

Efecto de rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal en plantas sometidas a estrés hídrico: un enfoque desde la fisiología vegetal

Yesenia Jasso-Arreola^{1,2*} **iD**, J. Antonio Ibarra¹ **iD**, Paulina Estrada-de los Santos^{1**} **iD**

¹Departamento de Microbiología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. Prol. Carpio y Plan de Ayala s/n. Col. Santo Tomás, Alcaldía Miguel Hidalgo. C.P. 11340. Ciudad de México, México.²Departamento de Unidades de Aprendizaje del Área Básica, Centro de Estudios Científicos y Tecnológicos 16 “Hidalgo”, Instituto Politécnico Nacional. Carretera Pachuca-Actopan km 1 + 500. San Agustín Tlaxiaca. C.P. 42162. Hidalgo, México.

*Email autor para correspondencia: *yjassoa@ipn.mx, **pestradadelossantos@gmail.com

Recibido: 03 mayo 2023. **Aceptado:** 17 julio 2023

RESUMEN

La sequía afecta significativamente el estado fisiológico de las plantas y, en consecuencia, la producción agrícola. El cambio climático supone un reto mayor para la agricultura, ya que las proyecciones indican la disminución del agua disponible para los cultivos en varias regiones del mundo. En este sentido, es necesario buscar estrategias que permitan la viabilidad de la producción sin provocar los daños que la agricultura intensiva convencional trae al equilibrio planetario. En este trabajo se abordan, desde un enfoque fisiológico, los impactos que tiene la sequía sobre las plantas y que afectan negativamente su productividad. Asimismo, se revisan los diferentes mecanismos de resistencia que han desarrollado las plantas para enfrentar la falta de agua para así comprender las características que presentan las rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal y que, de diversas maneras, refuerzan o inducen resistencia ante el estrés hídrico en las plantas con las que se asocian, convirtiéndolas en una opción de interés para la adaptación de los cultivos ante condiciones de baja disponibilidad de agua. Asimismo, se plantea la importancia de transitar hacia la concepción de los ecosistemas rizosféricos como un sistema complejo y favorecer prácticas agrícolas basadas en el profundo entendimiento de los procesos ecológicos que se llevan a cabo entre el microbioma y la planta para coadyuvar a generar agroecosistemas productivos y resilientes ante los embates del cambio climático, reduciendo las afectaciones al ambiente y la salud humana.

Palabras clave: Cambio climático; estrés hídrico; fitohormonas; resistencia al estrés hídrico; rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal; tolerancia.

ABSTRACT

Drought is a stressor that significantly affects the physiological state of plants and, consequently, agricultural production. Climate change possess a major challenge to agriculture as projections indicate a decrease in water availability for crops in various world regions. Therefore, it is necessary to seek strategies that enable viable production without causing the damage associated with conventional intensified agriculture which disrupts the planetary balance. This review focuses on the physiological impacts of drought on plants which negatively affect productivity. It also examines the different resistance mechanisms that plants have developed to cope with water scarcity, aiming to understand the characteristics of plant growth promoting rhizobacteria. These bacteria, in various ways, reinforce or induce resistance to water stress in the plants they associate with, making them an interesting option for adapting crops to conditions of low water availability. Additionally, we highlight the importance of viewing rhizospheric ecosystems as complex systems that favor agricultural practices based on a deep understanding of the ecological processes occurring between the microbiome and the plant. The creation of productive and resilient agroecosystems in the face of climate change will likely reduce negative effects on the environment and human health.

Keywords: Climate change; drought; drought stress resistance; plant growth promoting rhizobacteria; phytohormones; tolerance.

INTRODUCCIÓN

El cambio climático supone una importante complicación para satisfacer las necesidades de alimento de todos los habitantes ya que, debido a este fenómeno global, se esperan alteraciones en los patrones de temperatura y precipitación, el incremento en la frecuencia e intensidad de eventos climáticos extremos (por ejemplo, las ondas de calor, sequías e inundaciones) e incluso cambios en la dinámica epidemiológica de enfermedades infecciosas en las plantas, así como afectaciones en las relaciones planta-polinizador que tendrán efectos en la viabilidad, productividad y calidad de diversos cultivos

[1,2]. En 2022, la población mundial superó los 8 mil millones de habitantes [3] y este contexto ha convertido a la seguridad alimentaria en un reto de atención prioritaria, presente incluso en el segundo objetivo del desarrollo sostenible *Hambre cero* en la Agenda 2030, aprobada en 2015 por la Asamblea General de las Naciones Unidas [4].

Tomando en cuenta que el cambio climático deriva en condiciones que obligan al desarrollo de los cultivos bajo parámetros diferentes a sus óptimos y, en muchas ocasiones, extremos, las plantas se enfrentan en consecuencia a estrés fisiológico, el cual puede ocasionar pérdidas a



nivel productivo, un detrimento en la calidad o, incluso, en la falta de viabilidad para seguir produciendo ciertos cultivos en algunas regiones [5,6]. Una de las principales preocupaciones para la agricultura a nivel mundial es la reducción de agua disponible que puede derivar en condiciones de estrés hídrico [7].

Las actividades agrícolas también dependen de la fertilidad del suelo y de la salud de las plantas y, a su vez, ambos están estrechamente relacionados con su microbiota, es decir, la totalidad de microorganismos en un ambiente particular y con su microbioma (i.e. la totalidad de genomas de una microbiota que otorgan características funcionales a la comunidad microbiana) [8]. El fitomicrobioma comprende a la totalidad de la comunidad estructurada de microorganismos asociados a una planta determinada [9,10]. Dentro de éstos, resaltan los que habitan la rizósfera, la cual puede albergar hasta 10^{11} células por gramo de suelo y hasta 30,000 especies procariontas [12].

Las rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR, por sus siglas en inglés) son relevantes para preservar la salud de las plantas y mitigar el estrés fisiológico [12,13]. Las PGPR incrementan la resistencia al estrés abiótico ya que favorecen la captación de nutrientes, modulan la señalización por fitohormonas, producen metabolitos que fortalecen los sistemas de resistencia al estrés, mejoran el funcionamiento de los mecanismos antioxidantes y, en el caso de plantas sometidas a estrés hídrico, coadyuvan a modelar el sistema de raíces mejorando su estado hídrico e

incrementando la productividad [10,14,15].

De tal forma, en esta revisión se abordarán los siguientes aspectos: i) la inherente relación entre la agricultura y el clima; ii) los aspectos fisiológicos relevantes para comprender las condiciones que derivan en estrés y en el desarrollo de mecanismos de resistencia; iii) las alteraciones que sufren las plantas cuando éstas se encuentran sometidas a estrés hídrico y que derivan en la disminución de la productividad; iv) los mecanismos mediante los cuales las PGPR inducen o incrementan la resistencia al estrés hídrico en las plantas y v) la importancia de concebir a los microbiomas rizosféricos bajo un enfoque sistémico para el diseño de estrategias agroecológicas que coadyuven en la mitigación del cambio climático.

El clima, el estado fisiológico de las plantas y la agricultura

Hace aproximadamente 10,000 a 12,000 años comenzó a cimentarse una de las actividades humanas con mayor impacto sobre los ecosistemas y sobre la propia subsistencia humana: la agricultura surgió de forma independiente en diversas regiones del planeta y fue posible ya que, durante el Holoceno, el clima llegó a mantener condiciones menos extremas y más estables que las que se presentaban en las grandes glaciaciones del Pleistoceno [16].

Sin embargo, vasta evidencia científica señala que el Holoceno ha quedado atrás y el planeta se encuentra en una nueva etapa geológica: el Antropoceno. Este período, cuyo nombre alude al *anthropos*, el humano, como una agente

transformador a nivel global, está caracterizado por el elevado peso que tienen las actividades humanas sobre los sistemas naturales y, de manera muy relevante, sobre cambios a escala geológica que se asocian a la reducción de la biodiversidad, la pérdida de ecosistemas naturales para dar paso a ecosistemas diseñados por el ser humano, la alteración de los ciclos biogeoquímicos con la consecuente acidificación de los océanos y, por supuesto, cambios en el clima [17]. Esta situación representa, entre otras cosas, un reto para la viabilidad de la producción agrícola, que hace necesarias estrategias de adaptación y de mitigación.

La inherente dependencia de las actividades agrícolas hacia el clima reside en que la supervivencia, el desarrollo, y la productividad

de las plantas están en función de las condiciones ambientales en las que los cultivos se desenvuelven. Cada especie tiene un conjunto de parámetros (temperatura, incidencia de luz, salinidad, agua disponible, pH, etc.) que, cuando se encuentran dentro de rangos determinados, permiten la supervivencia, ya sea de la manera más favorable para su crecimiento y reproducción, es decir, cuando las condiciones están dentro de su rango óptimo; o bien, dentro de sus rangos de tolerancia cuando, aunque las condiciones no son las ideales, los individuos pueden seguir viviendo [18]. Cuando los valores de algún parámetro se encuentran fuera del rango de tolerancia, entonces los individuos de la especie mueren (Figura 1).

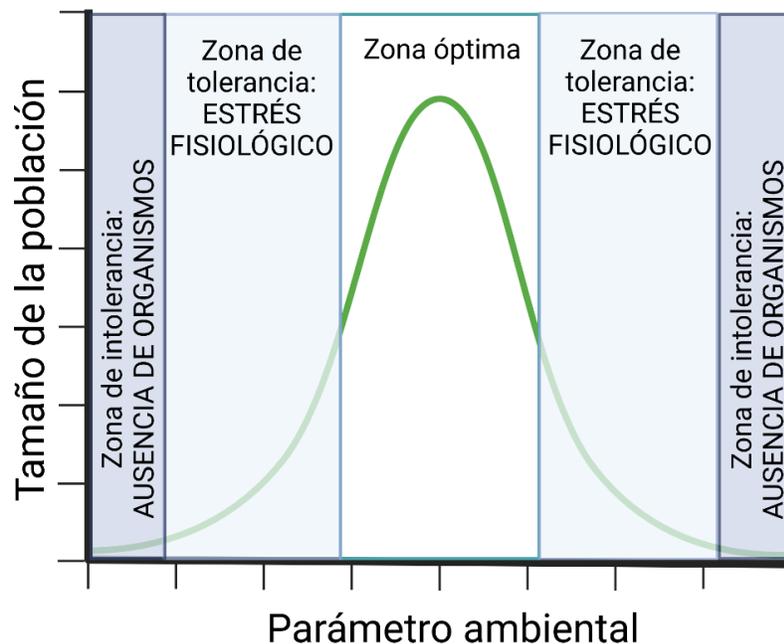


Figura 1. Rangos óptimos, de tolerancia e intolerancia de los parámetros ambientales, y su influencia sobre la supervivencia de los organismos de una especie. Elaborado con información de Odum y Barrett [19]. Creado con BioRender.com.



Se considera una situación de estrés cuando un factor ambiental dista de los rangos óptimos para la especie y ocasiona un detrimento en algún proceso fisiológico (por ejemplo, la tasa fotosintética, la reproducción o el crecimiento) [18]. Las condiciones de estrés pueden ser provocadas por factores bióticos, es decir, otros seres vivos, como pueden ser organismos que causen enfermedades o competidores que requieran de los mismos recursos (agua, luz, nutrientes, etc.). El estrés, por otro lado, también puede ser originado por factores abióticos, donde el agente que provoque la perturbación no provenga de otros seres vivos, sino que sea un factor físico o químico en el medio (como temperaturas extremas, falta o exceso de agua o luz, disponibilidad limitada de nutrientes, etc.).

Al ser organismos sésiles, las plantas no pueden moverse a sitios donde se encuentren mejores condiciones ambientales. Por ello, para poder desarrollarse en sitios poco óptimos, han evolucionado para exhibir mecanismos compensatorios que les permitan mantener parámetros fisiológicos relativamente estables a pesar de la presencia de estresores. Estas estrategias son, por un lado, el escape el cual consiste en que las etapas de desarrollo ocurran en los momentos donde las plantas no se encuentran sometidas a estrés (por ejemplo, cuando las temperaturas sean menos extremas o fuera de las temporadas de sequía); y, por otro lado, la resistencia [20], que puede consistir en:

a) Evasión del estrés, que implica la elusión del factor estresante, aunque las

condiciones ambientales no sean favorables. Por ejemplo, las plantas que desarrollan un sistema de raíces profundo y amplio para alcanzar agua y nutrientes de regiones distantes del suelo y de esta manera no enfrentar la falta de dichos recursos.

b) Tolerancia, que se caracteriza por mecanismos que permiten soportar la presencia del factor estresor. Por ejemplo, la presencia de sistemas de reparación ante el daño oxidativo que produce la exposición a diversos estresores.

Cabe resaltar que varios tipos de estrategias de resistencia pueden coexistir en una misma planta sometida a condiciones de estrés, ya que no son mutuamente excluyentes y las respuestas dependerán de la duración y la severidad del estresor.

En México, derivado de varios escenarios de cambio climático, se ha proyectado una mayor incidencia de eventos climáticos extremos como sequías, heladas, lluvias muy intensas, inundaciones y temperaturas extremas. En el país, hubo un incremento consistente en la temperatura media anual de 0.22 °C entre 1970 y 2000, así como un decremento en la precipitación anual de 12 y 62 mm en las regiones de transición y Neotropical, respectivamente [21]. Entre 2018 y 2021, el porcentaje de territorio nacional que ha sufrido sequías durante los meses más cálidos (abril a septiembre) ha variado entre 46.64 y 58.65%. [22]. Debido a la dependencia del desarrollo vegetal hacia las condiciones ambientales, el cambio climático supone un reto mayor para la

producción agrícola en nuestro país y en el mundo [23] y, en este contexto, se hace de especial interés comprender los mecanismos que permiten la resistencia de los cultivos ante condiciones ambientales adversas, así como explorar estrategias agroecológicas que posibiliten la adaptación

La falta de agua y sus efectos en la fisiología y la productividad de las plantas

Como se mencionó antes, una de las principales preocupaciones para la producción agrícola derivadas del cambio climático es la falta de agua disponible para los cultivos [24]. El estrés hídrico se presenta cuando la tasa de transpiración es más elevada que la recepción de agua por parte de las raíces [20]. Cuando las plantas se enfrentan a condiciones de estrés hídrico en etapas del desarrollo vegetativo, entonces hay consecuencias negativas en el crecimiento. Por otro lado, si la falta de agua ocurre en etapas reproductivas, es decir, de floración o fructificación, provoca esterilidad del polen, abortos florales, falta del llenado de los granos (produciendo granos de baja calidad), o alteraciones en la maduración de los frutos [25]. Esto, en conjunto, puede producir bajas importantes tanto en la producción como en la calidad de los cultivos [20].

El crecimiento y la productividad de las plantas depende de su tasa fotosintética [26]. Para que se lleve a cabo este proceso, es necesaria la entrada de dióxido de carbono a la planta. La entrada de CO₂ ocurre a través de un conjunto de poros llamados estomas presentes principalmente en las hojas. Sin embargo,

además de la entrada de CO₂, en los estomas también ocurre la transpiración, es decir: la vía de salida del agua [27].

Una de las principales respuestas ante la falta de agua en las plantas es la producción de hormonas, como es el caso del ácido abscísico (ABA), que induce el cierre de los estomas [28]. Es decir, se evita la pérdida de agua; sin embargo, la imposibilidad de la salida del agua también impide una termorregulación adecuada. Además, el cierre de estomas igualmente impide el paso de CO₂, disminuyendo el carbono disponible para la fotosíntesis. Aunado a ello, la falta de agua provoca que las plantas generen menos hojas, de menor superficie, o que éstas envejezcan prematuramente, dejando menos área de tejido disponible para llevar a cabo la fotosíntesis [20,25].

Las condiciones de deshidratación también alteran la señalización fitohormonal. Por ejemplo, se ha documentado que el etileno, hormona volátil presente en todas las plantas, se sintetiza en mayores cantidades cuando las plantas se encuentran en condiciones de estrés, provocando la senescencia foliar prematura, menor crecimiento de las estructuras radiculares [29], menor asimilación de CO₂, epinastia (curvatura hacia abajo muy pronunciada y anormal de las hojas), menor área foliar y, en consecuencia, menor crecimiento vegetal [30].

Del mismo modo, la sequía provoca que muchas enzimas que forman parte de la maquinaria molecular con la que se lleva a cabo



la fotosíntesis disminuyan su actividad debido a la termorregulación deficiente que, eventualmente, puede provocar su desnaturalización [20]. Asimismo, en condiciones de estrés se producen agentes químicos llamados especies reactivas de oxígeno (ROS) que oxidan y dañan diversos componentes de las células, entre ellos, a las membranas de los cloroplastos y a las moléculas que intervienen en la respiración celular y producen energía química para las células en forma de ATP. Una enzima de especial relevancia para la fotosíntesis es la RuBisCo, que se desnaturaliza en ausencia de una adecuada termorregulación, se inhibe en condiciones donde los tejidos de la planta tienen poca agua y es susceptible de padecer

daño oxidativo [31]. Es así como la falta de agua, por diversas razones, provoca que las plantas obtengan menos energía química disponible, produzcan menos materia orgánica y, por ende, tengan menor crecimiento y productividad [25].

Como producto de su evolución, las plantas han desarrollado gran diversidad de mecanismos de respuesta ante condiciones de estrés hídrico. Estas estrategias incluyen adaptaciones morfológicas, fisiológicas, bioquímicas y moleculares (Figura 2) [32]. Cabe resaltar que estas respuestas están reguladas por vías de señalización de diversas hormonas, así como de la modificación en la expresión de genes involucrados en la respuesta al estrés hídrico.

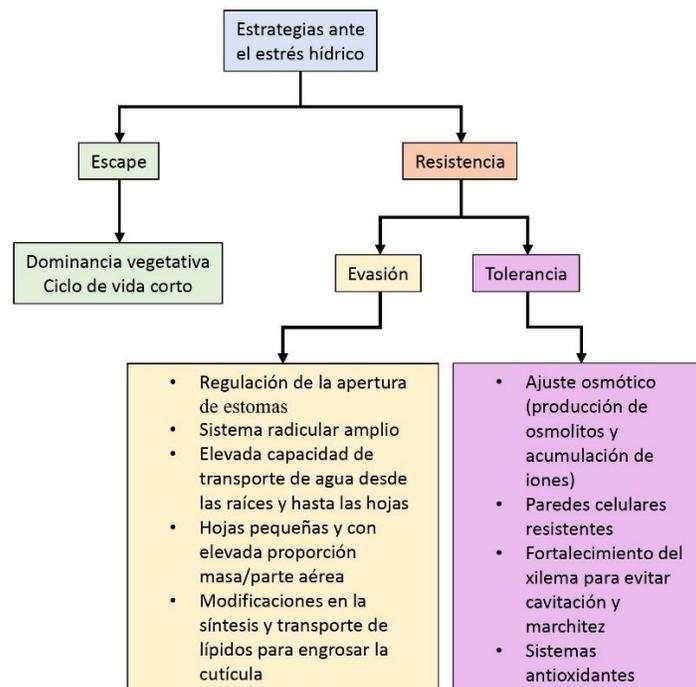


Figura 2. Diagrama de los mecanismos de respuesta de las plantas ante condiciones de estrés hídrico. Elaborado con información de Salehi-Lisar y Bakhshayeshan-Agdam [20], Farooq *et al.* [32], Vilagrosa *et al.* [33].

Las interacciones planta-bacteria y el desarrollo de resistencia vegetal al estrés hídrico

En el mundo, el 79% de la superficie cultivada es destinada a cultivos de temporal, es decir, son áreas que no disponen de sistemas de riego para sustentar la producción agrícola [34]. Debido a ello, es prioritario que se adopten estrategias de adaptación ante los embates que conlleva el cambio climático, en términos de minimizar las condiciones de estrés hídrico, o bien, sus efectos sobre las plantas.

Es importante señalar que las plantas forman una serie de asociaciones con una diversidad importante de microorganismos que pueden establecerse en el ambiente rizosférico (el suelo que está bajo la influencia de las raíces), en la filósfera (superficies aéreas de las plantas), o en

la endósfera (interior de la planta) [11]. De gran interés resulta un tipo de bacterias que pueden favorecer el crecimiento de las plantas y mitigar los efectos de diversos estresores tanto bióticos como abióticos, estas son las **rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal** (PGPR, por sus siglas en inglés: *plant growth-promoting rhizobacteria*). Estos microorganismos habitan la rizósfera y se ha reportado que tienen múltiples efectos positivos sobre el crecimiento de las plantas a través de mecanismos diversos, y estas asociaciones son de especial relevancia bajo condiciones de estrés. A continuación, se explican las principales formas como las PGPR coadyuvan para mantener un mejor estado fisiológico cuando las plantas se encuentran en condiciones de estrés hídrico (Figura 3, Tabla 1).

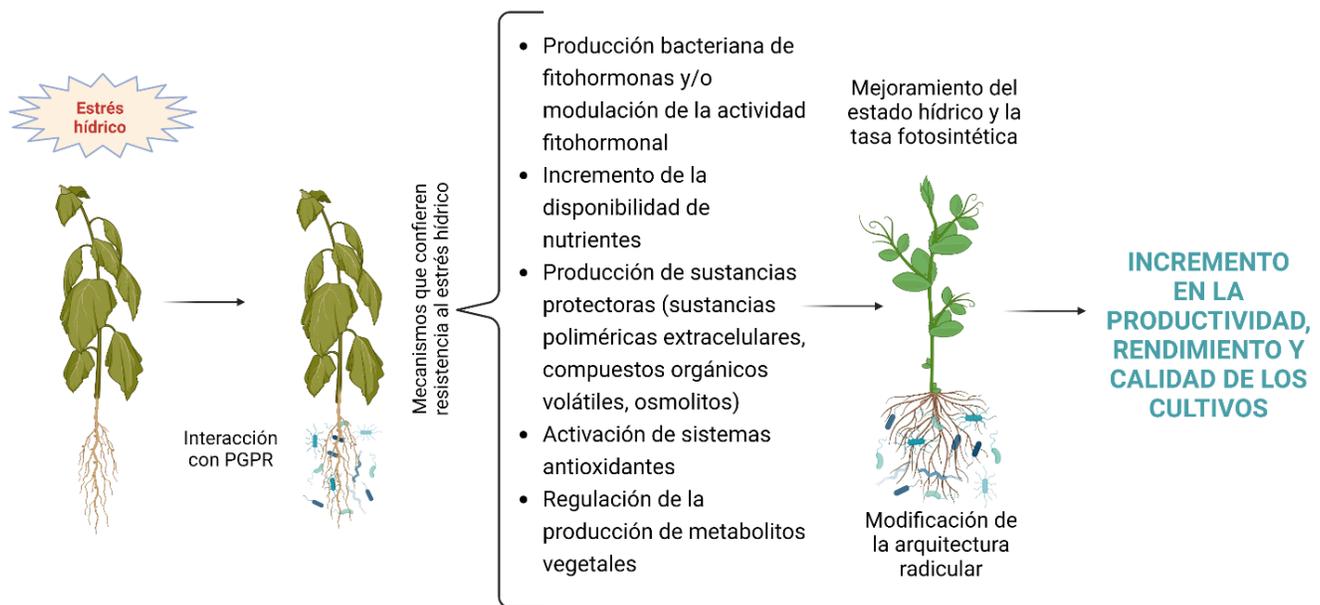


Figura 3. Representación de los mecanismos mediante los cuales la interacción entre las plantas cultivadas y las PGPR confieren resistencia ante el estrés hídrico, indicando los efectos últimos en las plantas. Elaboración propia con información de Ali y Khan [14], Gowtham *et al.* [15]

Tabla 1. Efecto de PGPR en plantas sometidas a estrés hídrico.

Microorganismo	Planta	Mecanismos	Efectos en las plantas	Referencia
<i>Bacillus marisflavi</i> CRDT-EB-1	<i>Brassica juncea</i> (Mostaza)	Producción bacteriana de precursores de ABA.	Incrementa el índice de tolerancia a la sequía.	[39]
<i>Azospirillum brasilense</i> Sp 245	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Producción bacteriana de ABA.	Incremento de la longitud de la raíz primaria, área foliar, antocianinas, clorofila, carotenoides. Retraso de pérdida de agua. Incremento del número de flores, semillas y porcentaje de supervivencia.	[41]
<i>Azospirillum lipoferum</i> USA 59b	<i>Zea mays</i> (Maíz)	Producción bacteriana de ABA y giberelinas.	Incremento del contenido relativo de agua, longitud de la planta, el área foliar y la masa seca de partes aéreas y raíces.	[103]
<i>Pseudomonas chlororaphis</i> O6	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Producción bacteriana del compuesto volátil 2R,3R-butanodiol.	Modulación de la respuesta al estrés mediada por ácido salicílico. Reducción de la apertura estomática. Incremento del contenido relativo de agua en sequía prolongada, resistencia inducida a la sequía (mayor porcentaje de recuperación de las plantas después de 16 días de sequía) y mayor porcentaje de supervivencia.	[95]
<i>Bacillus subtilis</i> (LDR2)	<i>Triticum aestivum</i> (Trigo)	Incremento del contenido tisular de AIA. Reducción del contenido tisular de ACC. Modulación de las vías de señalización de etileno y de la expresión de genes involucrados en la respuesta ante el estrés.	Incremento en la conductancia estomática, el peso seco y la longitud de las partes aéreas y de la raíz.	[78]
<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> NBRI-SN13	<i>Oryza sativa</i> (Arroz)	Modulación de genes vegetales de respuesta ante el estrés.	Incremento en azúcares solubles osmoprotectoras. Disminución del daño oxidativo a membranas.	[67]
<i>Bacillus subtilis</i> (AE016877)	<i>Platycladus orientalis</i> (Ciprés chino)	Producción bacteriana de citoquininas (zeatina) y ALA.	Modificación de los contenidos tisulares de ABA y citoquininas. Incremento de la conductancia estomática. Incremento del peso fresco de las partes aéreas, contenido relativo de agua, potencial hídrico del xilema de la hoja, exudados radiculares y su contenido en azúcares y aminoácidos.	[52]
<i>Bacillus pumilus</i> (ACC no: KT 003271.1) <i>Bacillus cereus</i> (ACC no: DQ289055.1) <i>Pseudomonas</i> sp. (ACC no: KJ191560.1)	<i>Zea mays</i> (Maíz)	Producción bacteriana de AIA, giberelinas y ABA.	Incremento en el contenido relativo de agua, contenido tisular de proteínas y pigmentos fotosintéticos.	[90]
<i>Azotobacter chroococcum</i> A101 <i>Pseudomonas fluorescens</i> <i>Pseudomonas mendocina</i> Palleroni 1970 <i>Azospirillum lipoferum</i> N040	<i>Ocimum basilicum</i> (Albahaca morada)	Activación de los sistemas antioxidantes enzimáticos y no enzimáticos.	Incremento de la capacidad fotosintética, acumulación de osmoprotectores como prolina y azúcares solubles. Cambios favorables en la anatomía de hojas y tallos.	[87]
<i>B. subtilis</i> <i>B. thuringiensis</i> <i>B. megaterium</i> (en consorcio)	<i>Cicer arietinum</i> (Garbanzo)	Acumulación de metabolitos secundarios en el tejido vegetal.	Mayor contenido relativo de agua, biomasa de raíz y tallo, acumulación de azúcares, proteínas y compuestos fenólicos.	[104]
<i>P. aeruginosa</i> <i>Enterobacter cloacae</i> <i>Achromobacter xylosoxidans</i> <i>Leclercia adecarboxylata</i> <i>P. fluorescens</i> WCS417 r <i>B. amyloliquefaciens</i> GB03	<i>Zea mays</i> (Maíz) <i>Mentha piperita</i> (Menta negra)	Producción bacteriana de ACC desaminasa. Incremento de la actividad de los sistemas antioxidantes enzimáticos y no enzimáticos de la planta.	Incremento de la longitud del tallo y la raíz, peso fresco y seco del tallo y la raíz, contenido de pigmentos fotosintéticos y de nitrógeno, fósforo y potasio. Incremento en el crecimiento vegetal, peso fresco, número de hojas y área foliar. Disminución del daño oxidativo a membranas.	[64] [105]
<i>Promicromonospora</i> sp. SE188	<i>Solanum lycopersicum</i> (Tomate)	Producción bacteriana de giberelinas.	Modulación de la actividad fitohormonal (ABA, ácido salicílico y giberelinas). Incremento en el contenido de clorofila, número de hojas y la longitud y el peso seco del tallo y la raíz.	[106]
<i>Variovorax paradoxus</i> 5C-2	<i>Pisum sativum</i> (Chícharo)	Producción bacteriana de ACC desaminasa.	Incremento en la longitud y el peso seco de la raíz, así como en el peso seco de las partes aéreas y contenido de ABA.	[107]
<i>P. putida</i> H-2-3	<i>Glycine max</i> (Soya)	Producción bacteriana de giberelinas.	Incremento en el contenido de clorofila, longitud de las partes aéreas, peso fresco de la planta, concentración de polifenoles. Decremento de las concentraciones tisulares de ABA y ácido salicílico. Incremento en las concentraciones tisulares de ácido jasmónico. Modulación de los sistemas antioxidantes.	[54]
<i>Pseudomonas chlororaphis</i> O6	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Modulación de la expresión de genes asociados a la respuesta al estrés hídrico.	Inducción de tolerancia sistémica a la sequía.	[108]
<i>Ochrobactrum pseudogrignonense</i> RJ12 <i>Pseudomonas</i> sp. RJ15 <i>B. subtilis</i> RJ46 (en consorcio)	<i>Vigna mungo</i> (Soja verde) y <i>Pisum sativum</i> (Chícharo)	Producción bacteriana de ACC desaminasa.	Incremento en el porcentaje de germinación de semillas, longitud y el peso seco de la raíz y partes aéreas, contenido de clorofila, contenido relativo de agua y producción de enzimas antioxidantes y osmolitos. Decremento en la expresión de genes responsables de la biosíntesis vegetal de etileno.	[109]
<i>B. amyloliquefaciens</i> SQR9	<i>Cucumis sativus</i> (Pepino)	Producción de AIA en respuesta a los exudados vegetales de L-triptófano.	Incremento en el crecimiento vegetal. Incremento de la secreción radicular de L-triptófano. Favorecimiento del establecimiento de asociaciones entre la planta y microorganismos beneficios.	[101]

Producción de fitohormonas y modulación de la actividad hormonal en plantas

En las plantas, el crecimiento, el desarrollo y la respuesta ante los cambios en los parámetros ambientales se encuentran regulados por fitohormonas: auxinas, citoquininas, giberelinas, ABA, ácido salicílico, ácido jasmónico, brasinoesteroides, estrigolactonas y etileno [35]. Es importante mencionar que los efectos de estas hormonas dependen de la etapa de desarrollo en la que se encuentre el tejido en el que actúan, las condiciones ambientales en las que la planta se encuentra, las cantidades en las cuales están presentes las hormonas y la interacción con otras fitohormonas provocando efectos antagónicos o sinérgicos (comunicación cruzada) [36]. Dada su complejidad, se hace necesaria la investigación para comprender detalladamente las respuestas fitohormonales ante el estrés hídrico en diversos contextos y para diferentes cultivos de interés. A continuación, se explica brevemente el papel que tienen algunos de estos compuestos cuando las plantas se encuentran sometidas a estrés hídrico, además de ejemplificar algunos de los efectos que tiene la inoculación con PGPR capaces de sintetizar dichas fitohormonas o de modular su señalización bajo condiciones de escasez de agua.

ABA

Una de las fitohormonas con mayor preponderancia en la regulación de la respuesta al estrés hídrico es el ABA, ya que, como se indicó anteriormente, induce el cierre de estomas, interviene en la homeostasis de las

especies reactivas de oxígeno y regula la producción de diversos metabolitos secundarios [28,35,37]. El ABA se produce a partir del β -caroteno en los cloroplastos y las raíces. Su síntesis se incrementa cuando la planta se encuentra en estrés hídrico [37]. Esta fitohormona actúa mediante comunicación cruzada con otras para poder regular adecuadamente la respuesta ante dichas condiciones [36–38].

Se conocen microorganismos con la capacidad de producir ABA o compuestos análogos con efectos positivos en el estado hídrico de las plantas en las que son inoculadas cuando éstas se encuentran en condiciones de déficit hídrico, generando incrementos en la biomasa, modificaciones en la arquitectura radicular mediante la producción de más raíces laterales, mayor supervivencia ante estrés severo, mayor contenido relativo de agua y mayor concentración tisular de prolina [39–41].

Auxinas

Las auxinas son fitohormonas entre las cuales destaca el ácido 3-indol acético (AIA), derivado del triptófano. Además de regular el crecimiento y el desarrollo, las auxinas también tienen un papel importante en la modulación de la expresión de genes que intervienen en la expansión de las raíces y la activación de sistemas antioxidantes, inhiben la expresión de genes de senescencia y, en consecuencia, confieren tolerancia ante el estrés hídrico [39]. Para llevar a cabo adecuadamente sus funciones, las auxinas actúan coordinadamente con el ABA [38,43].

Cuando estas hormonas son suministradas de forma exógena también confieren resistencia ante el estrés hídrico [35]. Debido a ello, los microorganismos con capacidad de producir AIA a partir de su precursor, el L-triptófano que es secretado hacia el suelo por las plantas, han mostrado tener efectos positivos sobre el estado hídrico de éstas cuando son sometidas a déficit hídrico [44–47]. Se estima que aproximadamente el 80% de las PGPR tienen la capacidad de producir AIA [15] vía triptófano, pero también existen aquellas que lo producen de forma independiente [45].

Citoquininas

Las citoquininas tienen un papel fundamental en la regulación del crecimiento vegetal y también son importantes en la resistencia ante estresores ambientales [35,48]. Se han reportado efectos tanto positivos como negativos de las citoquininas en la respuesta vegetal al estrés hídrico y sus concentraciones tisulares varían dependiendo de la duración y la intensidad del estrés [48], lo cual hace evidente la necesidad de generar más información respecto del papel de estas fitohormonas en diferentes cultivos y condiciones.

Respecto de los efectos que ejercen las citoquininas dificultando la aclimatación ante el estrés hídrico, se puede mencionar que suprimen las vías de regulación de otras fitohormonas que provocan el decremento de la relación tallo: raíz; es decir, las citoquininas impiden que, en condiciones de estrés, se privilegie el crecimiento de las raíces sobre el de las partes aéreas evitando que la planta

extienda el tejido que le permite proveerse de agua y ocasionando que se tenga más superficie mediante la cual puede perderla [48]. Asimismo, aunque sus efectos pueden variar dependiendo de las concentraciones en las que se encuentran, en general las citoquininas inducen la apertura de los estomas interactuando antagónicamente con el ABA [15,28]. De esta manera, se evita la pérdida de agua por las partes aéreas y los recursos disponibles se canalizan para el desarrollo radicular que permitirá el ingreso de agua hacia la planta desde partes del suelo más profundas y alejadas [35,48].

En contraste, el incremento en las concentraciones de citoquininas endógenas retrasa la senescencia en plantas sometidas a déficit hídrico confiriendo notablemente mayor tolerancia [49]. Además, la administración exógena y conjunta de citoquininas y de ABA ha mostrado tener efectos positivos en el ajuste osmótico y la función de los sistemas antioxidantes en plantas de trigo sometidas a estrés hídrico durante la etapa del llenado del grano [50].

La inoculación de plantas en condiciones de sequía con cepas productoras de citoquininas tiene efectos positivos sobre su crecimiento y estado hídrico [15,51]. Por ejemplo, *Bacillus subtilis* AE016877 mostró incrementar la conductancia estomática y el peso seco de la parte aérea y de las raíces en el árbol de la tuya *Platyclusus orientalis*. Además, se observó un aumento de la relación tallo: raíz y mayor potencial hídrico de la planta, indicando que, además de promover el crecimiento de la parte

aérea con función fotosintética, las bacterias mejoraron el estado hídrico de las plantas [52].

Giberelinas

Las giberelinas estimulan la elongación, la división celular, la germinación y la maduración de los frutos, además de que, en comunicación cruzada con otras fitohormonas, activan la expresión de genes importantes en la respuesta ante el estrés hídrico [35]. Se ha documentado que el ácido giberélico en bajas concentraciones disminuye el daño oxidativo en plantas sometidas a estrés hídrico [53].

Pseudomonas putida H-2-3, cepa productora de giberelinas, tiene un efecto positivo sobre la modulación de la señalización hormonal y la activación de mecanismos antioxidantes en plantas de soya cuando se encuentra bajo condiciones de estrés salino e hídrico [54]. Del mismo modo, la inoculación con *Azospirillum lipoferum* ha mostrado mejorar el estado hídrico de plantas de maíz sometidas a condiciones de estrés [41].

ACC desaminasa

El etileno es la fitohormona más pequeña y regula varios procesos vitales en las plantas, tales como la germinación, floración, anthesis, fructificación, maduración del fruto, senescencia y el desarrollo del sistema radicular [55,56]. El etileno se biosintetiza en las plantas a partir de la transformación de la metionina en S-adenosilmetionina (SAM) mediante la enzima S-adenosilmetionina sintetasa. La SAM posteriormente sirve de sustrato para la síntesis de ácido 1-aminociclopropano-1 carboxílico (ACC) por la enzima ACC sintasa (ACS) [55].

El ACC posteriormente se oxida, produciendo etileno en una reacción catalizada por la enzima ACC oxidasa (ACO) [57].

Aunque el etileno es una fitohormona presente en todas las plantas y es crucial para la regulación de su desarrollo, la producción y la regulación de la señalización por etileno se altera cuando las plantas se encuentran en condiciones de estrés [56,58]. De hecho, se ha documentado que la producción de etileno en plantas sometidas a estrés incrementa en dos fases. La primera consiste en una ligera alza en la síntesis de esta hormona, la cual consume las reservas tisulares de ACC, su precursor inmediato, y desencadena la expresión de genes asociados a la respuesta defensiva de la planta. La segunda fase consiste en una elevación más grande que la primera, para la cual se sintetiza más ACC. Este segundo incremento tiende a tener efectos negativos en el estado fisiológico de las plantas, provocando en muchos casos, la pérdida de superficie fotosintética por senescencia, clorosis, epinastia (curvatura anormal de las hojas hacia abajo) y abscisión foliar; disminución de la conductancia estomática (provoca el cierre de los estomas, y, en consecuencia, la entrada de CO₂ a la planta); disminución del crecimiento de las raíces y los órganos aéreos, agudizando así los efectos negativos provocados inicialmente por el estresor desencadenante de esta respuesta [58], afectando significativamente el rendimiento y la calidad de los cultivos.

Debido a lo anterior, una característica altamente valorada en las PGPR, es su capacidad de producir ACC desaminasa,



enzima que permite a los microorganismos utilizar el ACC (precursor directo del etileno) como fuente de nitrógeno, escindiendo el ACC en α -cetobutirato y NH_3 , y logrando así la disminución de la concentración de etileno en los tejidos vegetales para mitigar sus consecuentes efectos negativos [59].

Se ha documentado muy ampliamente el efecto de la inoculación de PGPR productoras de ACC desaminasa en plantas sometidas a estrés hídrico. Por ejemplo, muestran mejor actividad de los mecanismos antioxidantes [60,61] y se incrementa la supervivencia de plantas de trigo sometidas a sequía severa [62]. Del mismo modo, se ha observado un alza en la tasa de germinación de semillas, crecimiento vegetativo, contenido total de clorofila, contenido relativo de agua, contenido de osmolitos como la prolina, contenido tisular de nitrógeno y fósforo en el tejido foliar, y la supresión de la expresión de genes específicos asociados a la respuesta al estrés hídrico [63–68].

Incremento en la disponibilidad de nutrientes

Para que una planta pueda asimilar nutrientes, además de que éstos existan en el medio, es necesario que se encuentren disponibles para que puedan ser aprovechados. En muchas ocasiones, los nutrientes sí existen en el medio, pero en formas en que las plantas no son capaces de asimilar, ya que se están unidos a otros compuestos, o bien, como precipitados de baja solubilidad [69]. Adicionalmente, la sequía es una condición que dificulta

significativamente la adquisición de nutrientes por las plantas [70,71].

Las PGPR pueden aportar en el aprovisionamiento de macronutrientes como el nitrógeno, tal es el caso de aquellas capaces de fijar el nitrógeno atmosférico (v.g. *Rhizobium* spp., *Azospirillum* spp. y *Acetobacter* spp.). O bien, bacterias nitrificantes, que transforman el nitrógeno fijado en forma de NO_3^- disponible para las plantas [69]. En plantas sometidas a estrés hídrico, esto resulta relevante, debido a que la sequía disminuye la actividad de la enzima nitrato reductasa, así como la movilidad del nitrógeno en el suelo, haciendo del aprovisionamiento de este nutriente un factor limitante para el desarrollo vegetal. Del mismo modo, las deficiencias de nitrógeno reducen la eficiencia del uso del agua en las plantas, es decir, la cantidad de carbono asimilado como biomasa por unidad de agua transpirada y empleada en el metabolismo de la planta [71,72].

Por otro lado, una característica importante de promoción del crecimiento vegetal es la solubilización de fósforo, macronutriente que tiende a ser limitado en condiciones de sequía, pues en el suelo seco, el tamaño de los poros llenos de agua disminuye notablemente y se reduce la movilidad de este elemento [14]. Las bacterias solubilizadoras de fósforo pueden incrementar la disponibilidad de este nutriente a partir de la acidificación del medio para la formación de HPO_4^{2-} , o bien, mediante la producción de aniones orgánicos [69,73].

En el caso del hierro, este micronutriente



también resulta esencial para las plantas y su absorción suele disminuir notablemente cuando éstas están sometidas a condiciones limitantes de agua [70]. Este elemento se encuentra regularmente en solución acuosa en forma de iones Fe^{2+} y Fe^{3+} . Sin embargo, el Fe^{3+} no puede ser utilizado por microorganismos o plantas, debido a su tendencia a formar compuestos insolubles como silicatos de ferromagnesio, óxidos e hidróxidos. Algunas PGPR, cuando se encuentran en ambientes con poca disponibilidad de este elemento, pueden producir compuestos de naturaleza peptídica y con capacidad de quelar el hierro: los sideróforos. Estos compuestos forman un complejo con Fe^{3+} , posibilitando su entrada a la planta a través del sistema radicular [74,75]. En el caso de plantas que se encuentran en ambientes con condiciones limitantes de hierro, se producen compuestos fenólicos que favorecen el establecimiento y la proliferación de microorganismos productores de sideróforos [76]. Los sideróforos, según su estructura química, pueden clasificarse en catecolatos, hidroxamatos e hidroxicarboxilatos. Por ejemplo, algunas especies del género *Pseudomonas* producen hidroxamatos como la ferribactina y la pseudobactina, al igual que catecolatos como la pioverdina. Las enterobacterias producen generalmente enterobactina y aerobactina. Entre otros sideróforos se pueden encontrar la pioquelina, la cepabactina y la ornibactina [75].

Ajuste osmótico

El ajuste osmótico es un mecanismo de protección que utilizan las plantas cuando se

encuentran en condiciones de estrés hídrico. Permite mantener la presión interna de las células al reducir el potencial osmótico a partir de la acumulación de solutos y la regulación de la homeostasis de los iones a partir de sustancias osmoprotectoras: compuestos de amonio como las poliaminas, glicina betaína y el dimetil sulfonio propionato; azúcares solubles y alcoholes como la trehalosa, fructano, manitol y el sorbitol; y aminoácidos como la prolina y la ectoína [77].

Las sustancias osmoprotectoras, además de mitigar el daño ocasionado por especies reactivas de oxígeno, preservan la integridad de las membranas y estabilizan enzimas, manteniendo la estructura y la función de las células sin interferir negativamente en el metabolismo [77]. Entre estos compuestos, resalta la prolina, la cual también funciona como una fuente de carbono y nitrógeno cuando las plantas se encuentran en recuperación ante el sometimiento de algún estresor, ayudando al crecimiento de la planta. Sin embargo, cuando las plantas presentan condiciones de estrés hídrico, decrece la síntesis de prolina [13].

Se ha reportado que la inoculación con PGPR incrementa las concentraciones tisulares de osmoprotectores en plantas sometidas a estrés hídrico, a la vez que se han observado en consecuencia efectos positivos sobre el crecimiento vegetal y el rendimiento de algunos cultivos [63,67,78].

Producción de sustancias poliméricas extracelulares

Cuando algunos microorganismos se enfrentan



a condiciones de poca agua disponible, utilizan estrategias para mantener un microambiente húmedo que les permita desarrollarse. Una de ellas es la producción de sustancias poliméricas extracelulares (EPS, por sus siglas en inglés *extracellular polymeric substances*). Este tipo de moléculas comprenden polisacáridos, proteínas, lípidos y ácidos nucleicos [73]. Se trata de sustancias higroscópicas capaces de retener grandes cantidades de agua, y que al estar en el suelo y en contacto con las plantas, proveen a éstas últimas de una biopelícula hidrofílica que permite la preservación de un ambiente húmedo también para las raíces de las plantas [13,80]. Las EPS también ayudan a mantener una buena agregación del suelo, con una estructura que favorezca la permeabilidad y la adherencia de las raíces al suelo [80]. Las propiedades de adherencia, retención de agua y agregación del suelo que presentan estas sustancias los hacen relevantes incluso para considerar la encapsulación de cepas microbianas con propiedades de promoción de crecimiento vegetal en estos polímeros para el diseño de bioinoculantes [79].

Activación de sistemas antioxidantes

Como se mencionó anteriormente, el estrés hídrico incrementa la producción de ROS en varios organelos celulares, como es el caso del cloroplasto, los peroxisomas y las mitocondrias [81]. Entre las ROS que se producen en plantas figuran el peróxido de hidrógeno (H_2O_2), el radical hidroxilo (OH^\cdot), el anión superóxido (O_2^-), el oxígeno singlete y los radicales alcoxil (RO) [14]. Dependiendo de la concentración celular de estas sustancias, en niveles

relativamente bajos provocan la activación inicial de los mecanismos de defensa de la planta [82]. Sin embargo, al alcanzar concentraciones elevadas conducen a efectos negativos que derivan en la lipoperoxidación de los componentes de las membranas celulares, oxidación de proteínas, inhibición de la actividad enzimática, daños en los ácidos nucleicos y, eventualmente, la muerte celular [83]. Las plantas presentan mecanismos de defensa tanto enzimáticos como no enzimáticos que las protegen del daño oxidativo. Dentro de las enzimas antioxidantes se encuentran la superóxido dismutasa (SOD), catalasa, glutatión reductasa y las peroxidasas; mientras que en los mecanismos no enzimáticos se encuentran el ácido ascórbico, el α -tocoferol, flavonoides, glutatión, cisteína, carotenoides, lípidos y compuestos fenólicos. El funcionamiento coordinado de los mecanismos de defensa enzimáticos y no enzimáticos es crucial para evitar el daño oxidativo [14,82].

Se ha identificado que en plantas sometidas a estrés hídrico la inoculación con PGPR incrementa la actividad de enzimas antioxidantes y, por ende, se disminuye la cantidad de ROS [15]. Por ejemplo, la inoculación de plantas de arroz con *Bacillus amyloquefaciens* SN13 incrementa la expresión del gen que codifica para la enzima antioxidante glutatión S-transferasa, la cual remueve especies reactivas de oxígeno para la producción de glutatión reducido [67]. Del mismo modo, la inoculación con *Pseudomonas aeruginosa* GGRJ21 favorece la expresión del gen que codifica para la catalasa en soya verde

[84]. Asimismo, en plantas de tomate inoculadas con PGPR bajo condiciones de estrés hídrico disminuyen las concentraciones tisulares de H₂O₂, hay un decremento notable en el daño oxidativo de las membranas celulares y se incrementa la actividad de enzimas como SOD y ascorbato peroxidasa [63].

Regulación de la producción de metabolitos vegetales

Además de los mecanismos anteriormente mencionados, las PGPR modulan la producción vegetal de metabolitos que resultan favorecedores cuando las plantas se encuentran en condiciones de estrés hídrico [14]. Por ejemplo, además de su importancia como osmolito, la prolina también es capaz de estabilizar proteínas, membranas, remover radicales libres, es quelante de metales, interviene en múltiples procesos de señalización celular, actúa como antioxidante, favorece la actividad de enzimas antioxidantes y la actividad de enzimas que intervienen en la nodulación de bacterias fijadoras de nitrógeno. Es así como el incremento en la producción vegetal de prolina, al igual que la provisión de prolina exógena en bajas cantidades, incrementan la tolerancia de las plantas ante el estrés [14,85]. Se ha identificado que elicitores bacterianos, como la goma gelana, incrementan el contenido de prolina en plántulas de haba [86]. Asimismo, se ha identificado que bacterias como *Azotobacter chroococcum* A101, *Pseudomonas fluorescens*, *Pseudomonas mendocina* Palleroni 1970 y *Azospirillum lipoferum* N040 promueven la producción

endógena de prolina en plantas de albahaca [87].

Por otro lado, los carotenoides son también importantes antioxidantes, así como precursores de fitohormonas como el ABA y las estrigolactonas, además de que protegen al aparato fotosintético a partir del fortalecimiento de las membranas de los tilacoides en el cloroplasto y la disipación del exceso de energía que pudiera dañar al fotosistema II [13]. Bajo condiciones de estrés hídrico, se ha documentado un decremento en el contenido vegetal de carotenoides [88,89] y, bajo estas condiciones, el déficit de dichos metabolitos provoca alteraciones en la regulación fitohormonal por ABA y AIA, derivando en una menor tolerancia ante la falta de agua [43]. En este sentido, la inoculación con *Pseudomonas* sp., *Bacillus cereus*, *Bacillus pumilus* y *B. subtilis* ha mostrado tener efectos positivos notables respecto del contenido vegetal de carotenoides [90,91].

Producción bacteriana de compuestos orgánicos volátiles

Un compuesto orgánico volátil (VOC, por sus siglas en inglés *volatile organic compounds*) es aquel cuya presión de vapor es lo suficientemente alta para evaporarse en la atmósfera bajo condiciones normales. Estas sustancias pueden ser producidas por las plantas y viajar a través de la atmósfera, suelos porosos y líquidos, dándoles la posibilidad de actuar eficientemente como mensajeros químicos tanto a corta como a larga distancia [92]. Dadas sus características, intervienen en una



diversidad de procesos como la defensa ante insectos, atracción de polinizadores, interacciones planta-patógeno, interacciones planta-planta, remoción de especies reactivas de oxígeno, termotolerancia y adaptaciones ante diversos estresores ambientales [93,94]. La exposición de las plantas ante la sequía provoca alteraciones en la producción de VOC. Por ejemplo, en algunas especies, cuando el estrés se presenta durante corto tiempo, decrece la producción de sesquiterpenos y se incrementa la de monoterpenos; mientras que la sequía severa reduce la producción de isopreno [93].

Algunos microorganismos pueden también producir VOC que coadyuvan a que se mantenga un mejor estado hídrico en plantas sometidas a sequía [15,92]. Por ejemplo, el 2,3-butanodiol producido por *Pseudomonas chlororaphis* O6 ha mostrado tener efectos positivos en la regulación del estado hídrico de las plantas a través de un decremento en la apertura de los estomas, además de promover la producción de ácido salicílico [95].

Del mismo modo, se ha identificado que los VOC emitidos por microorganismos tienen efectos sobre la regulación por auxinas [44], tal es el caso de las dicetopiperazinas secretadas por *P. aeruginosa* que conducen al incremento del número de raíces secundarias en *Arabidopsis thaliana* [96]. También se sugiere que, algunos compuestos producidos por *B. cereus*, *B. simplex* y *Bacillus* sp., como la acetofenona, tridecanal, tetradecanal, 6,10,14-trimetil 2-pentadecanona, inciden positivamente en la arquitectura de raíces secundarias [97].

Sin embargo, no todos los VOC producidos por bacterias tienen efectos positivos sobre el estado fisiológico de las plantas, pues hay algunos que pueden inhibir el crecimiento vegetal o presentar fitotoxicidad, tal es el caso del amoníaco, dimetilsulfuro, cianuro de hidrógeno, y el ácido 3-fenil propiónico, que son empleados por bacterias fitopatógenas para facilitar la infección al suprimir las defensas del hospedero [92]. En este sentido, los efectos de los VOC producidos por bacterias varía dependiendo del tipo de compuesto secretado y de las condiciones en las que se lleva a cabo la asociación entre el microorganismo y la planta.

Expansión de la arquitectura radicular

En las plantas, el primer órgano que percibe las condiciones de deshidratación es la raíz, la cual se encarga, a su vez, de maximizar la entrada de agua y nutrientes. El desarrollo de las raíces de las plantas se regula por la acción de diversas fitohormonas como las giberelinas, el ABA, y resalta la importancia de la interacción entre las citoquininas y las auxinas [98]. Ante condiciones de estrés abiótico, la secreción de estas fitohormonas se ve alterada, con los consecuentes efectos en la conformación de las raíces [37].

Mediante diversos mecanismos, la presencia de algunas PGPR ha demostrado tener efectos positivos en la masa y longitud radicular y en el desarrollo de raíces secundarias, pelos radiculares y raíces adventicias en las plantas que favorecen un mayor alcance hacia recursos hídricos y nutrientes disponibles en el suelo [99,100].



Hay evidencia de que la producción de AIA bacteriano a partir del triptófano exudado por las plantas favorece el desarrollo de raíces laterales e incrementa la masa radicular. Además de la producción bacteriana de AIA [14,99], los microorganismos también promueven la activación de genes vegetales involucrados en la biosíntesis, transporte o transducción de señales de AIA [14]. Es importante mencionar que existe una relación recíproca entre la producción bacteriana de AIA y la cantidad de triptófano disponible, de tal manera que, así como la producción de auxinas modifica la arquitectura radicular, los exudados de las plantas también provocan cambios en la actividad metabólica de las bacterias [101].

Por otro lado, también hay microorganismos que producen citoquininas como la zeatina, tal es el caso de bacterias de los géneros *Arthrobacter*, *Azospirillum*, *Bradyrhizobium*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, y *Paenibacillus*. La producción de citoquininas se asocia con la inhibición de la formación de raíces laterales y de la raíz primaria, pero a la vez, con un incremento en la formación de pelos radiculares y la producción de exudados [99].

Del mismo modo, se han identificado PGPR productoras de giberelinas, las cuales favorecen la elongación de las raíces primarias y la extensión de las raíces laterales. Tal es el caso de *Achromobacter xylosoxidans*, *Acinetobacter calcoaceticus*, *Azospirillum* spp., *Azotobacter* spp., *Bacillus* spp., *Herbaspirillum seropedicae*, *Gluconobacter diazotrophicus*, *Pseudomonas putida* y algunos rizobios [54,99].

Asimismo, se ha identificado la transferencia horizontal del plásmido Ri desde la bacteria *Rhizobium rhizogenes* hacia el genoma vegetal y ello favorece la formación de pelos radiculares [102].

Como fue mencionado anteriormente, la emisión bacteriana de VOC tiene un papel importante en la modulación de la arquitectura radicular.

Preservación del contenido relativo de agua y del potencial hídrico de la planta

El contenido relativo de agua y el potencial hídrico del xilema son dos parámetros fisiológicos que revelan el estado hídrico de las plantas. Una vez expuestos los efectos negativos que trae consigo el estrés hídrico en términos fisiológicos y, en consecuencia, en términos de productividad, rendimiento y calidad de los cultivos, es evidente la necesidad de preservar un estado hídrico favorable en los sistemas agrícolas. Dados los mecanismos previamente descritos mediante los cuales las PGPR ayudan a las plantas para desarrollar estrategias de resistencia ante el estrés hídrico, se puede destacar que, en consecuencia, estos microorganismos ayudan a mantener mayor contenido relativo de agua y potencial hídrico del xilema de las plantas ya que: facilitan el aprovisionamiento de agua a partir de un sistema radicular amplio, ayudan a modular la señalización fitohormonal de modo que las plantas puedan regular la apertura de estomas y disminuir la pérdida de agua, disminuyen la desecación y mantienen mayor humedad en el sistema radicular a partir de la secreción de EPS

y son capaces de producir o estimular la producción vegetal de sustancias que permiten el ajuste osmótico [13–15].

Efectos en la tasa fotosintética

La productividad de un cultivo está asociada inherentemente a su capacidad de fotosintetizar [26]. Como se mencionó anteriormente, la exposición al estrés hídrico puede inducir, mediante múltiples mecanismos, un decremento en la tasa fotosintética. Una de las principales características de una planta sometida a estrés hídrico es la disminución de la relación tallo: raíz, lo cual, si bien provoca que el uso de los recursos disponibles se destine primordialmente al desarrollo de los órganos implicados en la toma de agua y nutrientes, también reduce la superficie de órganos fotosintéticos (las partes aéreas, especialmente las hojas) [13]. Además, una planta bajo estrés hídrico aminora la apertura de los estomas, limitando la entrada de CO₂ [28] y el inherente daño oxidativo provocado por los estresores afecta las estructuras de las membranas de los cloroplastos y disminuye la actividad de las enzimas fotosintéticas [25].

En este contexto, los mecanismos que se han descrito en este trabajo sobre cómo las PGPR actúan en la regulación al estrés en las plantas coadyuvan en la preservación de la tasa fotosintética mediante la producción de citoquininas, que incrementan la superficie de los órganos aéreos y favorecen la apertura estomática, además de que consistentemente estos microorganismos coadyuvan en la preservación de la integridad celular y de los

fotosistemas mediante la activación de los sistemas antioxidantes de las plantas [13,15].

El todo es mucho más que la suma de las partes: la importancia de una visión integral para el abordaje de la dinámica de las relaciones planta-bacteria

Si bien mantener la productividad de los sistemas agrícolas es importante para posibilitar la seguridad alimentaria de la población mundial, la intensificación desmedida de los sistemas agrícolas en modos de producción no sustentables implica exceder los límites biogeoquímicos que mantienen al sistema planetario en una dinámica estable y viable para la subsistencia humana y del resto de los sistemas vivos. La producción en sistemas agrícolas intensificados convencionales altera los ciclos biogeoquímicos por sobrefertilización, ocasiona la pérdida de ecosistemas naturales para establecer tierras de cultivo, induce la acidificación de océanos, exagera el empleo de agroquímicos nocivos para la fauna y la salud humana y demanda la sobreexplotación de recursos no renovables y la quema de combustibles fósiles [110,111]. El contexto global demanda la investigación y la implementación de estrategias agroecológicas que coadyuvan a incrementar la productividad de los sistemas agrícolas sin los efectos negativos que se han mencionado anteriormente y, para ello, es importante el entendimiento profundo de las relaciones ecológicas que subyacen y modelan la dinámica de los sistemas productivos [112].

Como se ha mencionado a lo largo de este



trabajo, las interacciones entre las plantas y su microbiota rizosférica tienen implicaciones relevantes sobre el estado fisiológico de las plantas y, por ende, en la productividad, rendimiento y calidad de los cultivos. Mucha investigación se ha realizado en torno a explorar los efectos de una cepa o de un consorcio bajo diversas condiciones de estrés, sin embargo, los trabajos que abordan los efectos de las interacciones entre las plantas y la totalidad de su microbioma visto como un sistema dinámico y complejo aún son relativamente escasos [11,91,113,114]. Es importante visualizar que los microbiomas que colonizan las raíces de las plantas están estructurados y forman redes microbianas complejas e interconectadas. Dentro de estas redes, diferentes taxones tienen roles diversos y se han identificado algunos que constituyen grupos funcionales que podrían ser cruciales para la salud de las plantas y el funcionamiento del agroecosistema [114].

Por ejemplo, por medio de estudios que abarcan largas escalas de tiempo ahora se sabe que la administración de fertilización orgánica favorece el establecimiento de redes de interacción en la comunidad microbiana del suelo más resilientes, con mayor diversidad y cuyos grupos funcionales son capaces de movilizar eficientemente el carbono, el fósforo y el nitrógeno cuando se compara con los microbiomas que se establecen cuando los suelos son provistos con fertilizantes convencionales [113]. En ese sentido, también se sabe que la compactación del suelo tiene efectos notables sobre la composición del

microbioma, favoreciendo a microorganismos anaerobios y saprofiticos y afectando a las bacterias aerobias y hongos asociados a plantas. Ello tiene inherentemente implicaciones en términos del rendimiento de los cultivos [115]. Sin embargo, no se han encontrado trabajos donde se analicen desde un punto de vista integral, funcional y de redes las interacciones del microbioma rizosférico que permitan incrementar la resistencia de las plantas ante el estrés hídrico ni cómo estos se ven modificados por el manejo de los cultivos.

Se requieren notables esfuerzos para soportar un cambio de paradigma en el que la visión del microbioma rizosférico como un sistema complejo y dinámico brinde las bases para el manejo integrado de suelos, fortaleciendo la resiliencia de los sistemas agrícolas. La investigación en este sentido actualmente se ve provista de mayores herramientas debido a la creciente disponibilidad de las tecnologías de secuenciación masiva.

CONCLUSIONES

En el contexto de cambio climático, el estrés hídrico constituye uno de los principales factores limitantes para la producción agrícola y, por ende, la seguridad alimentaria a nivel global. Se han buscado y desarrollado varias estrategias para mantener e incrementar la productividad, la cual se requiere que transite para cimentarse en sistemas sustentables y resilientes. Para ello se hace necesario tener profundo conocimiento de la fisiología de las plantas cultivadas, así como de la dinámica de



las relaciones ecológicas que se establecen entre éstas y la microbiota asociada. El uso de PGPR en diversos cultivos ha demostrado fortalecer los mecanismos de resistencia ante el estrés hídrico en las plantas con las que interactúan, además de coadyuvar mediante diversos mecanismos para contrarrestar o disminuir los efectos negativos que el estrés fisiológico trae consigo y, en consecuencia, aumentar la productividad, el rendimiento y la calidad. Estos microorganismos incrementan la disponibilidad de nutrientes, activan los sistemas de defensa ante el daño oxidativo, modulan las vías de regulación por fitohormonas, coadyuvan a modelar la arquitectura de las raíces para favorecer la adquisición de recursos hídricos, desencadenan mecanismos que evitan la pérdida de agua y, como resultado, mantienen un óptimo estado hídrico y ayudan a preservar la tasa fotosintética que es la base para mantener la productividad y el rendimiento de los cultivos. Sin embargo, aún se necesita profundizar sobre los mecanismos mediante los cuales las PGPR ayudan a las plantas a lidiar con el estrés hídrico, por ejemplo, a través de un entendimiento preciso de las modificaciones en las vías de señalización hormonal y la comunicación cruzada entre diferentes hormonas, ya que estas respuestas a veces pueden variar entre diferentes cultivos y con distintos niveles de intensidad del estrés. Asimismo, es necesario continuar la búsqueda de más cepas resistentes a la sequía que, a su vez, presenten propiedades que coadyuven al fortalecimiento de mecanismos de resistencia

en las plantas con la finalidad de favorecer su presencia en los suelos, ya sea mediante estrategias de manejo de los cultivos, o bien, a partir del diseño de bioinoculantes seguros y efectivos. Además, es crucial avanzar en el entendimiento de los microbiomas rizosféricos como un sistema complejo que ayude a generar planes de manejo integrado de suelos encaminados a incrementar la productividad de los sistemas agrícolas de manera resiliente y sustentable. Sin duda, las PGPR otorgan un panorama promisorio para la adaptación de los sistemas agrícolas ante el cambio climático.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores confirman que no existe conflicto de interés.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Instituto Politécnico Nacional por los proyectos financiados SIP-20220660, SIP-20221936 y SIP-20230850.

REFERENCIAS

- [1]. Marshman J, Blay-Palmer A, Landman K. Anthropocene crisis: climate change, pollinators, and food security. *Environments* 2019; 6: 22. Disponible en: <https://doi.org/10.3390/environments6020022>
- [2]. Tirado MC, Clarke R, Jaykus LA, McQuatters-Gollop A, Frank JM. Climate change and food safety: a review. *Food Res Int* 2010; 43: 1745–65. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2010.07.003>



- [3]. Naciones Unidas. Población. Desafíos Glob n.d. Disponible en: <https://www.un.org/es/global-issues/population>
- [4]. Naciones Unidas. La Agenda 2030 y los Objetivos de Desarrollo Sostenible: una oportunidad para América Latina y el Caribe. Santiago:(Chile): 2018. Disponible en: https://repositorio.cepal.org/bitstream/handle/11362/40155/24/S1801141_es.pdf
- [5]. Porter JR, Semenov MA. Crop responses to climatic variation. *Philos Trans R Soc B-Biological Sci* 2005; 360: 2021–35. Disponible en: <https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1752>
- [6]. Ahmad A, Diwan H, Abrol YP. Global climate change, stress and plant productivity. In: Pareek A, Sopory S, Bohnert H, eds. *Abiotic Stress Adaptation in Plants*; Dordrecht: Springer Netherlands; 2009; 503–21. Disponible en: https://doi.org/10.1007/978-90-481-3112-9_23
- [7]. Rosenzweig C, Strzepek KM, Major DC, Iglesias A, Yates DN, McCluskey A, Hillel D. Water resources for agriculture in a changing climate: international case studies. *Glob Environ Chang* 2004; 14: 345–60. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2004.09.003>
- [8]. Schlaeppi K, Bulgarelli D. The plant microbiome at work. *Mol Plant-Microbe Interact* 2015; 28:212–7. Disponible en: <https://doi.org/10.1094/MPMI-10-14-0334-FI>
- [9]. Chouhan GK, Verma JP, Jaiswal DK, Mukherjee A, Singh S, de Araujo Pereira AP, Liu H, Abd_Allah EF, Singh BK. Phytomicrobiome for promoting sustainable agriculture and food security: Opportunities, challenges, and solutions. *Microbiol Res* 2021; 248: 126763. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126763>
- [10]. Fiodor A, Singh S, Pranaw K. The contrivance of plant growth promoting microbes to mitigate climate change impact in agriculture. *Microorganisms* 2021; 9:1–36. Disponible en: <https://doi.org/10.3390/microorganisms9091841>
- [11]. Turner TR, James EK, Poole PS. The plant microbiome. *Genome Biol* 2013; 14:1–10. Disponible en: <https://doi.org/10.1186/gb-2013-14-6-209>
- [12]. Berendsen RL, Pieterse CMJ, Bakker PAHM. The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends Plant Sci* 2012; 17:478–86. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.04.001>
- [13]. Ahluwalia O, Singh PC, Bhatia R. A review on drought stress in plants: Implications, mitigation and the role of plant growth promoting rhizobacteria. *Resour Environ Sustain* 2021; 5:100032. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.resenv.2021.100032>
- [14]. Ali S, Khan N. Delineation of mechanistic approaches employed by plant growth promoting microorganisms for improving drought stress tolerance in plants. *Microbiol Res* 2021; 249: 126771. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126771>
- [15]. Gowtham HG, Singh SB, Shilpa N, Aiyaz



M, Nataraj K, Udayashankar AC, Amruthesh KN, Murali M, Poczai P, Gafur A, Almalki WH, Sayyed RZ. Insight into recent progress and perspectives in improvement of antioxidant machinery upon PGPR augmentation in plants under drought stress: a review. *Antioxidants* 2022; 11:1763. Disponible en: <https://doi.org/10.3390/antiox11091763>

[16]. Richerson PJ, Boyd R, Bettinger RL. Was agriculture impossible during the Pleistocene but mandatory during the Holocene? A climate change hypothesis. *Am Antiq* 2001; 66:387–411. Disponible en: <https://doi.org/10.2307/2694241>

[17]. Equihua Zamora M, Hernández Huerta A, Pérez Maqueo O, Benítez Badillo G, Ibáñez Bernal S. Cambio global: el Antropoceno. *Cienc Ergo-Sum, Rev Científica Multidiscip Prospect* 2016; 23:67–75. Disponible en: <https://cienciaergosum.uaemex.mx/article/view/8115>

[18]. Lambers H, Chapin FS, Pons TL. *Plant physiological ecology*. New York, NY: Springer New York; 2008. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/978-0-387-78341-3>

[19]. Odum EP, Barrett GW. *Fundamentos de Ecología*. 5th ed. México: Cengage Learning; 2006.

[20]. Salehi-Lisar SY, Bakhshayeshan-Agdam H. Drought stress tolerance in plants, vol 1: physiology and biochemistry. In: Hossain M, Wani S, Bhattacharjee S, Burritt D, Tran LS, eds. *Drought stress tolerance in plants, Vol 1: physiology and biochemistry*; Springer, Cham; 2016; 1–16. Disponible en:

https://doi.org/10.1007/978-3-319-28899-4_1

[21]. Cuervo-Robayo AP, Ureta C, Gómez-Albores MA, Meneses-Mosquera AK, Téllez-Valdés O, Martínez-Meyer E. One hundred years of climate change in Mexico. *PLoS One* 2020; 15:1–19. Disponible en: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209808>

[22]. SEMARNAT. México: Tercer informe bienal de actualización ante la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el cambio climático. Ciudad de México 2022. Disponible en: https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/747507/158_2022_Mexico_3er_BUR.pdf

[23]. Monterroso A, Conde C. Exposure to climate and climate change in Mexico. *Geomatics, Nat Hazards Risk* 2015; 6: 272–88. Disponible en: <https://doi.org/10.1080/19475705.2013.847867>

[24]. Donatti CI, Harvey CA, Martínez-Rodríguez MR, Vignola R, Rodríguez CM. Vulnerability of smallholder farmers to climate change in Central America and Mexico: current knowledge and research gaps. *Clim Dev* 2019; 11: 264–86. Disponible en: <https://doi.org/10.1080/17565529.2018.1442796>

[25]. Farooq M, Hussain M, Wahid A, Siddique KHM. Drought stress in plants: an overview. In: Aroca R, ed. *Plant responses to drought stress*; Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg; 2012; 1–33. Disponible en: https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_1

[26]. Sharma-Natu P, Ghildiyal MC. Potential



targets for improving photosynthesis and crop yield. *Curr Sci* 2005; 88: 1918–28. Disponible en: <https://www.jstor.org/stable/24110618>

[27]. Kathpalia R, Bhatla SC. Plant water relations. In: Bhatla S, Lal M, eds. *Plant physiology, development and metabolism*; Singapore: Springer Singapore; 2018; 3–36. Disponible en: https://doi.org/10.1007/978-981-13-2023-1_1

[28]. Daszkowska-Golec A, Szarejko I. Open or close the gate - Stomata action under the control of phytohormones in drought stress conditions. *Front Plant Sci* 2013; 4: 1–16. Disponible en: <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00138>

[29]. Morgan PW, Drew MC. Ethylene and plant responses to abiotic stress. *Physiol Plant* 1997; 100:620–30. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1997.tb03068.x>

[30]. Wilkinson S, Davies WJ. Drought, ozone, ABA and ethylene: new insights from cell to plant to community. *Plant, Cell Environ* 2010; 33: 510–25. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02052.x>

[31]. Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, Fujita D, Basra SMA. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. In: Lichtfouse E, Navarrete M, Debaeke P, Souchère V, Alberola C, eds. *Sustainable agriculture*; Dordrecht: Springer Netherlands; 2009; 153–88. Disponible en: https://doi.org/10.1007/978-90-481-2666-8_12

[32]. Aroca R. Plant responses to drought stress. From morphological to molecular features.

Granada: Springer; 2013. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0>

[33]. Vilagrosa A, Chirino E, Peguero-Pina JJ, Barigah TS, Cochard H, Gil-Pelegrín E. Xylem cavitation and embolism in plants living in water-limited ecosystems. In: Aroca R, ed. *Plant responses to drought stress. From morphological to molecular features*; Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg; 2013; 63–109. Disponible en: https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_3

[34]. FAO. *Uso de la tierra en la agricultura según las cifras. Aliment y Agric Sostenibles 2020*. Disponible en: <https://www.fao.org/sustainability/news/detail/es/c/1279267/>

[35]. Jogawat A, Yadav B, Chhaya, Lakra N, Singh AK, Narayan OP. Crosstalk between phytohormones and secondary metabolites in the drought stress tolerance of crop plants: a review. *Physiol Plant* 2021; 172: 1106–32. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/pp1.13328>

[36]. Kohli A, Sreenivasulu N, Lakshmanan P, Kumar PP. The phytohormone crosstalk paradigm takes center stage in understanding how plants respond to abiotic stresses. *Plant Cell Rep* 2013; 32: 945–57. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s00299-013-1461-y>

[37]. Salvi P, Manna M, Kaur H, Thakur T, Gandass N, Bhatt D. Phytohormone signaling and crosstalk in regulating drought stress response in plants. *Plant Cell Rep* 2021; 40:1305–29. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s00299-021-02683-8>



- [38]. Rock CD, Sun X. Crosstalk between ABA and auxin signaling pathways in roots of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Planta* 2005; 222:98–106. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s00425-005-1521-9>
- [39]. Gowtham HG, Duraivadivel P, Ayusman S, Sayani D, Gholap SL, Niranjana SR, et al. ABA analogue produced by *Bacillus marisflavi* modulates the physiological response of *Brassica juncea* L. under drought stress. *Appl Soil Ecol* 2021; 159:103845. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103845>
- [40]. Salomon MV, Bottini R, de Souza Filho GA, Cohen AC, Moreno D, Gil M, Piccoli P. Bacteria isolated from roots and rhizosphere of *Vitis vinifera* retard water losses, induce abscisic acid accumulation and synthesis of defense-related terpenes in in vitro cultured grapevine. *Physiol Plant* 2014; 151: 359–74. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/ppl.12117>
- [41]. Cohen AC, Bottini R, Pontin M, Berli FJ, Moreno D, Boccanlandro H, Travaglia CN, Piccoli PN. *Azospirillum brasilense* ameliorates the response of *Arabidopsis thaliana* to drought mainly via enhancement of ABA levels. *Physiol Plant* 2015; 153:79–90. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/ppl.12221>
- [42]. Zhang Y, Li Y, Hassan MJ, Li Z, Peng Y. Indole-3-acetic acid improves drought tolerance of white clover via activating auxin, abscisic acid and jasmonic acid related genes and inhibiting senescence genes. *BMC Plant Biol* 2020; 20: 1–12. Disponible en: <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02354-y>
- [43]. Du H, Wu N, Chang Y, Li X, Xiao J, Xiong L. Carotenoid deficiency impairs ABA and IAA biosynthesis and differentially affects drought and cold tolerance in rice. *Plant Mol Biol* 2013; 83: 475–88. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s11103-013-0103-7>
- [44]. Zhang H, Kim M-S, Krishnamachari V, Payton P, Sun Y, Grimson M, Farag MA, Ryu C, Allen R, Melo IS, Paré PW. Rhizobacterial volatile emissions regulate auxin homeostasis and cell expansion in *Arabidopsis*. *Planta* 2007; 226: 839–51. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s00425-007-0530-2>
- [45]. Spaepen S, Vanderleyden J. Auxin and plant-microbe interactions. *Cold Spring Harb Perspect Biol* 2011; 3: a001438–a001438. Disponible en: <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a001438>
- [46]. Yousef NMH. Capability of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) for producing indole acetic acid (IAA) under extreme conditions. *Eur J Biol Res* 2018; 8:174–82. Disponible en: <http://journals.tmkarpinski.com/index.php/ejbr/article/view/78>
- [47]. Uzma M, Iqbal A, Hasnain S. Drought tolerance induction and growth promotion by indole acetic acid producing *Pseudomonas aeruginosa* in *Vigna radiata*. *PLoS One* 2022; 17:1–21. Disponible en: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0262932>
- [48]. Li W, Herrera-Estrella L, Tran LSP. The Yin-Yang of cytokinin homeostasis and drought acclimation/adaptation. *Trends Plant Sci* 2016; 21:548–50. Disponible en:



<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.05.006>

[49]. Rivero RM, Kojima M, Gepstein A, Sakakibara H, Mittler R, Gepstein S, et al. Delayed leaf senescence induces extreme drought tolerance in a flowering plant. *Proc Natl Acad Sci* 2007; 104:19631–6. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709453104>

[50]. Sarafraz-Ardakani M-R, Khavari-Nejad R-A, Moradi F, Najafi F. Abscisic acid and cytokinin-induced osmotic and antioxidant regulation in two drought-tolerant and drought-sensitive cultivars of wheat during grain filling under water deficit in field conditions. *Not Sci Biol* 2014; 6:354–62. Disponible en: <https://doi.org/10.15835/nsb639301>

[51]. Arkhipova TN, Prinsen E, Veselov SU, Martinenko E V., Melentiev AI, Kudoyarova GR. Cytokinin producing bacteria enhance plant growth in drying soil. *Plant Soil* 2007; 292:305–15. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9233-5>

[52]. Liu F, Xing S, Ma H, Du Z, Ma B. Cytokinin-producing, plant growth-promoting rhizobacteria that confer resistance to drought stress in *Platycladus orientalis* container seedlings. *Appl Microbiol Biotechnol* 2013; 97:9155–64. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s00253-013-5193-2>

[53]. Abdel-Kader DZ. Drought and gibberellic acid-dependent oxidative stress: effect on antioxidant defense system in two lettuce cultivars. *Pakistan J Biol Sci* 2001; 4:1138–43. Disponible en: <https://scialert.net/abstract/?doi=pjbs.2001.1138.1143>

[54]. Kang SM, Radhakrishnan R, Khan AL, Kim MJ, Park JM, Kim BR, Shin D, Lee I. Gibberellin secreting rhizobacterium, *Pseudomonas putida* H-2-3 modulates the hormonal and stress physiology of soybean to improve the plant growth under saline and drought conditions. *Plant Physiol Biochem* 2014; 84: 115–24. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.09.001>

[55]. Wang KL-C, Li H, Ecker JR. Ethylene biosynthesis and signaling networks. *Plant Cell* 2002; 14: S131–51. Disponible en : <https://doi.org/10.1105/tpc.001768>

[56]. Johnson PR, Ecker JR. The ethylene gas signal transduction pathway: a molecular perspective. *Annu Rev Genet* 1998; 32:227–54. Disponible en: <https://doi.org/10.1146/annurev.genet.32.1.227>

[57]. Houben M, Van de Poel B. 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid oxidase (ACO): the enzyme that makes the plant hormone ethylene. *Front Plant Sci* 2019; 10: 1–15. Disponible en: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00695>

[58]. Glick BR. Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. *Microbiol Res* 2014; 169: 30–9. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2013.09.009>

[59]. Sapre S, Gontia-Mishra I, Tiwari S. ACC deaminase-producing bacteria: a key player in alleviating abiotic stresses in plants. In: Kumar A, Meena VS, eds. *Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Agricultural Sustainability*; Singapore: Springer Singapore; 2019; 267–91.



Disponibile en: https://doi.org/10.1007/978-981-13-7553-8_14

[60]. Murali M, Singh SB, Gowtham HG, Shilpa N, Prasad M, Aiyaz M, Amruthesh K. Induction of drought tolerance in *Pennisetum glaucum* by ACC deaminase producing PGPR-*Bacillus amyloliquefaciens* through antioxidant defense system. Microbiol Res 2021; 253:126891. Disponible en:

<https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126891>

[61]. Gupta A, Rai S, Bano A, Sharma S, Kumar M, Binsuwaidan R, Khan M, Upadhyay T, Alshammari N, Saeed M, Pathak N. ACC Deaminase produced by PGPR mitigates the adverse effect of osmotic and salinity stresses in *Pisum sativum* through modulating the antioxidants activities. Plants 2022; 11: 3419. Disponible en:

<https://doi.org/10.3390/plants11243419>

[62]. Timmusk S, Abd El-Daim IA, Copolovici L, Tanilas T, Kännaste A, Behers L, Nevo E, Seisenbaeva G, Stenström E, Niinemets Ü. Drought-tolerance of wheat improved by rhizosphere bacteria from harsh environments: enhanced biomass production and reduced emissions of stress volatiles. PLoS One 2014; 9: e96086. Disponible en:

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096086>

[63]. Gowtham HG, S. BS, M. M, N. S, Prasad M, Aiyaz M, Amruthesh KN, Niranjana SR. Induction of drought tolerance in tomato upon the application of ACC deaminase producing plant growth promoting rhizobacterium *Bacillus subtilis* Rhizo SF 48. Microbiol Res 2020; 234: 126422. Disponible en:

<https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126422>

[64]. Danish S, Zafar-Ul-Hye M, Hussain S, Riaz M, Qayyum MF. Mitigation of drought stress in maize through inoculation with drought tolerant ACC deaminase containing PGPR under axenic conditions. Pakistan J Bot 2020; 52:49–60. Disponible en:

[https://doi.org/10.30848/PJB2020-1\(7\)](https://doi.org/10.30848/PJB2020-1(7))

[65]. Zafar-ul-Hye M, Danish S, Abbas M, Ahmad M, Munir TM. ACC Deaminase producing PGPR *Bacillus amyloliquefaciens* and *Agrobacterium fabrum* along with biochar improve wheat productivity under drought stress. Agronomy 2019; 9:343. Disponible en:

<https://doi.org/10.3390/agronomy9070343>

[66]. Arshad M, Shaharoon B, Mahmood T. Inoculation with *Pseudomonas* spp. containing ACC-deaminase partially eliminates the effects of drought stress on growth, yield, and ripening of pea (*Pisum sativum* L.). Pedosphere 2008; 18:611–20. Disponible en:

[https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(08\)60055-7](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(08)60055-7)

[67]. Tiwari S, Prasad V, Chauhan PS, Lata C. *Bacillus amyloliquefaciens* confers tolerance to various abiotic stresses and modulates plant response to phytohormones through osmoprotection and gene expression regulation in rice. Front Plant Sci 2017; 8:1–13. Disponible en:

<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01510>

[68]. Trivedi P, Leach JE, Tringe SG, Sa T, Singh BK. Plant–microbiome interactions: from community assembly to plant health. Nat Rev Microbiol 2020; 18: 607–21. Disponible



en: <https://doi.org/10.1038/s41579-020-0412-1>

[69]. Etesami H, Adl SM. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) and their action mechanisms in availability of nutrients to plants. In: Kumar M, Kumar V, Prasad R, eds. *Phyto-Microbiome in Stress Regulation*; Singapore: Springer, Singapore; 2020; 147–203. Disponible en: https://doi.org/10.1007/978-981-15-2576-6_9

[70]. D’Oria A, Courbet G, Billiot B, Jing L, Pluchon S, Arkoun M, Maillard A, Paysant-Le Roux C, Trouverie J, Etienne P, Diquélou S, Ourry A. Drought specifically downregulates mineral nutrition: Plant ionic content and associated gene expression. *Plant Direct* 2022; 6: 1–19. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/pld3.402>

[71]. Ciríaco da Silva E, Custódio Nogueira RJ, Almeida da Silva M, Bandeira de Albuquerque M. Drought stress and plant nutrition. *Plant Stress* 2011; 5:32–41. Disponible en: [http://globalsciencebooks.info/Online/GSBOline/images/2011/PS_5SI1/PS_5\(SI1\)32-41o.pdf](http://globalsciencebooks.info/Online/GSBOline/images/2011/PS_5SI1/PS_5(SI1)32-41o.pdf)

[72]. Stanhill G. Water use efficiency. *Adv Agron* 1986; 39: 53–85. Disponible en: [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60465-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60465-4)

[73]. Raymond NS, Gómez-Muñoz B, van der Bom FJT, Nybroe O, Jensen LS, Müller-Stöver DS, Oberson A, Richardson AE. Phosphate-solubilising microorganisms for improved crop productivity: a critical assessment. *New Phytol* 2021; 229:1268–77. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/nph.16924>

[74]. Kour D, Rana KL, Yadav N, Yadav AN, Kumar A, Meena VS, Singh B, Chauhan V, Dhaliwal H, Saxena AK. Rhizospheric microbiomes: biodiversity, mechanisms of plant growth promotion, and biotechnological applications for sustainable agriculture. In: Kumar A, Meena VS, eds. *Plant growth promoting rhizobacteria for agricultural sustainability*; Singapore: Springer Singapore; 2019; 19–65. Disponible en : https://doi.org/10.1007/978-981-13-7553-8_2

[75]. Aguado-Santacruz GA, Moreno-Gómez B, Jiménez-Francisco B, García-Moya E, Preciado-Ortiz RE. Impacto de los sideróforos microbianos y fitosideróforos en la asimilación de hierro por las plantas: una síntesis. *Rev Fitotec Mex* 2012; 35:9–21. Disponible en: <https://doi.org/10.35196/rfm.2012.1.9>

[76]. Jin CW, Li GX, Yu XH, Zheng SJ. Plant Fe status affects the composition of siderophore-secreting microbes in the rhizosphere. *Ann Bot* 2010; 105:835–41. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/aob/mcq071>

[77]. Singh M, Kumar J, Singh S, Singh VP, Prasad SM. Roles of osmoprotectants in improving salinity and drought tolerance in plants: a review. *Rev Environ Sci Bio/Technology* 2015; 14:407–26. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s11157-015-9372-8>

[78]. Barnawal D, Bharti N, Pandey SS, Pandey A, Chanotiya CS, Kalra A. Plant growth-promoting rhizobacteria enhance wheat salt and drought stress tolerance by altering endogenous phytohormone levels and TaCTR1/TaDREB2



expression. *Physiol Plant* 2017; 161: 502–14.
Disponibile en:
<https://doi.org/10.1111/ppl.12614>

[79]. Saha I, Datta S, Biswas D. Exploring the role of bacterial extracellular polymeric substances for sustainable development in agriculture. *Curr Microbiol* 2020; 77: 3224–39. Disponibile en: <https://doi.org/10.1007/s00284-020-02169-y>

[80]. Naseem H, Ahsan M, Shahid MA, Khan N. Exopolysaccharides producing rhizobacteria and their role in plant growth and drought tolerance. *J Basic Microbiol* 2018; 58: 1009–22. Disponibile en: <https://doi.org/10.1002/jobm.201800309>

[81]. Cruz de Carvalho MH. Drought stress and reactive oxygen species: Production, scavenging and signaling. *Plant Signal Behav* 2008; 3: 156–65. Disponibile en: <https://doi.org/10.4161/psb.3.3.5536>

[82]. Nadarajah KK. Ros homeostasis in abiotic stress tolerance in plants. *Int J Mol Sci* 2020; 21: 1–29. Disponibile en: <https://doi.org/10.3390/ijms21155208>

[83]. Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci* 2002; 7: 405–10. Disponibile en: [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(02\)02312-9](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(02)02312-9)

[84]. Sarma RK, Saikia R. Alleviation of drought stress in mung bean by strain *Pseudomonas aeruginosa* GGRJ21. *Plant Soil* 2014; 377: 111–26. Disponibile en: <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1981-9>

[85]. Hayat S, Hayat Q, Alyemeni MN, Wani AS, Pichtel J, Ahmad A. Role of proline under changing environments: a review. *Plant Signal Behav* 2012; 7: 1456–66. Disponibile en: <https://doi.org/10.4161/psb.21949>

[86]. Shetty P, Atallah MT, Shetty K. Enhancement of total phenolic, L-DOPA and proline contents in germinating fava bean (*Vicia faba*) in response to bacterial elicitors. *Food Biotechnol* 2001; 15: 47–67. Disponibile en: <https://doi.org/10.1081/FBT-100103894>

[87]. Agami R, Medani RA, Abd El-Mola IA, Taha RS. Exogenous application with plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) or proline induces stress tolerance in basil plants (*Ocimum basilicum* L.) exposed to water stress. *Int J Environ Agric Res* 2016; 2: 78–92. Disponibile en: <https://issuu.com/ijear-environmentalandagriculturer/docs/ijear-may-2016-10/1>

[88]. Nasrin S, Saha S, Begum HH, Samad R. Impacts of drought stress on growth, protein, proline, pigment content and antioxidant enzyme activities in rice (*Oryza sativa* L. var. BRRI dhan-24). *Dhaka Univ J Biol Sci* 2020; 29:117–23. Disponibile en: <https://doi.org/10.3329/dujbs.v29i1.46537>

[89]. Ortiz-Covarrubias Y, Dhliwayo T, Palacios-Rojas N, Ndhlela T, Magorokosho C, Aguilar-Rincón VH, Cruz-Morales A, Trachsel S. Effects of drought and low nitrogen stress on provitamin a carotenoid content of biofortified maize hybrids. *Crop Sci* 2019; 59:2521–32. Disponibile en: <https://doi.org/10.2135/cropsci2019.02.0100>



- [90]. Yasmin H, Nosheen A, Naz R, Bano A, Keyani R. L-tryptophan-assisted PGPR-mediated induction of drought tolerance in maize (*Zea mays* L.). *J Plant Interact* 2017; 12:567–78. Disponible en: <https://doi.org/10.1080/17429145.2017.1402212>
- [91]. Arif I, Batool M, Schenk PM. Plant microbiome engineering: expected benefits for improved crop growth and resilience. *Trends Biotechnol* 2020; 38: 1385–96. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2020.04.015>
- [92]. Bitas V, Kim HS, Bennett JW, Kang S. Sniffing on microbes: Diverse roles of microbial volatile organic compounds in plant health. *Mol Plant-Microbe Interact* 2013; 26:835–43. Disponible en: <https://doi.org/10.1094/MPMI-10-12-0249-CR>
- [93]. Yuan JS, Himanen SJ, Holopainen JK, Chen F, Stewart CN. Smelling global climate change: mitigation of function for plant volatile organic compounds. *Trends Ecol Evol* 2009; 24:323–31. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.01.012>
- [94]. Dudareva N, Klempien A, Muhlemann JK, Kaplan I. Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds. *New Phytol* 2013; 198: 16–32. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/nph.12145>
- [95]. Cho SM, Kang BR, Han SH, Anderson AJ, Park J, Lee Y, Cho B, Yang K, Ryu C, Kim Y. 2R,3R-Butanediol, a bacterial volatile produced by *Pseudomonas chlororaphis* O6, is involved in induction of systemic tolerance to drought in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Plant-Microbe Interact* 2008; 21:1067–75. Disponible en: <https://doi.org/10.1094/MPMI-21-8-1067>
- [96]. Ortiz-Castro R, Díaz-Pérez C, Martínez-Trujillo M, del Río RE, Campos-García J, López-Bucio J. Transkingdom signaling based on bacterial cyclodipeptides with auxin activity in plants. *Proc Natl Acad Sci* 2011; 108:7253–8. Disponible en: <https://doi.org/10.1073/pnas.1006740108>
- [97]. Gutiérrez-Luna FM, López-Bucio J, Altamirano-Hernández J, Valencia-Cantero E, de la Cruz HR, Macías-Rodríguez L. Plant growth-promoting rhizobacteria modulate root-system architecture in *Arabidopsis thaliana* through volatile organic compound emission. *Symbiosis* 2010; 51: 75–83. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s13199-010-0066-2>
- [98]. Aloni R, Aloni E, Langhans M, Ullrich CI. Role of cytokinin and auxin in shaping root architecture: Regulating vascular differentiation, lateral root initiation, root apical dominance and root gravitropism. *Ann Bot* 2006; 97: 883–93. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/aob/mcl027>
- [99]. Grover M, Bodhankar S, Sharma A, Sharma P, Singh J, Nain L. PGPR mediated alterations in root traits: way toward sustainable crop production. *Front Sustain Food Syst* 2021; 4:1–28. Disponible en: <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.618230>
- [100]. Mantelin S, Touraine B. Plant growth-promoting bacteria and nitrate availability: impacts on root development and nitrate uptake. *J Exp Bot* 2004; 55: 27–34. Disponible



en: <https://doi.org/10.1093/jxb/erh010>

[101]. Liu Y, Chen L, Zhang N, Li Z, Zhang G, Xu Y, et al. Plant-microbe communication enhances auxin biosynthesis by a root-associated bacterium, *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9. *Mol Plant-Microbe Interact* 2016; 29:324–30. Disponible en: <https://doi.org/10.1094/MPMI-10-15-0239-R>

[102]. Ambreetha S, Balachandar D. Rhizobacteria-mediated root architectural improvement: a hidden potential for agricultural sustainability. In: Kumar A, Meena VS, eds. *Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Agricultural Sustainability*; Singapore: Springer Singapore; 2019; 111–28. Disponible en: https://doi.org/10.1007/978-981-13-7553-8_6

[103]. Cohen AC, Travaglia CN, Bottini R, Piccoli PN. Participation of abscisic acid and gibberellins produced by endophytic *Azospirillum* in the alleviation of drought effects in maize. *Botany* 2009; 87: 455–62. Disponible en: <https://doi.org/10.1139/B09-023>

[104]. Khan N, Bano A, Babar MA. Metabolic and physiological changes induced by plant growth regulators and plant growth promoting rhizobacteria and their impact on drought tolerance in *Cicer arietinum* L. *PLoS One* 2019; 14:1–22. Disponible en: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213040>

[105]. Chiappero J, Cappellari L del R, Sosa Alderete LG, Palermo TB, Banchio E. Plant growth promoting rhizobacteria improve the antioxidant status in *Mentha piperita* grown

under drought stress leading to an enhancement of plant growth and total phenolic content. *Ind Crops Prod* 2019; 139: 111553. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.111553>

[106]. Kang S-M, Khan AL, Hamayun M, Hussain J, Joo G-J, You Y-H, et al. Gibberellin-producing *Promicromonospora* sp. SE188 improves *Solanum lycopersicum* plant growth and influences endogenous plant hormones. *J Microbiol* 2012; 50:902–9. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s12275-012-2273-4>

[107]. Belimov AA, Dodd IC, Hontzeas N, Theobald JC, Safronova VI, Davies WJ. Rhizosphere bacteria containing 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase increase yield of plants grown in drying soil via both local and systemic hormone signalling. *New Phytol* 2009; 181: 413–23. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02657.x>

[108]. Cho S-M, Kang BR, Kim YC. Transcriptome analysis of induced systemic drought tolerance elicited by *Pseudomonas chlororaphis* O6 in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Pathol J* 2013; 29:209–20. Disponible en: <https://doi.org/10.5423/PPJ.SI.07.2012.0103>

[109]. Saikia J, Sarma RK, Dhandia R, Yadav A, Bharali R, Gupta VK, et al. Alleviation of drought stress in pulse crops with ACC deaminase producing rhizobacteria isolated from acidic soil of Northeast India. *Sci Rep* 2018; 8: 1–17. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21921-w>

[110]. Prakasa Rao EVS, Puttana K. Nitrates, agriculture and environment. *Curr Sci* 2000; 79:



1163–8. Disponible en:
<https://www.jstor.org/stable/24105267>

[111]. Campbell BM, Beare DJ, Bennett EM, Hall-Spencer JM, Ingram JSI, Jaramillo F, *et al.* Agriculture production as a major driver of the Earth system exceeding planetary boundaries. *Ecol Soc* 2017; 22:art8. Disponible en: <https://doi.org/10.5751/ES-09595-220408>

[112]. Gliessman SR. *Agroecology: the ecology of sustainable food systems*. 3rd ed. Florida, EEUU: CRC Press; 2014. Disponible en: <https://doi.org/10.1201/b17881>

[113]. Ling N, Zhu C, Xue C, Chen H, Duan Y, Peng C, *et al.* Insight into how organic amendments can shape the soil microbiome in long-term field experiments as revealed by

network analysis. *Soil Biol Biochem* 2016; 99:137–49. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.05.005>

[114]. van der Heijden MGA, Hartmann M. Networking in the plant microbiome. *PLoS Biol* 2016; 14:1–9. Disponible en: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002378>

[115]. Longepierre M, Widmer F, Keller T, Weiskopf P, Colombi T, Six J, *et al.* Limited resilience of the soil microbiome to mechanical compaction within four growing seasons of agricultural management. *ISME Commun* 2021; 1:44. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s43705-021-00046-8>