

# Microorganismos y su influencia en la producción de vegetales: identificación, mecanismos de acción, mercado y comercialización

*López Posada Valery Geraldine, Sepúlveda Casallas Isabella,  
Gaviria Arias Duverney<sup>1</sup>*

## RESUMEN

Los microorganismos asociados a las plantas hacen parte del suelo y cumplen una labor fundamental al proporcionar a la planta una amplia gama de servicios y beneficios; la planta a su vez retribuye mediante el suministro de carbono reducido y metabolitos. Los microorganismos del rizomicrobioma desempeñan papeles clave en la adquisición y asimilación de nutrientes, la secreción y modulación de moléculas extracelulares como las hormonas, metabolitos secundarios y antibióticos, todo lo cual tiene como resultado mejorar el crecimiento de las plantas. La investigación ha demostrado que la inoculación de plantas con bacterias promotoras del crecimiento vegetal (BPCV) o el tratamiento de estas con compuestos de señal de microorganismo a planta pueden ser una estrategia efectiva para estimular el crecimiento de los cultivos a nivel comercial. Además, estas estrategias pueden mejorar la tolerancia de los cultivos al estrés abiótico (p. e., sequía, calor y salinidad) condiciones que, en el entorno existente de cambio climático, se hacen cada vez más frecuentes. Todos estos trabajos han permitido el desarrollo de formulaciones multifuncionales basadas en BPCV para la agricultura comercial, con el fin de minimizar el uso de fertilizantes sintéticos y agroquímicos. Esta revisión es una actualización sobre el papel de las BPCV en la agricultura, desde sus mecanismos de acción, interacción planta-microorganismo y los genomas de BPCV hasta su mercado y comercialización como insumos agrícolas comerciales de bajo impacto a nivel ambiental.

**Palabras clave:** Biodiversidad; Mejoramiento de cultivos; Promoción del crecimiento de las plantas; Agricultura sostenible

---

<sup>1</sup> Universidad Libre Pereira; Facultad de Ciencias de la Salud, Exactas y Naturales, Programa de Microbiología.

# Microorganisms and their influence on production of plants: identification, mechanisms of action market and marketing

## ABSTRACT

The microorganisms associated with plants are part of the soil and play a fundamental role in providing the plant with a wide range of services and benefits; the plant in turn rewards by supplying reduced carbon and metabolites. The microorganisms of the rhizomicrobiome play key roles in the acquisition and assimilation of nutrients, the secretion and modulation of extracellular molecules such as hormones, secondary metabolites, and antibiotics, all of them have the effect of enhancing plant growth. Research has shown that inoculating plants with plant growth-promoting bacteria (PGPB) or treating them with microorganism-to-plant signal compounds can be an effective strategy to stimulate growth of crops. In addition, these strategies can improve the tolerance of crops to abiotic stress (eg, drought, heat and salinity) conditions that, in the existing environment of climate change, become more and more frequent. All these works have allowed the development of multifunctional formulations based on PGPB for commercial agriculture, in order to minimize the use of synthetic fertilizers and agrochemicals. This review is an update on the role of PGPB in agriculture, from their mechanisms of action, plant-microorganism interaction, and PGPB genomes to their market and commercialization as commercial agricultural inputs with low environmental impact.

**Keywords:** Biodiversity; Crop improvement; Plant growth promotion; Sustainable agriculture

## INTRODUCCIÓN

Una mejora en la producción agrícola es una necesidad apremiante en el siglo XXI con el fin de proporcionar seguridad alimentaria a una población cada vez mayor. Durante las últimas décadas, la producción agrícola ha crecido de manera significativa debido al uso de prácticas no ecológicas o insostenibles entre las que se encuentran; el uso intensivo de agroquímicos con el fin de suministrar los nutrientes necesarios para el crecimiento adecuado de las plantas (fertilizantes químicos), al igual que el uso de compuestos orientados a la protección de los cultivos contra el ataque de fitopatógenos y plagas (pesticidas) (Ferreira, Soares, & Soares, 2019; Nath Yadav et al., 2017). Estas prácticas han ocasionado que la salud física, química y biológica del suelo cultivable se haya deteriorado, por esta razón, el desarrollo y uso de alternativas agroecológicas, respetuosas con el medioambiente se convierten en una alternativa indispensable para mantener y mejorar la productividad agrícola.

El mantenimiento de los ciclos biogeoquímicos para elementos como nitrógeno, fósforo y potasio necesarios para el adecuado desarrollo de las plantas requiere de la acción de microorganismos en procesos como la fijación, solubilización y biodisponibilidad de estos elementos. Específicamente, en la producción agrícola, se sabe que la diversidad microbiana del suelo es de suma

importancia para mantener tanto la salud de las plantas cultivadas como del suelo, permitiendo de esta manera mantener un suministro adecuado de nutrientes al igual que estrategias de protección contra plagas y enfermedades.

A pesar de esto, las interacciones entre la diversidad microbiana y los diferentes procesos del ecosistema aún no se logran comprender en su totalidad. Sin embargo, se conoce que la rizosfera, interfase raíz-suelo, es un ambiente dinámico en donde se desarrollan de manera activa y equilibrada una gran cantidad de especies microbianas, tanto hongos como bacterias. Adicionalmente, en este ambiente tienen lugar una serie de interacciones simbióticas entre microorganismos y plantas en las cuales ambos tipos de organismos llevan a cabo la liberación de sustancias y sustratos que impactan el crecimiento tanto de microorganismos rizosféricos como de las plantas (Nath Yadav et al., 2017; Pedraza et al., 2010). Para el caso de las bacterias se reconoce un grupo el cual se ha denominado como promotoras del crecimiento vegetal (BPCV), gracias a el efecto beneficioso sobre el desarrollo de las plantas a través de mecanismos directos o indirectos (V. Kumar et al., 2017; Ruiz-Medina & Fernández-de Córdoba, 2014).

Aunque actualmente este concepto se encuentra bien establecido, las características de las BPCV han sido reportadas desde la década de 1990, donde algunos investigadores lograron

demostrar su potencial para mejorar el rendimiento de los cultivos en diferentes suelos y ambientes (Antonella Di Benedetto et al., 2017). Sin embargo, Kloepper & Schroth, fueron los primeros en definir este concepto, el cual intentaba describir aquellas bacterias del suelo que lograban colonizar las raíces de las plantas y mejorar el crecimiento de estas (Kloepper & Schroth, 1978).

Recientemente, la investigación en el uso de aplicación de las BPCV se ha orientado a las necesidades específicas de los cultivos, con este fin se han descrito diferentes géneros como: *Agrobacterium*, *Achromobacter*, *Alcaligenes*, *Allorhizobium*, *Arthrobacter*, *Actinoplanes*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Pseudomonas sp.*, *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Bulkholderia*, *Erwinia*, *Enterobacter*, *Amorphosporangium*, *Cellulomonas*, *Flavobacterium*, *Micrococcous* y *Xanthomona*, los cuales se ha identificado que son competentes para la colonización de las raíces y capaces de competir con otros microorganismos (Maçik, Gryta, & Fraç, 2020).

Esta revisión presenta un panorama sobre la diversidad taxonómica y genómica de las bacterias promotoras de crecimiento vegetal, sus mecanismos de acción directos e indirectos, su relación con las plantas y la importancia que desde el punto de vista comercial tiene este grupo de microorganismos en la agricultura.

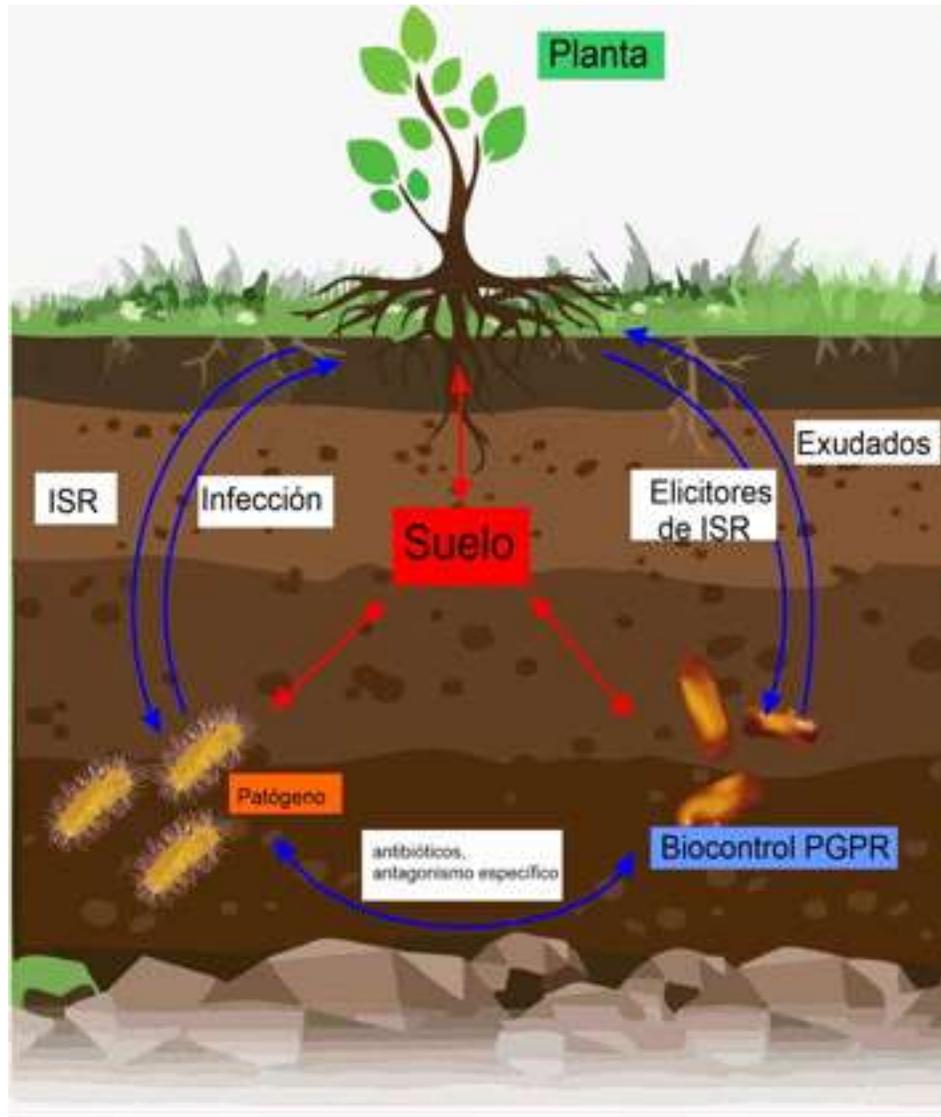
## **CONCEPTO DE BACTERIAS PROMOTORAS DE CRECIMIENTO VEGETAL (BPCV).**

Una manera de definir si una bacteria actúa de manera benéfica es evaluando su efecto sobre el crecimiento de las plantas. Las bacterias que pueden promover el crecimiento de las plantas son denominadas BPCV (B R Glick, Patten, Holguin, & Penrose, 1999), el termino incluye en este grupo aquellas que son de vida libre también denominadas RPCV o por sus siglas en inglés PGPR, haciendo referencia a rizobacterias, es decir, aquellas bacterias encontradas específicamente en la rizosfera, las que forman relaciones simbióticas con plantas como *Rhizobia spp* y algunos endófitos bacterianos capaces de colonizar los tejidos internos de las plantas (Buysens, Heungens, Poppe, & Hofte, 1996). A pesar de las diferencias entre estas, todas utilizan mecanismos similares. El grupo de las BPCV ayuda promoviendo el crecimiento de las plantas de manera directa e indirecta haciendo uso de múltiples mecanismos.

Algunos mecanismos directos de promoción de crecimiento vegetal son: (i) Fijación biológica de nitrógeno, (ii) Incremento de la disponibilidad de nutrientes en la rizosfera, (iii) Inducción del área de superficie de las raíces, (iv) Aumento de otras simbiosis benéficas de la planta hospedera, (v) Inducción de Resistencia Sistémica (ISR) y (vi)

Combinación de estos mecanismos. O de manera indirecta, al disminuir efectos inhibitorios de agentes causales

de enfermedades en las plantas, es decir, actuando como bacterias de biocontrol (**Fig. 1**) (Bernard R. Glick, 1995).



**Figura 1.** Interacción planta-bacteria. Adaptada de: (Bernal, 2009)

## GRUPOS TAXONÓMICOS

Se han descrito académicamente múltiples géneros bacterianos dentro del grupo de BPCV, algunos de ellos se identifican en la Tabla 1, destacando

los géneros presentes en formulaciones comerciales. La información taxonómica completa de todos los grupos fue obtenida a partir de la base de datos de taxonomía del NCBI (National Center for Biotechnology Information, 2020).

**Tabla 1.** Descripción taxonómica de algunos grupos caracterizados como BPCV.

Filo	Clase	Orden	Familia	Género
Actinobacterias	Actinobacterias	Micrococcales	Microbacteriaceae	<i>Curtobacterium</i>
Actinobacteria	Actinobacteria	Micrococcales	Microbacteriaceae	<i>Microbacterium</i>
Actinobacterias	Actinobacterias	Actinomycetales	Micrococcaceae	<i>Arthrobacter</i>
Actinobacteria	Actinobacteria	Micrococcales	Micrococcaceae	<i>Micrococcus</i>
Actinobacterias	Actinobacterias	Actinomycetales	Streptomyetaceae	<i>Streptomyces</i>
Bacteroidetes	Flavobacteria	Flavobacteriales	Flavobacteriaceae	<i>Flavobacterium</i>
Firmicutes	Bacilli	Bacillales	Bacillaceae	<i>Bacillus</i> *
Firmicutes	Bacilli	Bacillales	Clostridiaceae	<i>Clostridium</i>
Firmicutes	Bacilli	Bacillales	Lactobacillaceae	<i>Lactobacillus</i>
Firmicutes	Bacilli	Bacillales	Paenibacillaceae	<i>Paenibacillus</i> *
Proteobacteria	Alfaproteobacteria	Caulobacterales	Caulobacteraceae	<i>Caulobacter</i>
Proteobacterias	Alfaproteobacterias	Rhodospirillales	Rhodospirillaceae	<i>Azospirillum</i> *
Proteobacteria	Alfaproteobacteria	Rizobiales	Methylobacteriaceae	<i>Methylobacterium</i>
Proteobacterias	Alfaproteobacterias	Rizobiales	Rhizobiaceae	<i>Agrobacterium</i> *
Proteobacteria	Alfaproteobacteria	Rizobiales	Rhizobiaceae	<i>Rhizobium</i> *
Proteobacteria	Betaproteobacteria	Burkholderiales	Burkholderiaceae	<i>Burkholderia</i> *
Proteobacteria	Betaproteobacteria	Burkholderiales	Comamonadaceae	<i>Delftia</i> *
Proteobacteria	Gammaproteobacteria	Enterobacterales	Erwiniaceae	<i>Pantoea</i> *
Proteobacteria	Gammaproteobacteria	Enterobacterales	Enterobacteriaceae	<i>Enterobacter</i>
Proteobacteria	Gammaproteobacteria	Enterobacterales	Enterobacteriaceae	<i>Klebsiella</i>
Proteobacterias	Gammaproteobacterias	Pseudomonadales	Pseudomonadaceae	<i>Azotobacter</i> *
Proteobacterias	Gammaproteobacterias	Pseudomonadales	Pseudomonadaceae	<i>Pseudomonas</i> *
Proteobacteria	Gammaproteobacteria	Enterobacterales	Yersiniaceae	<i>Serratia</i> *

Fuente: propia

(Chauhan, Bagyaraj, Selvakumar, & Sundaram, 2015; Dos Santos et al., 2020; Numan et al., 2018; Paterson et al., 2017; Robles, Valenzuela, Parra, Santoyo, & de los Santos-Villalobos, 2020)

(\*) Géneros de BPCV comerciales (Bernard R Glick, 2012)

Como se puede apreciar anteriormente en la descripción de datos observada en la tabla 1, los filos que predominan como BPCV pertenecen a las Actinobacterias, Firmicutes y sobre todo Proteobacterias como ya ha sido reportado (Fan, Schwinghamer, & Smith, 2018; Krumholz & Elshahed, 2009). De igual manera se encontró concordancia en

algunas familias, esto indica agrupación de géneros bajo la misma tendencia evolutiva filogenética, fenotípica y biológica, por lo que no es coincidencia la presencia de consorcios con desarrollo de recursos genéticos y mecanismos de acción en común entre especies en la interacción benéfica bacteria-planta. Por ejemplo, *Microbacterium*

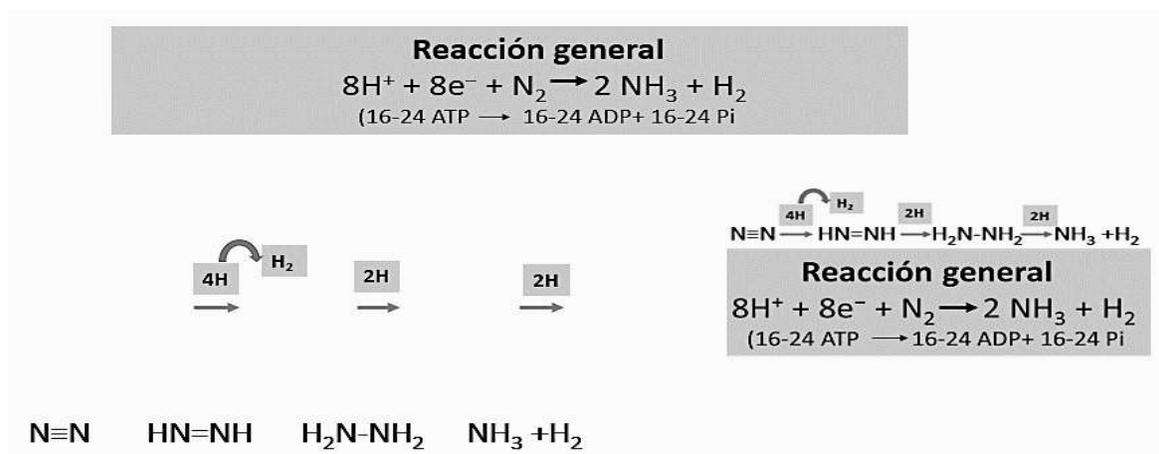
del filo Actinobacteria, *Bacillus* del filo Firmicutes y *Pseudomonas* del filo Proteobacteria han sido rastreados genéticamente en múltiples especies de plantas donde se encuentran altamente conservados, sobresaliendo del resto de las BPCV (Fan et al., 2018). De igual manera, se han identificado Actinobacterias las cuales secretan una amplia gama de antimicrobianos que evitan el crecimiento de patógenos en la raíz (Gong et al., 2018) además de la producción de reguladores hormonales en las raíces y sideróforos que intervienen en la absorción de nutrientes (Gopalakrishnan et al., 2014)

## MECANISMOS DE ACCIÓN DE LAS BPCV

### • FIJADORES DE NITRÓGENO

El nitrógeno en la atmosfera constituye aproximadamente un 80%, paradójicamente es la mayor limitante para el crecimiento en las plantas ya que el nitrógeno atmosférico no

está disponible para el consumo de estas. Sin embargo, se ha identificado que algunas bacterias son capaces de fijar nitrógeno atmosférico, estas bacterias forman asociaciones con las plantas, algunas se adaptan para formar simbiosis o tienen asociaciones endofíticas, otras viven en asociación con la zona radicular (rizosfera) sin formar simbiosis endofíticas íntimas. La cantidad de nitrógeno fijado por estos sistemas es considerable, aunque depende de las condiciones ambientales o las diferentes combinaciones microorganismo-planta. La relación estrecha de los microorganismos con sus plantas hospederas permite que estas usen eficientemente el nitrógeno fijado y se minimice la volatilización, lixiviación y desnitrificación (Mercedes Fernandez, 2002). La fijación biológica del nitrógeno se produce cuando el nitrógeno atmosférico se convierte en amoníaco por una enzima llamada nitrogenasa con el consumo de 16 equivalentes de ATP (**Fig. 2**).



**Figura 2.** Reacción general de la fijación de nitrógeno. Adaptada de (Madigan, Martinko, & Brock, 2006)

En los diazotófos de vida libre, el amonio generado por la nitrogenasa se asimila en glutamato a través de la vía de la sintetasa de glutamina/glutamato (Mercedes Fernandez, 2002). Con referencia a las bacterias fijadoras de nitrógeno se ha reportado que estas se pueden dividir en los siguientes grupos:

- Bacterias simbióticas fijadoras de nitrógeno
- Bacterias fijadoras de nitrógeno no simbióticas
- Cianobacterias (antes llamados “algas verde-azules”)
- Las bacterias simbióticas fijadoras de nitrógeno

#### • **SOLUBILIZACIÓN Y ABSORCIÓN DEL FÓSFORO**

La solubilización del fósforo inorgánico insoluble es una estrategia favorable al medio ambiente y económicamente viable para mejorar la producción de cultivos en suelos con baja concentración de fosforo (P). Alrededor del 20-80% del fósforo total de suelo se encuentra reservado de forma orgánica en humus, tejidos biológicos en descomposición y microorganismos, constituyendo así, el mayor reservorio de P inmovilizado del suelo (Carcaño, Ferrera, Péres, Molina, & Bashan, 2006) followed by subsequent improvement. Differentiating tumor recurrence from pseudoprogression remains a problem in neuro-oncology. Purpose To validate the added value of arterial spin labeling (ASL. Sin embargo, en la agricultura, una gran parte de

P inorgánico soluble se aplica al suelo como fertilizante, debido a su rápida tasa de fijación, pero este tiende a formar complejos con otros elementos del suelo inmovilizándose rápidamente y dejando de estar disponible para las plantas (Bernal, 2009). Entre los géneros bacterianos que se destacan por su actividad solubilizadora de P se encuentran: *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Rhizobium*, *Halopraeferens* y cepas de *A. brasilense* y *A. lipoferum*, *Burkholderia*, *Achromobacter*, *Agrobacterium*, *Micrococcus*, *Aerobacter*, *Flavobacterium*, *Erwinia* y *Azospirillum*, además, micorrizas arbusculares. Se ha notado una mejora sustancial en la productividad de los cultivos cuando se aplican microorganismos solubilizadores de fósforo (MSF) por separado o en combinación con otros microorganismos de la rizosfera (Bernal, 2009). Adicionalmente, se han descrito varios mecanismos para explicar la solubilización microbiana de complejos inmovilizados como compuestos inorgánicos de P, entre estos tenemos: (i) producción de ácidos inorgánicos y orgánicos durante la descomposición de residuos orgánicos; (ii) excreción de protones debido a la asimilación de  $\text{NH}_4^+$  por los microorganismos (Abd-Alla, 1994; Whitelaw, 2000); (iii) formación de complejos entre aniones orgánicos (p.e., oxalato y citrato) y cationes en la solución del suelo que precipitan fosforo inorgánico ( $\text{P}_i$ ) ( $\text{Al}_3^+$ ,  $\text{Fe}_3^+$  y  $\text{Ca}_2^+$ ); y (iv) desorción de iones  $\text{P}_i$  de los sitios de adsorción por aniones orgánicos producidos por los MSF (Bernal, 2009).

En la investigación desarrollada por Paiva Coutinho (Mustaca, 2001), se evaluó la capacidad solubilizadora de fósforo de diez aislados fúngicos, aplicando dos fuentes diferentes de este elemento, la primera fue fósforo superfosfato simple (SSP) y la segunda fósforo monoamónico (MAP), analizando los resultados en cuatro periodos de tiempo, (1, 4, 7 y 10 días). Se encontró que el 90% de estas cepas mostró potencial para la solubilización de SSP y MAP con valores promedio de 23% y 22% más altos que los controles, en el séptimo día de la evaluación. En todos los aislados, se observó actividad solubilizadora, pero hubo dos aislados que obtuvieron los resultados más sobresalientes. Los análisis moleculares, permitieron determinar que correspondían a los géneros *Aspergillus* y *Penicillium*, demostrando que estos hongos actúan en la solubilización del fósforo lo que contribuye a un mejor uso de los fertilizantes, lo cual implica una disminución en el costo de insumos agrícolas y en el impacto causado por el exceso de fósforo en el suelo.

- **SOLUBILIZADORES DE POTASIO**

A pesar de que el potasio (K) es un nutriente esencial para el adecuado desarrollo de los cultivos, los agricultores suelen darle menor atención que al nitrógeno y al fósforo. El K que se adiciona a los sistemas de producción comúnmente es llamado potasa (Guevara G., 2010) y a pesar de que el suelo presente cantidades suficientes

para satisfacer las necesidades de los cultivos, este mineral debe ser suministrado en fertilizantes, debido a que las formas de potasio presentes en mayor cantidad en la solución del suelo, no son asimilables por las plantas. Sin embargo ciertos microorganismos son capaces de solubilizar el potasio del suelo posibilitando a las plantas la asimilación de este mineral. En la presente investigación se aisló e identificó microorganismos solubilizadores de Potasio a partir de muestras de suelo y raíces de cultivos de alcachofa de la localidad de La Remonta, cantón Cayambe, en medio Pikovskaya modificado. Se evaluó su capacidad solubilizadora por medio del diámetro del halo de solubilización obtenido en el medio mencionado, a las 24 y 48 horas de incubación. Se realizó un Análisis de Varianza (ADEVA, y generalmente es agregada cuando se diagnostica la carencia de K de manera foliar, clorosis típicamente moteada en las hojas maduras que posteriormente se distribuye a las hojas jóvenes o la presencia de áreas necróticas en los bordes y puntas de las hojas (Guevara G., 2010) y a pesar de que el suelo presente cantidades suficientes para satisfacer las necesidades de los cultivos, este mineral debe ser suministrado en fertilizantes, debido a que las formas de potasio presentes en mayor cantidad en la solución del suelo, no son asimilables por las plantas. Sin embargo ciertos microorganismos son capaces de solubilizar el potasio del suelo posibilitando a las plantas la asimilación de este mineral.

En la presente investigación se aisló e identificó microorganismos solubilizadores de Potasio a partir de muestras de suelo y raíces de cultivos de alcachofa de la localidad de La Remonta, cantón Cayambe, en medio Pikovskaya modificado. Se evaluó su capacidad solubilizadora por medio del diámetro del halo de solubilización obtenido en el medio mencionado, a las 24 y 48 horas de incubación. Se realizó un Análisis de Varianza (ADEVA). El K presente en el suelo es rápidamente consumido por las plantas y los microorganismos y el resto es perdido por lixiviación, es por esto, por lo que la fertilidad potásica depende de la facultad del suelo para fijar y liberar el elemento y de los niveles de potasio en la solución del suelo (Guevara G., 2010) y a pesar de que el suelo presente cantidades suficientes para satisfacer las necesidades de los cultivos, este mineral debe ser suministrado en fertilizantes, debido a que las formas de potasio presentes en mayor cantidad en la solución del suelo, no son asimilables por las plantas. Sin embargo ciertos microorganismos son capaces de solubilizar el potasio del suelo posibilitando a las plantas la asimilación de este mineral. En la presente investigación se aisló e identificó microorganismos solubilizadores de Potasio a partir de muestras de suelo y raíces de cultivos de alcachofa de la localidad de La Remonta, cantón Cayambe, en medio Pikovskaya modificado. Se evaluó su capacidad solubilizadora por medio del diámetro del halo de solubilización

obtenido en el medio mencionado, a las 24 y 48 horas de incubación. Se realizó un Análisis de Varianza (ADEVA).

Los microorganismos capaces de destruir las estructuras minerales que contienen potasio son diversos, entre los que se encuentran bacterias de los géneros *Bacillus*, *Pseudomonas* y *Clostridium* y hongos tales como *Aspergillus*, *Penicillium*, y *Mucor*. Uno de los microorganismos que se destaca en la solubilización de potasio es *Pseudomonas fluorescens*, este microorganismo actúa de varias formas solubilizándolo de distintos minerales. De igual manera, bacterias como *Bacillus mucilaginosus* y *Bacillus siliceus* han mostrado la capacidad de atacar silicatos (moscovita y ortoclasa) para la liberación del K (Guevara G., 2010) y a pesar de que el suelo presente cantidades suficientes para satisfacer las necesidades de los cultivos, este mineral debe ser suministrado en fertilizantes, debido a que las formas de potasio presentes en mayor cantidad en la solución del suelo, no son asimilables por las plantas. Sin embargo ciertos microorganismos son capaces de solubilizar el potasio del suelo posibilitando a las plantas la asimilación de este mineral. En la presente investigación se aisló e identificó microorganismos solubilizadores de Potasio a partir de muestras de suelo y raíces de cultivos de alcachofa de la localidad de La Remonta, cantón Cayambe, en medio Pikovskaya modificado. Se evaluó su capacidad

solubilizadora por medio del diámetro del halo de solubilización obtenido en el medio mencionado, a las 24 y 48 horas de incubación. Se realizó un Análisis de Varianza (ADEVA, en esta acción al parecer está involucrada la producción de exopolisacáridos como el mecanismo principal (Guevara G., 2010) y a pesar de que el suelo presente cantidades suficientes para satisfacer las necesidades de los cultivos, este mineral debe ser suministrado en fertilizantes, debido a que las formas de potasio presentes en mayor cantidad en la solución del suelo, no son asimilables por las plantas. Sin embargo ciertos microorganismos son capaces de solubilizar el potasio del suelo posibilitando a las plantas la asimilación de este mineral. En la presente investigación se aisló e identificó microorganismos solubilizadores de Potasio a partir de muestras de suelo y raíces de cultivos de alcachofa de la localidad de La Remonta, cantón Cayambe, en medio Pikovskaya modificado. Se evaluó su capacidad solubilizadora por medio del diámetro del halo de solubilización obtenido en el medio mencionado, a las 24 y 48 horas de incubación. Se realizó un Análisis de Varianza (ADEVA. La investigación realizada por Wuxing, *et al* (2006), con *Bacillus mucilaginosus* señala que esta bacteria es capaz de extraer  $K^+$  y  $SiO_2$  de silicatos. El microorganismo disuelve los minerales sólidos y la mica liberando de forma simultánea  $K^+$  y  $SiO_2$ , sin embargo, no es capaz de disolver el feldespato (Liu *et al.*, 2006). En el 2010 se identificó que

esta última especie de *Bacillus* produce, durante el crecimiento, ácidos orgánicos y polisacáridos que la bacteria utiliza para la descomposición de los minerales de silicato. En uno de estos, los polisacáridos adsorben fuertemente los ácidos orgánicos y se fijan a la superficie del mineral, dando como resultado un área de gran concentración de ácidos orgánicos cercanos al mineral. En el otro proceso los polisacáridos adsorben  $SiO_2$ , esto afecta el equilibrio entre las fases mineral y fluida y conduce a la reacción hacia la solubilización de  $K^+$  y  $SiO_2$  (Guevara G., 2010) y a pesar de que el suelo presente cantidades suficientes para satisfacer las necesidades de los cultivos, este mineral debe ser suministrado en fertilizantes, debido a que las formas de potasio presentes en mayor cantidad en la solución del suelo, no son asimilables por las plantas. Sin embargo ciertos microorganismos son capaces de solubilizar el potasio del suelo posibilitando a las plantas la asimilación de este mineral. En la presente investigación se aisló e identificó microorganismos solubilizadores de Potasio a partir de muestras de suelo y raíces de cultivos de alcachofa de la localidad de La Remonta, cantón Cayambe, en medio Pikovskaya modificado. Se evaluó su capacidad solubilizadora por medio del diámetro del halo de solubilización obtenido en el medio mencionado, a las 24 y 48 horas de incubación. Se realizó un Análisis de Varianza (ADEVA. Otro microorganismo capaz de liberar potasio de minerales es el hongo termofílico

*Aspergillus fumigatus*, aparentemente, este hongo promueve la liberación de potasio con por lo menos tres rutas diferentes. La primera a través de la formación de complejos de ligandos orgánicos solubles, la segunda recurre a biopolímeros inmóviles tales como las secreciones de componentes insolubles, y la tercera ruta relaciona las fuerzas mecánicas en asociación con el contacto directo físico entre células y partículas minerales (Guevara G., 2010) y a pesar de que el suelo presente cantidades suficientes para satisfacer las necesidades de los cultivos, este mineral debe ser suministrado en fertilizantes, debido a que las formas de potasio presentes en mayor cantidad en la solución del suelo, no son asimilables por las plantas. Sin embargo ciertos microorganismos son capaces de solubilizar el potasio del suelo posibilitando a las plantas la asimilación de este mineral.

En la presente investigación se aisló e identificó microorganismos solubilizadores de Potasio a partir de muestras de suelo y raíces de cultivos de alcachofa de la localidad de La Remonta, cantón Cayambe, en medio Pikovskaya modificado. Se evaluó su capacidad solubilizadora por medio del diámetro del halo de solubilización obtenido en el medio mencionado, a las 24 y 48 horas de incubación. Se realizó un Análisis de Varianza (ADEVA. Un ejemplo bien conocido de una bacteria solubilizadora de potasio empleada en biofertilizantes es *Frateruria aurentia*, se ha identificado que esta puede actuar

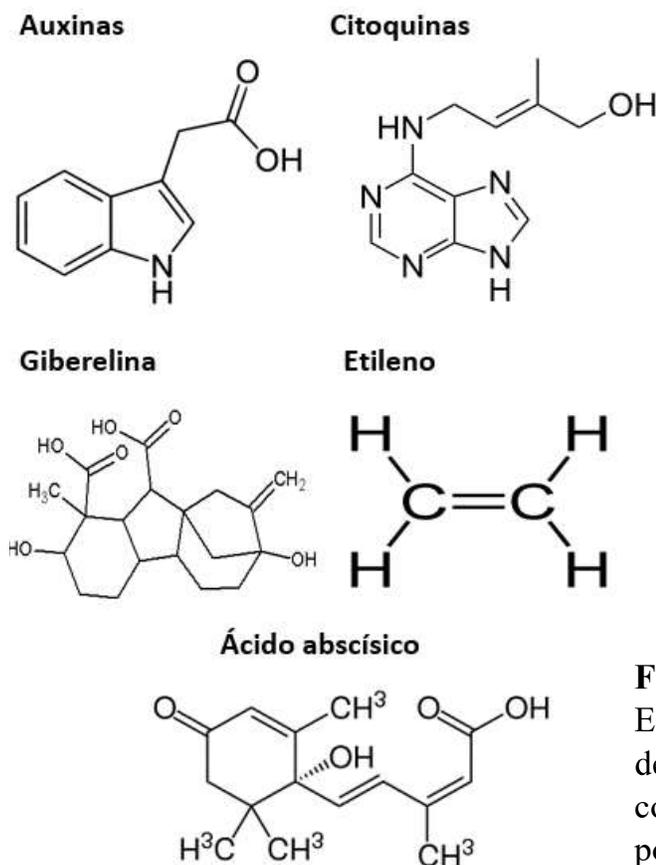
en cualquier tipo de suelo, en el área rizosférica. Durante su crecimiento este microorganismo moviliza el potasio hacia la planta, *F. aurentia* se desarrolla empleando carbono, azúcares, ácidos orgánicos y aminoácidos, que pueden ser del suelo o de exudados radiculares (Guevara G., 2010) y a pesar de que el suelo presente cantidades suficientes para satisfacer las necesidades de los cultivos, este mineral debe ser suministrado en fertilizantes, debido a que las formas de potasio presentes en mayor cantidad en la solución del suelo, no son asimilables por las plantas. Sin embargo ciertos microorganismos son capaces de solubilizar el potasio del suelo posibilitando a las plantas la asimilación de este mineral.

En la presente investigación se aisló e identificó microorganismos solubilizadores de Potasio a partir de muestras de suelo y raíces de cultivos de alcachofa de la localidad de La Remonta, cantón Cayambe, en medio Pikovskaya modificado. Se evaluó su capacidad solubilizadora por medio del diámetro del halo de solubilización obtenido en el medio mencionado, a las 24 y 48 horas de incubación. Se realizó un Análisis de Varianza (ADEVA.

- **PRODUCCIÓN DE FITOHORMONAS**

La mayoría de los microorganismos del suelo puede producir moléculas promotoras del crecimiento vegetal

tales como auxinas (ácido indolacético, AIA), citoquinas, giberelinas, etileno, ácido abscísico y enzimas (Fig. 3).



**Figura 3.**  
Estructura molecular de fitohormonas comunes producidas por BPCV

Varias especies de RPCV pertenecientes a los géneros *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Xanthomonas*, *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Alcaligenes*, *Enterobacter*, *Klebsiella* y *Acetobacter*, y también las especies *B. pumilus*, *B. licheniformis* y *Paenibacillus polymyxa*, poseen la capacidad para excretar fitohormonas. De manera similar, las cepas de bacterias púrpuras fototróficas asociadas a las plantas, *Methylobacterium sp.* y diferentes especies bacterianas tales como *Proteus mirabilis*, *P. vulgaris*, *K. pneumoniae*, *B. megaterium*, *B. cereus* y *E. coli*, se han identificado como promotoras del

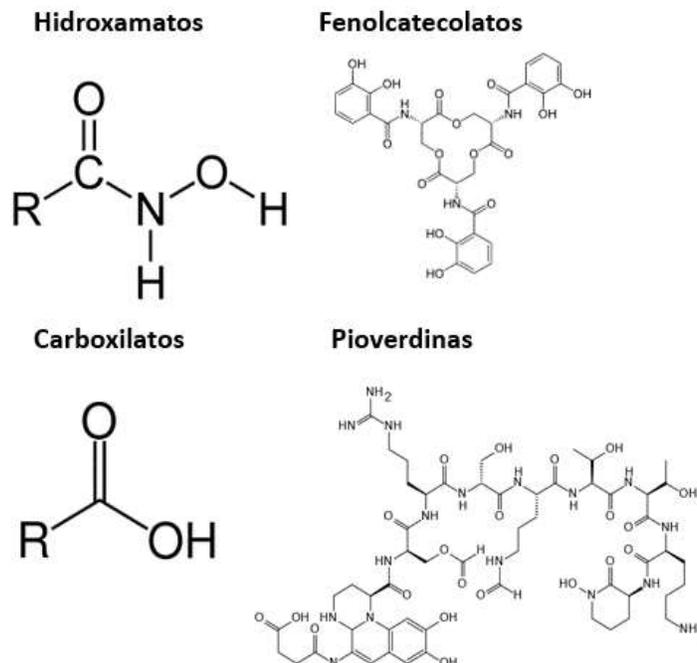
crecimiento vegetal (Chatzipavlidis, Kefalogianni, Venierakia, & Wilhelm, 2013). Los microorganismos capaces de producir ácido indol-3-acético (AIA) en presencia de triptófano o peptona como precursor son: *Erwinia herbicola*, *Bradyrhizobium*, *Klebsiella* y *Enterobacter*, *A. tumefaciens*, *P. syringae*, *P. putida*, *P. fluorescens*, *Rhizobium spp.*, *Bradyrhizobium spp.* y *Azospirillum*. En el estudio desarrollado por Carcaño Montiel, se aislaron 43 cepas de *Azospirillum spp.* y 50 cepas de *Klebsiella spp.* de la rizosfera, rizoplano, raíz estéril, tallo y semilla de las plantas de maíz y teocinte, todas las cepas

sintetizaron diferentes proporciones de sustancias reguladoras del crecimiento vegetal. La fitohormona más importante producida por *Azospirillum* y *Klebsiella* es la auxina (AIA), la cual causa cambios morfológicos en la raíz y, además, se ha relacionado con la absorción de minerales (Carcaño et al., 2006).

## PRODUCTORES DE SIDERÓFOROS

El hierro (Fe) es un micronutriente esencial de las plantas ya que sirve como un cofactor de muchas enzimas con actividad redox. También es importante para las rizobacterias, ya que tiene un papel dominante en la fijación y asimilación de nitrógeno. Una gran parte del hierro que se encuentra en los suelos es insoluble, convirtiéndose en un factor limitante para el crecimiento de las plantas, incluso en suelos que poseen altas concentraciones de dicho elemento. En condiciones fisiológicas el hierro

puede existir en forma ferrosa ( $Fe^{2+}$ ) o en la forma férrica ( $Fe^{3+}$ ). Es oxidado rápidamente de  $Fe^{2+}$  a  $Fe^{3+}$  en presencia de oxígeno y a un pH neutro forma hidróxidos insolubles como silicatos de ferromagnesio, óxidos e hidróxidos de hierro los cuales son muy poco asimilables por los sistemas biológicos (Krewulak & Vogel, 2008). Los sideróforos pueden quelar y solubilizar el hierro con una alta afinidad y extraerlo de muchos complejos minerales y orgánicos (Wandersman & Delepelaire, 2004), estos compuestos quelantes son sintetizados principalmente por bacterias Gram negativas, hongos, algas y algunas plantas donde se denominan fitosideróforos (Crosa & Walsh, 2002). Los sideróforos son clasificados en cuatro grupos (hidroxamatos, fenolcatecolatos, carboxilatos y pioverdinas) basados en su estructura, en los grupos funcionales que ligan hierro y en los tipos de ligandos (**Fig 4**).



**Figura 4.** Estructura molecular de los grupos de sideróforos producidos por BPCV.

Se ha identificado que casi todos los sideróforos contienen un ligando al ácido hidroxámico, catecol o ácido hidroxicarboxílico. Algunos sideróforos son más eficientes para quelar el hierro y se relaciona con la variedad de sustratos que pueden usar (Crosa & Walsh, 2002). Cientos de ellos han sido identificados en microorganismos cultivables y algunos utilizan una gran variedad de sideróforos mientras que otros son específicos de la especie (Crowley, 2006). La actividad promotora del crecimiento vegetal de las bacterias mediada por sideróforos se asocia con la supresión de patógenos de la raíz por la exclusión competitiva, la síntesis de sideróforos por este grupo no permite que el hierro esté disponible para otros microorganismos que carecen de este sistema de asimilación  $Fe^{3+}$ -sideróforo (Compant, Duffy, Nowak, Clément, & Barka, 2005) o pueden actuar por sí solos como activadores de los sistemas de resistencia sistémica inducida en plantas (Ran, Li, Wu, van Loon, & Bakker, 2005).

## **INTERCAMBIO DE SEÑALES ENTRE RAÍCES DE PLANTAS Y BPCV**

### **• HORMONAS VEGETALES PRODUCIDAS POR BPCV**

Las fitohormonas son actores clave en la regulación del crecimiento y desarrollo de las plantas, también funcionan como señales moleculares en respuesta a factores ambientales que de otro modo limitan el crecimiento de las plantas o se

vuelven letales cuando no se controlan (Fahad et al., 2015). Se sabe que muchas bacterias de la rizosfera excretan hormonas para la absorción de la raíz o manipulan el equilibrio hormonal en las plantas para impulsar el crecimiento y la respuesta al estrés. Muchas BPCV pueden producir auxinas (Gupta, Singh, Kumar, Kumar Shehi, & Singh, 2015) para ejercer efectos particularmente fuertes sobre el crecimiento de las raíces (C. Kumar & Saraf, 2015a) y su arquitectura (Vacheron et al., 2013). El ácido indol-3-acético (AIA) es la auxina más estudiada producida por BPCV, esta molécula está involucrada en las interacciones planta-microorganismo (IM, ZK, & I., 2015). La función del AIA exógeno depende de los niveles de AIA endógeno en las plantas. A concentraciones óptimas de esta hormona en plantas, la aplicación de AIA bacteriana puede tener efectos neutros, positivos o negativos en el crecimiento de estas (Spaepen & Vanderleyden, 2011). Se ha demostrado que las BPCV que producen auxinas provocan cambios transcripcionales en los genes relacionados con la hormona, la defensa y la pared celular (Spaepen & Vanderleyden, 2011), inducen raíces más largas, aumentan la biomasa de las raíces, disminuyen los estomas (tamaño y densidad) (Llorente, Alasia, & Larraburu, 2016), y activan los genes de respuesta de auxina que mejoran el crecimiento de las plantas (Ruzzi & Aroca, 2015). Muchas BPCV producen citoquinas y giberelinas (Gupta et al., 2015; Wani, Kumar, Shriram, & Sah,

2016), pero el mecanismo bacteriano de síntesis de hormonas y su papel en las plantas aún no se comprenden completamente (Kang et al., 2015). Algunas cepas de BPCV pueden promover la producción de cantidades relativamente grandes de giberelinas con variados efectos, por ejemplo, aumentar el crecimiento de brotes de las plantas (C. Kumar & Saraf, 2015b), interaccionar con auxinas presentes alterando la arquitectura de la raíz (Vacheron et al., 2013), y finalmente, incrementando la producción de exudados en la raíz de las plantas cuyo efecto es el aumento de BPCV en la región rizosférica (Ruzzi & Aroca, 2015).

Otra ejemplificación es la acción del etileno, hormona gaseosa, activa a concentraciones extremadamente bajas (0,05 mL/L), conocida como la “hormona del estrés”, se ha identificado que su concentración se dispara en eventos de estrés tanto abiótico como biótico. La acumulación de etileno puede aumentar la tolerancia de algunas plantas o exacerbar los síntomas de respuesta al estrés y a la senescencia (Morgan & Drew, 1997). La función de las BPCV se ha estudiado tanto en condiciones de estrés y no estrés, identificando que en presencia del etileno proporcionan una mayor estimulación del crecimiento en condiciones estresantes, por ejemplo, bajo estrés por sequía (Rubin, van Groenigen, & Hungate, 2017). Se ha identificado que algunas BPCV secretan 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC) desaminasa o ACC desaminasa

que reduce la producción de etileno en las plantas (Vejan, Abdullah, Khadiran, Ismail, & Nasrulhaq Boyce, 2016), por lo que muchos estudios han demostrado una mayor tolerancia al estrés en plantas a través de la inoculación de BPCV que producen esta enzima (Backer et al., 2018; Heydarian et al., 2016).

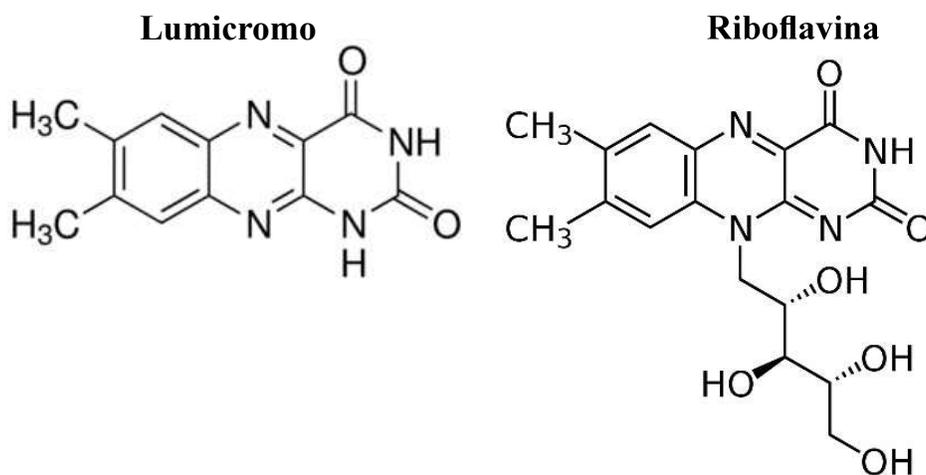
- **OTRAS MOLÉCULAS DE SEÑAL DE MICROORGANISMO A PLANTA**

Una amplia gama de metabolitos secundarios y compuestos orgánicos volátiles (COV) producidos por bacterias pueden mejorar la tolerancia al estrés y/o estimular el crecimiento en las plantas. Por ejemplo, las poliaminas desempeñan importantes funciones fisiológicas y protectoras en las plantas. *B. megaterium* BOFC15 segrega una poliamina, la espermidina, e induce la producción de poliaminas en *Arabidopsis*, lo que resulta en un aumento de la biomasa, una arquitectura radicular alterada y una capacidad fotosintética elevada. En este estudio se identificó que las plantas inoculadas mostraron una mayor tolerancia a la sequía y al contenido de ácido abscísico (ABA) bajo estrés hídrico inducido por Polietilen glicol (PEG) (Mabood, Zhou, & Smith, 2014).

Una gama de BPCV produce HCN, que puede controlar el nivel de microorganismos perjudiciales en la rizosfera (A. Kumar et al., 2015). Los

COV producido por BPCV estimula el crecimiento de las plantas, lo que resulta en un aumento de la biomasa de los brotes y mejora la resistencia al estrés (Ruzzi & Aroca, 2015). Los microorganismos del fitomicrobioma también afectan las actividades de los demás a través de compuestos de

señal (Massalha, Korenblum, Tholl, & Aharoni, 2017). Estas señales equivalen a hormonas del holobionte, por ejemplo, el lumicromo y la riboflavina pueden actuar como compuestos de señal de microorganismo a planta capaces de estimular el crecimiento (Fig 5).

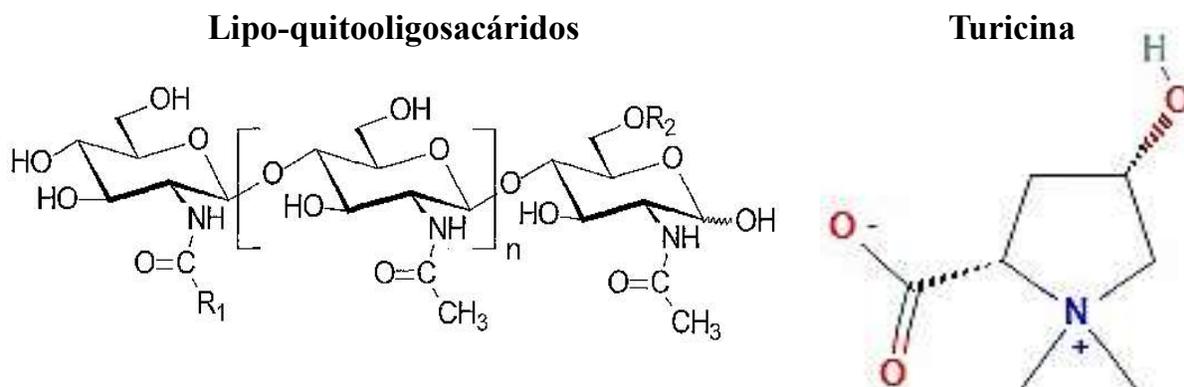


**Figura 5.** Estructura molecular de lumicromo y riboflavina, promotoras de crecimiento vegetal producidas por BPCV.

Ambos compuestos pueden causar alteraciones significativas en el desarrollo de la planta; el lumicromo puede acelerar la aparición de las hojas (desarrollo más rápido) y la expansión de las hojas (crecimiento mejorado). Estas moléculas, adicionalmente, puede aumentar la altura de la planta y el área general de la hoja, lo que resulta en una mejor producción de biomasa tanto en

monocotiledóneas como dicotiledóneas (Dakora, Matiru, & Kanu, 2015).

Se ha demostrado que los compuestos de señal de microorganismo a planta (p. Ej., Lipo-quitoooligosacáridos - LCO y turicina) aumentan el crecimiento de las plantas para diversas especies, particularmente cuando estas crecen en condiciones de estrés (**Fig 6**) (Zipfel & Oldroyd, 2017).



**Figura 6.** Estructura molecular de Lipo-quitooligosacáridos y turicina, promotoras de crecimiento vegetal producidas por BPCV.

- **EXUDADOS DE RAÍZ  
COMO SEÑALES DE PLANTA  
A MICROORGANISMO**

Las secreciones de las plantas ejercen un control considerable sobre los microorganismos con los que se asocian (Massalha et al., 2017); incluso las diferencias simples de genotipo dentro de una especie de planta pueden tener efectos significativos (Winston et al., 2014). Parte de este control es el resultado de señales que son liberadas desde las raíces al suelo circundante (Smith, Gravel, & Yergeau, 2017), comenzando cuando la semilla está embebiendo y germinando, luego cuando las raíces están creciendo y finalmente cuando las plantas son senescentes (Nelson, 2018). La variación en la exudación de la raíz (tiempo, cantidad y/o constituyentes) proporciona un mecanismo por el cual las plantas pueden manipular la composición y la abundancia de su microbiota asociada a la raíz (Bais, Weir, Perry, Gilroy, & Vivanco, 2006). Se ha reportado que los exudados

consisten principalmente en azúcares, aminoácidos y ácidos orgánicos que están presentes en altas concentraciones en el citoplasma de la planta, pero también incluyen cantidades más pequeñas de metabolitos secundarios complejos como flavonoides, terpenos y compuestos fenólicos que pueden atraer microorganismos específicos a la rizosfera (Musilova, Ridl, Polivkova, Macek, & Uhlik, 2016). También se ha sugerido que la exudación de las moléculas de señal de ácido jasmónico y ácido salicílico en la rizosfera puede estar involucrada en la interacción entre las raíces y los microorganismos durante los eventos iniciales de colonización (Doornbos, Geraats, Kuramae, Van Loon, & Bakker, 2011). La exudación de la raíz está genéticamente regulada y, por lo tanto, puede dar forma a distintas comunidades de rizobacterias para diferentes genotipos de plantas, lo que resulta en exudados muy variables entre especies de estas, tipos de plantas individuales dentro de la misma especie, en diferentes etapas de desarrollo de la

planta, condiciones de crecimiento e interacciones bióticas (Backer et al., 2018; Kristin & Miranda, 2013).

## MICROBIOMA DE PLANTAS Y GENÓMICA DE BPCV

La investigación de la relación planta-bacteria se ha expandido rápidamente junto con la comprensión de que el microbioma puede tener implicaciones de gran alcance en la salud, el desarrollo y la productividad de la planta (Mayak, Tirosh, & Glick, 2004; Niu, Paulson, Zheng, & Kolter, 2017). En gran medida la sorprendente reducción de los costos de secuenciación de ADN ha llevado a la creación de colecciones de genoma bacteriano a gran escala. Actualmente, cientos de conjuntos de datos genómicos públicos de aislados bacterianos asociados a plantas, células individuales y metagenomas están disponibles cada año. Los genomas de aislamientos bacterianos de alta calidad se pueden comparar para identificar genes candidatos y vías que se correlacionan con un fenotipo de interés dado, como la asociación con un nicho específico, la virulencia o un rasgo fenotípico beneficioso. A continuación, se describen de manera general algunos de los genomas de microorganismos promotores de crecimiento vegetal de los que se tienen referencia.

- *Pantoea agglomerans* cepa UAEU18, este es un microorganismo con un genoma circular único sin espacios de 4.040.629 pb, con un

contenido de GC del 55,5% y tres plásmidos (plásmido 1, 513.383 pb; contenido de GC, 53,6%; plásmido 2, 86.850 pb; contenido de GC, 54,2%; plásmido 3, 184.488 pb; contenido de GC, 52,1%). La anotación del genoma dio como resultado 4.556 modelos de genes (secuencias de ADN codificantes (CDS), 4.360; ARNr, 22; ARNt, 80; ARN no codificante [ncRNA], 15; pseudogenes, 79) (Alkaabi et al., 2020).

- Los datos para *B. paralicheniformis* corresponden a un borrador de la secuencia del genoma, que presentó ~ 4,5 millones de pb y 45,5% de contenido de GC. La anotación reveló que este microorganismo contiene genes relacionados con la respuesta al estrés osmótico y oxidativo, así como a la biosíntesis de auxina. Adicionalmente, la presencia de genes implicados en la biosíntesis de lipopéptidos y antibióticos. Se identificó que este microorganismo es halófilo tolerando hasta 91% de salinidad, además de producir  $28,8 \pm 0,9$   $\mu\text{g/mL}$  de indol. Específicamente, la cepa TRQ65 mostró inhibición del crecimiento (zona de inhibición de  $1,6 \pm 0,4$  cm) contra el agente causal de la mancha de trigo, *Bipolaris sorokiniana*.

Estos hallazgos proporcionan información para futuros estudios agrícolas de esta cepa (Valenzuela-Ruiz et al., 2019).

- El genoma de *Hartmannibacter diazotrophicus* contiene un cromosoma circular (5.327.443 pb) que comprende 4.868 secuencias codificantes (CDS) y un elemento extracromosomal circular designado como HDIAp1 (122.332 pb) con 113 CDS. La clasificación en las 21 familias de COG (grupos de proteínas ortólogas) dio como resultado 3.999 (82,1%) y 89 (78,8%) de CDS del cromosoma y el plásmido, respectivamente. En este genoma se identificaron dos copias de los genes de ARN ribosómico LSU (subunidad ribosomal grande) y SSU (subunidad ribosomal pequeña) y 51 genes de ARNt que representan a los 20 aminoácidos (Suarez et al., 2019).
- El genoma *Serratia marcescens* tiene 5 Mb, ensamblados en 17 andamios que comprenden 4.662 genes (4.528 codifican proteínas). No se identificaron plásmidos. *S. marcescens* se coloca filogenéticamente dentro de un clado compuesto casi exclusivamente por cepas no clínicas. El genoma alberga una isla genómica transferida horizontalmente involucrada en la producción de antibióticos, la resistencia a los antibióticos y la defensa anti-fagos a través de una nueva proteína similar a la ribosiltransferasa ADP y la posible modificación del ADN por una base de deazapurina, lo que probablemente contribuya a su competitividad contra otras bacterias (Matteoli et al., 2018).
- La anotación de *Enterobacter cloacae* SBP-8 y su bosquejo de secuencia genómica aislado de la rizosfera de *Sorghum bicolor* L. consiste en un cromosoma (4.854.065 pb) y un plásmido (85.398 pb). A partir de esta secuencia, se identificaron los genes que codifican las propiedades promotoras del crecimiento de las plantas, como la ACC desaminasa, la solubilización de fosfato, la producción de sideróforos y AIA. También se identificaron los genes que codifican las diferentes funciones requeridas para la colonización, incluida la motilidad, la quimiotaxis, la adherencia y los sistema de secreción (I, II, IV, VI) (Singh, Nalwaya, & Jha, 2017).
- La cepa UW4 de *Pseudomonas* sp., ha mostrado actividad promotora en presencia de diferentes tensiones ambientales, como inundaciones, frío, sequía, altas concentraciones de sal, metales pesados y fitopatógenos. Su secuencia genómica contiene un solo cromosoma circular de 6.183.388 pb con un 60,05% de contenido GC. Este codifica para 5.423 secuencias de proteínas predichas que ocupan el 87,2% del genoma. Para este se predijeron 19 islas genómicas (IG) y se identificaron 31 secuencias de inserción putativas completas. En su genoma se identificaron secuencias relacionadas con su actividad promotora del crecimiento vegetal, por ejemplo, biosíntesis de AIA y acetoína, producción de trehalosa

y sideróforos y solubilización de fosfato. Además, también se observaron genes que contribuyen a la aptitud ambiental, incluidos los genes responsables de la resistencia a metales pesados como el níquel, cobre, cadmio, zinc, molibdato, cobalto, arseniato y cromato (Duan, Jiang, Cheng, Heikkila, & Glick, 2013).

- El genoma de *Bacillus* sp. consiste en un solo cromosoma circular de 4.120.406 pb con 43,9% de contenido de GC, con un total de 4.240 secuencias codificantes de proteínas, 10 operones de rRNA (puede existir polimorfismo) y 86 tRNA. El genoma incluye los genes *alsS*, *alsD*, *acoA* y *acoB* para la síntesis de acetoina y butanodiol, responsables de su actividad promotora de crecimiento vegetal. La cepa JS tiene genes relacionados con la antibiosis que pueden codificar sintetasa peptídica no ribosómica (SPNR), policétido sintasas (PS) y enzimas que sintetizan bacteriocinas. El análisis del genoma respalda la observación experimental de promoción de crecimiento de las plantas y demuestra que este microorganismo posee potencial para ser utilizado como agente de biocontrol, equipado con una variedad de compuestos bioactivos (Song et al., 2012).
- El borrador del genoma de *E. cloacae* cepa GS1 tiene una longitud de

4.500.707 pb con un contenido de GC del 55,5%, para este se predijeron un total de 4.683 genes distribuidos en 548 subsistemas metabólicos junto con 119 regiones de codificación de ARN. Se identificó que contiene genes vitales para motilidad, quimiotaxis, adhesión, biosíntesis de polisacáridos y formación de biopelículas, requeridos en varias etapas de la colonización de la raíz. *E. cloacae* GS1 contiene siete beta-lactamasas predichas, determinantes de resistencia al ácido fusárico y mecanismos de producción y absorción de enterobactina, que podrían ayudar en la competencia contra la microbiota del suelo. La existencia de vías para la síntesis de factores de alargamiento de la raíz como el AIA, el 2,3-butanodiol y los ácidos orgánicos solubilizadores de fosfato se correlaciona con la capacidad promotora del crecimiento, todos estos factores hacen a este microorganismo un bioinoculante exitoso (Shankar, Ponraj, Ilakiam, Rajendhran, & Gunasekaran, 2012). La secuencia genómica del microorganismo endófito *Enterobacter* sp. cepa 638 está constituida por un cromosoma de 4.518.712 pb y un plásmido de 157.749 pb (pENT638-1). La anotación del genoma y la genómica comparativa permitieron la identificación de un conjunto extendido de genes específicos para la adaptación al nicho vegetal de esta bacteria. Esto incluye genes

que codifican proteínas putativas involucradas en la supervivencia en la rizosfera (para hacer frente al estrés oxidativo o la absorción de nutrientes liberados por las raíces de las plantas), adhesión a la raíz (pili, adhesión, hemaglutinina, biosíntesis de celulosa), colonización / establecimiento dentro de la planta (quimiotaxis, flagelos, celobiose fosforilasa), protección de la planta contra infecciones fúngicas y bacterianas (producción de sideróforos y síntesis de los compuestos antimicrobianos 4-hidroxibenzoato y 2-feniletanol), y mejor crecimiento y desarrollo del álamo a través de la producción de las fitohormonas ácido indol 3-acético, acetoína y 2,3-butanodiol (Taghavi et al., 2010).

Finalmente, *Bacillus subtilis* fue el primer microorganismo promotor de crecimiento vegetal secuenciado para este se identificó un genoma tiene un tamaño de 4,2 Mbp y que comprende 4100 genes que codifican proteínas (Wipat & Harwood, 1999).

### **Acción de las BPCV en la protección de cultivos**

Múltiples enfermedades causadas principalmente por plagas reportadas y no reportadas, deterioran o devastan cultivos (Bebber et al., 2019). Actualmente, este ha sido un tema relevante que busca alternativas de protección que promuevan la

agricultura sostenible. La capacidad de biocontrol de las bacterias para promover indirectamente el crecimiento de las plantas ha sido fuente de considerable interés, tanto en términos de (i) desarrollar una comprensión de algunos de los mecanismos subyacentes utilizados por las bacterias de biocontrol y (ii) utilizar estas bacterias comercialmente en lugar de productos químicos. A continuación, se describen algunas de las actividades en las cuales las BPCV además de su acción como promotoras de crecimiento vegetal, también trabajan en la protección de los cultivos sobre los cuales se aplican (Sharma et al., 2013).

- **PRODUCCIÓN DE ANTIBIÓTICOS Y ENZIMAS HIDROLÍTICAS.**

La síntesis de una variedad de antibióticos diferentes es el rasgo de las BPCV que se asocia con mayor frecuencia con la capacidad de este grupo para prevenir la proliferación de patógenos de plantas (generalmente hongos) (Mazurier, Corberand, Lemanceau, & Raaijmakers, 2009). Muchos de estos antibióticos junto con su especificidad y modo de acción se han estudiado en detalle, y algunas de estas cepas de biocontrol se han comercializado. Con el fin de evitar el desarrollo de resistencias a los antibióticos producidos por estas bacterias algunos investigadores han utilizado cepas de biocontrol que sintetizan cianuro de hidrógeno, así como uno o más antibióticos. Este

enfoque es efectivo ya que, aunque el cianuro de hidrógeno puede no tener mucha actividad de biocontrol por sí mismo, parece actuar de forma sinérgica con los antibióticos sintetizados por las bacterias. Por otro lado, algunas bacterias de biocontrol producen enzimas como quitinasas, celulasas, 1,3 beta-glucanasas, proteasas y lipasas que pueden lisar una porción de las paredes celulares de muchos hongos patógenos (Hoster, Schmitz, & Rolf, 2005). Se ha identificado que las BPCV que sintetizan una o más de estas enzimas tienen actividad de biocontrol contra una variedad de hongos patógenos, incluyendo *Botrytis cinerea*, *Sclerotium rolfsii*, *Fusarium oxysporum* (Ajit, Verma, & Shanmugam, 2006), *Phytophthora* spp., *Rhizoctonia solani* y *Pythium ultimum* (Frankowski et al., 2001; Kim, Jung, Kim, & Park, 2008). De acuerdo a este mecanismo, Muniroh reporta *in vitro* el control biológico llevado a cabo por *P. aeruginosa* y *T. asperellum*, sobre *Ganoderma boninense* (especie de hongo causal de podredumbre basal del tallo en cultivo de palma de aceite) en un porcentaje superior del 70% (Muniroh, Nusaibah, Vadamalai, & Siddique, 2019), lo que fue atribuido a la producción de las enzimas, quitinasa, celulasa y glucanasa, (Gajera, Bambharolia, Patel, Khatrani, & Goalkiya, 2012; Muniroh et al., 2019). Otra de las estrategias de biocontrol en la que intervienen enzimas es la que utilizan los microorganismos del género *Enterobacter* y algunas especies como *Clostridium bifermentus*; los cuales logran el control de nematodos

rompiendo su pared cuticular, penetrándolo y reproduciéndose en el interior haciendo de esta manera efectiva la eliminación de este por falta de absorción de nutrientes (Kumari, 2017; Mampallil, Faizal, & Anith, 2017).

#### • DEFICIENCIA DE HIERRO

Algunas cepas bacterianas que no emplean ningún otro medio de biocontrol pueden actuar en este sentido utilizando los sideróforos que producen, evitando con estos que algunos fitopatógenos adquieran una cantidad suficiente de hierro, limitando así su capacidad de proliferar (Dowling & Sexton, 1996). Se ha sugerido que este mecanismo es efectivo porque las BPCV producen sideróforos que tienen una afinidad mucho mayor por el hierro que los patógenos fúngicos (Schippers, Bakker, & Bakker, 1987). Es importante aclarar que el crecimiento de las plantas generalmente no se ve afectado por el agotamiento del hierro en la rizosfera causado en este proceso de biocontrol por BPCV ya que las plantas pueden crecer a concentraciones de hierro mucho más bajas que los microorganismos (Sullivan & Gara, 1992). Además, muchas plantas pueden unirse, absorber y luego utilizar el complejo de hierro-sideróforo del agente causal del biocontrol (Bar-Ness, Chen, Hadar, Marschner, & Römheld, 1991; Wang, Brown, Crowley, & Szaniszlo, 1993).

Diferentes estudios han demostrado el efecto de los sideróforos como estrategia de biocontrol, por ejemplo, algunos

estudios han incluido el uso de mutantes que eran defectuosos en la producción de sideróforos y encontraron que estas cepas eran menos efectivas que las cepas de tipo silvestre para proteger las plantas contra los hongos patógenos (Buysens et al., 1996). Actualmente, se reportó que aislamientos bacterianos del género *Bacillus* asociados naturalmente a la planta de tomate demostraron capacidad inhibitoria hacia cuatro patógenos fúngicos de importancia en este cultivo, confirmándose que uno de los mecanismos era la producción de sideróforos quelantes de hierro (Amaresan, Jayakumar, Kumar, & Thajuddin, 2019). Por otro lado, en un estudio se reportó que los mutantes superproductores de sideróforos eran más efectivos en la protección de las plantas contra los hongos patógenos (Vandenbergh & Gonzalez, 1984).

- **ETILENO**

Como se describió anteriormente, una forma de disminuir el daño a las plantas causado por el estrés generado por una amplia gama de fitopatógenos es disminuir la respuesta de etileno de estas (B.R Glick & Bashan, 1997). La forma más sencilla de hacer esto es tratar las plantas (generalmente se tratan las raíces o las semillas) con BPCV que contienen ACC desaminasa (B. R Glick, Penrose, & Li, 1998). Hasta la fecha, se ha demostrado que esta estrategia, en experimentos en invernaderos y cámaras de crecimiento, reduce el daño a las

plantas de pepino, papa, ricino, tomate, zanahoria y soja (Hao, Charles, & Glick, 2011; Husen, Wahyudi, & Suwanto, 2011; Toklikishvili, Dandurishvili, & Tediashvili, 2010). Es importante destacar que estos estudios han probado diferentes fitopatógenos, incluidos *Pythium ultimum*, *Fusarium oxysporum*, *Erwinia carotovora*, *Agrobacterium tumefaciens*, *Agrobacterium vitis*, *Sclerotium rolfsii* y *Rhizoctonia solani*. Además, se ha reportado que las plantas transgénicas que expresan una ACC desaminasa bacteriana están protegidas a un nivel significativo contra el daño de varios fitopatógenos (Lund, Stall, & Klee, 1998; Robison et al., 2001).

- **COMPETENCIA**

Se conoce que la competencia entre microorganismos patógenos y no patógenos, del grupo de las BPCV, pueden limitar la incidencia y gravedad de la enfermedad; el mecanismo sugerido para esta actividad se basa en colonizar rápidamente las superficies de las plantas y utilizar la mayoría de los nutrientes disponibles, lo cual dificulta el crecimiento de los patógenos. Por ejemplo, en una serie de experimentos, los investigadores demostraron que el tratamiento de plantas de tomate con la bacteria de la hoja *Sphingomonas* sp. prevenía la infección por el patógeno bacteriano *Pseudomonas syringae* pv, evitando causar síntomas generalmente producidos por este (Innerebner, Knief, & Vorholt, 2011).

- **RESISTENCIA SISTÉMICA INDUCIDA**

Las BPCV pueden desencadenar un fenómeno en plantas conocido como resistencia sistémica inducida (RSI) (Ferreira et al., 2019) siendo esta fenotípicamente similar a la resistencia adquirida sistémica (RAS) la cual ocurre cuando las plantas activan sus mecanismos de defensa en respuesta a la infección por un agente patógeno (Pieterse, Leon-Reyes, Van der Ent, & Wees, 2009). Se ha establecido que las plantas positivas para RSI reaccionan más rápido y con mayor fuerza al ataque de patógenos induciendo rápidamente mecanismos de defensa. Se ha identificado que este tipo de respuesta no es dirigida a patógenos específicos, por el contrario, puede ser efectiva para controlar enfermedades causadas por diferentes patógenos. La RSI implica la señalización de ácido salicílico, jasmonato y etileno dentro de la planta, dichas hormonas estimulan las respuestas de defensa de esta a una variedad de patógenos (Verhagen et al., 2004). La RSI no requiere ninguna interacción directa entre la BPCV inductora de resistencia y el patógeno (Bakker, Pieterse, & van Loon, 2007). Además de las moléculas de señalización endógenas, se ha reportado que otras moléculas bacterianas actúan como señales que inducen esta respuesta, por ejemplo, la cadena lateral antigénica O del lipopolisacárido de la proteína de la membrana externa bacteriana, pioverdinas, quitina,  $\beta$ -glucanos,

proteínas flagelares y tensioactivos de lipopéptidos cíclicos.

- **RECOMBINACIÓN GENÉTICA**

La caracterización de metabolitos con acción pesticida es ampliamente encontrada en diferentes ambientes, por ejemplo, los genes asociados a la producción de “proteínas Cry” provenientes de *B. thuringiensis* han sido identificados y utilizados para la transformación genética de plantas (Mampallil et al., 2017) y otros microorganismos endófitos como las BPCV. Recientemente se ha logrado la transformación genética de microorganismos endófitos con el gen de la aglutinina (lectinas) de la planta *Pinellia ternata*, con lo cual se ha alcanzado un efecto de control significativo contra una amplia gama de plagas, sobre todo de insectos (Ogodo, 2020). Su mecanismo de acción se da desde la facilidad de la colonización de la bacteria recombinada en la planta que finalmente induce a la expresión del gen en el sistema vegetal con actividad pesticida (Zhang et al., 2011).

### **HOJA DE RUTA HACIA LA COMERCIALIZACIÓN**

A pesar de la comprensión limitada de las interacciones entre las BPCV y plantas, algunas de estas bacterias se utilizan comercialmente como complementos de la práctica agrícola (Lucy, Reed, & R. Glick, 2004). Las cepas de BPCV comercializadas

incluyen *Agrobacterium radiobacter*, *A. brasilense*, *A. lipoferum*, *Azotobacter chroococcum*, *B. fimus*, *B. licheniformis*, *B. megaterium*, *B. mucilaginosus*, *B. pumilus*, *Bacillus sp.* Sin embargo, los cultivos inoculados con BPCV representan solo una pequeña fracción de la práctica agrícola mundial actual. Para la comercialización más extensiva de las cepas descritas en este grupo, es necesario abordar una serie de problemas, entre los que se encuentran (Ferreira et al., 2019):

- La determinación de los rasgos que son más importantes para el funcionamiento eficaz y la posterior selección de cepas de BPCV con actividades biológicas apropiadas.
- La consistencia entre las agencias reguladoras en diferentes países con respecto a qué cepas se pueden liberar al medio ambiente y en qué condiciones las cepas genéticamente modificadas son adecuadas para el uso ambiental.
- Una mejor comprensión de las ventajas y desventajas del uso de bacterias rizosféricas versus endófitas.
- La selección de cepas de BPCV que funcionan de manera óptima en condiciones ambientales específicas (por ejemplo, aquellas que funcionan bien en suelos cálidos y arenosos versus organismos mejor adaptados a ambientes fríos y húmedos).

- El desarrollo de medios más efectivos para aplicar las BPCV a plantas en diversos entornos (por ejemplo, en el campo versus en el invernadero).
- Desarrollar una mejor comprensión de las posibles interacciones entre BPCV, micorrizas y otros hongos del suelo.

Las bioformulaciones de los productos para la promoción del crecimiento de las plantas, la fertilidad del suelo y la supresión de fitopatógenos ofrecen alternativas ecológicas a los agroquímicos convencionales (Arora & Mishra, 2016). Los productos agrícolas pueden desarrollarse sobre la base de inóculo vivo de una o varias especies o sobre la base de moléculas de señalización aisladas. En el caso de estos últimos, se pueden usar señales de microorganismo a planta, para efectos directos sobre estas, o incluso señales de planta a microorganismo con el fin de activar una producción mejorada de las primeras señales en el ambiente del suelo, suponiendo la presencia del microorganismo aquí. También se podrían usar señales de planta a microorganismo para controlar la composición del fitomicrobioma de manera beneficiosa para las plantas cultivadas.

El desarrollo de inoculantes basados en BPCV no está estrictamente definido, pero generalmente incluye los siguientes pasos:

1. Aislamiento de la bacteria de las raíces u otros tejidos vegetales.
2. Análisis de laboratorio y ambiente de crecimiento controlado.
3. Selección de campo para una variedad de cultivos, ubicaciones geográficas, fechas de siembra y tipos de suelo.
4. Evaluación de las posibles combinaciones de cepas y/o señales.
5. Consideración de las prácticas de gestión (por ejemplo, uso de agroquímicos y rotación).
6. Refinamiento del producto.
7. Experimentos que confirman la ausencia de efectos ecotoxicológicos.
8. Formulación de suministro del producto, por ejemplo, turba, polvo granular, líquido o humectable.
9. Registro y aprobación regulatoria del producto.
10. Producto disponible en el mercado.

## **PRODUCTOS COMERCIALES Y MERCADO MUNDIAL DE LAS BPCV**

Las BPCV son comercializadas en países como Alemania, Austria, Bélgica, Dinamarca, España, Francia, Finlandia, Italia, Lituania, Portugal, Países Bajos,

Reino Unido y Suiza (Mustafa, Kabir, Shabbir, & Batool, 2019). En la **tabla 2** se muestran algunas de las empresas que en la actualidad comercializan este tipo de productos, se indica el nombre comercial, el o los microorganismos que hacen parte de la fórmula, su uso y el tipo de cultivo al que está dirigido.

Los mercados de biofertilizantes y biopesticidas están segmentados según el tipo de producto, los ingredientes activos, el tipo de cultivo, la aplicación y la geografía. *Transparency Market Research* ha publicado un informe sobre el valor global del mercado de pesticidas, indicando que fue de U\$ 1,72 mil millones hasta 2014, y se espera que este alcance los 4,17 mil millones de dólares para el año 2023, (CAGR) en 9.9 %, entre 2015 y 2023. Se pronostica que la cuota de mercado de los biofertilizantes alcanzará U\$ 1,66 mil millones para 2022 y aumentará a una tasa compuesta anual del 13,2% durante los años 2015-2022 (Timmusk, Behers, Muthoni, Muraya, & Aronsson, 2017). El mercado actual de biofertilizantes representa aproximadamente el 5% del mercado total de fertilizantes químicos, este está dominado actualmente por microorganismos fijadores de nitrógeno, siendo este elemento el nutriente principal de las plantas. Adicionalmente, se estimó que el mercado global de bioplaguicidas en términos de ingresos valía aproximadamente 5 mil millones de dólares en 2011, y que es aproximadamente el 2,5% del mercado mundial de pesticidas químicos

(Marketsandmarkets, 2014; Timmusk et al., 2017; Yaish, Al-Lawati, Jana, Vishwas Patankar, & Glick, 2016).

**Tabla 2.** Productos de BPCV disponibles comercialmente

Nombre comercial	BPCV	Uso	Cultivo	Productor/país de origen
AMASE	<i>Pseudomonas azo- toformans</i>	Fitoestimulador	Pepino, lechuga, tomate, pimentón, berenjena, repollo y brócoli	<a href="https://www.bioagri.se/">https://www.bioagri.se/</a> Suecia
Cedomon Cerall Cedress	<i>Pseudomonas chlo- roraphis</i>	Biopesticida	Cebada, avena, Trigo Zanahoria, guisante	<a href="https://www.bioagri.se/">https://www.bioagri.se/</a> Suecia
Amnite A 100	<i>Azotobacter,</i> <i>Bacillus,</i> <i>Pseudomonas,</i> <i>Rhizobium,</i> <i>Chaetomium</i>	Biopesticida y biofertilizante	Pepino, tomate, lechuga, pimientos, flores ornamentales	<a href="https://www.cbiouk.com/">https://www.cbiouk.com/</a> Reino Unido
BioAtivo	Consorcio BPCV/ materia orgánica	Biofertilizante	Arroz, maíz, zanahoria, algodón	<a href="https://embrafos.com.br/">https://embrafos.com.br/</a> Brasil
BactoFil Cell	<i>Cellvibrio</i> <i>ostraviensis</i>	Biofertilizante	Maíz	<a href="https://agrobio.hu/hu/">https://agrobio.hu/hu/</a>
BactoFil Maíz	<i>Azospirillum</i> <i>brasilense,</i> <i>Pseudomonas</i> <i>fluorecens</i>	Fitoestimulador y biofertilizante	Maíz	<a href="https://agrobio.hu/hu/">https://agrobio.hu/hu/</a> Hungría
Compete Plus	<i>B. azotofixans,</i> <i>B. licheniformis, B.</i> <i>megaterium</i>	Biofertilizante	Cultivos de campo y plantas de vivero	<a href="https://www.planthealthcare.com/">https://www.planthealthcare.com/</a> USA
Inomix	<i>B. subtilis</i> <i>S. cerevisiae, A.</i> <i>vinelandii,</i> <i>R. leguminosarum</i>	Biofertilizante y fiotestimulado	Cereales	<a href="http://www.iabiotec.com/">http://www.iabiotec.com/</a> España

## CONCLUSIONES

La agricultura sostenible requiere el uso de estrategias para aumentar o mantener la tasa actual de producción de alimentos y que reduzcan a su vez el impacto ambiental y a la salud humana. La aplicación de BPCV se ha convertido en una alternativa a las tecnologías agrícolas convencionales. Estas intervienen en el crecimiento de las plantas directa o indirectamente; la promoción directa del crecimiento de las plantas con la asociación microbiana de interés implica principalmente, proporcionar a la planta un compuesto que es sintetizado por la bacteria o facilitar la absorción de ciertos nutrientes del medio ambiente. A su vez, la promoción indirecta del crecimiento de estas ocurre cuando las BPCV disminuyen o evitan los efectos nocivos de uno o

más organismos fitopatógenos. Dada la necesidad actual del establecimiento de sistemas agrícolas de alto rendimiento en materia de producción, como mejoras en cultivos y fertilidad del suelo para que sea sostenible, la investigación debe centrarse en el nuevo concepto de formulaciones microbianas orientadas al incremento de la salud y producción vegetal. En esta nueva era se deberá promover la presencia de biomoléculas, que creen un entorno único para que la interacción entre plantas y microorganismos, microbioma vegetal, sea la más adecuada. La investigación futura en biología de la rizosfera se basará en el desarrollo de enfoques moleculares y biotecnológicos para aumentar nuestro conocimiento de la vida en estas condiciones y lograr un manejo integrado de las poblaciones de microorganismos del suelo.

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Abd-Alla, M. H. (1994). Use of organic phosphorus by *Rhizobium leguminosarum biovar viceae* phosphatases. *Biology and Fertility of Soils*, 18(3), 216–218. <https://doi.org/10.1007/BF00647669>
- Ajit, N. S., Verma, R., & Shanmugam, V. (2006). Extracellular Chitinases of Fluorescent *Pseudomonads* Antifungal to *Fusarium oxysporum* f. sp. *dianthi* Causing Carnation Wilt. *Current Microbiology*, 52, 310–316.
- Alkaabi, A. S., Sudalaimuthuasari, N., Kundu, B., AlMaskari, R. S., Salha, Y., Hazzouri, K. M., ... Amiri, K. M. A. (2020). Complete Genome Sequence of the Plant Growth-Promoting Bacterium *Pantoea agglomerans* Strain UAEU18, Isolated from Date Palm Rhizosphere Soil in the United Arab Emirates. *Microbiology Resource Announcements*, 9(17). <https://doi.org/10.1128/MRA.00174-20>
- Amaresan, N., Jayakumar, V., Kumar, K., & Thajuddin, N. (2019). Microbial Pathogenesis Biocontrol and plant growth-promoting ability of plant-associated bacteria from tomato (*Lycopersicon esculentum*) under field condition. *Microbial Pathogenesis*, 136(September 2018), 103713. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2019.103713>
- Antonella Di Benedetto, N., Rosaria Corbo, M., Campaniello, D., Pia Cataldi, M., Bevilacqua, A., Sinigaglia, M., & Flagella, Z. (2017). The role of Plant Growth Promoting Bacteria in improving nitrogen use efficiency for sustainable crop production: a focus on wheat. *AIMS Microbiology*, 3(3), 413–434. <https://doi.org/10.3934/microbiol.2017.3.413>
- Arora, N., & Mishra, J. (2016). Prospecting the roles of metabolites and additives in future bioformulations for sustainable agriculture. *Applied Soil Ecology*, 107, 405–407. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.05.020>
- Backer, R., Rokem, J. S., Ilangumaran, G., Lamont, J., Praslickova, D., Ricci, E., ... Smith, D. L. (2018). Plant growth-promoting rhizobacteria: Context, mechanisms of action, and roadmap to commercialization of biostimulants for sustainable agriculture. *Frontiers in Plant Science*, 871(October), 1–17. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01473>
- Bais, H. P., Weir, T. L., Perry, L. G., Gilroy, S., & Vivanco, J. M. (2006). THE ROLE OF ROOT EXUDATES IN RHIZOSPHERE INTERACTIONS WITH PLANTS

AND OTHER ORGANISMS. *Annual Review of Plant Biology*, 57(1), 233–266.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105159>

Bakker, P. A., Pieterse, C. ., & van Loon, L. C. (2007). Induced systemic resistance by fluorescent *Pseudomonas* spp. *Phytopathology*, 97(2), 239–243.

Bar-Ness, E., Chen, Y., Hadar, Y., Marschner, H., & Römheld, V. (1991). Siderophores of *Pseudomonas putida* as an iron source for dicot and monocot plants.

Bebber, D. P., Field, E., Heng, G., Mortimer, P., Holmes, T., & Gurr, S. (2019). Many unreported crop pests and pathogens are probably already present. *BioRxiv Preprint First Posted Online*. <https://doi.org/https://doi.org/10.1101/519223>

Bernal, L. M. (2009). *Aislamiento de microorganismos solubilizadores de p (psm) de las raíces de vanilla sp.* Pontificia Universidad Javeriana. Retrieved from <https://repository.javeriana.edu.co/handle/10554/8429?locale-attribute=it>

Blanco, F. A., & Salas, E. A. (1997). Micorrizas en la agricultura: contexto mundial e investigación realizada en costa rica. *Agronomía Costarricense*, 21(1), 55–67.

Buysens, S., Heungens, K., Poppe, J., & Hofte, M. (1996). Involvement of Pyochelin and Pyoverdin in Suppression of Pythium-Induced Damping-Off of Tomato by *Pseudomonas Aeruginosa* 7NSK2. *Applied and Environmental Microbiology*, 62(3), 865–871.

Carcaño, M., Ferrera, R., Péres, J., Molina, J., & Bashan, Y. (2006). Nitrogenase Activity , Production of Phytohormones , Siderophores and Antibiosis in Strains of. *Terra Latinoamericana*, 24, 493–502.

Chatzipavlidis, I., Kefalogianni, I., Venierakia, A., & Wilhelm, H. (2013). Status and Trends of the Conservation and Sustainable Use of Microorganisms in Agroindustrial Processes, (64), 1–144. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.29.062403.102203>

Chauhan, H., Bagyaraj, D. J., Selvakumar, G., & Sundaram, S. P. (2015). Novel plant growth promoting rhizobacteria-Prospects and potential. *Applied Soil Ecology*, 95, 38–53. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.05.011>

Compant, S., Duffy, B., Nowak, J., Clément, C., & Barka, E. A. (2005). Use of Plant Growth-Promoting Bacteria for Biocontrol of Plant Diseases: Principles,

- Mechanisms of Action, and Future Prospects. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(9), 4951–4959. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.9.4951-4959.2005>
- Crosa, J. H., & Walsh, C. T. (2002). Genetics and Assembly Line Enzymology of Siderophore Biosynthesis in Bacteria. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 66(2), 223–249. <https://doi.org/10.1128/MMBR.66.2.223-249.2002>
- Crowley, D. E. (2006). Microbial Siderophores in the Plant Rhizosphere. In *Iron Nutrition in Plants and Rhizospheric Microorganisms* (pp. 169–198). Dordrecht: Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/1-4020-4743-6\\_8](https://doi.org/10.1007/1-4020-4743-6_8)
- Dakora, F. D., Matiru, V. N., & Kanu, A. S. (2015). Rhizosphere ecology of lumichrome and riboflavin, two bacterial signal molecules eliciting developmental changes in plants. *Frontiers in Plant Science*, 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00700>
- Doornbos, R. F., Geraats, B. P. J., Kuramae, E. E., Van Loon, L. C., & Bakker, P. A. H. M. (2011). Effects of Jasmonic Acid, Ethylene, and Salicylic Acid Signaling on the Rhizosphere Bacterial Community of *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 24(4), 395–407. <https://doi.org/10.1094/MPMI-05-10-0115>
- Dos Santos, L. F., Lana, R. P., DA SILVA, M. C. S., Veloso, T. G. R., Kasuya, M. C. M., & Ribeiro, K. G. (2020). Effective microorganisms inoculant: Diversity and effect on the germination of palisade grass seeds. *Anais Da Academia Brasileira de Ciencias*, 92, 1–12. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202020180426>
- Dowling, D. ., & Sexton, R. (1996). Iron regulation in plant-associated *Pseudomonas fluorescens* M114: implications for biological control. In *Molecular Biology of Pseudomonads* (pp. 502–511).
- Duan, J., Jiang, W., Cheng, Z., Heikkila, J. J., & Glick, B. R. (2013). The Complete Genome Sequence of the Plant Growth-Promoting Bacterium *Pseudomonas* sp. UW4. *PLoS ONE*, 8(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058640>
- Fahad, S., Hussain, S., Bano, A., Saud, S., Hassan, S., Shan, D., ... Huang, J. (2015). Potential role of phytohormones and plant growth-promoting rhizobacteria in abiotic stresses: consequences for changing environment. *Environmental Science and Pollution Research*, 22(7), 4907–4921. <https://doi.org/10.1007/s11356-014-3754-2>

- Fan, D., Schwinghamer, T., & Smith, D. L. (2018). Isolation and diversity of culturable rhizobacteria associated with economically important crops and uncultivated plants in Québec, Canada. *Systematic and Applied Microbiology*. <https://doi.org/10.1016/j.syapm.2018.06.004>
- Ferreira, C. M. H., Soares, H. M. V. M., & Soares, E. V. (2019). Promising bacterial genera for agricultural practices: An insight on plant growth-promoting properties and microbial safety aspects. *Science of the Total Environment*, 682, 779–799. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.04.225>
- Frankowski, J., Lorito, M., Scala, F., Schmid, R., Berg, G., & Bahl, H. (2001). Purification and properties of two chitinolytic enzymes of *Serratia plymuthica* HRO-C48. *Archives of Microbiology*, 176(6), 421–426.
- Gajera, H. P., Bambharolia, R. P., Patel, S. V., Khatrani, T. ., & Goalkiya, B. A. (2012). Antagonism of *Trichoderma* spp. against *Macrophomina phaseolina* : Evaluation of Coiling and Cell Wall Degrading Enzymatic Activities. *Plant Pathology & Microbiology*, 3(7). <https://doi.org/10.4172/2157-7471.1000149>
- Glick, B. ., & Bashan, Y. (1997). Genetic manipulation of plant growth-promoting bacteria to enhance biocontrol of phytopathogens. *Biotechnology Advances*, 15(2), 353–378.
- Glick, B. R. (1995). The enhancement of plant growth by free-living bacteria. *Canadian Journal of Microbiology*, 41(2), 109–117. <https://doi.org/10.1139/m95-015>
- Glick, B. R. (2012). Plant Growth-Promoting Bacteria : Mechanisms and Applications. *Hindawi Publishing Corporation*, 2012, 15.
- Glick, B. R., Patten, C. L., Holguin, G., & Penrose, D. M. (1999). *Biochemical and Genetic Mechanisms Used by Plant Growth Promoting Bacteria*. (Imperial College Press, Ed.). London, UK: PUBLISHED BY IMPERIAL COLLEGE PRESS AND DISTRIBUTED BY WORLD SCIENTIFIC PUBLISHING CO. <https://doi.org/10.1142/p130>
- Glick, B. R., Penrose, D. M., & Li, J. (1998). A model for the lowering of plant ethylene concentrations by plant growth-promoting bacteria. *Journal of Theoretical Biology*, 190(1), 63–68.

- Gong, Y., Bai, J. L., Yang, H. T., Zhang, W. Di, Xiong, Y. W., Ding, P., & Qin, S. (2018). Phylogenetic diversity and investigation of plant growth-promoting traits of actinobacteria in coastal salt marsh plant rhizospheres from Jiangsu, China. *Systematic and Applied Microbiology*, 41(5), 516–527. <https://doi.org/10.1016/j.syapm.2018.06.003>
- Gopalakrishnan, S., Vadlamudi, S., Bandikinda, P., Sathya, A., Vijayabharathi, R., Rupela, O., ... Varshney, R. K. (2014). Evaluation of *Streptomyces* strains isolated from herbal vermicompost for their plant growth-promotion traits in rice. *Microbiological Research*, 169(1), 40–48. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2013.09.008>
- Guevara G., M. F. (2010). Aislamiento E Identificación De Microorganismos Solubilizadores De Potasio a Partir De Muestras De Suelo Y Raíces De Cultivos de Alcachofa De La Localidad De La Remonta, Cantón Cayambe. *Tesis de Licenciatura. Escuela Politécnica Del Ejército*.
- Gupta, G., Singh, S., Kumar, N., Kumar Shehi, S., & Singh, V. (2015). Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): current and future prospects for development of sustainable agriculture. *J. Microb Biochem Technol*, 7(2), 96–102.
- Hao, Y., Charles, T. ., & Glick, B. . (2011). An ACC deaminase containing *A. tumefaciens* strain D3 shows biocontrol activity to crown gall disease. *Canadian Journal of Microbiology*, 57(4), 278–286.
- Heydarian, Z., Yu, M., Gruber, M., Glick, B. R., Zhou, R., & Hegedus, D. D. (2016). Inoculation of Soil with Plant Growth Promoting Bacteria Producing 1-Aminocyclopropane-1-Carboxylate Deaminase or Expression of the Corresponding *acdS* Gene in Transgenic Plants Increases Salinity Tolerance in *Camelina sativa*. *Frontiers in Microbiology*, 7. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01966>
- Hoster, F., Schmitz, J. E., & Rolf, D. (2005). Enrichment of chitinolytic microorganisms: isolation and characterization of a chitinase exhibiting antifungal activity against phytopathogenic fungi from a novel *Streptomyces* strain. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 66, 434–442.
- Husen, E., Wahyudi, A. ., & Suwanto, A. (2011). Growth enhancement and disease reduction of soybean by 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase-producing *Pseudomonas*. *American Journal of Applied Sciences*, 8(11), 1073–1080.

- IM, A., ZK, S., & I., I. (2015). Selective isolation and characterization of agriculturally beneficial endophytic bacteria from wild hemp using canola. *Pak J Bot*, 47(5), 1999–2008.
- Innerebner, G., Knief, C., & Vorholt, J. . (2011). Protection of *Arabidopsis thaliana* against leaf-pathogenic *Pseudomonas syringae* by *Sphingomonas* strains in a controlled model system. *Applied and Environmental Microbiology*, 77(10), 3202–3210.
- Kang, S.-M., Khan, A. L., Waqas, M., You, Y.-H., Hamayun, M., Joo, G.-J., ... Lee, I.-J. (2015). Gibberellin-producing *Serratia nematodiphila* PEJ1011 ameliorates low temperature stress in *Capsicum annuum* L. *European Journal of Soil Biology*, 68, 85–93. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2015.02.005>
- Kim, Y. ., Jung, H., Kim, K. Y., & Park, S. . (2008). An effective biocontrol bioformulation against *Phytophthora* blight of pepper using growth mixtures of combined chitinolytic bacteria under different field conditions. *European Journal of Plant Pathology*, 120(4), 373–382.
- Kloepper, J. W., & Schroth, M. . (1978). Plant growth-promoting rhizobacteria on radishes. *In: Proceedings of the 4th International Conference on Plant Pathogenic Bacteria*.
- Krewulak, K. D., & Vogel, H. J. (2008). Structural biology of bacterial iron uptake. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biomembranes*, 1778(9), 1781–1804. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2007.07.026>
- Kristin, A., & Miranda, H. (2013). The root microbiota—a fingerprint in the soil? *Plant and Soil*, 370(1–2), 671–686. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1647-7>
- Krumholz, L. R., & Elshahed, M. S. (2009). Abundance , composition , diversity and novelty of soil Proteobacteria, 992–1000. <https://doi.org/10.1038/ismej.2009.43>
- Kumar, A., Bahadur, I., Maurya, B. ., Raghuwanshi, R., Meena, V. ., Singh, D. ., & Dixit, J. (2015). Does a plant growth-promoting rhizobacteria enhance agricultural sustainability. *J Pure Appl Microbiol*, 9(1), 715–724.
- Kumar, C., & Saraf, M. (2015a). Plant growth promoting Rhizobacteria ( PGPR ): a review. *Journal of Agricultural Research and Development*, 5(2), 108–119. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.5171.2164>

- Kumar, C., & Saraf, M. (2015b). Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): a review. *Journal of Agricultural Research and Development*, 5(2), 108–119. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.5171.2164>
- Kumar, V., Yadav, A. N., Verma, P., Sangwan, P., Saxena, A., Kumar, K., & Singh, B. (2017).  $\beta$ -Propeller phytases: Diversity, catalytic attributes, current developments and potential biotechnological applications. *International Journal of Biological Macromolecules*, 98, 595–609. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2017.01.134>
- Kumari, S. (2017). Role of bacterial bioagent , *Pasteuria penetrans* in the management of root knot nematode , *Meloidogyne incognita* by altering the lifecycle, (December).
- Liu, W., Xu, X., Wu, X., Yang, Q., Luo, Y., & Christie, P. (2006). Decomposition of silicate minerals by *Bacillus mucilaginosus* in liquid culture. *Environmental Geochemistry and Health*, 28(1–2), 133–140. <https://doi.org/10.1007/s10653-005-9022-0>
- Llorente, B. E., Alasia, M. A., & Larraburu, E. E. (2016). Biofertilization with *Azospirillum brasilense* improves in vitro culture of *Handroanthus ochraceus*, a forestry, ornamental and medicinal plant. *New Biotechnology*, 33(1), 32–40. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2015.07.006>
- Lucy, M., Reed, E., & R. Glick, B. (2004). Applications of free living plant growth-promoting rhizobacteria. *Antonie van Leeuwenhoek*, 86(1), 1–25. <https://doi.org/10.1023/B:ANTO.0000024903.10757.6e>
- Lund, S. T., Stall, R. E., & Klee, H. . (1998). Ethylene regulates the susceptible response to pathogen infection in tomato. *Plant Cell*, 10(3), 371–382.
- Mabood, F., Zhou, X., & Smith, D. L. (2014). Microbial signaling and plant growth promotion. *Canadian Journal of Plant Science*, 94(6), 1051–1063. <https://doi.org/10.4141/cjps2013-148>
- Maçik, M., Gryta, A., & Fraç, M. (2020). Biofertilizers in agriculture: An overview on concepts, strategies and effects on soil microorganisms. *Advances in Agronomy*. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2020.02.001>
- Madigan, M., Martinko, J. M., & Brock, T. D. (2006). *Brock biology of microorganisms*. (P. P. Hall, Ed.) (11th Ed). Retrieved from <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=5424433>

- Mampallil, L. J., Faizal, M. H., & Anith, K. N. (2017). Bacterial bioagents for insect pest management. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 5(6), 2237–2244.
- Marketsandmarkets. (2014). Global Biofertilizer Markets by Types, Application and Geography- Trends and Forecast.
- Massalha, H., Korenblum, E., Tholl, D., & Aharoni, A. (2017). Small molecules below-ground: the role of specialized metabolites in the rhizosphere. *The Plant Journal*, 90(4), 788–807. <https://doi.org/10.1111/tpj.13543>
- Matteoli, F. P., Passarelli-Araujo, H., Reis, R. J. A., Da Rocha, L. O., De Souza, E. M., Aravind, L., ... Venancio, T. M. (2018). Genome sequencing and assessment of plant growth-promoting properties of a *Serratia marcescens* strain isolated from vermicompost. *BMC Genomics*, 19(1), 1–19. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-5130-y>
- Mayak, S., Tirosh, T., & Glick, B. R. (2004). Plant growth-promoting bacteria confer resistance in tomato plants to salt stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 42(6), 565–572. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2004.05.009>
- Mazurier, S., Corberand, T., Lemanceau, P., & Raaijmakers, J. . (2009). Phenazine antibiotics produced by fluorescent pseudomonads contribute to natural soil suppressiveness to *Fusarium wilt*. *ISME Journal*, 3, 977–991.
- Mercedes Fernandez, P. (2002). Fijación Biológica de nitrógeno: Factores limitantes. *Ciencia y Medio Ambiente*, 2002.
- Morgan, P. W., & Drew, M. C. (1997). Ethylene and plant responses to stress. *Physiologia Plantarum*, 100(3), 620–630. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1997.tb03068.x>
- Muniroh, M. S., Nusaibah, S. A., Vadamalai, G., & Siddique, Y. (2019). Current Plant Biology Proficiency of biocontrol agents as plant growth promoters and hydrolytic enzyme producers in *Ganoderma boninense* infected oil palm seedlings. *Current Plant Biology*, 20(November 2018), 100116. <https://doi.org/10.1016/j.cpb.2019.100116>
- Musilova, L., Ridl, J., Polivkova, M., Macek, T., & Uhlik, O. (2016). Effects of Secondary Plant Metabolites on Microbial Populations: Changes in Community Structure and Metabolic Activity in Contaminated Environments. *International*

*Journal of Molecular Sciences*, 17(8), 1205. <https://doi.org/10.3390/ijms17081205>

Mustaca, A. (2001). Emociones e inmunidad. *Revista Colombiana de Psicología*, (10), 9–20.

Mustafa, S., Kabir, S., Shabbir, U., & Batool, R. (2019). Plant growth promoting rhizobacteria in sustainable agriculture: from theoretical to pragmatic approach. *Symbiosis*, 78(2), 115–123. <https://doi.org/10.1007/s13199-019-00602-w>

Nath Yadav, A., Verma, P., Singh, B., Singh Chauahan, V., Suman, A., & Kumar Saxena, A. (2017). Plant Growth Promoting Bacteria: Biodiversity and Multifunctional Attributes for Sustainable Agriculture. *Advances in Biotechnology & Microbiology*, 5(5). <https://doi.org/10.19080/aibm.2017.05.555671>

National Center for Biotechnology Information. (2020). Taxonomy. Retrieved July 15, 2020, from <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/taxonomy>

Nelson, E. B. (2018). The seed microbiome: Origins, interactions, and impacts. *Plant and Soil*, 422(1–2), 7–34. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3289-7>

Niu, B., Paulson, J. N., Zheng, X., & Kolter, R. (2017). Simplified and representative bacterial community of maize roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(12), E2450–E2459. <https://doi.org/10.1073/pnas.1616148114>

Numan, M., Bashir, S., Khan, Y., Mumtaz, R., Shinwari, Z. K., Khan, A. L., ... AL-Harrasi, A. (2018). Plant growth promoting bacteria as an alternative strategy for salt tolerance in plants: A review. *Microbiological Research*, 209(December 2017), 21–32. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.02.003>

Ogodo, A. C. (2020). *Biological Control of Plant Pests by Endophytic Microorganisms. Natural Remedies for Pest, Disease and Weed Control*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-819304-4.00011-7>

Paterson, J., Jahanshah, G., Li, Y., Wang, Q., Mehnaz, S., & Gross, H. (2017). The contribution of genome mining strategies to the understanding of active principles of PGPR strains. *FEMS Microbiology Ecology*, 93(3), 1–31. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw249>

- Pedraza, R. O., Teixeira, K. R. S., Scavino, A. F., De Salamone, I. G., Baca, B. E., Azcón, R., ... Bonilla, R. (2010). Microorganismos que mejoran el crecimiento de las plantas y la calidad de los suelos. Revisión. *Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 11(2), 155. [https://doi.org/10.21930/rcta.vol11\\_num2\\_art:206](https://doi.org/10.21930/rcta.vol11_num2_art:206)
- Pieterse, C. M. J., Leon-Reyes, A., Van der Ent, S., & Wees, S. C. M. (2009). Networking by small-molecule hormones in plant immunity. *Nature Chemical Biology*, 5(5), 308–316.
- Ran, L. X., Li, Z. N., Wu, G. J., van Loon, L. C., & Bakker, P. A. H. M. (2005). Induction of Systemic Resistance Against Bacterial Wilt in *Eucalyptus urophylla* by Fluorescent *Pseudomonas* spp. *European Journal of Plant Pathology*, 113(1), 59–70. <https://doi.org/10.1007/s10658-005-0623-3>
- Robison, M. M., Shah, S., Tamot, B., Pauls, K. P., Moffatt, B. A., & Glick, B. R. (2001). Reduced symptoms of *Verticillium* wilt in transgenic tomato expressing a bacterial ACC deaminase. *Molecular Plant Pathology*, 2(3), 135–145.
- Robles, R. I., Valenzuela, V., Parra, F. I., Santoyo, G., & de los Santos-Villalobos, S. (2020). *Description of a Polyphasic Taxonomic Approach for Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR)*. *Microbial Services in Restoration Ecology*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-819978-7.00017-8>
- Rubin, R. L., van Groenigen, K. J., & Hungate, B. A. (2017). Plant growth promoting rhizobacteria are more effective under drought: a meta-analysis. *Plant and Soil*, 416(1–2), 309–323. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3199-8>
- Ruiz-Medina, A., & Fernández-de Córdova, M. L. (2014). Aflatoxin B1 in Beer at Different Stages of Production. *Processing and Impact on Active Components in Food*, (December 2015), 517–523. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-404699-3.00062-7>
- Ruzzi, M., & Aroca, R. (2015). Plant growth-promoting rhizobacteria act as biostimulants in horticulture. *Scientia Horticulturae*, 196, 124–134. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.08.042>
- Schippers, B., Bakker, A. ., & Bakker, M. (1987). Interactions of deleterious and beneficial rhizosphere microorganisms and the effect of cropping practice. *Annual Review of Phytopathology*, 25, 339–358.

- Shankar, M., Ponraj, P., Ilakiam, D., Rajendhran, J., & Gunasekaran, P. (2012). Genome sequence of the plant growth-promoting bacterium enterobacter cloacae GS1. *Journal of Bacteriology*, 194(16), 4479–4479. <https://doi.org/10.1128/JB.00964-12>
- Sharma, A., Diwevidi, V. ., Singh, S., Kumar, K. ., Jerman, M., & Singh, L. . (2013). Biological control and its Important in Agriculture. *International Journal of Biotechnology and Bioengineering Research*, (2231–1238), 175–180.
- Singh, R. P., Nalwaya, S., & Jha, P. N. (2017). The draft genome sequence of the plant growth promoting rhizospheric bacterium Enterobacter cloacae SBP-8. *Genomics Data*, 12, 81–83. <https://doi.org/10.1016/j.gdata.2017.03.006>
- Smith, D. L., Gravel, V., & Yergeau, E. (2017). Editorial: Signaling in the Phytomicrobiome. *Frontiers in Plant Science*, 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00611>
- Song, J. Y., Kim, H. A., Kim, J. S., Kim, S. Y., Jeong, H., Kang, S. G., ... Kim, J. F. (2012). Genome sequence of the plant growth-promoting rhizobacterium Bacillus sp. Strain JS. *Journal of Bacteriology*, 194(14), 3760–3761. <https://doi.org/10.1128/JB.00676-12>
- Spaepen, S., & Vanderleyden, J. (2011). Auxin and Plant-Microbe Interactions. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 3(4), a001438–a001438. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a001438>
- Suarez, C., Ratering, S., Hain, T., Fritzenwanker, M., Goesmann, A., Blom, J., ... Schnell, S. (2019). Complete genome sequence of the plant growth-promoting bacterium hartmannibacter diazotrophicus strain E19T. *International Journal of Genomics*, 2019. <https://doi.org/10.1155/2019/7586430>
- Sullivan, D. ., & Gara, F. . (1992). Traits of fluorescent Pseudomonas spp. involved in suppression of plant root pathogens. *Microbiological Reviews*, 56(4), 662–676.
- Taghavi, S., van der Lelie, D., Hoffman, A., Zhang, Y. B., Walla, M. D., Vangronsveld, J., ... Monchy, S. (2010). Genome sequence of the plant growth promoting endophytic bacterium Enterobacter sp. 638. *PLoS Genetics*, 6(5), 19. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1000943>

- Timmusk, S., Behers, L., Muthoni, J., Muraya, A., & Aronsson, A.-C. (2017). Perspectives and Challenges of Microbial Application for Crop Improvement. *Frontiers in Plant Science*, 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00049>
- Toklikishvili, N., Dandurishvili, N., & Tediashvili, M. (2010). Inhibitory effect of ACC deaminase-producing bacteria on crown gall formation in tomato plants infected by *Agrobacterium tumefaciens* or *A. vitis*. *Plant Pathology*, 59(6), 1023–1030.
- Vacheron, J., Desbrosses, G., Bouffaud, M.-L., Touraine, B., Moëgne-Loccoz, Y., Muller, D., ... Prigent-Combaret, C. (2013). Plant growth-promoting rhizobacteria and root system functioning. *Frontiers in Plant Science*, 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00356>
- Valenzuela-Ruiz, V., Robles-Montoya, R. I., Parra-Cota, F. I., Santoyo, G., del Carmen Orozco-Mosqueda, M., Rodríguez-Ramírez, R., & de los Santos-Villalobos, S. (2019). Draft genome sequence of *Bacillus paralicheniformis* TRQ65, a biological control agent and plant growth-promoting bacterium isolated from wheat (*Triticum turgidum* subsp. *durum*) rhizosphere in the Yaqui Valley, Mexico. *3 Biotech*, 9(11), 1–7. <https://doi.org/10.1007/s13205-019-1972-5>
- Vandenbergh, P. ., & Gonzalez, C. . (1984). Method for protecting the growth of plants employing mutant siderophore producing strains of *Pseudomonas putida*.
- Vejan, P., Abdullah, R., Khadiran, T., Ismail, S., & Nasrulhaq Boyce, A. (2016). Role of plant growth promoting rhizobacteria in agricultural sustainability-A review. *Molecules*, 21(5), 1–17. <https://doi.org/10.3390/molecules21050573>
- Verhagen, B. W. M., Glazebrook, J., Zhu, T., Chang, H. S., Loon, L. C. van, & Pieterse, C. M. J. (2004). The transcriptome of rhizobacteria-induced systemic resistance in *Arabidopsis*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 17(8), 895–908.
- Wandersman, C., & Delepelaire, P. (2004). Bacterial Iron Sources: From Siderophores to Hemophores. *Annual Review of Microbiology*, 58(1), 611–647. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.58.030603.123811>
- Wang, Y., Brown, H. ., Crowley, D. ., & Szanislo, P. . (1993). Evidence for direct utilization of a siderophore, ferrioxamine B, in axenically grown cucumber. *Plant, Cell & Environment*, 16, 579–585.

- Wani, S. H., Kumar, V., Shriram, V., & Sah, S. K. (2016). Phytohormones and their metabolic engineering for abiotic stress tolerance in crop plants. *The Crop Journal*, 4(3), 162–176. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2016.01.010>
- Whitelaw, M. A. (2000). Growth promotion of plants inoculated with phosphate-solubilizing fungi. *Advances in Agronomy*, 69, 99–151.
- Winston, M. E., Hampton-Marcell, J., Zarraindia, I., Owens, S. M., Moreau, C. S., Gilbert, J. A., ... Gibbons, S. M. (2014). Understanding Cultivar-Specificity and Soil Determinants of the Cannabis Microbiome. *PLoS ONE*, 9(6), e99641. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099641>
- Wipat, A., & Harwood, C. R. (1999). The *Bacillus subtilis* genome sequence: The molecular blueprint of a soil bacterium. *FEMS Microbiology Ecology*, 28(1), 1–9. [https://doi.org/10.1016/S0168-6496\(98\)00080-4](https://doi.org/10.1016/S0168-6496(98)00080-4)
- Yaish, M. W., Al-Lawati, A., Jana, G. A., Vishwas Patankar, H., & Glick, B. R. (2016). Impact of Soil Salinity on the Structure of the Bacterial Endophytic Community Identified from the Roots of Caliph Medic (*Medicago truncatula*). *PLOS ONE*, 11(7), e0159007. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159007>
- Zhang, X. F., Li, J., Qi, G., Wen, K., Lu, J., & Zhao, X. (2011). Insecticidal effect of recombinant endophytic bacterium containing *Pinellia ternata* agglutinin against white backed planthopper, *Sogatella furcifera*. *Crop Protection*, 30(11), 1478–1484. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2011.07.012>
- Zipfel, C., & Oldroyd, G. E. D. (2017). Plant signalling in symbiosis and immunity. *Nature*, 543(7645), 328–336. <https://doi.org/10.1038/nature22009>