

# Ensayo Expositivo

## Bacterias asociadas a la rizósfera: mecanismos de interacción y métodos de identificación

### Rhizosphere associated bacteria: mechanisms of interaction and methods to identification

Iyari Montserrat Martínez Morales, Dulce María Galván Hernández\*

Centro de Investigaciones Biológicas  
Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

Autor de correspondencia:  
\*dulce\_galvan11212@uaeh.edu.mx

Recibido: 21-07-2022 Aceptado: 06-04-2023 (Artículo Arbitrado)

### Resumen

Las bacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR) cumplen funciones importantes para el desarrollo y crecimiento de las plantas ya que estimulan y regulan el crecimiento radicular, protegen contra patógenos, solubilizan fosfatos, e influyen en las propiedades físicas y químicas del suelo. Estos beneficios se relacionan a los diferentes mecanismos de asociación planta-bacteria que se han desarrollado a lo largo de los años, lo cual, actualmente es importante para el desarrollo de productos agrobiotecnológicos. Para lograr esto, se requiere la identificación de bacterias PGPR con mayor potencial; es por esto que, en el presente trabajo se analizan las implicaciones técnicas de los métodos fenotípicos, moleculares y proteómicos para la identificación taxonómica de PGPR. Así mismo, se analizan los mecanismos de interacción planta-bacteria con el fin de presentar un contexto general sobre los avances y dirección de las investigaciones en este grupo de bacterias.

**Palabras clave:** Bacterias promotoras del crecimiento vegetal, fenotípico, proteómica, RNAr.

### Abstract

Plant growth promoting bacteria (PGPR) fulfill important functions for the development and growth of plants since they stimulate and regulate root growth, protect against pathogens, solubilize phosphates, and influence the physical and chemical properties of the soil. These benefits are related to the different mechanisms of plant-bacteria association that have been developed over the years, which is currently important for the development of agrobiotechnological products. To achieve this, the identification of PGPR with greater potential is required; for this, in the present work the technical implications of phenotypic, molecular and proteomic methods for the taxonomic identification of PGPR are analyzed. In addition, the mechanisms of interaction plant-bacteria are analyzed in order to present a general context on the advanced and direction of research in this group of bacteria.

**Keywords:** Plant growth promoting bacteria, phenotypic, proteomic, RNAr.

### Introducción

Los microorganismos son los seres más numerosos que existen en la tierra, desde la antigüedad han desempeñado un papel importante en la agricultura al ser esenciales para el funcionamiento de los ecosistemas, ya sea como agentes reguladores de los nutrientes o participando en la dinámica de la materia orgánica del suelo mediante interacciones mutualistas con las plantas, principalmente en la zona de la raíz (Hernández y Escalona, 2003; Sarabia, Madrigal, Martínez y Carreón, 2010; Correa, 2013).

La asociación mutualista planta-bacteria se logra mediante el intercambio benéfico; por un lado, las rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal o PGPR estimulan el crecimiento y regulación metabólica de la raíz (Sarabia et al., 2010), facilitan la absorción de nutrientes (Chaia, 2013; Ramos, Bonilla y Aguilar, 2018), son capaces de fijar nitrógeno ( $N_2$ ), producir fitohormonas y enzimas, solubilizar fosfatos y brindar protección contra fitopatógenos (Hernández y Escalona, 2003; Cano, 2011). Por otro lado, la capacidad de

las plantas de convertir la energía solar en energía química proporciona a las PGPR una fuente de alimento (fotosintatos y metabolitos secundarios) (Velasco, Castellanos, Acevedo, Clarenc y Rodríguez, 2020); los exudados de las raíces también aportan azúcares, aminoácidos, ácidos grasos, nucleótidos, ácidos orgánicos, fenoles, reguladores de crecimiento, esteroides y vitaminas, los cuales son aprovechados por las bacterias para su crecimiento y multiplicación (Molina et al., 2015; García, Suárez y Castro, 2019).

Las PGPR son útiles para el desarrollo de productos biotecnológicos agrícolas para la mejora del crecimiento de cultivos. Sin embargo, su identificación taxonómica es difícil ya que los diversos métodos de clasificación parten de elementos distintos y en ocasiones francamente opuestos. Por ejemplo, las técnicas clásicas se basan en la descripción de caracteres fisiológicos, morfológicos y bioquímicos; en cambio, los métodos más especializados se basan en la caracterización molecular y genética de los microorganismos (Gobernado y López, 2003; Bou, Fernández, García, Sáez y Valdezate, 2011), los cuales analizan las relaciones evolutivas ancestrales, mediante la comparación de secuencias de algunas macromoléculas (DNA, RNA), brindando un resultado más preciso y confiable (Cuadra, 2017). Así mismo, los últimos avances en las ciencias ómicas mediante el análisis proteómico, han permitido desarrollar nuevos métodos de identificación donde se estudia y caracteriza el conjunto de proteínas expresado por un genoma (Bou et al., 2011), esto brinda información sobre el funcionamiento específico de un organismo (Mojica, Sánchez y Bobadilla, 2003). Por lo tanto, cada método aporta diferentes estrategias para la identificación taxonómica de bacterias, por esta razón, en esta revisión bibliográfica se analizan los mecanismos de asociación mutualista entre plantas y rizobacterias, así como, las características de los diferentes métodos de identificación lo cual es primordial para el desarrollo de técnicas agrobiotecnológicas sustentables con el campo.

### Conociendo los mecanismos de asociación bacteria-planta

Las bacterias PGPR poseen diversos mecanismos para iniciar la interacción planta-bacteria, estos se clasifican en indirectos y directos (Muñoz, 2017). Los mecanismos indirectos ocurren fuera de la planta, los principales son:

**Producción de sideróforos:** Los sideróforos, son pequeñas moléculas producidas por bacterias bajo condiciones limitantes de hierro (Fe), son solubles en disoluciones acuosas a pH neutro, de bajo peso molecular, y algunos pueden ser fluorescentes (Tejera, Rojas y Heydrich, 2011). Los sideróforos actúan como agentes quelantes que secuestran Fe en presencia de otros metales, provocando su reducción a ion ferroso ( $Fe^{+2}$ ) (una forma más soluble que facilita su absorción), una vez secuestrado, el Fe es reconocido por receptores específicos de la membrana microbiana para ser depositados (Reséndez, Mendoza, Carrillo, Arroyo y Ríos, 2018). Los sideróforos son necesarios para llevar a cabo la fijación biológica del nitrógeno (Echeverría, 2011). Las bacterias de vida libre principalmente del grupo *Pseudomonas* como *P. aeruginosa*, producen sideróforos, los cuales han permitido un mayor rendimiento y producción de la cebada, maíz y trigo, por el aumento de producción de ploverdina (Loredo, López y Espinosa, 2004).

**Producción de antibióticos:** Las PGPR también son capaces de excretar sustancias antibióticas en forma de metabolito secundario, los cuales desplazan a otras bacterias y hongos de la rizósfera (Muñoz, 2017), actuando como mecanismos de defensa contra patógenos. Los antibióticos inhiben la síntesis de la pared celular, desestabilizando la estructura de la membrana celular e inhibiendo la síntesis de proteínas en los organismos fitopatógenos (Molina-Romero et al., 2015).

Por otro lado, aquellos procesos que ocurren al interior de la planta se conocen como mecanismos directos, entre estos se encuentran los siguientes:

**Producción de fitohormonas:** Las fitohormonas actúan como sustancias promotoras del crecimiento vegetal, activan respuestas en la célula a nivel bioquímico, fisiológico y morfológico (Camelo, Vera y Bonilla, 2011). Existen cuatro principales grupos de fitohormonas: 1) **las auxinas**, de las cuales la más estudiada es el ácido indol acético (AIA), esta tiene influencia en el crecimiento de la raíz (Muñoz, 2017); 2) **las giberelinas**, de las cuales cinco son sintetizadas por bacterias (GA1, GA2, GA3, GA4 y GA20) (Muñoz, 2017). Este grupo de fitohormonas son capaces de incrementar el crecimiento de los tallos e inducir la brotación de yemas y de frutos (Camelo et al., 2011). Además, inducen la absorción de iones dentro de la planta, manteniendo su metabolismo en condicio-

nes normales bajo niveles de estrés (Iqbal y Ashraf, 2013); 3) **las citoquininas** promueven la división celular, por tanto están relacionadas con la formación de nuevos brotes y el crecimiento primario de la raíz (Muñoz, 2017), formación de hojas y previsión de la senescencia (Liu, Xing, Ma, Du y Ma, 2013; Molina et al., 2015); y 4) **etileno**, actúa como mediador y coordinador de las señales internas y externas que regulan el crecimiento y los programas de desarrollo en plantas (Muñoz, 2017), participa en la germinación de las semillas, desarrollo de pelos radiculares, nodulación, maduración de los frutos, abscisión, senescencia (Vandenbussche, Vaseva, Vissenberg y Van Der Straeten, 2012), e induce la transcripción de un gran número de genes (Tao et al., 2015).

**Fijación de nitrógeno:** Las bacterias rizógenas permiten la reducción de nitrógeno atmosférico ( $N_2$ ) a amonio ( $NH_4$ ) mediante un complejo enzimático de nitrogenasas formado por proteínas dinitrogenasa y dinitrogenasa reductasa. Los principales grupos de rizobios fijadores de nitrógeno pertenecen a los géneros *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Sinorhizobium*, *Azorhizobium*, *Mesorhizobium* y *Allorhizobium* (Re-séndez et al., 2018).

**Solubilización de fosfatos:** El fosfato, es un nutriente que interviene en el crecimiento y productividad de la planta, es esencial en la división celular, transducción de señales, biosíntesis macromolecular, fotosíntesis y respiración, entre otras (Razaq, Zhang, Shen y Salahuddin, 2017). Generalmente este se encuentra de forma insoluble en el suelo, por lo que no es aprovechado por las plantas, sin embargo, algunas PGPR son capaces de solubilizar compuestos fosfatos mediante la producción de ácidos orgánicos de bajo peso molecular provenientes del metabolismo de compuestos como carbohidratos, péptidos y lípidos; estos ácidos actúan como quelantes favoreciendo la formación de complejos insolubles con metales, con la consecuente liberación del fosfato. Algunos géneros bacterianos con esta función son *Acinetobacter*, *Agrobacterium*, *Pseudomonas*, y *Erwinia*, entre otros (Beltrán, 2014).

### Principales familias de rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal

Entre los microorganismos PGPR más conocidos, se encuentran las especies pertenecientes a los géneros *Rhizobium* sp., *Pseudomonas* sp. y *Azospirillum* sp.

(Gonzalez y Fuentes, 2017). También destacan géneros como *Arthrobacter*, *Azotobacter*, *Serratia*, *Azoarcus*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *Gluconacetobacter*, *Klebsiella* y *Beijerinckia*. Los géneros *Azospirillum*, *Azotobacter* y *Pseudomonas* son ampliamente utilizados por sus características como fijadores de nitrógeno, productores de indol y solubilizadores de fosfatos, propiedades que permiten sean considerados excelentes biofertilizantes (Pérez y Sánchez, 2017).

Por ejemplo, *Pseudomonas putida* puede mejorar las condiciones del garbanzo (*Cicer arietinum*) bajo estrés por sequía, modulando la integridad de la membrana, acumulando osmolitos (prolina, glicina y betaína), y eliminando especies reactivas del oxígeno (ROS) (Tiwari y Shankar, 2016). Por otro lado, *Bacillus subtilis* se ha utilizado para proteger cultivos como el algodón, frijol, soya y maíz contra patógenos como *Fusarium* y *Rhizoctonia*; *B. cereus*, combate enfermedades foliares en el tomate, *B. pumilus* es capaz de controlar el virus del mosaico del pepino y *Pseudomonas fluorescens* combate el tizón de la vaina en arroz. De igual manera, *Azospirillum lipoferum* es capaz de sintetizar ácido giberélico el cual ayuda a combatir el estrés hídrico (Singh, 2013).

### Métodos de identificación bacteriana

Los métodos de identificación bacteriana son muy importantes y necesarios en diferentes campos como la biotecnología, la agricultura, la genética, la ecología, la conservación, la medicina, entre otros. El proceso de identificación de microorganismos consta de múltiples etapas que combinan tanto la información fenotípica como genotípica (Carrasco, Paz, Santelices y Castro, 2020), últimamente el desarrollo de la proteómica aporta grandes resultados para una identificación y caracterización más precisa de las especies. A continuación, se analizarán cada uno de los métodos desarrollados a lo largo de la historia para el estudio de los microorganismos.

**Métodos fenotípicos:** Los métodos fenotípicos se basan en las características «observables» de las bacterias (Bou et al., 2011), permiten identificar aislados microbianos en función del número de observaciones macro y microscópicas como la morfología de colonias, forma de las células, presencia y disposición de flagelos, formación de endosporas y tinción de Gram entre otras (Carrasco et al., 2020). El uso de

diferentes pruebas para rectificar y dar mayor precisión a los resultados puede considerarse una ventaja, aunque, también conlleva a resultados erróneos con identificaciones equivocadas o que no sobrepasan el nivel de género, lo que implica a su vez pérdida de tiempo y recursos (Bou et al., 2011).

Los medios de cultivos continúan siendo el método diagnóstico de elección, ya que permite el aislamiento e identificación del microorganismo mediante su afinidad con el sustrato, en el caso de las PGPR se analiza la capacidad de producir ácidos orgánicos, producción de ácido indolacético (IAA) y acetoina; así como su potencial para fijar nitrógeno o la capacidad de solubilizar fosfatos (Perez, Meriño, Abalos y Pérez, 2017). También se puede considerar como métodos convencionales el análisis de las propiedades bioquímicas, la degradación de ciertas moléculas mediante reacciones enzimáticas, necesidades nutricionales, inhibición por diversas sustancias o su reacción frente a anticuerpos (Gobernado y López, 2003).

Algunos procedimientos fenotípicos pueden ser prolongados y aun así no llegar a nivel de especie, por ejemplo, para la identificación del género *Azotobacter*, se requiere comprobar la fermentación de diferentes azúcares (glucosa, manitol y benzoato), además, su aislamiento se realiza en un medio libre de nitrógeno (Flores, Contreras, Reyes y Rodríguez, 2012), o en el caso de *Pseudomonas*, su determinación se realiza mediante la comprobación enzimática de catalasa y citocromo oxidasa, ya que este género solubiliza el fósforo en la rizósfera gracias a la producción de sus ácidos orgánicos (ácido glucónico y ácido 2-cetoglucónico); otras pruebas incluyen la reducción de nitratos a nitritos, citrato, manitol o producción de indol (Varas, 2019). Para la identificación de *Rhizobium tropici* se realiza la tinción de Gram, se continúa con una prueba de oxidación-fermentación seguida de las pruebas de oxidasa y catalasa, por último, se realiza la prueba de indol con la finalidad de medir la degradación de triptófano presente en el cultivo (Monsalvo, Sánchez y Molina, 2018); el éxito de estas pruebas también se relaciona con las condiciones de laboratorio y experiencia de quién lo realice.

Esta diversidad de pruebas complica los procedimientos para la identificación específica de las especies ya que algunas se basan en descripciones visibles. En el caso de las PGPR productoras de si-

deróforos, estas partículas se observan con un color naranja alrededor del crecimiento bacteriano en agar cromo azul S (CAS); la producción de ácido indol-3-acético se identifica con el desarrollo de un color rosa-rojo en el medio de cultivo, la producción de amoníaco ( $\text{NH}_3$ ) se presenta con la formación de un precipitado color amarillo a marrón, la aparición de cianuro de hidrógeno se presenta con la aparición de un color naranja o rojo (Khezrinejad, Khodakaramian y Shahryari, 2019), estos registros están sujetos a la percepción de quién realiza la prueba, lo cual puede llegar a ser impreciso.

Los métodos fenotípicos son los más accesibles y de más bajo costo, sin embargo, debido a que se basan en características observables, los resultados suelen ser confusos debido a que algunas especies bacterianas comparten características en común, por lo tanto, la identificación taxonómica es similar. Con los resultados fenotípicos se logra hacer una identificación a nivel de género, con una descripción probable de la especie (Olmos, García de la Fuente, Sáez y Valdezate, 2010). Durante el proceso de identificación es fundamental la experiencia del microbiólogo, el origen de la muestra o el costo de las pruebas seleccionadas (Bou et al., 2011).

**Métodos moleculares:** Los estudios taxonómicos o de filogenia sobre distintos géneros y especies bacterianas han utilizado una amplia variedad de genes dianas, de los cuales el análisis del gen del RNA ribosomal de la subunidad menor (16S ARNr) ha sido el más empleado por ser una zona altamente conservada en el genoma bacteriano (Mora, Sánchez, Santana, Sánchez y Gutiérrez, 2009), de esta manera se han podido identificar especies de rizobacterias aisladas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L., Mora et al., 2009), eucalipto (*Eucalyptus nitens*, Angulo, Sanfuentes, Rodríguez y Sossa, 2014) y girasol (*Helianthus* spp. Khezrinejad et al., 2019). Otro marcador molecular utilizado para la identificación de rizobacterias ha sido el gen *rpoB*, con el cual se caracterizó a bacterias de los géneros *Azotobacter*, *Azospirillum* y *Pseudomonas* asociadas a la papa dulce o camote (*Ipomoea batatas*) del Caribe Colombiano (Pérez y Sánchez, 2017). Otros marcadores utilizados también han sido 23S ARNr y el 5S ARNr (Mora et al., 2009).

Los análisis se logran con la ayuda de técnicas moleculares como la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) que permite amplificar un gen o un

fragmento de ADN, cuya secuencia nucleotídica sirve como “huella digital” para asociar un microorganismo desconocido de un género a una especie microbiana conocida (Carrasco et al., 2020). Para realizar los análisis moleculares, se requiere en primer lugar obtener el DNA genómico mediante lisis alcalina, posteriormente se continúa con la PCR en conjunto con los cebadores específicos al gen para delimitar la región a comparar, el producto se secuencia para proseguir con un alineamiento e identificar homologías en comparación con alguna base de datos. Algunas bases de datos utilizadas para la identificación de bacterias rizógenas son: European Molecular Biology Laboratory (EMBL-nucleotide) (Mora et al., 2009), GenBank (Angulo et al 2014) y National Center for Biotechnology Information (NCBI) (Monsalvo et al., 2018).

La comparación de secuencias nucleotídicas permite establecer relaciones filogenéticas más precisas, requiriendo el uso de programas bioinformáticos y bases de datos, lo que permite realizar identificaciones taxonómicas en corto tiempo; sin embargo, los reactivos o procedimientos para obtener muestras totalmente puras pueden resultar costosos, además de la infraestructura requerida para obtener los datos moleculares; si a esto se suma la necesidad de actualizar las bases de datos constantemente, se pueden tener errores de interpretación de los datos. Por lo tanto, el uso de métodos fenotípicos en conjunto con datos moleculares pueden complementarse aunque no siempre resulten en una correlación entre ambas partes.

**Métodos proteómicos:** La proteómica es el estudio y caracterización del conjunto de proteínas (proteoma) expresadas por un genoma (Bou et al., 2011). Los métodos proteómicos se consideran una herramienta relativamente nueva comparada con el uso de los métodos fenotípicos, aunque requieren una serie de pasos complejos, equipos y programas altamente especializados para su análisis, esto conlleva a que exista poca información referente a su aplicación en la identificación de bacterias rizógenas ya que la mayoría de los estudios están dirigidos a la caracterización e identificación de bacterias patógenas en humanos (Bellido, Castaño, Ferreira, Juanes y Buitrago, 2012).

Las técnicas proteómicas se basan en la electroforesis y la espectrometría de masas (Bou et al., 2011) con algunas modificaciones, por ejemplo, en un estu-

dio para la identificación de rizobacterias asociadas con el maíz se realizó su aislamiento con la técnica MALDI-TOF (técnica de ionización suave utilizada en espectrometría de masas) (LaMontagne, Tran, Benavidez y Morano, 2021). En la India, se aisló una cepa PGPR resistente a múltiples metales pesados mediante la misma técnica (MALDI-TOF MS), además de la separación de sus proteínas y caracterización de la cepa bacteriana, confirmando su identificación como *Enterobacter aerogenes*, la cual es una bacteria PGPR capaz de generar tolerancia al cadmio (Cd) y generar crecimiento de plántulas de arroz bajo estrés de dicho metal, reduciendo el estrés oxidativo, lo cual la hace un elemento potencial para el desarrollo de inoculantes resistentes en campos contaminados con este metal (Pramanik, Mitra, Sarkar y Maiti, 2018).

Además de la identificación taxonómica, la proteómica ayuda a comprender la expresión genética ante diferentes tipos de interacción, en este caso, las proteínas que participan en la relación planta-bacteria. Por ejemplo, mediante el análisis proteico de *Pseudomonas aeruginosa*, se logró identificar que tiene efectos tanto benéficos como perjudiciales en la germinación de las semillas (Tiwari y Shankar, 2017). Por otro lado, se han identificado las proteínas que intervienen con los mecanismos de promoción del crecimiento, las asociadas con la tolerancia al estrés abiótico, fotosíntesis, metabolismo, proceso de oxidación-reducción y funciones fisiológicas internas del arroz (*Oryza sativa*) inoculado con las PGPR *Stenotrophomonas maltophilia* y *Bacillus* sp. (Naher, Panhwar, Othman, Shamshuddin, Ismail y Zhou, 2018).

Es así como se podrían identificar proteínas que participan en la resistencia contra patógenos, en el estrés salino, en la absorción de nutrientes, en la producción de hormonas, o proteínas sintetizadas durante funciones particulares como la nodulación, posicionamiento de los nodos, número y morfología de nódulos (Khatabi et al., 2019).

Los métodos proteómicos forman parte del estudio de los “omas” (estudio de la totalidad o conjunto de un todo, por ejemplo, genómica, transcriptómica, proteómica, epigenómica, metabolómica entre otras), que corresponden a una serie de técnicas y procedimientos que permiten analizar los conjuntos de moléculas para tener un mayor entendimiento de los procesos particulares de cada especie (Bou et al., 2011).

De manera general, la proteómica se puede utilizar para analizar globalmente el proteoma o para analizar individualmente las proteínas, en este sentido destaca la huella peptídica que es el conjunto de fragmentos peptídicos que se obtienen tras tratar una proteína concreta con una proteasa determinada. También se puede emplear para estudiar interacciones entre proteínas mediante la técnica “Phage Display”, la cual averigua con qué proteínas interactúan una proteína problema o sonda (Olmos et al., 2010). A pesar de la rapidez con que avanzan los desarrollos tecnológicos, aún existe poca información sobre los métodos proteómicos aplicados en bacterias PGPR, probablemente por el costo que implica realizar proyectos de esta índole, por lo que solo laboratorios específicos y con suficientes recursos, tienen la oportunidad de seguir probando su eficacia en bacterias PGPR.

## Conclusiones

Se ha demostrado que las plantas asociadas a bacterias PGPR tienen un mayor porcentaje de supervivencia y desarrollo gracias a su asociación mutualista con los microorganismos. Estas bacterias conocidas como rizógenas o rizobacterias han tenido gran impacto en la agricultura, tanto por mejorar el crecimiento de los cultivos, como para considerarlas potenciales en el desarrollo de técnicas biotecnológicas agrícolas que ayuden a disminuir el uso excesivo de fertilizantes inorgánicos, los cuales son altamente contaminantes para el suelo y subsuelo. A pesar de su uso prometedor a futuro, aún faltan estudios dirigidos a comprender los mecanismos implicados en la interacción planta-bacteria, principalmente en cepas con problemas para reproducirse *ex situ* ya que en el laboratorio deben considerarse las condiciones ideales de crecimiento como pH, temperatura, humedad, y sales, entre otras.

Como se sabe, el tamaño de las bacterias es microscópico, por lo que resulta complicado realizar su identificación, aunado a que tienen una tasa rápida de crecimiento y por tanto, un alto número de mutaciones, por lo que es común que en poco tiempo se formen nuevas especies, subespecies o variedades. Actualmente, los métodos moleculares son los métodos más eficientes para la identificación bacteriana a pesar de que los métodos fenotípicos fueron los primeros en desarrollarse; pese a esto y a la diversidad de sinonimias descritas hasta la fecha, la comparación

de secuencias genéticas permite encontrar relaciones filogenéticas a nivel de especie. Por otro lado, aunque los métodos proteómicos han sido innovadores y recientes en comparación con los moleculares, tienen una mayor aplicación en campos como la medicina y muy poco se ha estudiado sobre bacterias PGPR por lo que no existe suficiente información para conocer el alcance de su efectividad, sin embargo, a la fecha, los estudios recientes muestran resultados prometedores en un futuro.

## Referencias

- Angulo, V. C., Sanfuentes, E. A., Rodríguez, F., y Sossa, K. E. (2014). Caracterización de rizobacterias promotoras de crecimiento en plántulas de *Eucalyptus nitens*. *Revista Argentina de Microbiología*. 46(4). 338-347.
- Bellido, J., Castaño, S., Ferreira, L., Juanes, F., y Buitrago, J. (2012). Aplicaciones de la proteómica en el laboratorio de Microbiología Clínica. *Enfermedades Infecciosas y Microbiología Clínica*. 30(7). 383-393.
- Beltrán, M. E. (2014). La solubilización de fosfatos como estrategia microbiana para promover el crecimiento vegetal. *Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria*. 15(1): 101-113.
- Bou, G., Fernández-Olmos, A., García, C., Sáez-Nieto, J. A., y Valdezate, S. (2011). Métodos de identificación bacteriana en el laboratorio de microbiología. *Enfermedades Infecciosas y Microbiología Clínica*. 29(8). 601-608.
- Camelo, R. M., Vera, M. S., y Bonilla, B. R. (2011). Mecanismos de acción de las rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal. *Corpoica: Ciencia y Tecnología Agropecuaria*. 12(2). 159-166.
- Cano, M. (2011). Interacción de microorganismos benéficos en plantas: micorrizas, *Trichoderma spp.* y *Pseudomonas spp.* una revisión. *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*. 14(2). 15-31.
- Carrasco, F. J., Paz, M. O., Santelices, C. S., y Castro, F. J. F. (2020). Identificación de microorganismos. *Boletín INIA*. (428). 157-182.
- Chaia, E. (2013). Una asociación especial entre bacterias y plantas. *Desde la Patagonia Difundiendo Saberes*. 10(15). 34-39.
- Correa, O. S. (2013). *Aportes de la microbiología a la producción de cultivos*. Buenos aires: Editorial de la Facultad de Agronomía.
- Cuadra, J. M. M. H. (2017). Filogenia bacteriana mediante el análisis del rRNA 16s.
- Echevarría, R. (2011). *Estudios de rizobacterias promotoras del crecimiento (PGPR) como alternativa de aplicación a suelos con limitantes abióticas*. Argentina: Universidad Nacional de la Pampa.
- Flores-Gallegos, A. C., Contreras-Esquível, J. C., Reyes-Valdés, M. H., y Rodríguez-Herrera, R. (2012). Aislamiento e identificación de cepas nativas del suelo mexicano del género *Azotobacter*. *Revista Científica de la Universidad Autónoma de Coahuila*, 4(8). 32-41.
- García, P. E., Suárez, L. N., y Castro, E. (2019). Bacterias que promueven el crecimiento de las plantas. *Ciencia y Desarrollo*.
- Gobernado, M. y López-Hontangas, J. L. (2003). Identificación bacteriana. *Enfermedades Infecciosas y Microbiología Clínica*. 21(52). 54-60.

- González, F. H. y Fuentes, M. N. (2017). Mecanismo de acción de cinco microorganismos promotores de crecimiento vegetal. *Revista de Ciencias Agrícolas*. 34 (1). 17-31.
- Hernández-Montiel, L. G. y Escalona-Aguilar, M. A. (2003). Microorganismos que benefician a las plantas: las bacterias PGPR. *Revista de Divulgación Científica y Tecnológica de la Universidad Veracruzana*. 16(1). 29-32.
- Iqbal, M. y Ashraf, M. (2013). Gibberellic acid mediated induction of salt tolerance in wheat plants: Growth, ionic partitioning, photosynthesis, yield and hormonal homeostasis. *Environmental and Experimental Botany*. 86. 76-85.
- Khatibi, B., Gharechahi, J., Ghaffari, M., Liu, D., Haynes, P. A., McKay, M. J., Mirzaei, M. y Salekdeh, G. (2019). Simbiosis planta-microbio: ¿qué nos ha enseñado la proteómica?. *Proteomics Proteomics and Systems Biology*. 19. 1-20.
- Khezzinejad, N., Khodakaramian, G. y Shahryari, F. (2019). Characterization of potential plant growth-promoting rhizobacteria isolated from sunflower (*Helianthus annuus* L.) in Iran. *Biología Futura*. 70(4). 268-277.
- LaMontagne, M. G. Tran, P. L. Benavidez, A. y Morano, L. D. (2021). Desarrollo de una desorción láser asistida por matriz económica: método de espectrometría de masas de tiempo de vuelo para la identificación de endófitos y rizobacterias cultivadas a partir del microbioma asociado con el maíz. *PeerJ*. 9. 1-25.
- Liu, F. C., Xing, S., Ma, H., Du, Z. y Ma, B. (2013). Cytokinin-producing, plant growth-promoting rhizobacteria that confer resistance to drought stress in *Platycladus orientalis* container seedlings. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 97. 9155-9164.
- Loredó-Ostí, C., López-Reyes, L. y Espinosa-Victoria, D. (2004). Bacterias promotoras del crecimiento vegetal asociadas con gramíneas: una revisión. *Tierra Latinoamericana*. 22(2). 225-239.
- Mojica, T., Sánchez, O. y Bobadilla, L. (2003). La proteómica, otra cara de la genómica. *NOVA*. 1(1). 13-16.
- Molina-Romero, D., Bustillos-Cristales, M. R., Rodríguez-Andrade, O., Morales-García, Y. E., Santiago-Sáenz, Y., Castañeda-Lucio, M. y Muñoz-Rojas, J. (2015) Mecanismos de fitoestimulación por rizobacterias, aislamientos en América y potencial biotecnológico. *Biológicas*. 17(2). 24-34.
- Monsalvo-Reyes, A. C., Sánchez, J. R. y Molina-González, M. G. (2018). Caracterización parcial fenotípica y del 16S rDNA de bacterias promotoras para el desarrollo vegetal. *Revista Tendencias en Docencia e Investigación en Química*. (4). 674-680.
- Mora, K. I., Sánchez, A., Santana, R., Sánchez, Y. y Gutiérrez, R. (2009). Caracterización e identificación genética de aislados de *Rhizobium* en el cultivo del frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.). *Centro Agrícola*. 36(4). 5-14.
- Muñoz, D. (2017). *Bacterias promotoras del crecimiento vegetal: Mecanismos y aplicaciones*. España: Universidad de Sevilla.
- Naher, U., Panhwar, Q., Othman, R., Shamsuddin, J., Ismail, M. y Zhou, E. (2018). Estudio proteómico sobre la promoción del crecimiento del arroz aeróbico inoculado con PGPR (*Oryza sativa* L.) cultivar MR219-9. *Pakistan Journal of Botany*. 50(5). 1843-1852.
- Olmos, A. F., García de la Fuente, C., Sáez, N. J. A. y Valdezate, R. S. (2010). Métodos de identificación bacteriana en el laboratorio de microbiología. *Procedimientos en Microbiología Clínica*. 1-52.
- Pérez-Pazos, J. V. y Sánchez-López, D. B. (2017). Caracterización y efecto de *Azotobacter*, *Azospirillum* y *Pseudomonas* asociadas a *Ipomoea batatas* del Caribe Colombiano. *Revista Colombiana de Biotecnología*. 19(2). 35-46.
- Pérez-Portuondo, I., Meriño-Reyes, L., Abalos-Rodríguez, A. y Pérez-Silva, R. (2017). Características promotoras de crecimiento vegetal en rizobacterias aisladas de suelos contaminados con compuestos fenólicos. *Revista Cubana de Química*. 29(1). 73-88.
- Pramanik, K., Mitra, S., Sarkar, A. y Maiti, T. K. (2018). Alleviation of phytotoxic effects of cadmium on rice seedlings by cadmium resistant PGPR strain *Enterobacter aerogenes* MCC 3092. *Journal of Hazardous Materials*. 1-28.
- Ramos, E., Bonilla, B. y Aguilar, M. (2018). Interacciones entre plantas y bacterias promotoras de crecimiento vegetal. *Revista CITECSA Ciencia, Tecnología, Sociedad y Ambiente*. 10(15). 23-31.
- Razaq, M., Zhang, P., Shen, H. y Salahuddin, Z. (2017). Influencia del nitrógeno y el fósforo en el crecimiento y morfología radicular de *Acer mono*. *PLOS one*. 12(2). 1-13.
- Reséndez, A., Mendoza, V., Carrillo, J.L., Arroyo, J. y Ríos, P. (2018). Rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal: una alternativa de biofertilización para la agricultura sustentable. *Revista Colombiana de Biotecnología*. 20(1). 68-83.
- Sarabia, O. M., Madrigal, P. R., Martínez, T. M. y Carreón, A. Y. (2010). Plantas, hongos micorrízicos y bacterias: su compleja red de interacciones. *Biológicas*. 12(1). 65-71.
- Singh, J. (2013). Plant Growth Promoting Rhizobacteria Potential Microbes for Sustainable Agriculture. *Resonance*. 18(3). 275-281.
- Tao, J. J., Chen, H. W., Ma, B., Zhang, W. K., Chen, S. y Zhang, J. S. (2015). The role of ethylene in plants under salinity stress. *Frontiers in Plant Science*. 6. 1-12.
- Tejera-Hernández, B., Rojas-Badía, M. M. y Heydrich-Pérez, M. (2011). Potencialidades del género *Bacillus* en la promoción del crecimiento vegetal y el control biológico de hongos fitopatógenos. *CENIC Ciencias Biológicas*. 42(3). 131-138.
- Tiwari, P. y Shankar, J. (2017). A plant growth promoting rhizospheric *Pseudomonas aeruginosa* strain inhibits seed germination in *Triticum aestivum* (L) and *Zea mays* (L). *Microbiology Research*. 8(2). 73-79.
- Tiwari, S., Lata, C., Chauhan, P. S. y Nautiyal, C. S. (2016). *Pseudomonas putida* sintoniza las respuestas morfofisiológicas, bioquímicas y moleculares en *Cicer arietinum* L. durante el estrés por sequía y la recuperación. *Plant Physiology and Biochemistry*. 99. 108-117.
- Vandenbussche, F., Vaseva, I., Vissenberg, K. y Van Der Straeten, D. (2012). Ethylene in vegetative development: a tale with a riddle. *New Phytologist*. 194. 895-909.
- Varas, M. L. J. (2019). *Aislamiento de Pseudomonas spp. solubilizadoras de fosfatos a partir de la rizósfera de Saccharum officinarum*. Perú: Universidad Nacional de Trujillo.
- Velasco-Jiménez, A., Castellanos-Hernández, O., Acevedo-Hernández, G., Clarenc, R. y Rodríguez-Sahagún, A. (2020). Bacterias rizosféricas con beneficios potenciales en la agricultura. *Terra Latinoamericana*. 38(2). 333-345.