los hongos, los protozoos, los virus, entre otros grupos de organismos. En este ecosistema amplio, la rizosfera constituye un ambiente donde las plantas interactúan con otras plantas, herbívoros y microorganismos. Entre estos últimos, las bacterias constituyen el grupo más abundante y numeroso y esta ventaja en población contribuye a que sean las colonias bacterianas, el grupo con el efecto más dominante en el ecosistema rizosférico, en comparación con los otros grupos menos representativos (Singh, 2018).

Esta región no solo representa una zona de intercambio donde patógenos o raíces vecinas interactúan con las plantas, sino también representa una zona que protege frente a la infección por patógenos (Baetz y Martinoia, 2014). En general, la rizosfera tiene tres zonas principales: la endorizosfera, el rizoplano y la ectorizosfera. La primera incluye la corteza de las raíces y los tejidos de la endodermis, mientras que el rizoplano comprende la epidermis de la raíz y el mucílago asociado. La ectorizosfera constituye el suelo cercano a la raíz (Badri y Vivanco, 2009).

La rizosfera puede contener hasta 10^{11} de células microbianas por gramo de raíz y más de 30 000 especies de procariotas, que pueden influir en la productividad de las plantas. Aunque el número total de estos microorganismos es probablemente subestimado debido a limitaciones en los cultivos,

se conoce que las plantas son capaces de modular la microbioma de la rizosfera, en aras de reclutar bacterias y hongos protectores (Maougal *et al.*, 2020).

El crecimiento de las plantas está asociado a la diversidad de microorganismos activos que alteran la fisiología y el desarrollo de las plantas, y que en su conjunto representan la microbioma de la planta (Orozco-Mosqueda *et al.*, 2018). Esta comunidad de microorganismos induce el sistema de resistencia frente a patógenos, así como los mecanismos de tolerancia a varios tipos de estreses como la sequía, la salinidad y la contaminación de los suelos (Santoyo *et al.*, 2017; Yaish *et al.*, 2017). Las relaciones estrechas que se establecen entre especies presentes en la rizosfera mediante interacciones planta-microbio y planta-planta, son esenciales para el funcionamiento, la salud, la estabilidad y la sostenibilidad de los ecosistemas, incluyendo los ambientes en las granjas agrícolas (Pellegrino y Bedini, 2014).

Estas interacciones ocurren mediante secreciones de compuestos químicos tanto por las plantas como por los microorganismos. El tipo y composición de la secreción de las raíces puede alterar la dinámica microbiana y la diversidad del suelo, lo que favorece el crecimiento de los microorganismos que benefician la salud de las plantas y la productividad de los cultivos, mientras que, en otros casos, los exudados de las raíces previenen el crecimiento de microbios dañinos (Maougal *et al.*, 2020). Los compuestos colectados de los exudados de las raíces de *Arabidopsis thaliana* evidenciaron un efecto notable en la modulación de la composición microbiana cuando se adicionaron al suelo (Badri *et al.*, 2013).

Aunque los microorganismos del suelo están asociados con las enfermedades y la pérdida de la productividad de los cultivos, muchas especies de bacterias y hongos son beneficiosas para el rendimiento de las plantas. Por ejemplo, la bacteria *Rhizobium* desarrolla una relación estrecha con legumbres en una estructura simbiótica denominada nódulo, donde se fija y transfiere el nitrógeno atmosférico hacia la planta para su uso en el metabolismo proteico. Para solucionar la deficiencia de nitrógeno, las leguminosas liberan flavonoides específicos que atraen e inician estas relaciones simbióticas con *Rhizobium*, el cual secreta exopolisacáridos que son necesarios para que ocurra dicha simbiosis (Berge *et al.*, 2009).

Esta interacción introduce entre 50 y 70 millones de toneladas de nitrógeno en el suelo de sistemas agrícolas, lo cual reduce el uso de fertilizantes que, en dependencia de la dosis y el tipo, pueden

tener un efecto negativo sobre el ambiente. Por otra parte, los hongos que forman micorrizas arbusculares también benefician la productividad de las plantas mediante la dispersión de la red de hifas en el suelo para adquirir nutrientes tales como el fósforo (Jeffries *et al.*, 2003).

En base a la explosión del nuevo conocimiento sobre las interacciones en la rizosfera, se plantea algunas interrogantes como, ¿cuántas moléculas en la rizosfera tienen una función importante en la productividad de las plantas? y ¿por qué algunas moléculas provenientes de microbios y/o plantas son los suficientemente dañinas como para destruir hectáreas de cultivares. Con el avance de las nuevas tecnologías tales como la proteómica y la metabolómica, que tienen la capacidad de identificar moléculas secretadas, es posible revelar pistas importantes sobre las funciones posibles de las mismas (Martin *et al.*, 2014); sin embargo, todavía se desconoce el significado ecológico y ambiental de muchos de estas sustancias.

Las bacterias promotoras del crecimiento vegetal (BPCV) son importantes para la productividad y el sistema de defensa de las plantas

Las raíces de las plantas son capaces de atraer bacterias beneficiosas del suelo denominadas en su conjunto rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (RPCV), que incluye un rango amplio de géneros como *Acinetobacter*, *Alcaligenes*, *Azospirillus*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, entre otros. Estas rizobacterias son importantes debido a sus funciones como productores de sustancias reguladoras del crecimiento, solubilizadores de fosfato, biofertilizantes y elicitores de la tolerancia a estreses bióticos y abióticos, entre otras funciones (Bhattacharyya y Jha, 2012).

Las RPCV se clasifican comúnmente como biofertilizantes, fitoestimulantes y biopesticidas, en dependencia de los mecanismos directos e indirectos que tienen para promover el crecimiento de las plantas. Los microorganismos biofertilizantes tienen la capacidad de promover el crecimiento de las plantas mediante la suministración de nutrientes a la planta, tales como nitrógeno, hierro y fósforo, que tienen funciones fisiológicas vitales en las plantas (Calvo *et al.*, 2017). Esto se debe a la presencia de distintos mecanismos como la fijación del nitrógeno atmosférico en las plantas leguminosas, que ocurre mediante la acción de la enzima nitrogenasa, la cual transforma el N₂ en amoníaco para ser incorporado posteriormente al metabolismo de la planta (Vijayabharathi *et al.*, 2016). La solubilización de fosfatos orgánicos e inorgánicos es otro mecanismo que presenta numerosas BPCV. El fósforo es uno de los macronutrientes más importantes para la planta y el

contenido disponible para las plantas es muy bajo en el suelo. Entre el 95 y el 99 % del fósforo se halla de forma insoluble, inmovilizada o precipitada, lo que dificulta su absorción por las plantas, cuyas únicas formas asimilables son los iones H_2PO_4^- y HPO_4^{2-} (Gouda *et al.*, 2018).

Algunas bacterias del suelo son capaces de producir y secretar ácidos orgánicos, sideróforos o enzimas como fosfatasas, fitasas, fosfonatasas y liasas C-P, que permiten solubilizar porciones de fósforo insolubles presentes en el suelo. La producción y liberación a la rizosfera de los ácidos orgánicos, provocan la acidificación del suelo y el incremento directo de la solubilidad de los fosfatos (Basu *et al.*, 2017). Entre las especies bacterianas con capacidad para solubilizar fosfatos se encuentran *Bacillus aryabhatai*, *B. subtilis* (Mumtaz *et al.*, 2017), *B. cereus*, *B. megaterium* (Thanh y Tram, 2018), *Corynebacterium* sp., *Enterococcus* sp. (Chinakwe *et al.*, 2019).

Otros compuestos de naturaleza quelantes como los sideróforos permiten la solubilización del hierro y su posterior absorción por los vegetales. Los sideróforos son moléculas orgánicas de bajo peso molecular con alta capacidad para quelatar el hierro en forma de Fe^{3+} , como parte de sales e hidróxidos de baja solubilidad (Stamenković *et al.*, 2018). Los sideróforos bacterianos afectan positivamente el crecimiento de las plantas, ya que funcionan como una fuente disponible de hierro, el cual tiene funciones en procesos vitales como la fotosíntesis y la respiración celular (Hassen *et al.*, 2016).

Las bacterias bioestimuladoras, por otra parte, producen reguladores del crecimiento (fitohormonas) como el ácido indolacético (auxina), las giberelinas y las citoquininas. Estos compuestos inducen la división y el alargamiento celular lo que provoca cambios en la arquitectura de las raíces e incrementan la absorción de agua y nutrientes del suelo (Pérez-Flores *et al.*, 2017). Entre los microorganismos fitoestimuladores se encuentran los géneros *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Azospirillum*, *Enterobacter*, *Azotobacter*, *Streptomyces* y *Rhizobium* spp. (Pahari *et al.*, 2017).

Los microorganismos bioplaguicidas tienen la función de inhibir la proliferación de patógenos y ayudar al crecimiento de las plantas (Bhattacharyya y Jha, 2012). El efecto antagónico de las BPCV frente a otras bacterias y hongos fitopatógenos está relacionado con la secreción de diferentes compuestos como antibióticos y bacteriocinas (Thakur *et al.*, 2017; Sabaté *et al.*, 2018) y enzimas hidrolíticas como quitinasas, glucanasas, proteasas y lipasas que destruyen los componentes de la

pared celular de hongos o afectan el crecimiento normal de las hifas (Sabaté *et al.*, 2018; Thakur y Parikh, 2018).

Las RPCV también favorecen la salud de las plantas mediante de la atracción de bacterias beneficiosas cuando un patógeno ataca al hospedero. Por ejemplo, la infección de *Arabidopsis* por *Pseudomonas syringae* pv tomato DC3000, induce la expresión del transportador de ácido L-málico (Transportador de malato activado por aluminio 1), lo que eleva la secreción de ácido málico por las raíces (Lakshmanan *et al.*, 2012).

Cuando el ácido málico se halla en la rizosfera, éste atrae a la rizobacteria beneficiosa *B. subtilis* BF17 en un proceso que depende de la dosis y promueve la formación de biofilmes de *B. subtilis* BF17 sobre las raíces de *Arabidopsis*, lo que produce una resistencia sistémica contra el patógeno. Además del ácido málico, algunas bacterias secretan metabolitos antimicrobianos como el lipopéptido cíclico surfactin e iturina A, que sirven como una barrera de protección a las raíces frente a hongos patógenos como *Rhizoctonia* spp., o bacterias patógenas gram negativas tales como *P. syringae*. Aunque *P. syringae* es una de las bacterias patógenas más estudiadas por su patogenicidad, este microorganismo es útil en el control de plagas en cultivos (Ligon *et al.*, 2000).

Por ejemplo, distintas especies del género *Pseudomonas*, que incluye a *P. cepacia*, *P. fluorescens*, *P. aeruginosa* y *P. aureofaciens*, producen cianuro de hidrógeno, 2,4-diacetilfloroglucinol, pirrolnitrina, fenazina, oomicin A, y otros compuestos que ayudan a la protección de las plantas frente a fitopatógenos. La producción de estos compuestos depende de varios factores como, por ejemplo, la temperatura, la luz y el pH del suelo (Vickery *et al.*, 1987). Por estas razones, es lógico pensar que los cambios en las condiciones del suelo debido a los cambios climáticos, puede afectar la producción de sustancias antibióticas a partir de bacterias beneficiosas, lo que hace a las plantas más susceptibles al ataque de patógenos que reducen la productividad de los cultivos.

Además de las bacterias biofertilizantes, bioestimuladores y biopesticidas, existen otras BPCV que inducen la tolerancia de las plantas a estreses abióticos como por ejemplo *Paenibacillus polymyxa*, *Achromobacter piechaudii* y *Rhizobium tropici*, los cuales confieren tolerancia a sequía en *Arabidopsis*, el tomate (*Solanum lycopersicum* Mill.) y el frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.), respectivamente, debido posiblemente a la acumulación de ácido abscísico, la degradación de las especies reactivas del oxígeno y del 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) (Figueiredo *et al.*,

2008; Yang *et al.*, 2009). *Achromobacter piechaudii* y *B. subtilis* también están relacionados con la tolerancia a salinidad en plantas (Yang *et al.*, 2009). Todas esas funciones son importantes para mejorar la productividad de los cultivos, reducir el uso de fertilizantes minerales y la inducción de la tolerancia a estreses abióticos en las plantas.

En la actualidad muchos investigadores centran su atención en el uso de las rizobacterias como biofertilizantes comerciales. Shen *et al.* (2013) refirieron que en aras de tener la mayor productividad de un cultivo, las plantas necesitan una entrada óptima de nutrientes a resiliencia bajo condiciones de estrés. Esto permite a las plantas utilizar eficientemente los nutrientes del suelo, ya que maximiza la eficiencia raíz/rizosfera en la movilización y adquisición de nutrientes. Esta movilización se realiza a una elevada velocidad por las bacterias rizosféricas. La agricultura necesita de las RPCV para incrementar el crecimiento de las plantas, facilitar la disponibilidad de nutrientes, potenciar la emergencia de las semillas y favorecer la salud de las mismas (Mia *et al.*, 2010). La vía que tienen las plantas para atraer estas bacterias beneficiosas es a través de la secreción de productos químicos. Por ejemplo, las leguminosas liberan flavonoides específicos para atraer e iniciar relaciones simbióticas con *Rhizobium*. En otras especies vegetales como el maíz (*Zea mays* L.), se secreta un benzoxazinoide llamado 2,4-dihidroxi-7-metoxi-2H-1,4-benzoxazina-3(4H) para atraer a la rizobacteria *Pseudomonas putida* KT2440, que ayuda a repeler otros microbios patógenos en la rizosfera de este cultivo (Neal *et al.*, 2012).

Las propiedades que presentan las bacterias beneficiosas del suelo sobre el crecimiento y desarrollo de las plantas, abre las puertas a la producción de productos alternativos a los fertilizantes químicos y plaguicidas sintéticos (Méndez-Bravo *et al.*, 2018), lo que permite reducir la introducción de contaminantes químicos a los agroecosistemas y otros problemas como la fertilidad de los suelos, la pérdida de la biodiversidad y la eutroficación de las aguas que constituyen un riesgo para la salud del hombre y los animales (Vejan *et al.*, 2016).

Las bacterias del suelo tienen una función fundamental en el crecimiento y desarrollo de las plantas. Estos microorganismos se denominan en su conjunto Rizobacterias Promotoras del Crecimiento Vegetal y afectan directa e indirectamente la fisiología de las plantas a través de diferentes mecanismos; como por ejemplo la producción de fitohormonas: auxinas, citoquininas y giberelinas, que estimulan la división y el alargamiento celular y por tanto el crecimiento de los tejidos; la

producción de ácidos orgánicos y sideróforos que permiten la solubilización de fosfatos y otros minerales, como el zinc y el hierro, que tienen funciones vitales en el metabolismo de las plantas. Las RPCB también pueden tener función bioplaguicida, lo que permite reducir las poblaciones de microorganismos patógenos que limitan el crecimiento y la productividad de los cultivos. Los mecanismos responsables de esta actividad están relacionados con la producción de antibióticos, enzimas hidrolíticas, bacteriocinas y la inducción de la resistencia sistémica de las plantas. En la actualidad, el estudio de estos microorganismos constituye un campo de investigaciones activas, ya que el uso de BPCV con capacidad elevada de colonizar la rizosfera, representa una alternativa ecológica y sostenible al uso de agroquímicos que contaminan los agroecosistemas.

Referencias bibliográficas

- Badri, D.V., Chaparro, J.M., Zhang, R., Shen, Q. y Vivanco, J.M. (2013). Application of natural blends of phytochemicals derived from the root exudates of *Arabidopsis* to the soil reveal that phenolic-related compounds predominantly modulate the soil microbiome. *J Biol Chem*, 288, 4502–4512. <https://doi.org/10.1074/jbc.M112.433300>
- Baetz, U. y Martinoia, E. (2014). Root exudates: the hidden part of plant defense. *Trends Plant Sci*, 19, 90–98. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.11.006>
- Basu, S., Rabara, R. y Negi, S. (2017). Towards a better greener future - An alternative strategy using biofertilizers. I: Plant growth promoting bacteria. *Plant Gene*. 12, 43-49. <https://doi.org/10.1016/j.plgene.2017.07.004>
- Berge, O., Lodhi, A., Brandelet, G., Santaella, C., Roncato, M. A., Christen, R., Heulin, T., y Achouak, W. (2009). *Rhizobium alamii* sp. nov., an exopolysaccharide-producing species isolated from legume and non-legume rhizospheres. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*, 59 (Pt 2), 367–372. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.000521-0>
- Bhattacharyya, P. N., y Jha, D. K. (2012). Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture. *World journal of microbiology & biotechnology*, 28 (4), 1327–1350. <https://doi.org/10.1007/s11274-011-0979-9>
- Calvo, P., Watts, D.B., Kloepper, J.W. y Torbert, H.A., (2017). Effect of microbial-based inoculants on nutrient concentrations and early root morphology of corn (*Zea mays*). *J. Plant Nutrit. Soil Sci.*, 180, 56–70. <https://doi.org/10.1002/jpIn.201500616>

- Chinakwe, E. C., Ibekwe, V. I., Nwogwugwu, U. N., Ofoegbu, J., Mike-Anosike, E., Nwachukwu, I. N., Adeleye, S. y Chinakwe, P. O. (2019). Evaluation of plant growth promoting potentials exhibited by rhizobacteria associated with beans plant. *Malaysian Journal of Sustainable Agriculture* (M JSA), 3 (1), 20-22. <https://doi.org/10.26480/mjsa.01.2019.20.22>
- Edgerton M. D. (2009). Increasing crop productivity to meet global needs for feed, food, and fuel. *Plant physiology*, 149 (1), 7-13. <https://doi.org/10.1104/pp.108.130195>
- Figueiredo, M. V. B., Burity, H. A., Martínez, C. R. y Chanway, C.P. (2008). Alleviation of drought stress in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by coinoculation with *Paenibacillus polymyxa* and *Rhizobium tropici*. *Appl Soil Ecol*, 40, 182-188. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2008.04.005>
- Gouda, S., Kerry, R.G., Das, G., Paramithiotis, S., Shin, H.S. y Patra, J. K. (2018). Revitalization of plant growth promoting rhizobacteria for sustainable development in agriculture. *Microbiological Research*, 206, 131-140. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.08.016>
- Hassen, A. I., Bopape, F. L. y Sanger L. K. (2016). Microbial inoculants as agents of growth promotion and abiotic stress tolerance in plants. In: Singh, D., Singh, H. y Prabha, R, (eds.). *Microbial inoculants in sustainable agricultural productivity*. (págs. 23-36). Springer, New Delhi. https://doi.org/10.1007/978-81-322-2647-5_2
- Jeffries, P., Gianinazzi, S., Perotto, S., Turnau, K. y Barea, J.M. (2003). The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable maintenance of plant health and soil fertility. *Biol Fertil Soils*, 3, 1-16. <https://doi.org/10.1007/s00374-002-0546-5>
- Lakshmanan, V., Castaneda, R., Rudrappa, T. y Bais, H.P. (2013). Root transcriptome analysis of *Arabidopsis thaliana* exposed to beneficial *Bacillus subtilis* FB17 rhizobacteria revealed genes for bacterial recruitment and plant defense independent of malate efflux. *Planta*, 238, 657-668. <https://doi.org/10.1007/s00425-013-1920-2>
- Lakshmanan, V., Kitto, S.L., Caplan, J.L., Hsueh, Y.H., Kearns, D.B., Wu, Y.S. y Bais, H.P. (2012). Microbe-associated molecular patterns-triggered root responses mediate beneficial rhizobacterial recruitment in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*. 160, 1642-1661. <https://doi.org/10.1104/pp.112.200386>

- Ligon, J. M., Hill, D. S., Hammer, P. E., Torkewitz, N. R., Hofmann, D., Kempf, H. J. y van Pée, K. H. (2000). Natural products with antifungal activity from *Pseudomonas* biocontrol bacteria. *Pest Manag Sci.* 56, 688–695. [https://doi.org/10.1002/1526-4998\(200008\)56:8<688](https://doi.org/10.1002/1526-4998(200008)56:8<688)
- Maougal, R. T., Kechid, M., Baziz K. y Djekoun, A. (2020). Do *Phaseolus vulgaris* development stages influence the total rhizospheric bacterial and the phytate utilising community? *Agricultural Science Digest.* 40 (4), 370-375. <https://doi.org/10.18805/ag.D-286>
- Martin, B. C., George, S. J., Price, C. A., Ryan, M. H. y Tibbett, M. (2014). The role of root exuded low molecular weight organic anions in facilitating petroleum hydrocarbon degradation: current knowledge and future directions. *Sci Total Environ,* 472, 642–653. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.11.050>
- 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. (2018). Plant growth-promoting rhizobacteria associated with avocado display antagonistic activity against *Phytophthora cinnamomi* through volatile emissions. *PLoS ONE.* 13 (3), e0194665. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194665>
- Mia, M. B., Shamsuddin, Z., Wahab, Z. y Marziah, M. (2010). Effect of plant growth promoting rhizobacterial (PGPR) inoculation on growth and nitrogen incorporation of tissue cultured *Musa* plantlets under nitrogen free hydroponics condition. *Aust J Crop Sci* 4, 85–90.
- Mumtaz, M. Z., Ahmad, M., Jamil, M. y Hussain, T. (2017). Zinc solubilizing *Bacillus* spp. potential candidates for biofortification in maize. *Microbiol Res.* 202, 51-60.
- Neal, A. L., Ahmad, S., Gordon-Weeks, R. y Ton, J. (2012). Benzoxazinoids in root exudates of maize attract *Pseudomonas putida* to the rhizosphere. *PLoS ONE* 7, e35498.
- Orozco-Mosqueda, M. C., Rocha-Granados, M. C., Glick, B. R. y Santoyo, G. (2018). Microbiome engineering to improve biocontrol and plant growth-promoting mechanisms. *Microbiological Research,* 208, 25-31.
- Pahari, A., Pradhan, A., Maity, S. y Mishra, B.B. (2017). Carrier based formulation of plant growth promoting bacillus species and their effect on different crop plants. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences.* 6 (5), 379-385.

- Pellegrino, E. y Bedini, S. (2014). Enhancing ecosystem services in sustainable agriculture: biofertilization and biofortification of chickpea (*Cicer arietinum* L.) by arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol Biochem* 68, 429–439.
- Pérez-Flores, P., Valencia-Cantero, E., Altamirano-Hernández, J., Pelagio-Flores, R., López-Bucio, J., García-Juárez, P. y Macías-Rodríguez, L. (2017). *Bacillus methylotrophicus* M4-96 isolated from maize (*Zea mays*) rhizosphere increases growth and auxin content in *Arabidopsis thaliana* via emission of volatiles. *Protoplasma* 254 (6), 2201–2213.
- Ray, D. K., Mueller, N. D., West, P. C. y Foley, J. A. (2013). Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050. *PLoS ONE* 8, e66428.
- Sabaté, D. C., Pérez, C., Petroselli, G., Erra-Balsells, R. y Audisio, M. C. (2018). Biocontrol of *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary on common bean by native lipopeptide-producer *Bacillus* strains. *Microbiological Research*. 211, 21–30.
- Santoyo, G., Hernández-Pacheco, C., Hernández-Salmerón, J. y Hernández-León, R. (2017). The role of abiotic factors modulating the plant-microbe-soil interactions: toward sustainable agriculture. A review. *Span. J. Agric. Res.* 15, 03–01.
- Shen, J., Li, C., MiG, L.L, Yuan, L., Jiang, R. y Zhang, F. (2013). Maximizing root/rhizosphere efficiency to improve crop productivity and nutrient use efficiency in intensive agriculture of China. *J Exp Bot.* 64, 1181–1192.
- Singh, H. (2018). Potential of plant growth - promoting rhizobacteria in the management of nematodes: A review. *Journal of Entomology and Zoology Studies*. 6 (3), 1536-1545.
- Stamenković, S., Beškoski, V., Karabegović, I., Lazić, M. y Nikolić, N. (2018). Microbial fertilizers: A comprehensive review of current findings and future perspectives. *Spanish Journal of Agricultural Research*. 16 (1), 1-18.
- Thakur, A. y Parikh, S. C. (2018). Screening of Groundnut Plant Associated Rhizobacteria for Multiple Plant Beneficial Plant Growth Promoting Traits. *J Plant Pathol Microbiol.* 9, 457.
- Thakur, D., Kaur, M. y Mishra, A. (2017). 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*. 5 (1), 187-192.

- Thanh, D. T. N. y Tram, D. T. T. (2018). 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*. 10 (1), 1-10.
- Vejan, P., Abdullah, R., Khadiran, T., Ismail, S. y Nasrulhaq-Boyce, A. (2016). Role of Plant Growth Promoting Rhizobacteria in Agricultural Sustainability- A Review. *Molecules*. 21 (5). <https://doi.org/10.3390/molecules>
- Vickery, P., Wheeler, J. y Mulcahy, C. (1987). Factors affecting the hydrogen cyanide potential of white clover (*Trifolium repens* L.). *Aust J Agric Res* 38, 1053–1059.
- Vijayabharathi, R., Sathya, A. y Gopalakrishnan, S. (2016). A renaissance in plant growth-promoting and biocontrol agents by endophytes. In: Singh, D. P., Singh, H. B. y Prabha, R. (eds.). *Microbial inoculants in sustainable agricultural productivity*, (págs. 37-60) Springer, New Delhi. https://doi.org/10.1007/978-81-322-2647-5_3
- Yaish, W. M., Al-Harrasi, I., Alansari, A. S., Al-Yahyai, R. y Glick, B.R. (2017). The use of high throughput DNA sequence analysis to assess the endophytic microbiome of date palm roots grown under different levels of salt stress. *Int. Microbiol.* 19, 143–155.
- Yang, J., Kloepper, J.W. y Ryu, C.M. (2009). Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress. *Trends Plant Sci* 14, 1–4.
- Zhang, N., Wang, D., Liu, Y., Li, S., Shen, Q. & Zhang, R. (2014). Effects of different plant root exudates and their organic acid components on chemotaxis, biofilm formation and colonization by beneficial rhizosphere-associated bacterial strains. *Plant Soil* 374: 689–700.