

**MECANISMOS DE LAS PGPR PARA MITIGAR EL ESTRÉS ABIÓTICO DE PLANTAS****PGPR MECHANISMS TO ALLEVIATE THE ABIOTIC STRESS OF PLANTS**

Rubén Palacio-Rodríguez<sup>1</sup>, Blanca Patricia Ramos<sup>1</sup>, Jessica Lizbeth Coria-Arellano<sup>1</sup>, Benjamín Nava Reyes<sup>1</sup> y Jorge Sáenz-Mata<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología Microbiana, Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Juárez del Estado de Durango. Av. Universidad s/n Fracc. Filadelfia C.P. 35010, Gómez Palacio, Durango, México.

\*Autor para correspondencia: jsaenz\_mata@ujed.mx

**RESUMEN**

RECIBIDO: 30/05/2016

ACEPTADO: 16/07/2016

**PALABRAS CLAVE:**

salinidad  
halófitas  
rizobacterias  
biofertilizante  
rizósfera

Los microorganismos juegan un papel muy importante en el desarrollo de las plantas, estos cuentan con diversas estrategias que ayudan a las plantas a enfrentar diferentes tipos de estrés biótico (patógenos, herbívoros, etc.) y abiótico (salinidad, sequía, temperaturas extremas o toxicidad por metales pesados). Algunos de los mecanismos más importantes involucrados en mitigar el estrés son; regulación de fitohormonas, resistencia sistémica inducida (ISR), producción de antioxidantes, degradación del etileno, entre otros. Dentro del estrés abiótico la salinidad es el problema que afecta de forma más común a los cultivos, reduciendo las áreas disponibles para la agricultura. Por tal motivo la rizósfera de las plantas puede ser un excelente reservorio de rizobacterias promotoras de crecimiento vegetal (PGPR) con potencial para desarrollar biofertilizantes que ayuden a mitigar el estrés abiótico en plantas cultivadas en suelos salinos.

**KEYWORDS:**

salinity  
halophytes  
rhizobacteria  
biofertilizers  
rhizosphere

**ABSTRACT**

Microorganisms play an important role in plant development, beneficial microbes have several strategies that help plants to avoid to different biotic stresses (pathogens, herbivory, etc.) and abiotic stress (salinity, drought, extreme temperature, heavy metals toxicity, among others). These beneficial bacteria confer abiotic stress tolerance by phytohormone regulation, induced systemic resistance (ISR), antioxidants production, ethylene degradation, etc. Salinity is the most common problem that affect crops, decreasing available areas for agriculture. Therefore, the rhizosphere of the plants is an excellent plant growth promoting rizobacterias reservoir with potential to make biofertilizers in order to mitigate abiotic stress in plants grown in saline soils.

**INTRODUCCIÓN**

La rizósfera es la zona localizada entre las raíces de la planta y el suelo que la rodea (Dijkstra et al., 2014), la cual está conformada por tres áreas, que son la ectorizósfera, rizoplano y endorizósfera (Johansson et al., 2004). La rizósfera es el ecosistema con mayor diversidad microbiana del suelo (Rovira y Davey, 1974; Lynch y Whipps, 1991). Los microorganismos presentes en la rizósfera intervienen en los ciclos de los nutrientes del sistema suelo-planta (Singh y Mukerji, 2006). Las poblaciones bacterianas de este microambiente se ven influenciadas principalmente por los compuestos orgánicos que segrega la planta como los ácidos orgánicos, aminoácidos, azúcares, ácidos fenólicos, flavonoides, enzimas, etc., así como por la disponibilidad de nutrientes, pH y textura del suelo (Stafford et al., 2005; Singh y Mukerji, 2006; Raaijmakers et al., 2009). Los microorganismos asociados a la raíz establecen sinergismos con las plantas de dos maneras principales: las que forman una relación simbiótica (*Rhizobium*-Leguminosas) y las

de vida libre, las cuales se pueden encontrar en el suelo, sobre o dentro de los tejidos de la planta (Kloepper et al., 1988a; Frommel et al., 1991). Las bacterias de vida libre que promueven el desarrollo de la planta e incluso que actúan como control biológico de fitopatógenos, son usualmente conocidas como rizobacterias promotoras de crecimiento vegetal (PGPR de las siglas en inglés Plant Growth-Promoting Rhizobacteria) (Glick, 1995; Kloepper et al., 1989; Bashan y Holguin, 1998). La escasez mundial de recursos hídricos en conjunto con la salinización del suelo, se vuelven factores abióticos que limitan el desarrollo de las plantas, se estima que un 50% de las tierras cultivables estarán afectadas por estos tipos de estrés para el 2050. Por lo anterior, los microorganismos juegan un papel muy importante en el ámbito agrícola al ser una alternativa importante para poder disminuir los efectos nocivos de estrés abiótico (sequía, altas y bajas temperaturas, salinidad, toxicidad por metales, etc.) en la producción de los cultivos (Milošević et al., 2012). La promoción de crecimiento en plantas producido por las PGPR puede ser multifactorial; como la solubilización de

fosfatos, producción de sideróforos, fijación biológica de nitrógeno, producción de la enzima 1-Aminociclopropano-1-ácido carboxílico (ACC) desaminasa, producción y regulación de fitohormonas, actividad de biocontrol, producción de componentes orgánicos volátiles (VOC's), activación de la resistencia sistémica inducida (ISR), etc. (Bhattacharyya y Jha, 2012). Las PGPR se pueden adaptar a diversas condiciones ambientales y además tienen la capacidad de ayudar a mitigar condiciones de estrés en plantas. En condiciones de sequía y/o salinidad el efecto de protección de las PGPR consiste en reducir la producción de etileno, incrementar las concentraciones de fitohormonas como el ácido abscísico y las auxinas, dar protección contra las especies reactivas de oxígeno (ROS), producir solutos compatibles, solubilizar fosfatos, producir exopolisacáridos y controlar a los fitopatógenos. La presente revisión muestra un panorama general de los mecanismos empleados por las PGPR como respuesta a diversos tipos de estrés abióticos y cuál es su efecto protector sobre las plantas como un potencial de uso como biofertilizantes.

### MECANISMOS DE ACCIÓN DE LAS PGPR

**Fijación de nitrógeno.** El nitrógeno es uno de los nutrientes esenciales para el desarrollo de las plantas, convirtiéndose en un factor importante en los ecosistemas rizosféricos. Una gran cantidad de PGPR son conocidas por su capacidad de fijar el nitrógeno y hacerlo disponible para la planta, tal es el caso de: *Azoarcus sp*, *Beijerinckia sp*, *Klebsiella pneumoniae*, *Pantoea agglomerans* y *Rhizobium sp.*, este último es de los grupos de microorganismos más estudiados por su capacidad de fijar nitrógeno atmosférico y hacerlo disponible para las plantas (Antoun et al., 2005; Riggs et al., 2001). Esta capacidad que tienen las PGPR ha sido muy utilizada en la actividad agrícola, sobre todo en leguminosas (Döbereiner, 1997; Barea et al., 2005; Esitken et al., 2006). Las PGPR capaces de fijar nitrógeno se clasifican en dos categorías: Las bacterias simbióticas de la raíz asociadas con leguminosas que poseen la habilidad de infectar las raíces para producir nódulos (*Rhizobium etli*, *Sinorhizobium meliloti*, *Mesorhizobium loti*, etc.) y las bacterias que son llamadas fijadoras de nitrógeno de vida libre (Chen et al., 1988; Oberson et al., 2013) tales como *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Burkholderia*, *Herbaspirillum*, *Bacillus* y *Paenibacillus* (Weid et al., 2002), ambos grupos bacterianos poseen la capacidad de producir la enzima nitrogenasa (Seldin et al., 1984; Berge et al., 2002). Por lo tanto, la fijación de nitrógeno se considera una de las características más importantes de las PGPR. Las bacterias fijadoras de nitrógeno ya han sido comercializadas como biofertilizantes y son consideradas de suma importancia para la agricultura (Goswami et al., 2015).

**Producción de sideróforos.** El hierro es un micronutriente esencial para las plantas, su papel es el de formar parte de algunos procesos en la síntesis de algunos pigmentos tales como la clorofila y en la estructura de enzimas (nitrogenasa, sulfato reductasa y nitrito reductasa) esenciales para los procesos fisiológicos importantes tales como la respiración, la fotosíntesis, y la fijación de nitrógeno. Algunas PGPR

son capaces de liberar moléculas quelantes que atraen al hierro hacia la rizósfera donde puede ser absorbido por la planta (Payne, 1994). Estas moléculas son llamadas sideróforos y son compuestos de bajo peso molecular que pueden ser divididos en tres principales clases dependiendo de su naturaleza química; catecolatos, hidroximatos y carboxilatos (Haas y Défago, 2005; Miethke y Marahiel, 2007). Las rizobacterias también producen estos compuestos para aumentar su nivel de competencia ante otros microorganismos, ya que estas sustancias pueden inhibir el crecimiento de otros microorganismos patógenos mediante la limitación de hierro disponible, especialmente aquellos hongos que son incapaces de absorber el complejo de hierro-sideróforo (Shen et al., 2013; Glick, 1995). Uno de los grupos bacterianos capaces de producir sideróforos pertenecen al género *Pseudomonas*, las más estudiadas hasta la fecha son *Pseudomonas fluorescens* y *Pseudomonas aeruginosa* (Haas y Défago, 2005).

**Solubilización de fosfato.** El fósforo, después del nitrógeno, es el elemento más crítico para la producción agrícola, su disponibilidad es cada vez más limitada debido a la escasez de sus fuentes naturales (Rubio, 2002). En el suelo existen diferentes fuentes de fósforo que pueden ser categorizadas como fósforo inorgánico y orgánico. La distribución de las diferentes formas de fósforo en el suelo depende de factores que incluyen tipo de suelo, pH, tipo de vegetación, actividad microbiana, además de entradas de fertilizantes (Rooney et al., 2009).

Los microorganismos solubilizadores de fosfato son de gran importancia ya que están involucrados en procesos de transformación del fósforo, estos microorganismos están implicados en la liberación de fosforo desde fuentes inorgánicas por medio de la solubilización y desde fuentes orgánicas a través de la mineralización, estos procesos dejan disponible el fósforo en su forma inorgánica para ser captados por las plantas (Fankem et al., 2006). El principal mecanismo por el cual los compuestos fosfatados son solubilizados por las bacterias es la disminución del pH del medio extracelular hasta valores aproximados a 2,0 mediante la secreción de ácidos orgánicos tales como acético, láctico, málico, succínico, tartárico, glucónico, 2-cetoglucónico, oxálico y cítrico que son necesarios para que se pueda llevar a cabo la solubilización (Rodríguez y Fraga, 1999; Lara et al., 2011; Goswami et al., 2014). Dentro de las rizobacterias que producen una gran cantidad de fosfatasa ácida están las cepas de los géneros *Rhizobium*, *Enterobacter*, *Serratia*, *Citrobacter*, *Proteus*, *Klebsiella*, *Pseudomonas* y *Bacillus* (Chen et al., 2006; Jha y Saraf, 2015).

**Control biológico.** Las PGPR juegan un papel importante en el biocontrol de fitopatógenos. Los mecanismos por los cuales se inhibe un amplio espectro de bacterias, hongos e incluso nematodos que afectan plantas es mediante la activación de las respuestas de defensa de la planta, producción de antibióticos, la competencia por nutrientes y nicho ecológico (Bloemberg y Lugtenberg, 2001). *Pseudomonas fluorescens* es una de las PGPR biocontroladoras más estudiadas que tienen la capacidad de

inhibir el desarrollo del hongo *Fusarium* en cultivos, con lo cual se incrementa la producción del cultivo (Bakker et al., 2007). *Bacillus* producen una gran variedad de compuestos antibacterianos y antifúngicos, tales como fenazinas, pirrolnitrina, diacetilfloroglucinol, subtilina, subtilosin A, bacilisina, clorotetaina, micobacilina, rizocticina, bacilena, difcidina y lipopéptidos (Leclere et al., 2005), por lo cual el uso de microorganismos antagonistas de fitopatógenos ha sido una alternativa ante los pesticidas químicos. Cierta grupo de PGPR ha demostrado la capacidad de suprimir enfermedades mediante la inducción de un mecanismo de resistencia en la planta, llamada “resistencia sistémica inducida” (ISR por sus siglas en inglés). El ISR puede ser activado por PGPR en las plantas por la colonización de estos microorganismos benéficos de las raíces, actúa a través de diferentes vías de señalización, requiere la activación de las vías de señalización como las del ácido jasmónico (JA) y etileno (ET) (Van Loon et al., 1998). Estas moléculas de señalización que se acumulan coordinan las respuestas de defensa de las plantas contra agentes patógenos; en la planta modelo *Arabidopsis thaliana* se ha demostrado que el ISR se asocia con una elevada transcripción de factores transcripcionales (ej. AP2/ERF) que están implicados en la regulación de distintos elementos génicos dependientes de JA y ET (Ryals et al., 1996; Pieterse et al., 2014).

**Regulación de hormonas.** Las plantas están expuestas a diversos factores ambientales adversos, por lo que han desarrollado mecanismos de adaptación complejos (Yang et al., 2013), liberando compuestos químicos como las hormonas (Alazem y Lin, 2015). Las hormonas de las plantas se pueden clasificar de acuerdo a su estructura y actividad fisiológica en; auxinas (AUX), ácido abscísico (ABA), citoquininas (CTK), giberelinas (GA), etileno (ET), ácido salicílico (SA), ácido jasmónico (JA) y brasinosteroides (BR). Estas hormonas desempeñan diversas funciones en la planta, como controlar y coordinar la división, el crecimiento y la diferenciación de las células (Miransari y Smith, 2014); y en diferentes etapas del ciclo de vida de la planta; la germinación, el desarrollo de órganos, crecimiento del tallo, así como la habilidad para responder a estímulos de estrés como el daño por insectos, patógenos, sequía y baja disponibilidad de nutrientes. Muchas veces actúan individualmente, aunque también en conjunto; como en el caso de sequía o de estrés salino; cuando el ET acelera la senescencia de las hojas individualmente, pero en conjunto con el ABA son moléculas señalizadoras de estrés abiótico (Hassine y Lutts, 2010); en la absorción de nutrientes como el azufre (S), al transformar las formas no disponibles a disponibles intervienen las hormonas CTK y AUX, aunque también se ha mencionado que el ABA y el JA están involucrados (Honsel et al., 2012). ABA y GA tienen actividad en conjunto para la regulación de la  $\alpha$  amilasa, compuesto necesario en la germinación de la semilla (Kondhare et al., 2014). Y en la regulación de la respuesta contra fitopatógenos las hormonas involucradas son el SA, JA, ET y ABA (Alazem y Lin, 2015). Otra estrategia utilizada por las plantas para hacer frente a los daños causados por factores bióticos y abióticos, es la asociación con bacterias rizosféricas que pueden activar señales químicas que modifican la concentración

de las hormonas vegetales (Bent et al., 2001); por ejemplo el incremento en la concentración de ET, que tiene efectos positivos en la estimulación de raíces adventicias y otros no tan deseados como la disminución del crecimiento de la raíz (Saravanakumar y Samiyappan, 2007). La disminución en la concentración de ET, origina que la planta tenga mayor resistencia al estrés abiótico y la inoculación con PGPR que producen la enzima desaminasa del ácido 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC desaminasa) cuya función es desviar la ruta biosintética del etileno y de esta manera favorece el crecimiento y desarrollo vegetal, principalmente en plantas sensibles al ET (Penrose y Glick, 2003; Esquivel et al., 2013). Las PGPR pueden promover el crecimiento de la planta hospedera por medio de las auxinas con la síntesis del ácido indolacético (IAA) mediante una ruta alternativa que depende del triptófano proveniente de los exudados de la raíz aumentando su concentración en la rizósfera (Ali y Hasnain, 2007). Las concentraciones altas de IAA inducen el desarrollo de raíces adventicias y, por el contrario, a bajas concentraciones de IAA la elongación de la raíz principal se incrementa (Patten y Glick, 2002).

## PGPR Y ESTRÉS ABIÓTICO

En las últimas décadas se han realizado algunos estudios que comprueban que ciertas PGPR le proporcionan a la planta un grado de tolerancia a diferentes tipos de estrés abiótico (sequía, salinidad, metales pesados, etc.). Algunos géneros de estas bacterias incluyen son: *Rhizobium*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Pantoea*, *Paenibacillus*, *Burkholderia*, *Achromobacter*, *Azospirillum*, *Microbacterium*, *Methylobacterium*, *Variovorax*, *Enterobacter*, etc. (Grover et al., 2011).

**Sequía.** Las PGPR son capaces de mitigar el estrés en plantas causado por sequías mediante diversos mecanismos.

A) Ácido Abscísico y Citoquininas. Actualmente se sabe que la sequía afecta el balance hormonal incrementando el contenido de ABA en parte aérea y a su vez reduce los niveles de citoquininas endógenas, lo anterior activa el mecanismo de cierre de estomas, como respuesta a la sequía evitando la pérdida de agua (Yang et al., 2009). El antagonismo entre citoquininas y ABA puede ser el resultado de interacciones metabólicas: las citoquininas comparten un origen biosintético común con ABA, creando claramente el potencial para el antagonismo en la formación de estos dos compuestos (Cowan et al., 1999). Un alto contenido de citoquininas puede anular los efectos de ABA en la funcionalidad de los estomas bajo condiciones de estrés; por lo tanto, una reducción en el suministro de esta hormona podría amplificar la respuesta y disparar a un contenido cada vez mayor de ABA (Davies y Zhang, 1991). Existen pocos reportes que ligan las PGPR en la respuesta ABA-CTK, *Paenibacillus polymyxa* se reportó como una PGPR que incrementa los niveles de CTK y a su vez reduce los niveles de ABA bajo condiciones de estrés abiótico (Timmusk y Wagner, 1999).

B) Producción de antioxidantes. El estrés salino da lugar a la formación de especies reactivas de oxígeno (ROS), las cuales afectan a las células de la planta, causando daño oxidativo en la membrana de lípidos, proteínas o DNA, sin embargo

hay enzimas que se encargan de evitar dichos daños, por ejemplo, la superóxido dismutasa (SOD), catalasa (CAT) y ascorbato peroxidasa (POX) y antioxidante no enzimático tal como ascorbato, glutatión y tocoferol. Las PGPR usan mecanismos similares para neutralizar el estrés oxidativo que es causado por ROS, a través de la inducción de enzimas antioxidantes tales como ascorbato peroxidasa y superóxido dismutasa (Kohler et al., 2009 a, b; Jha y Subramanian, 2014). C) Inhibición de la síntesis de etileno. El etileno es una hormona gaseosa que desempeña múltiples funciones en la regulación del crecimiento y desarrollo de la planta, también sirve como modulador clave entre la respuesta de la planta al estrés ambiental y crecimiento normal. Dicho estrés se puede contrarrestar mediante la degradación del ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC) mediante la enzima ACC desaminasa, ayudando a disminuir el estrés y por lo tanto promoviendo el crecimiento normal de la planta (Abeles et al., 1992; Glick et al., 2007; Yang et al., 2009). En la ruta biosintética del etileno, la S-adenosilmetionina (SAM) es convertida por la enzima ACC sintasa a ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC), el precursor inmediato del etileno. En presencia de ACC-desaminasa producida por la bacteria, el ACC de la planta es secuestrado y degradado por células bacterianas, la remoción de éste provoca que se disminuyan los efectos perjudiciales del etileno (Glick, et al., 2007). La función de la enzima ACC desaminasa es convertir el ACC en  $\alpha$ -cetobutirato y amonio. Lo anterior trae dos ventajas en las plantas: disminuye el etileno por la degradación del precursor inmediato, pero además incrementa la disponibilidad de amonio en la rizósfera. Recientes estudios han mostrado que las PGPR que contienen ACC desaminasa inducen la producción de raíces más largas, ayudando a una mayor absorción de agua (Saleem et al., 2007; Zahir et al., 2008; Esquivel-Cote et al., 2013).

**Salinidad.** La salinidad de los suelos se ha convertido en uno de los principales problemas en el mundo, que afecta aproximadamente a 400 millones de hectáreas de cultivos de interés económico (Bot et al., 2000; FAO, 2002), interfiriendo en la germinación, crecimiento y el rendimiento de cultivos (Khan y Panda, 2008). Entre los efectos negativos de la salinidad se encuentran el incremento en la producción de etileno, plasmólisis (pérdida del líquido constituyente de las células, en condiciones hipertónicas), toxicidad de  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$ , incremento en la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) y afectación de la fotosíntesis (Sairam y Tyagi, 2004; Gamalero et al., 2009). Las PGPR usan diferentes mecanismos para contrarrestar el estrés salino, entre los que destacan A) Osmorregulación y acumulación de prolina. La prolina es un aminoácido que se encarga de proteger las membranas y proteínas contra efectos de iones inorgánicos, y su acumulación reduce el potencial redox en las células bajo ambientes salinos (Jain et al., 2001; Wahid y Close, 2007). Además de llevar a cabo un importante papel en el mantenimiento de la homeostasis y funcionamiento de estructuras fotosintéticas, para combatir el impacto de la salinidad en plantas. Algunos iones como el sodio ( $\text{Na}^+$ ) y el cloro ( $\text{Cl}^-$ ) ayudan a la adaptación de la planta a la salinidad, contribuyendo al ajuste osmótico de las vacuolas, los exopolisacáridos también ayudan a

aminorar el estrés ocasionado por la salinidad, evitando que el  $\text{Na}^+$  esté disponible para la planta (Bano y Fatima, 2009). B) Transporte restringido de  $\text{Na}^+$ . Se ha mostrado por análisis transcripcional que aproximadamente 600 genes de *Arabidopsis thaliana* modifican su expresión en presencia de salinidad, tal es el caso del Transportador de  $\text{K}^+$  de Alta Afinidad 1 (HKT1, por sus siglas en inglés) encargado del ajuste de los niveles de  $\text{Na}^+$  y  $\text{K}^+$ . La expresión del gen HKT1 se disminuye reduciendo a su vez el ingreso de  $\text{Na}^+$  a través de la raíz. El análisis transcripcional ha mostrado que los compuestos orgánicos volátiles (VOC's) que producen algunos microorganismos benéficos como las PGPR (Yang et al., 2009), tal como 2,3 butaneidol (Xiao-Min y Huiming, 2015), disminuyen la expresión de HKT1 en la raíz, pero la aumentan en la parte aérea, manteniendo de este modo el balance en los niveles de  $\text{Na}^+$  en toda la planta (Yang et al., 2009). C) Solubilización de fosfatos. El fósforo es uno de los elementos más importantes para la planta ya que interviene en una serie de procesos metabólicos como la fotosíntesis, la respiración, y la síntesis del almidón, pero especialmente porque forma parte de los ácidos nucleicos (DNA y RNA), del trifosfato de adenosina (ATP), difosfato de adenosina (ADP) y del monofosfato de adenosina (AMP) (Rodríguez y Flores, 2004). La disponibilidad de fósforo en suelos salinos es limitada, por lo que las PGPR se encargan de solubilizar fosfatos. La solubilización de fosfatos por parte de las bacterias la realizan por acidificación, quelación, reacción de intercambio iónico y la producción de ácidos orgánicos de bajo peso molecular tal como el ácido glucónico. La solubilización de los fosfatos realizada por las PGPR contribuyen a disminuir los efectos de la salinidad y en consecuencia a mejorar el desarrollo de la planta (Giri et al., 2004; Turner et al., 2006). D) Síntesis de auxinas. La auxina endógena de más abundancia es el ácido indolacético (IAA), que cumple con la mayor parte de las acciones realizadas por las auxinas. Además del IAA sólo se han encontrado otros tres tipos de auxinas en las plantas; el ácido-indol-3-butírico, el ácido 4-cloroíndole-3-acético y el ácido fenil acético (Sauer et al., 2013). Estas hormonas vegetales desempeñan una función relevante en el crecimiento, el desarrollo y la formación de tejidos vasculares en la planta mediante la regulación de la expresión de genes (Abel y Theologis, 1996; Miransari y Smith, 2014). Algunas de las PGPR reportadas con la capacidad de producir AIA son; *Arthrobacter sp.*, *Bacillus pumilus*, *Halomonas sp.*, *Nitrinicolalacis aponensis*, *Pseudomonas mendocina* entre otras, las cuales pueden aminorar el estrés por salinidad en las plantas (Dodd et al., 2010; Tiwari et al., 2011).

**Altas temperaturas.** El estrés por altas temperaturas es un problema cada vez más común, y es asociado al fenómeno del calentamiento global, afectando en gran medida la agricultura (Mendelsohn et al., 1994; Robertson et al., 2000). Algunas bacterias promotoras de crecimiento como *Bacillus subtilis* han mostrado la cualidad de inducir termotolerancia en plantas de maíz, sintetizando proteínas de alto peso molecular, conocidas como proteínas de choque térmico (HSPs). Cuya función es proteger a otras proteínas que son afectadas por las altas temperaturas (Castiglioni et al., 2008).

**Metales pesados.** Algunos metales son requeridos en pequeñas cantidades por las plantas y los microorganismos, tal es el caso del cobre (Cu), zinc (Zn) y níquel (Ni), que al estar presentes en el suelo en grandes cantidades, son nocivos para el desarrollo de la planta (Ernst, 1998). El manejo biológico de metales pesados a través de la microbiota rizosférica de las plantas ha despertado gran interés, como alternativa de bioremediación. La asociación entre plantas y microorganismos que tienen la habilidad de tolerar los metales pesados, es de suma importancia, ya que tienen el potencial para acumular, movilizar o inmovilizar metales de suelos contaminados (Labra-Cardón, 2012). La presencia excesiva de estos metales en los suelos de cultivo incrementa la concentración de etileno en la planta (Safronova et al., 2006), lo cual provoca inhibición en el desarrollo de raíz, reduce la fijación de CO<sub>2</sub> y limita la translocación de azúcares (Prasad y Strazalka, 2000). Existen pocos estudios de PGPR que confieren tolerancia a plantas al estrés por metales pesados, uno de esos estudios es el de Burd et al., 2000, donde reportan el uso de la bacteria de suelo *Kluyvera ascorbata* SUD165 que promueve crecimiento en canola (*Brassica campestris*) en altas concentraciones de níquel, lo anterior lo realiza promoviendo el desarrollo de la raíz y parte aérea bajando los niveles de etileno en las plantas de canola en altas concentraciones de níquel.

### IMPORTANCIA DE LAS PGPR EN LA AGRICULTURA

La industria agrícola, ha generalizado el uso de compuestos químicos en los campos de cultivo, con la finalidad de sostener e incrementar sus rendimientos; sin embargo, los agroquímicos incrementan las concentraciones de nitritos, nitratos y fosfatos entre otros, que contaminan el suelo agrícola, las aguas superficiales y mantos acuíferos (Habib et al., 2016), con riesgo ambiental y en la salud humana, por lo que se han buscado alternativas que aseguren la productividad sin comprometer el ambiente. La agricultura sustentable, requiere prácticas de manejo de cultivo que sean amigables con el entorno y sostengan la microbiota del suelo (Lichtfouse et al., 2009). Una alternativa es la aplicación de rizobacterias promotoras de crecimiento vegetal que se ha extendido en algunas áreas en el mundo, con significativos resultados en la producción de cultivos agrícolas de importancia (Maheshwari, 2010). El crecimiento y desarrollo de las plantas puede verse perjudicado por diversos factores abióticos, en los que el estrés por salinidad y el estrés por sequía son de los que más pérdidas ocasionan a la agricultura (Hassine y Lutts, 2010). Por lo que las plantas que son sometidas a los tipos de estrés antes mencionados se ven forzadas a realizar diversas modificaciones fisiológicas, metabólicas y bioquímicas que las ayudan a contrarrestar los efectos negativos. Han sido diversos los reportes de los mecanismos de protección de las PGPR en la mitigación de los efectos del estrés abiótico como la salinidad y la sequía; entre estos se encuentran la co-inoculación de plantas de frijol mungo con *Bradyrhizobium* y rizobacterias que producen la enzima ACC que mostraron habilidad para disminuir el estrés en las plantas (Tittabutr et al., 2013). Dos cepas del género *Bacillus* de las que fueron caracterizadas sus

habilidades para solubilizar fosfatos, producir sideróforos así como actividad ACC desaminasa fueron inoculadas en plantas de papa sembradas en condiciones de estrés por sequía, salinidad y metales pesados; los resultados de la investigación mostraron que el incremento de los niveles de RNA mensajero de genes implicados en la respuesta a estrés abiótico y las altas concentraciones de prolina en las plantas de papa fue inducido con la aplicación de las PGPR, causando el aumento de tolerancia que tienen las plantas a estos tipos de estrés (Gururani et al., 2013). En la inoculación con *Achromobacter piechaudii* en plantas de tomate y bajo condiciones de salinidad del suelo se observó que las variables medidas, peso fresco y seco de las plantas tuvieron incremento significativo en comparación con el control sin inocular. *A. piechaudii* promovió crecimiento en las plantas de tomate y disminuyó la producción de etileno bajo condiciones de salinidad (Mayak et al., 2004).

### CONCLUSIONES

Los microorganismos son grandes aliados en el proceso de adaptación de las plantas que se someten a diferentes tipos de estrés abiótico. El éxito en el uso de estos microorganismos benéficos para aminorar los efectos del estrés abiótico depende en gran medida de la habilidad que tiene la bacteria para establecerse en una comunidad de microorganismos del suelo ya existente. Las PGPR que tienen potencial para ser usadas como biofertilizantes y que además tienen características de protección de estrés abiótico en plantas tienen que establecerse en la rizósfera e incrementar su población en este microambiente para poder tener un efecto de promoción de crecimiento en las plantas que se están inoculando. Por ello los estudios realizados con PGPR aisladas de ecosistemas con altas concentraciones de sal, contaminados con metales pesados, expuestos a sequía entre otras condiciones de estrés, contribuyen en gran medida a encontrar nuevos microorganismos con la capacidad de mejorar el desarrollo de las plantas de interés agrícola en tierras afectadas por condiciones adversas como la salinidad o la sequía. Además, es muy importante continuar con más estudios para entender los efectos de las PGPR sobre los cultivos que están expuestos a distintos tipos de estrés, así como las rutas de señalización que se activan o modifican en las plantas, producto de la inoculación de PGPR bajo estas condiciones adversas.

### LITERATURA CITADA

- Abel S, Theologis A (1996) Early genes and auxin action. *Plant Physiol.* 111:9-17.
- Abeles B, Morgan W, Saltveit M (1992) Ethylene in Plant Biology. San Diego, CA: Academic Press.
- Alazem M, Lin NS (2015) Roles of plant hormones in the regulation of host-virus interactions. *Mol. Plant Pathol.* 16: 529-540.
- Ali B, Hasnain S (2007) Potential of bacteria indolacetic acid to induce adventitious shoots in plant tissue culture. *Lett. Appl. Microbiol.* 45:128-133.
- Antoun H, Prévost D (2005) Ecology of plant growth promoting rhizobacteria. En PGPR: Biocontrol and biofertilization. (pp. 1-38) Springer Netherlands.

- Bakker PA, Pieterse CM, Van Loon LC (2007) Induced systemic resistance by fluorescent *Pseudomonas* spp. *Phytopathology*. 97:239–243.
- Bano A, Fatima M (2009) Salt tolerance in *Zea mays* (L.) following inoculation with *Rhizobium* and *Pseudomonas*. *Biol. Fert. Soils* 45: 405–413.
- Barea JM, Pozo MJ, Azcon R, Azcon-Aguilar C (2005) Microbial cooperation in the rhizosphere. *J. Exp. Bot.* 56:1761–1778.
- Bashan Y, Holguin G (1998) Proposal for the division of plant promoting rhizobacteria into two classifications: biocontrol-PGPB (plant growth-promoting bacteria) and PGPB. *Soil Biol. Biochem.* 30:1225–1228.
- Bent E, Tuzun S, Chanway CP, Enebak S (2001) Alterations in plant growth and in root hormone levels of lodgepole pines inoculated with *Rhizobacterias*. *Can. J. Microbiol.* 47: 793–800.
- Berge O, Guinebretière MH, Achouak W, Normand P, Heulin T (2002) *Paenibacillus graminis* sp. nov. and *Paenibacillus odorifer* sp. nov., isolated from plant roots, soil and food. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 52:607–616.
- Bhattacharyya PN, Jha DK (2012) Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture. *Rev. World J. Microbiol. Biotechnol.* 28:1327–1350.
- Bloemberg GV, Lugtenberg BJ (2001) Molecular basis of plant growth promotion and biocontrol by rhizobacteria. *Curr. Opin. Plant Biol.* 4:343–350.
- Bot A, Nachtergaele F, Young A (2000) Land resource potential and constraints at regional and country levels (No. 90). Land and Water Development Division, Food & Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Burd GI, Dixon DG, Glick BR (2000). Plant growth-promoting bacteria that decrease heavy metal toxicity in plants. *Can. J. Microbiol.* 46: 237–245.
- Castiglioni P, Warner D, Benson RJ, Anstrom DC, Harrison J, Stoecker M, Abad M, Kumar G, Salvador S, D'Ordine R, Navarro S, Back S, Fernandes M, Targolli J, Dasgupta S, Bonin C, Luethy MH, HeardJE (2008) Bacterial RNA chaperones confer abiotic stress tolerance to plants and improved grain yield in maize under water-limited conditions. *Plant Physiol.* 147:446–455.
- Chen X, Yan H, Li L (1988) 'Numerical taxonomic study of fastrowing soybean rhizobia and a proposal that *Rhizobium fredii* be assigned to *Sinorhizobium* gen. nov.', *Int J Syst Bacteriol.* 38: 392–397.
- Chen YP, Rekha PD, Arun AB, Shen FT, Lai WA, Young CC (2006) Phosphate solubilizing bacteria from subtropical soil and their tricalcium phosphate solubilizing abilities. *Appl. Soil Ecol.* 34:33–41.
- Cowan AK, Cairns AL, Bartels-Rham B (1999) Regulation of abscisic acid metabolism: towards a metabolic basis for abscisic acid-cytokinin antagonism. *J. Exp. Bot.* 50:595–603.
- Davies J, Zhang H (1991) Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annu. Rev. Plant Phys.* 42, 55–76.
- Dijkstra FA, Carrillo Y, Pendall E, Morgan JA (2014) Rhizosphere priming: a nutrient perspective. *The Microbial Regulation of Global Biogeochemical Cycles*, 183.
- Döbereiner J (1997) Biological nitrogen fixation in the tropics: social and economic contributions. *Soil Biol. Biochem.* 29:771–774.
- Dodd IC, Zinovkina NY, Safronova VI, Belimov AA (2010) Rhizobacterial mediation of plant hormone status. *Ann. Appl. Biol.* 157:361–379.
- Ernst O (1998) Effects of heavy metals in plants at the cellular and organismal level. En: Schüürmann G, Markert B (eds) *Ecotoxicology*. Wiley, New York, pp 587–620.
- Esitken A, Pirlak L, Turan M, Sahin F (2006) Effects of floral and foliar application of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on yield, growth and nutrition of sweet cherry. *Sci. Hort.* 110:324–327.
- Esquivel-Cote R, Gavilanes-Ruiz M, Cruz-Ortega R, Huante P (2013) Importancia agrobiotecnológica de la enzima ACC desaminasa en rizobacterias, una Revisión. *Rev. Fitotec. Mex.* 36:251–258.
- Fankem H, Nwaga D, Deubel A, Dieng W, Merbach W, Etoa FX (2006) Occurrence and functioning of phosphate solubilizing microorganisms from oil palm tree (*Elaeis guineensis*) rhizosphere in Cameroon. *Afr. J. Biotechnol.* 5:2450–2460.
- Frommel MI, Nowak J, Lazarovits G (1991) Growth enhancement and development modification of in vitro grown potato (*Solanum tuberosum* spp. *tuberosum*) as affected by a non-fluorescent *Pseudomonas* sp. *Plant Physiol.* 96:928–936.
- Gamalero E, Berta G, Glick R (2009) The use of microorganisms to facilitate the growth of plants in saline soils. En: Khan MS, Zaidi A, Musarrat J (eds) *Microbial strategies for crop improvement*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 1–22.
- Giri B, Kapoor R, Agarwal L, Mukerji KG (2004) Preinoculation with arbuscular mycorrhizae helps *Acacia auriculiformis* grow in a degraded Indian wasteland soil. *Commun Soil Sci. Plant Anal.* 35:193–204.
- Glick BR (1995). The enhancement of plant growth by free-living bacteria. *Can. J. Microbiol.* 41: 109–117.
- Glick BR, Todorovic B, Czarny J, Cheng Z, Duan J, McConkey B (2007) Promotion of plant growth by bacterial ACC deaminase. *Crit. Rev. Plant Sci.* 26:227–242.
- Goswami D, Dhandhukia P, Patel P, Thakker JN (2014) Screening of PGPR from saline desert of Kutch: Growth promotion in *Arachis hypogea* by *Bacillus licheniformis* A2. *Microbiol. R.* 169:66–75.
- Goswami D, Parmar S, Vaghela H, Dhandhukia P, Thakker JN (2015) Describing *Paenibacillus mucilaginosus* strain N3 as an efficient plant growth promoting rhizobacteria (PGPR). *Cogent Food Agric.* 1:1000714.
- Grover M, Ali SZ, Sandhya V, Rasul A, Venkateswarlu B (2011) Role of microorganisms in adaptation of agriculture crops to abiotic stresses. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 27:1231–1240.
- Gururani MA, Upadhyaya CP, Baskar V, Venkatesh J, Nookaraju A, Park SW (2013) Plant growth-promoting rhizobacteria enhance abiotic stress tolerance in *Solanum tuberosum* through inducing changes in the expression of ROS-scavenging enzymes and improved photosynthetic performance. *J. Plant Growth Regul.* 32: 245–258.
- Haas D, Défago G (2005) Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads. *Nat. Rev. Microbiol.* 3: 307–319.
- Habib SH, Saud HM, Ismail MR, Kausar H (2016) Bimolecular characterization of stress tolerant plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) for growth enhancement of rice. *Int. J. Agric. Biol.* 18:184–191.
- Hassine AB, Lutts S (2010) Differential responses of saltbush *Atriplex halimus* L. exposed to salinity and water stress in relation to senescing hormones abscisic acid and ethylene. *J. Plant Physiol.* 167:1448–1456.
- Honsel A, Kojima M, Haas R, Frank W, Sakakibara H, Herschbach C, Rennenberg H (2012) Sulphur limitation and early sulphur deficiency responds in poplar: significance of gene expression, metabolites and plant hormones. *J. Exp. Bot.* 63:1873–1893.
- Jain M, Mathur G, Koul S, Sarin N (2001) Ameliorative effects of proline on salt stress induced lipid peroxidation in cell lines of groundnut (*Arachis hypogea* L.) *Plant Cell Rep.* 20:463–468.

- Jha CK, Saraf M (2015) Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): A review. *E3 J. of Agric. Res. Dev.* 5:108–119.
- Jha Y, Subramanian RB (2014) PGPR regulate caspase-like activity, programmed cell death, and antioxidant enzyme activity in paddy under salinity. *Physiol. Mol. Biol. Plants.* 20:201–207.
- Johansson JF, Paul LR, Finlay RD (2004) Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. *FEMS Microbiol. Ecol.* 48:1–13.
- Khan MH, Panda SK (2008) Alterations in root lipid peroxidation and antioxidative responses in two rice cultivars under NaCl-salinity stress. *Acta Physiol. Planta* 30:81–89.
- Kloepper JW, Lifshitz R, Schroth MN (1988) Pseudomonas inoculants to benefit plant production. *ISI Atlas Sci. Anim. Plant* 1:60–64.
- Kloepper JW, Lifshitz R, Zablutowicz RM (1989). Free-living bacterial inocula for enhancing crop productivity. *Trends. Biotechnol.* 7:39–44.
- Kohler J, Caravaca F, del Mar Alguacil M, Roldán A (2009a) Elevated CO<sub>2</sub> increases the effect of an arbuscular mycorrhizal fungus and a plant-growth-promoting rhizobacterium on structural stability of a semiarid agricultural soil under drought conditions. *Soil Biol. Biochem.* 41:1710–1716.
- Kohler J, Hernández JA, Caravaca F, Roldán A (2009b) Induction of antioxidant enzymes is involved in the greater effectiveness of a PGPR versus AM fungi with respect to increasing the tolerance of lettuce to severe salt stress. *Environ. Exp. Bot.* 65:245–252.
- Kondhare KR, Hedden P, Kettlewell PS, Farrel AD, Monaghan JM (2014) Use of the hormone- biosynthesis inhibitors fluoridone and paclobutrazol to determine the effects of altered Abscicic Acid and Gibberellin levels on pre-maturaty  $\alpha$ -Amilase Formation in Wheat Grains. *J. Cereal Sci.* 60:210–216.
- Labra-Cardón D, Guerrero-Zúñiga A, Rodríguez-Tovar V, Montes-Villafán S, Pérez-Jiménez S, Rodríguez-Dorantes A (2012) Respuesta de crecimiento y tolerancia a metales pesados de *Cyperus elegans* y *Echinochloa polystachya* inoculadas con una rizobacteria aislada de un suelo contaminado con hidrocarburos derivados del petróleo. *Rev. Int. Contam. Ambie.* 28:7–16.
- Lara C, Esquivel Avila LM, Peñata N, Jorge L (2011) Bacterias nativas solubilizadoras de fosfato para incrementar los cultivos en el departamento de Córdoba-Colombia. *Biotechnología en el sector agropecuario y agroindustrial.* 9:114–120.
- Leclere V, Béchet M, Adam A, Guez JS, Wathelet B, Ongena M, Thonart P (2005) Mycosubtilin overproduction by *Bacillus subtilis* BBG100 enhances the organism's antagonistic and biocontrol activities. *Appl. Environ Microb.* 71:4577–4584.
- Lichtfouse E, Navarrete M, Debaeke P, Souchere V, Alberola C, Ménassieu J (2009) Agronomy for Sustainable Agriculture: a review. En: Sustainable agriculture (p. 897) Springer Netherlands.
- Lu Y, Chen H, Wang C, Guo F, Li H (2009) Physiological responses of somaclonal variants of triploid bermudagrass (*Cynodon transvaalensis* x *Cynodon dactylon*) to drought stress. *Plant Cell Rep.* 28: 517–526.
- Lynch JM, Whipps JM (1991) Substrate flow in the rhizosphere. In *The rhizosphere and plant growth* (pp. 15–24). Springer Netherlands.
- Maheshwari DK (2010) Plant growth and health promoting bacteria. Vol 18. *Springer.* 453 pp.
- Mayak S, Tirosh T, Glick BR (2004) Plant growth promoting bacteria that confer resistance to water stress in tomato and pepper. *Plant Sci.* 166:525–530.
- Mendelsohn R, Rosenberg NJ (1994) Framework for integrated assessments of global warming impacts. In *Assessing the impacts of climate change on natural resource systems* (pp. 15–44) Springer Netherlands.
- Miethke M, Marahiel A (2007). Siderophore-based iron acquisition and pathogen control. *Microbiology and Molecular Biology Reviews.* 71(3), 413–451.
- Milošević A, Marinković B, Tintor B (2012) Mitigating abiotic stress in crop plants by microorganisms. *Matica Srpska Proceedings for Natural Sciences* 123:17–26.
- Miransari M, Smith DL (2014) Plant Hormones and seed germination. *Environ. Exp. Bot.* 99:110–121.
- Munns R (2005) Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytol* 167:645–663.
- Oberson A, Frossard E, Bühlmann C, Mayer J, Mäder P, Lüscher A (2013) Nitrogen fixation and transfer in grass-clover leys under organic and conventional cropping systems. *Plant and Soil.* 371: 237–255.
- Patten CL, Glick BR (2002) Role of *Pseudomonas putida* indoleacetic acid in development of the host plant root system. *Appl. Environ. Microb.* 68: 3795– 3801.
- Payne SM (1994) Detection, isolation, and characterization of siderophores. *Method. Enzymol.* 235: 329–344.
- Penrose DM, Glick BR (2003) Methods for isolating and characterizing ACC deaminase- containing plant growth-promoting rhizobacteria. *Physiol. Plant.* 118: 10–15.
- Pieterse C, Zamioudis C, Berendsen R, Weller M, Van Wees C, Bakker A (2014) Induced systemic resistance by beneficial microbes. *Annual review of phytopathology,* 52, 347–375.
- Prasad MNV, Strazalka K (2000) Physiology and biochemistry of metal toxicity and tolerance in plant. Kluwer Academic Publishers, Boston, pp 153–160.
- Raaijmakers JM, Paulitz TC, Steinberg C, Alabouvette C, Möenne-Loccoz Y (2009) The rhizosphere: a playground and battlefield for soilborne pathogens and beneficial microorganisms. *Plant Soil* 321: 341–361.
- Riggs PJ, Chelius MK, Iniguez AL, Kaeppeler SM, Triplett EW (2001) Enhanced maize productivity by inoculation with diazotrophic bacteria. *Aust. J. Plant Physiol.* 28: 829–836.
- Robertson GP, Paul EA, Harwood RR (2000) Greenhouse gases in intensive agriculture: contributions of individual gases to the radiative forcing of the atmosphere. *Science.* 289: 1922–1924.
- Rodríguez H, Fraga R (1999) Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. *Biotechnol. Adv.* 17: 319–339.
- Rodríguez M, Flores R (2004) Elementos esenciales y beneficiosos. Ferti-riego. Tecnologías y programación en agroplasticura, ed. Guzmán-Palomino JM y López-Galvez J, pp 17–24. Almería: España. CYTED.
- Rooney D, Clipson N (2009) Phosphate addition and plant species alters microbial community structure in acidic upland grassland soil. *Microb. Ecol.* 57: 4–13.
- Rovira D, Davey B (1974) Biology of the rhizosphere in The Plant Root and its Environment, ed. EW Carson, pp. 153– 204. Charlottesville: Univ. Press VA.
- Rubio G (2002) Conectando el fósforo del suelo con la planta. *Inf agron del cono sur* 16: 19:23.
- Ryals JA, Neuenschwander UH, Willits MG, Molina A, Steiner HY, Hunt MD (1996) Systemic acquired resistance. *Plant Cell* 8: 1809–19.
- Safronova VI, Stepanok VV, Engqvist GL, Alekseyev YV, Belimov AA (2006) Root-associated bacteria containing 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase improve growth and nutrient uptake by pea genotypes cultivated in cadmium supplemented soil. *Biol. Fert. Soils.* 42: 267–272.
- Sairam RK, Tyagi A (2004) Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. *Curr. Sci. India* 86:407–421.

- Saleem M, Arshad M, Hussain S, Bhatti AS (2007) Perspective of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) containing ACC deaminase in stress agriculture. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* 34:635-64.
- Saravanakumar D, Samiyappan R (2007) ACC deaminase from *Pseudomonas fluorescens* mediated saline resistance in groundnut (*Arachis hypogea*) plants. *J. Appl. Microbiol.* 102:1283-1292.
- Sauer M, Robert S, Kleine-Vehn J (2013) Auxin: simply complicated. *J Exp Bot.* 1-13.
- Seldin, L, Van Elsas JD, Penido EGC (1984) *Bacillus azotofixans* sp. nov, a nitrogen-fixing species from Brazilian soils and grass roots. *Int. J. Sys. Bacteriol.* 34:451-456.
- Shen X, Hu H, Peng H, Wang W, Zhang X (2013) Comparative genomic analysis of four representative plant growth-promoting rhizobacteria in *Pseudomonas*. *BMC. Genomics.* 14, 271.
- Singh G y Mukerji KG (2006) Root exudates as determinant of rhizospheric microbial biodiversity. In *Microbial Activity in the Rhizosphere* (pp. 39-53). Springer Berlin Heidelberg.
- Stafford WH, Baker GC, Brown SA, Burton SG, Cowan DA (2005) Bacterial diversity in the rhizosphere of *proteaceae* species. *Environ. Microbiol.* 7:1755-1768.
- The Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) (2002) Crops and drops: making the best use of water for agriculture. FAO, Rome, Italy. <http://fao.org/docrep/w5146e/w5146e0a.htm>
- Timmusk S, Wagner H (1999) The plant-growth-promoting rhizobacterium *Paenibacillus polymyxa* induces changes in *Arabidopsis thaliana* gene expression: a possible connection between biotic and abiotic stress responses. *Mol. Plant Microbe Interact.* 12, 951-959.
- Tittabutr P, Piromyou P, Longtonglang A, Noisa-Ngiam R, Boonkerd N, teamroong N (2013) Alleviation of the effect of environmental stresses using co-inoculation of mungbean by *Bradyrhizobium* and *Rhizobacteria* containing stress-induced ACC deaminase enzyme. *Soil Sci Plant Nutr.* 59: 559-571.
- Tiwari S, Singh P, Tiwari R, Meena KK, Yandigeri M, Singh DP, Arora DK (2011) Salt-tolerant rhizobacteria-mediated induced tolerance in wheat (*Triticum aestivum*) and chemical diversity in rhizosphere enhance plant growth. *Biol. Fertil. Soils.* 47:907-916.
- Turner, BL, E. Frossard, Oberson A. (2006). Enhancing phosphorus availability in low-fertility soils. *Biol. Approaches to Sustain Soil. Syst.* pp: 191-205.
- Van Loon LC, Bakker PAHM, Pieterse CMJ (1998) Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. *Annu. Rev. Phytopathol.* 36: 453-83.
- Wahid A, Close TJ (2007) Expression of dehydrins under heat stress and their relationship with water relations of sugarcane leaves. *Biol. Plant.* 51:104-109.
- Winkelman G, Dreschel H (1997) Microbial Siderophores. En: Rehm HJ, Reed G (Eds) *Biotechnology* (2da Edn) Vol. VIII pp. 199-245.
- Xiao-Min L, Huiming Z (2015) The effects of bacterial volatile emissions on plant abiotic stress tolerance. *Frontiers. in Plant. Sci.* 6:1-7.
- Yang DL, Yang Y, He Z (2013) Roles of plant hormones and their interplay in rice immunity. *Mol. Plant.* 6:675-685.
- Yang J, Kloepper JW, Ryu CM (2009) Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress. *Trends Plant. Sci.* 14:1-4.
- Zahir ZA, Munir A, Asghar HN, Shaharoon B, Arshad M (2008) Effectiveness of rhizobacteria containing ACC deaminase for growth promotion of peas (*Pisum sativum*) under drought conditions. *J Microbiol. Biotechnol.* 185:958-963.