

Carrera de posgrado:
“Especialización en Manejo de Recursos
Forestales”

Trabajo final integrador

“Bacterias benéficas promotoras del crecimiento vegetal (PGPB) para la producción forestal sustentable: una revisión crítica”

Alumna: Ing. Forestal Ramírez, Carolina Elizabeth

Director: Dra. (Bioqca) Cardozo, Marina Cecilia

Año de presentación: 2024

Resumen

Las bacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPB) son esenciales para lograr una producción forestal sustentable. Estos microorganismos mejoran la salud y el crecimiento de los árboles mediante diversos mecanismos. Entre ellos, la fijación de N, la solubilización de fosfatos, la producción de fitohormonas y la inducción de resistencia sistémica contra patógenos. Bacterias como *Azospirillum*, *Bacillus* y *Pseudomonas* se destacan por su capacidad para incrementar la disponibilidad de nutrientes, mejorar la absorción de agua y proteger contra enfermedades. En condiciones de estrés abiótico, como la sequía y la salinidad, las PGPB juegan un rol crucial al aumentar la tolerancia de las plantas mediante la producción de antioxidantes y la regulación de hormonas de estrés. Estudios recientes han demostrado que la inoculación de PGPB en árboles de pino y eucalipto mejora significativamente su crecimiento y resistencia a condiciones adversas. El uso de PGPB no solo optimiza la productividad forestal, sino que también reduce la dependencia de fertilizantes químicos, promoviendo prácticas más sostenibles y amigables con el medio ambiente. La investigación en este campo sigue creciendo, subrayando la importancia de estos microorganismos en la gestión forestal moderna y la restauración de ecosistemas degradados.

Abstract

Plant Growth-Promoting Bacteria (PGPB) are essential for achieving sustainable forest production. These microorganisms enhance the health and growth of trees through various mechanisms, including nitrogen fixation, phosphate solubilization, phytohormone production, and the induction of systemic resistance against pathogens. Bacteria such as *Azospirillum*, *Bacillus*, and *Pseudomonas* are notable for their ability

to increase nutrient availability, improve water uptake, and protect against diseases. Under abiotic stress conditions, such as drought and salinity, PGPB play a crucial role by increasing plant tolerance through the production of antioxidants and the regulation of stress hormones. Recent studies have shown that inoculation of PGPB in pine and eucalyptus trees significantly improves their growth and resistance to adverse conditions. The use of PGPB not only optimizes forest productivity but also reduces the dependence on chemical fertilizers, promoting more sustainable and environmentally friendly practices. Research in this field continues to grow, highlighting the importance of these microorganisms in modern forest management and the restoration of degraded ecosystems.

INDICE GENERAL

Resumen.....	2
Abstract	2
1. Introducción	5
2. Objetivos	7
2.1 Objetivo general.....	7
2.2 Objetivos específicos.....	8
3. Materiales y métodos	8
4. Resultados	9
4.1 Fundamentos teóricos: Bacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPB)	9
4.1.1 Conceptos generales	9
4.1.2 Mecanismos de promoción del crecimiento vegetal	10
4.1.2.1 Fijación Biológica de N (FBN).....	12
4.1.2.2 Producción de fitohormonas.....	13
4.1.2.3 Producción de sideróforos	15
4.1.2.4 Solubilización de P.....	16
4.1.2.5 Agentes de control biológico.....	17
4.1.2.6 Acción de PGPB en condiciones de estrés.....	19
4.2 Aplicaciones de las PGPB en sistemas forestales.....	23
4.2.1 Fijación de N.....	24
4.2.2 Solubilización de fosfatos.....	25
4.2.3 Producción de sideróforos	26
4.2.4 Biocontrol y resistencia a enfermedades.....	26
4.2.5 Tolerancia al estrés	30
5. Conclusiones.....	31
6. Bibliografía	32

1. Introducción

Los microorganismos son los seres más numerosos que existen en la Tierra, son esenciales para el funcionamiento de los ecosistemas y mantienen una interacción continua con las plantas. Se estima que un gramo de suelo de bosque contiene 4×10^7 células procariotas, mientras que un gramo de suelo agronómico o de pastura contiene 2×10^9 células (Ea & Clark, 1989). Estudios de re-asociación cinética de ADN extraído de distintos genomas procariotas han estimado que existen entre 2.000 y 18.000 genomas por gramo de suelo (Torsvik, 2002; Torvik et al., 1998), los cuales en su mayoría son benéficos para su crecimiento, nutrición y defensa contra enfermedades. Las plantas tienen una relación muy estrecha con los microorganismos y, en algunos casos, forman con ellos una simbiosis. Ecológicamente, a esta relación benéfica entre las bacterias y las plantas se la denomina “mutualismo”, el cual se define como la condición en la que dos seres vivos de diversas especies viven juntos habitualmente (pero no necesariamente), con beneficio recíproco para el hospedero (planta) y el simbiote (bacteria) (Montiel & Aguilar, 2003). El aprovechamiento de estas interacciones benéficas entre las plantas y los microorganismos para mejorar la producción es de particular importancia en el mundo científico (De Vries et al., 2020). Desde la perspectiva ambiental y de salud, las bacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPB) se han propuesto como una de las más prometedoras alternativas a los productos químicos sintéticos (Ambix & Gay, 2012).

En el caso de las PGPB, se han realizado estudios no sólo en relación con el impacto que tiene la presencia de éstas sobre la especie vegetal, sino también con respecto a los mecanismos que estos organismos emplean para promover el crecimiento e interactuar con la planta (Sgroy et al., 2009). Así, se han pautado ciertos criterios sobre la caracterización de este grupo de microorganismos para definir, tanto

su estrategia de promoción del desarrollo, como para pre- seleccionar aquellos con mayor potencial para ser empleados en sistemas agropecuarios sostenibles. La identificación de una cepa de PGPB compatible con una especie de planta determinada es una estrategia valiosa que se puede utilizar para desarrollar insumos biológicos, como inoculantes microbianos, que se pueden aplicar para producir plántulas con un mayor potencial de adaptación y desarrollo (Finkel et al., 2017; Nunes Tiepo et al., 2018). Los beneficios que ejercen estas bacterias en las plantas pueden ser directos o indirectos (Glick & Gamalero, 2011). La influencia directa incluye la producción de fitohormonas, como el ácido indolacético (AIA) (Patten & Glick, 2002) del grupo de las auxinas; también de ácido giberélico (GA3) (Dey et al., 2004a), citoquininas y ácido abscísico (ABA) (Dobbelaere et al., 2003) o bien la capacidad de producir la enzima 1-aminociclopropano 1 carboxilato (ACC) desaminasa, enzima que reduce el nivel de etileno en las raíces (Glick, 1995; Penrose & Glick, 2001), la liberación de fosfatos y micronutrientes y la fijación biológica de N (Dobbelaere et al., 2003). Los efectos indirectos se deben a la modificación del ambiente rizosférico y su ecología (Lazarovits & Nowak, 1997), actuando como agentes de biocontrol de fitopatógenos, mediante la liberación de sustancias como sideróforos, β -1,3-glucanasa, quitinasas, antibióticos, pigmentos fluorescentes y cianidas (Cattelan et al., 1999; Pal et al., 2001). Estos son algunos de los criterios que hoy permiten seleccionar una bacteria con potencial PGPB. Las PGPB se encuentran en varios géneros, incluidos *Pseudomonas*, *Acinetobacter*, *Alcaligenes*, *Arthrobacter*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Beijerinckia*, *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *Flavobacterium*, *Rhizobium* y *Serratia* (Chattopadhyay et al., 2000a; Karakurt et al., 2011a; J. W. Kloepper & Beauchamp, 1992a; Sturz & Nowak, 2000). No obstante, existe poca información sobre estudios de bacterias promotoras de crecimiento vegetal en especies forestales (Ahangar et al., 2012a). Géneros bacterianos como *Bacillus* y *Pseudomonas* han demostrado su acción promotora del crecimiento en especies forestales (Chanway & Holl, 1994a; Mohan & Radhakrishnan, 2012). En viveros, las las bacterias han

permitido incrementar la supervivencia de las plantas de *Cistus ladanifer* después del trasplante, lo que se ha asociado a un mejor desarrollo de raíces y, en consecuencia, a un aumento de la captación de nutrientes (Ramos Solano et al., 2007). Al respecto Altamirano et al, 2001 realizaron un ensayo sobre Cedro coya (*Cedrela lillo*), determinando que las plántulas tratadas con PGPB manifestaron diferencias en el crecimiento y un mejor estado sanitario, según el inóculo bacteriano aplicado (Albanessi et al., 1988).

Se han realizado estudios en plántulas de *Fraxinus americana* los cuales demostraron que la inoculación de PGPB junto con fertilizante aumenta la acumulación de materia seca y la absorción de nutrientes lo que permitiría su utilización como biopotenciador para el crecimiento de las plantas y la absorción de nutrientes en viveros (F. Liu et al., 2013a). La inoculación de plántulas de *Pinus taeda* con *Bacillus subtilis* y *Pinus contorta* con cepas bacterianas endófitas previamente aisladas mostraron un gran potencial para mejorar el crecimiento de las plantas en cuanto a la adaptación a las condiciones de campo (dos Santos et al., 2018a; Puri & Sc, 2020). Recientemente, un trabajo realizado en árboles híbridos de abeto blanco (*Picea glauca x engelmannii*) demostró que las bacterias endófitas que albergan estos árboles pueden sostener su crecimiento en suelos con N limitado a través de la fijación biológica de N, además de mejorar significativamente las biomasa de plántulas (Puri & Sc, 2020).

2. Objetivos

2.1 Objetivo general

El objetivo de este trabajo es realizar una revisión bibliográfica sobre el efecto de las bacterias promotoras en el crecimiento de plantas (PGPB) sobre la producción forestal y sus aplicaciones para mejorarla.

2.2 Objetivos específicos

- Revisar las diferentes interacciones suelo-plantas-bacterias que se dan dentro de la planta y en la rizósfera.
- Describir las propiedades promotoras del crecimiento vegetal de las PGPB y comprender los mecanismos que las sustentan.
- Determinar los principales beneficios y limitaciones del uso de estos microorganismos en el manejo de sistemas forestales
- Explorar las aplicaciones de las PGPB en sistemas forestales previamente investigados, enfocándose en especies de importancia tanto ecológica como económicamente.

3. Materiales y métodos

Para la realización de este trabajo de revisión bibliográfica se consultaron las siguientes bases de datos: LATINDEX, BDU-SIU y CAB Abstracts. Las búsquedas de artículos en internet se realizaron desde lugares como Google académico, Springer o Scimedirect (tanto en español como en inglés), priorizando artículos científicos y búsquedas de revistas indexadas. Para gestionar las referencias y realizar el cribado de la literatura se utilizó el software Mendeley Reference Manager V. 2.112.0

4. Resultados

4.1 Fundamentos teóricos: Bacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPB)

4.1.1 Conceptos generales

Los microorganismos asociados a plantas son conocidos por varias funciones que son particularmente importantes para la planta huésped y que han sido revisadas recientemente (Hardoim et al., 2015). Generalmente, alrededor del 2 al 5% de las bacterias de la rizosfera son PGPB (Antoun & Prévost, 2005) considerándose como herramientas potenciales para el cultivo sostenible. Las PGPB deben mantener una elevada densidad poblacional en la zona inoculada después de su inoculación en la planta, ya que una población que declina rápidamente tiene una baja capacidad competitiva con la microflora nativa del suelo. Asimismo, deben poseer capacidad de colonización efectiva, lo que les permite establecerse e influir positivamente en el crecimiento de la planta (Abril et al., 2006).

En el estudio de estos microorganismos, se ha creado cierta controversia respecto de cuando considerar a una rizobacteria como promotora del crecimiento vegetal o PGPB. Para evitar confusiones se realizarán algunas aclaraciones sobre la terminología empleada en este trabajo ya que algunos conceptos de estas bacterias fueron cambiando con los años de acuerdo con su hábitat, interacción con las plantas y funcionalidad. Inicialmente, Kloepper (1978) acuñó el término PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria) o rizobacteria promotora del crecimiento vegetal, para definir al grupo heterogéneo de bacterias presentes en la rizosfera, de vida libre y que resultan beneficiosas para el crecimiento de las plantas. En años posteriores se propuso el término PGPB cambiando la palabra “rizobacteria” por “bacteria”, a fin de incluir a todas las bacterias promotoras del crecimiento que no se encuentran en la rizósfera (Bashan, 1998). Asimismo, se propuso la división de las PGPB en dos grupos según sus efectos

benéficos: las bacterias **biocontrol-PGPB**, refiriéndose a aquellas que pueden suprimir el desarrollo de patógenos y las **PGPB propiamente dichas** que incluyen las bacterias promotoras del crecimiento que generan este efecto mediante otros mecanismos (Bashan, 1998; Bashan et al., 2012). Posteriormente, Sgroy *et al* 2009 (Sgroy et al., 2009b) incluyeron un tercer grupo de bacterias promotoras, capaces de regular la respuesta de la planta en condiciones de estrés con las siglas **PSHB** (Plant Stress Homeoregulating Bacteria). Actualmente el concepto más aceptado, y el que usaremos en el presente trabajo, es el propuesto por Glick en el año 2012 (Gamalero & Glick, 2012a), el cual define a las PGPB como bacterias que pueden ejercer efectos promotores del crecimiento vegetal e incluyen a las que forman simbiosis específicas con las plantas (rizobios), a las de vida libre, a las que pueden colonizar tanto el rizoplano como el interior de los tejidos vegetales (endófitas) y a las cianobacterias, independientemente del mecanismo de acción que utilicen para beneficiar a las plantas.

4.1.2 Mecanismos de promoción del crecimiento vegetal

Se han realizado estudios no sólo en relación con el impacto que tiene la presencia de las bacterias PGPB sobre la especie vegetal, sino también con respecto a los mecanismos que estos organismos emplean para promover el crecimiento e interactuar con la planta (Sgroy et al., 2009b) (Figura 1). Una evaluación de la literatura sobre estas bacterias muestra un predominio de trabajos con el foco de interés principalmente en su funciones dentro de la planta en relación con la nutrición vegetal (Chi et al., 2005), catabolismo de contaminantes (Siciliano et al., 2001), estrés o respuestas de defensa (Cho et al., 2002) y patógenos invasores (Ramesh et al., 2009). Así, se han pautado ciertos criterios sobre la caracterización de este grupo de microorganismos en base a su estrategia de promoción del desarrollo. Actualmente la clasificación más aplicada divide a los mecanismos benéficos en directos o indirectos (Gamalero & Glick, 2011) (Figura 2).

Los mecanismos directos se relacionan con el incremento de la disponibilidad de nutrientes e incluyen la producción de fitohormonas, como ser auxinas, principalmente ácido indolacético (AIA) (Patten & Glick, 2002b), giberelinas (Dey et al., 2004b), citoquininas y ácido abscísico (ABA) (Dobbelaere et al., 2003b); la capacidad de producir la enzima 1-aminociclopropano 1 carboxilato (ACC) desaminasa (Glick, 1995b; Penrose & Glick, 2001b), la solubilización y mineralización de P, la producción de micronutrientes y la fijación biológica de Nitrógeno (N) (Dobbelaere et al., 2003b).

Los efectos indirectos se asocian a los mecanismos relacionados con la modificación del ambiente rizosférico y su ecología (Lazarovits & Nowak, 1997b), incluyendo el biocontrol de fitopatógenos mediante la liberación de sustancias como sideróforos, β -1, 3-glucanasas, quitinasas, antibióticos, pigmentos fluorescentes y cianidas (Cattelan et al., 1999b; Pal et al., 2001b) y la estimulación del sistema de defensa de la planta denominado resistencia sistémica inducida (ISR) mediante la emisión de compuestos orgánicos volátiles, ácido jasmónico, ácido salicílico y etileno (Shah, 2009).

La mayoría de las PGPB suelen promover el crecimiento a través de una combinación de estos mecanismos y no usando sólo alguno de ellos (Ramette et al., 2011). Los mecanismos empleados van a depender en gran medida de la amplia variación genética existente tanto dentro de las especies de microorganismos como en las plantas, esto explica la necesidad de desarrollar combinaciones específicas de las cepas microbianas con mayor eficacia para una especie vegetal y conocer la respuesta de éstas en diferentes condiciones ambientales (Malusa et al., 2007). A la fecha son numerosos los estudios que han informado los efectos promotores del crecimiento de las bacterias endófitas en diferentes especies vegetales (Sessitsch et al., 2005). Cada especie endofítica puede interactuar eficientemente con una amplia gama de huéspedes lo que los convierte en una herramienta poderosa para ser utilizados como insumos biológicos, biofertilizantes, biocontroladores y bioremediadores (Finkel et al., 2017b;

Nunes Tiepo et al., 2018b).

Se han encontrado bacterias con capacidad PGP en varios géneros, incluidos *Pseudomonas*, *Acinetobacter*, *Alcaligenes*, *Arthrobacter*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Beijerinckia*, *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *Flavobacterium*, *Rhizobium* y *Serratia* (Chattopadhyay et al., 2000b; Karakurt et al., 2011b; Kloepper & Beauchamp, 1992b; Sturz & Nowak, 2000b).

A continuación, se describen los principales mecanismos PGP anteriormente mencionados:

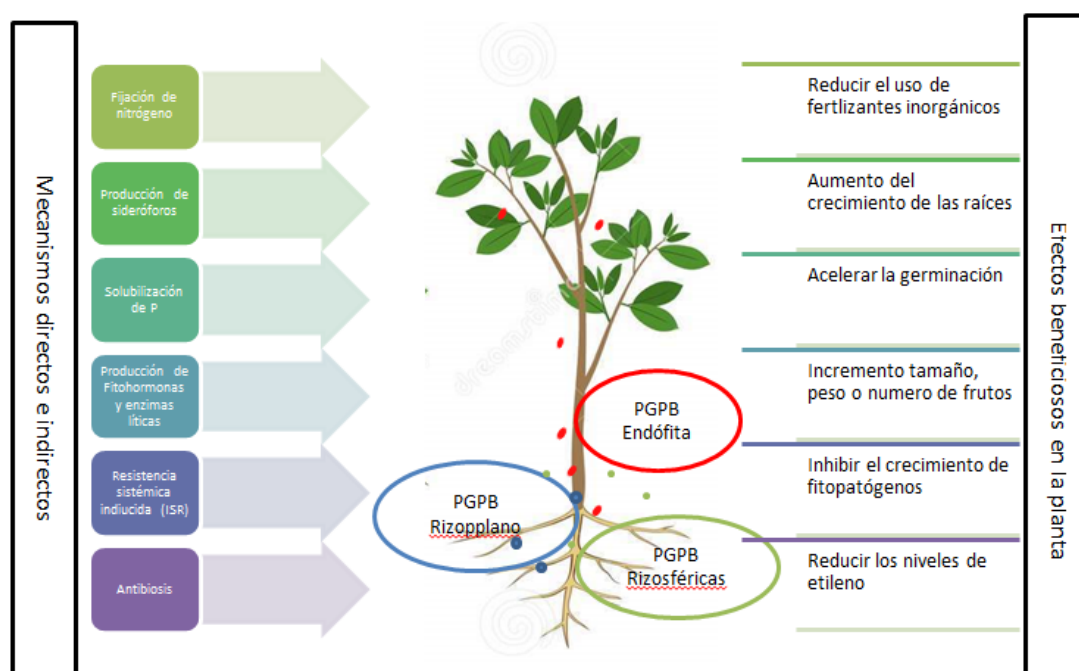


Figura 1. Mecanismos de acción y efectos beneficiosos de las bacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPB)

4.1.2.1 Fijación Biológica de N (FBN)

La FBN comprende la conversión del N (N_2) atmosférico a amonio y su incorporación a la biósfera. Este proceso contribuye globalmente con 180×10^6 T de N

por año siendo aproximadamente el 80% aportado por las asociaciones simbióticas mientras que el resto proviene de sistemas asociativos o de vida libre (Prasad et al., 2019).

La capacidad de fijar N se encuentra en diversos grupos taxonómicos de los dominios *Archaea* y *Bacteria* (JPW, 1992). La importancia de estos procesos en la producción de biomasa es esencial, pues contribuyen con la economía de fertilizantes (energía fósil), y el balance energético positivo, siendo éste un parámetro esencial de cualquier programa bioenergético (Samson et al., 2007). Estas bacterias, también denominadas diazótrofes, se pueden clasificar según su asociación con las plantas en fijadores de vida libre, simbióticos y asociados. Por su importancia, el sistema de fijación de N más estudiado es la simbiosis entre plantas superiores y bacterias con la formación de nódulos, es decir, estructuras especializadas para el proceso de fijación. En este sistema, las interacciones más representativas son los nódulos actinorrhizales, importantes a nivel de la reforestación, y la simbiosis *Rhizobium*-leguminosas que representa aproximadamente el 40% de FBN y juega un papel primordial en los sistemas de cultivos (Peoples et al., 1995). Otros sistemas simbióticos son conformados por cianobacterias diazotróficas con representantes de las cuatro principales divisiones de plantas, briofitas, helechos, gimnospermas y angiospermas (Santi et al., 2013).

4.1.2.2 Producción de fitohormonas

Las fitohormonas regulan múltiples aspectos de la promoción del crecimiento a través de varios medios fisiológicos y bioquímicos para asegurar un ciclo de vida exitoso de las plantas (Waadt et al., 2015; Wani et al., 2016). Se reconocen cinco grupos principales de hormonas: auxinas, giberelinas (GA), etileno (ET), citoquininas y ácido abscísico (ABA). Numerosas especies bacterianas producen diferentes tipos de hormonas y este es uno de los aspectos de las actividades promotoras del crecimiento que mayor interés suscitan desde el punto de vista agrícola.

El ácido indol-3-acético (AIA) es la fitohormona fisiológicamente más abundante y activa producida por las PGPB, participa directamente en la diferenciación, división celular y en el crecimiento de las plantas. La mayoría de las especies bacterianas asociadas a plantas producen esta auxina con diferentes niveles de eficiencia, pudiendo estimular el sistema radicular y mejorando el suministro de nutrientes (Bhardwaj et al., 2014). Entre ellas, las especies del género *Azospirillum* además de ser fijadoras de N, son conocidas por la producción eficiente de fitohormonas, principalmente de AIA y GA. La inoculación con *Azospirillum* afecta principalmente la arquitectura del sistema radicular, promoviendo la elongación de las raíces y el desarrollo de raíces laterales, adventicias y pelos radiculares (De-Bashan & Hernandez, 2010). Otros simbiontes vegetales beneficiosos, como muchos *Rhizobium spp.* pueden secretar AIA, se piensa puede tener algún rol en la formación de los nódulos en leguminosas (Boivin et al., 2016; Mathesius, 2020; Spaepen & Harbor, 2011).

Los PGPB también pueden producir formas bioactivas de GA o liberarlas enzimáticamente a partir de formas conjugadas inactivas (Dodd et al., 2010; Gamalero & Glick, 2012b). A menudo, se puede observar un aumento en el crecimiento y la germinación de raíces y/o brotes después de la infección con PGPB productores de GA (Cassán et al., 2014).

La hormona vegetal ABA está implicada en la respuesta de las plantas al estrés biótico y abiótico, afectando principalmente el desarrollo radicular y el control de la transpiración en condiciones de estrés como sequía, alta salinidad o toxicidad por metales pesados (Cutler et al., 2010; Vishwakarma et al., 2017). En las bacterias PGPB se ha visto que varias especies elevan sus niveles de ABA en condiciones de estrés. Asimismo, cepas de *Azospirillum* aisladas de zonas áridas/semiáridas mostraron mayor producción de ABA que las aisladas de zonas húmedas, la inoculación de trigo con las cepas de zonas áridas mejoró el desempeño de las plantas bajo condiciones de estrés hídrico (Ilyas & Bano, 2010). Por ejemplo, bacterias endófitas identificadas como

Bacillus pumilus y *Achromobacter xiloxidans* de girasol (*Helianthus annuus*) manifestaron una mayor producción de ABA bajo estrés osmótico (Forchetti et al., 2007).

4.1.2.3 Producción de sideróforos

El hierro es un nutriente esencial para los seres vivos, ya que actúa como cofactor en una serie de procesos metabólicos importantes como respiración, fotosíntesis y la fijación de N (Rout, 2015). Por lo general, es muy abundante en suelos, pero su especie química predominante es el ión Fe^{3+} , forma que reacciona para dar óxidos e hidróxidos insolubles y por lo tanto poco accesibles para las plantas y muchos microorganismos (Colombo et al., 2014). En condiciones limitantes de hierro, varias especies PGPB son capaces de producir compuestos de bajo peso molecular con alta afinidad por el hierro denominados sideróforos (del griego: "portador de hierro") (Whipps, 2001a). Estos compuestos orgánicos quelantes de hierro pueden ser secretados por bacterias, hongos y algunas plantas, particularmente gramíneas (fitosideróforos) (Goswami et al., 2016; Miller & Marvin, 2008). Los complejos que forman los sideróforos con el hierro pueden ser asimilados eficientemente tanto por las células microbianas como por las raíces de las plantas en las cercanías (Winkelmann, 1992). Por otra parte, al adquirir y utilizar el hierro disponible en el suelo, la producción de sideróforos tiene la potencialidad de inhibir el crecimiento de otros microorganismos, particularmente los patógenos que presentan altas necesidades de este elemento para el proceso infeccioso (Miethke, 2007; Shen et al., 2013). Se ha demostrado además que los sideróforos pueden activar los sistemas de resistencia sistémica inducida en las plantas (Höfte & Bakker, 2007; Meziane et al., 2005), constituyendo así un segundo mecanismo de defensa frente al estrés biótico.

La eficiencia de los sideróforos como agentes del control biológico depende no sólo de su eficiencia para quelar hierro, sino también del patosistema implicado, el suelo y las condiciones ambientales (Dellagi et al., 2009; Glick, 2005). Numerosas especies

bacterianas productoras de sideróforos tienen un papel destacado en la promoción del crecimiento y la actividad de biocontrol (Bindu, P., Nagendra, 2016; Kumar et al., 2016). Por ejemplo, *Azospirillum brasilense*, especie diazotrófica y productora eficiente de AIA, es también capaz de controlar al hongo fitopatógeno *Colletotrichum acutatum* en cultivos de fresa mediante la producción de sideróforos (Tortora et al., 2011). Además, sideróforos producidos por *Bacillus subtilis* han demostrado tener un papel significativo en el control biológico de *Fusarium oxysporum* (causante del marchitamiento del pimiento (Yu et al., 2011) o los producidos por *Azadirachta* tuvieron una alta afinidad para quelar el Fe del suelo, lo que afectó negativamente el crecimiento de varios patógenos fúngicos (Verma et al., 2011).

4.1.2.4 Solubilización de P

El Fósforo (P) es, después del N, el nutriente limitante del crecimiento de las plantas, dado que la vasta mayoría del P en el suelo se encuentra en formas inorgánicas insolubles o en forma orgánica, restringiendo seriamente la producción de cultivos (Antoun, 2012; Wang et al., 2017). En este aspecto, los microorganismos son capaces de solubilizar el P inorgánico insoluble y mineralizar las formas orgánicas, incrementando las formas disponibles para las plantas (Oteino et al., 2015). Esta capacidad de convertir el P insoluble en una forma accesible, como el ortofosfato, es un rasgo importante en un PGPB para aumentar el rendimiento de las plantas (Chen et al., 2006; Rodríguez et al., 2006). En la mayoría de las bacterias, se ha demostrado que la capacidad de disolución de fosfato mineral está relacionada con la producción y liberación de ácidos orgánicos (Rodríguez & Fraga, 1999). En 1996 Goldstein propuso que la oxidación directa de glucosa a ácido glucónico es el mecanismo más eficiente en la solubilización de P mineral (MPS) en bacterias Gram-negativas entre ellas *Pseudomonas cepacia* (Goldstein et al., 1993), *Erwinia herbicola* (S. T. Liu et al., 1992) y *Burkholderia cepacia* (Rodríguez et al., 2000). Sin embargo, la producción de ácido glucónico no es el único mecanismo implicado, ya que han sido identificado y

relacionado con la MPS distintos ácidos orgánicos como: el ácido oxálico, el malónico y el succínico (Illmer & Schinner, 1995). La liberación de estos ácidos a la rizosfera provoca su acidificación y esto puede directamente incrementar la solubilización del P.

Por otra parte, la solubilización de P orgánico, a diferencia de la MPS, es un proceso dirigido por enzimas, entre ellas se encuentran: fosfatasas, fitasas y las fosfonatasas y C-P liasas (Rodríguez et al., 2006). Se ha reportado producción de estas enzimas en bacterias gram-positivas, como es el caso de las bacterias del género *Bacillus* (Tye et al., 2002) y bacterias gram-negativas, *Echerichia. coli* (Greiner & Konietzny, 1993), *Klebsiella* (Greiner et al., 1997) y *Pseudomonas sp.* (Das et al., 2003).

Los genes involucrados en la solubilización del fosfato mineral, los que intervienen en la síntesis de ácidos orgánicos y los que codifican para las enzimas que mineralizan el P orgánico constituirían una interesante fuente para manipulaciones genéticas de cepas PGPB.

Se ha demostrado que el uso de bacterias solubilizadoras como inoculantes aumenta la absorción de P por las plantas (Igual et al., 2001), proporcionando una alternativa sostenible para disminuir el aporte de fertilizantes y satisfacer las demandas de los cultivos. Los microorganismos solubilizadores de fosfato incluyen tanto bacterias como hongos. Géneros bacterianos como *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Beijerinckia*, *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *Flavobacterium*, *Microbacterium*, *Pseudomonas*, *Rhizobium* y *Serratia* se reportan como las bacterias solubilizadoras de fosfato más significativas (Joe et al., 2016; Mitio Inagaki et al., 2015) y *Aspergillus* y *Penicillium* entre los hongos (Z. Li et al., 2016).

4.1.2.5 Agentes de control biológico

En las últimas décadas, la productividad de los cultivos se ha visto amenazada por las enfermedades de las plantas y la gran cantidad de pesticidas artificiales. Las reducciones en el rendimiento de los cultivos debido a las enfermedades de las plantas

suelen oscilar entre el 21 y el 30 % a nivel mundial en algunos cultivos importantes (Savary et al., 2019). Al mismo tiempo, muchos patógenos de plantas han desarrollado resistencia a las medidas de control químicas utilizadas durante mucho tiempo (Lucas, 2011). Dada esta situación, el uso intensivo de agroquímicos sintéticos se ha llegado a considerar un enfoque insostenible y las prácticas agrícolas nuevas y sostenibles se han convertido en el foco de la investigación (Barratt et al., 2010; Gay, 2012).

Desde la perspectiva ambiental y de salud, las PGPB se han propuesto como una de las alternativas más prometedoras a los productos químicos sintéticos ya que desempeñan un papel importante en el biocontrol de los patógenos de las plantas. Además, en condiciones de cambio climático, el control de patógenos de plantas experimentará nuevos desafíos (Chaloner et al., 2020), incluida una mayor dificultad para controlar las enfermedades actuales, combatir la aparición de nuevos patógenos (McDonald & Stukenbrock, 2016) y enfrentar los desafíos asociados con las distribuciones geográficas cambiantes de los patógenos (Bebber et al., 2019; Fones et al., 2020). Los microorganismos endófitos pueden suprimir un amplio espectro de enfermedades bacterianas, fúngicas y producidas por nematodos. En este aspecto, si bien el efecto de biocontrol es bien conocido, (Berg & Hallmann, 2007; Malfanova et al., 2011; Scherwinski et al., 2008) los mecanismo mediados por endófitos están menos dilucidados. La intensidad de la asociación planta-bacteria revela la capacidad de esos microorganismos de adaptarse selectivamente al nicho ecológico específico determinado por la planta y su entorno. Esta capacidad determina que las PGPB puedan ocupar e incluso, algunas veces, desplazar por competencia a otros organismos patógenos o generar una respuesta de inmunidad o resistencia (ISR) que aumente las defensas de la planta hacia la invasión de patógenos. Hasta el momento, solo se ha confirmado en planta el papel de ISR en el biocontrol mediado por endófitos (Melnick et al., 2008).

Por otra parte, la síntesis de compuestos antibióticos es altamente efectiva para

controlar y prevenir el crecimiento de patógenos (Tariq et al., 2010). Los antibióticos son moléculas orgánicas de bajo peso molecular que actúan inhibiendo las actividades metabólicas de otros microorganismos. Algunos PGPB generan el efecto inhibitorio con la síntesis de estos antibióticos antifúngicos (Nowak-Thompson, 1994), producen enzimas que lisan las células fúngicas y suprimen la tasa de crecimiento de fitopatógenos (Mauch & Mauch-Mani, 1988) u originan sustancias antagónicas denominadas las bacteriocinas, que tienen actividad inhibidora contra especies relacionadas (Abriouel & Franz, 2011).

El descubrimiento de estas actividades bacterianas en los últimos años ha promovido el uso de PGPB como una práctica común en muchas regiones del mundo para el biocontrol de patógenos de plantas (Siddiqui, 2006). Muchos géneros, incluidos *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Herbaspirillum*, *Ochrobactrum*, *Pseudomonas*, *Ralstonia*, *Staphylococcus* y *Stenotrophomonas*, contienen bacterias asociadas a la raíz que entran en interacciones bivalentes con plantas. Varios miembros de estos géneros muestran propiedades promotoras del crecimiento de las plantas, así como excelentes propiedades antagónicas contra los patógenos de las plantas; por lo tanto, se utilizan para controlar patógenos y para promover el crecimiento de las plantas (Jiao et al., 2021)

4.1.2.6 Acción de PGPB en condiciones de estrés

El estrés abiótico en plantas puede ser desencadenado por temperaturas extremas, salinidad, sequía, inundaciones, luz ultravioleta, contaminación del aire o metales pesados (Gamalero & Glick, 2012b). Es uno de los principales factores que afectan negativamente la productividad de cultivos en todo el mundo, con pérdidas de rendimiento que pueden alcanzar del 50% al 82%, dependiendo del cultivo (Tilman et al., 2002). La salinización del suelo consiste en la acumulación progresiva de sales solubles en agua en la superficie de este, afectando directamente el rendimiento de los cultivos. En el presente escenario, aproximadamente una quinta parte de la tierra

irrigada está afectada por salinidad mientras que cada año alrededor de 1,5 millones de hectáreas se vuelven no aptas para las prácticas de cultivo debido al rápido aumento del estrés salino (Hossain et al., 2019). Frente a esta situación, las estrategias de mejoramiento genético vegetal, aunque prometedoras, pueden llevar a la expresión de rasgos indeseables que se transfieren junto con el gen de interés, limitando su efectividad para la recuperación de suelos salinos (Jha et al., 2019).

Muchos estudios han demostrado que las plantas que crecen en condiciones desfavorables pueden desarrollar diferentes capacidades de adaptación al estrés, lo que se debe en parte a sus microorganismos asociados (X. Li et al., 2019; Vandenkoornhuysen et al., 2015) (Figura 2). La aplicación de PGPB tolerantes a salinidad ha demostrado un éxito notable en la mejora de la productividad agrícola de los suelos salinos (Kumar et al., 2021). Uno de los principales mecanismos para combatir el estrés en las plantas es la producción de la enzima que desamina el precursor inmediato del etileno, el ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC) a α -cetobutarato y amoníaco (Peng et al., 2019). Las bacterias que sintetizan la enzima ACC desaminasa pueden disminuir los niveles de etileno en las plantas y contrarrestar la inhibición del crecimiento de raíces y brotes resultantes del estrés abiótico, principalmente hídrico o salino (Glick, 2014a; Gupta et al., 2020; Kang et al., 2019). Esta propiedad de mejorar la tolerancia a estresores abióticos por la actividad ACC desaminasa (ACCd) es denominada, junto con otros mecanismos adicionales de las PGPB, como "tolerancia sistémica inducida" (Yang et al., 2009). La mejora del crecimiento de las plantas por estas bacterias ha motivado a los científicos a transferir este gen a las plantas como un enfoque futuro para minimizar el efecto nocivo del etileno en plantas sujetas a condiciones ambientales adversas (Grichko & Glick, 2001; Nie et al., 2002; Robison et al., 2001).

Si bien la producción de la ACCd es el principal mecanismo por el cual las bacterias aumentan la resistencia de la planta en los estreses mencionados, existen otros mecanismos que pueden contribuir a mejorar su tolerancia, incluyendo la

producción de antioxidantes, osmoprotectores, fitohormonas y disponibilidad de nutrientes (Mishra & Arora, 2021). Anteriormente se indicó la capacidad de las PGPB productoras de GA y ABA para incrementar la tolerancia de las plantas a varios factores de estrés abiótico. Asimismo, en varias PGPB se ha observado que la actividad ACCd se acompaña de un incremento en la producción de AIA, lo que puede ayudar a aumentar el potencial promotor del crecimiento de las plantas en presencia y ausencia de estrés (Glick, 2014b; Kudoyarova et al., 2019; Orozco-Mosqueda & Glick, 2020).

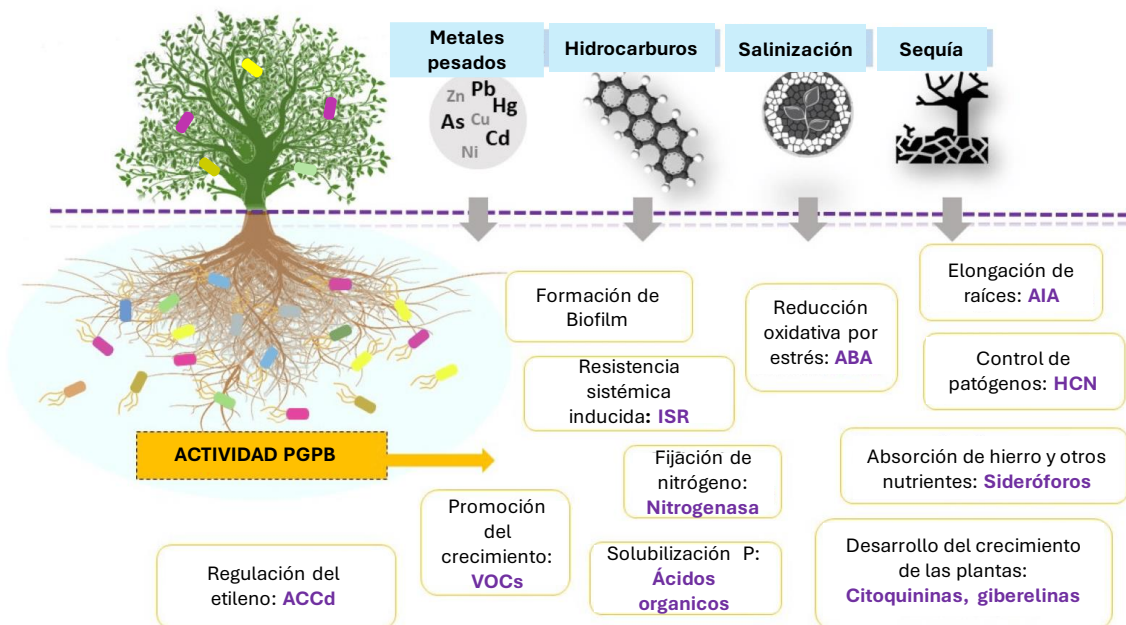


Figura 2. Red de interacciones funcionales creada por PGPB para respaldar la salud y el desempeño de las plantas en respuesta a condiciones ambientales adversas y estrés abiótico. Abreviaturas: EPS (exopolisacáridos); ABA (ácido abscísico); IAA (ácido indol-3-acético); HCN (cianuro de hidrógeno); VOCs (compuestos orgánicos volátiles); ACCd (ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico) (Vocciante et al., 2022)

En la tabla 1 se ejemplifican algunos sistemas de inoculación exitosos que permitieron mejorar la resistencia de las plantas sometidas a varias condiciones de estrés hídrico y salino.

Tabla 1. Inoculaciones de PGPB en plantas sometidas a distintas condiciones de estrés

Condición	Cepa PGP	Planta beneficiada	Origen de la PGPB	Región geográfica	Mecanismos PGPB utilizados	Referencia
Estrés salino	<i>Pseudomonas fluorescence</i> y <i>P. putida</i>	Cebada	Rizósfera	Islamabad, Pakistán,	Expresión de los genes relacionados con fitohormonas como ABA y ácido jasmónico (JA)	Zaib <i>et al.</i> , 2020
Estrés salino	<i>Bacillus sp</i> ; <i>Burkholderia sp</i> ; <i>Enterobacter sp</i> ; <i>Microbacterium sp</i> ; <i>Paenibacillus sp</i>	Trigo	Rizósfera	Llanura oriental del Ganges de la India	Exopolisacárido bacteriano (EPS): producción de auxina, prolina y azúcares.	Upadhyay <i>et al.</i> , 2011
Estrés salino	<i>Pseudomonas sp.</i>	Soja	Rizósfera	Kota, Rajasthan (India)	Transportador de K ⁺ de alta afinidad; EPS: ayuda en la unión del Na ⁺ libre del suelo.	Kasotia <i>et al.</i> , 2014
Estrés salino	<i>Alcaligenes sp.</i> , <i>Variovorax</i> , <i>Rhodococcus</i> y <i>Bacillus</i>	Arroz	Rizósfera de arroz	Área de Sundarban, India	Proucción ACC desaminasa	Bal <i>et al.</i> , 2013
Estrés Hídrico	<i>Rhodotorula graminis</i> ; <i>Burkholderia vietnamiensis</i> ; <i>Rhizobium tropici</i> ; <i>Acinetobacter calcoaceticus</i> ; <i>Rahnella sp</i> ; <i>Enterobacter asburiae</i> ; <i>Sphingomonas yanoikuya</i> ; <i>Pseudomonas sp.</i> ; <i>Curtobacterium sp</i>	Álamo negro	Consorcio de endófitos Populus	Área Natural Three Forks en el condado de King, WA, zona ribereña del río Snoqualmie	Fijación de Nitrógeno	Khan <i>et al.</i> , 2016
Estrés hídrico	<i>Achromobacter piechaudii</i>	Tomate y pimiento	Muestras de suelo	Región de Arava, Israel	Actividad ACC desaminasa	Mayak <i>et al.</i> , 2004
Estrés salino	<i>Pseudomonas fluorescens</i>	Maní	Rizósfera ecosistemas costeros y forestales	Tamil Nadu, India.	Actividad ACC desaminasa	D. Saravanakumar and R. Samiyappan 2007
Estrés salino	<i>Bacillus siamensis</i> y <i>Bacillus methylotrophicus</i>	Trigo	Rizósfera de la caña de azúcar	Aisalabad, Pakistan	Solubilización de fosfato, producen EPS junto con IAA y ACCD	Amna <i>et al.</i> , 2020
Estrés salino	<i>Alcaligenes sp</i>	Arroz	Suelos salinos degradados	Centro de Uttar Pradesh, India.	Solubilización de fosfato, producción de sideróforos, solubilización de zinc, producción de ácido indolacético (IAA), ácido giberélico (GA) y EPS	Fatima <i>et al.</i> , 2020
Suelos degradados	<i>Bacillus subtilis</i>	<i>Fraxinus americana</i>	Rizosfera de bosques	Dongzao Orchard, Binzhou, Shandong, China.	Citoquininas e IAA	Liu 2013
Suelos degradados	<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	<i>Pongamia pinnata</i>	Suelos degradados	Tamil Nadu, India.	IAA, producción de sideróforos	Radhapriya <i>et al.</i> , 2015
Suelos degradados	<i>Burkholderia sp.</i> , <i>Pseudomonas sp.</i> , <i>Azospirillum sp.</i> , <i>Paenibacillus sp.</i> y <i>Bacillus sp.</i>	<i>Tamarindus indica</i> , <i>Gmelina arborea</i> , <i>Wrightia tinctoria</i> , <i>Syzygium cumini</i> , <i>Albizia</i>	Rizósfera	Reserva forestal de Nanmangalam, India.	Fijación de Nitrógeno; solubilizadores de fosfato	Ramachandran & Radhapriya, 2016
Suelos degradados	<i>Azospirillum brasilense</i> y <i>Pseudomonas fluorescens</i> ; <i>Bacillus megaterium</i> y <i>Azotobacter chroococcum</i>	<i>Cyclocarya paliurus</i>	Muestras de suelos	Regiones subtropicales de China	Producción de metabolitos secundarios, flavonoides y triterpenoides.	Z. Wang <i>et al.</i> , 2021
Suelos degradados	<i>Azospirillum brasilense</i> y <i>Bacillus pumilus</i> ; hongos micorrícicos arbusculares (MA) nativos	<i>Prosopis articulata</i> , <i>Parkinsonia microphylla</i> y <i>Parkinsonia florida</i>	Rizopiano de un cactus. Los MA especies nativas encontradas bajo árboles de Prosopis.	La Paz, Baja California Sur, México.	Producción de metabolitos secundarios; FBN; Solubilización de fósforo	Bashan <i>et al.</i> , 2012
Suelos degradados	<i>Caballeronia sp</i> ; <i>Pseudomonas</i> ; <i>Phyllobacterium</i> ; <i>Pseudomonas mandelii</i> y <i>Paraburkholderia</i>	<i>Pinus contorta</i> y <i>Picea x lutzii</i>	Endósfera <i>Pinus sp</i>	Columbia Británica, Canadá.	Solubilización de fosfato, producción de sideróforos, producción de IAA, actividad de ACC desaminasa, enzimas líticas, producción de amoníaco y actividad catalasa.	Akshit Puri <i>et al.</i> , 2020
Suelos degradados (Acumulación de Cadmio)	<i>Herbaspirillum sp.</i> YTG72	<i>Pinus elliotti</i>	Suelo	Beijing, China	Solubilización de fosfatos, AIA, producción de metabolitos secundarios	Yanglong Li <i>et al</i> 2024
Suelos degradados	<i>Pseudomonas</i> y <i>Glomus iranicum</i> var. <i>tenuihypharum</i>	<i>Eucalyptus globulus</i> Labill.	Inóculos comerciales	Portugal	Solubilización de fósforo	Alvarenga <i>et al</i> 2024
Estrés hídrico	<i>Azospirillum brasilense</i> , <i>Bacillus sp.</i> y <i>Azomonas sp.</i>	<i>Cecropia pachystachya</i> ; <i>Cariniana estrellensis</i> ; <i>Heliconia papayanensis</i> ; <i>Trema micrantha</i> ; <i>Cabralea canjerana</i> ; <i>Trichilia elegans</i>	Plant Growth- Promoción de la Recolección de Bacterias de la Universidad Estatal de Londrina (UEL).	El Comitán, Baja California Sur, México	Compuestos antioxidantes no enzimáticos(ácido clorogénico, ácido gálico, rutina y ácido sináptico). Actividades de ascorbato peroxidasa (APX) y superóxido dismutasa.	Tiepo <i>et al.</i> , 2020
Estrés hídrico	<i>Pseudomonas</i> , <i>Bacillus</i> , <i>Stenotrophomonas</i> y <i>Serratia</i>	<i>Populus euphratica</i>	Suelo rizosférico de <i>Populus euphratica</i> ,	Noroeste de China	Producción de auxinas y sideróforos	Wang.,2014

4.2 Aplicaciones de las PGPB en sistemas forestales

La respuesta de las plantas a la inoculación es un fenómeno muy complejo que resulta de la combinación de mecanismos que afectan varios aspectos de la nutrición mineral, el metabolismo del carbono y el desarrollo radicular de las plantas (El-Komy et al., 2003; Mantelin, 2004). El sistema suelo-planta-inoculante es complejo, con gran cantidad de variables afectando el resultado de la inoculación, por lo que inicialmente se suelen utilizar sistemas menos complejos y reproducibles donde las semillas son desinfectadas y se mantienen con soporte y solución de riego esterilizados (Simons et al., 1996). La desinfección de las semillas puede realizarse mediante diversos protocolos, aunque debido a que la población microbiana de las semillas es variable, suele ser necesaria una puesta a punto de la desinfección teniendo en cuenta la especie para que ésta sea efectiva (Bashan, 1986; Hurek et al., 1994). Este sistema denominado gnotobiótico es muy utilizado para evaluar la inoculación de plantas con PGPB y la influencia de factores bióticos o abióticos sin la intervención de otros microorganismos (Lifshitz et al., 1987).

Por otra parte, las PGPB se han inoculado en plantas crecidas en invernaderos y en el campo para mejorar la producción de cultivos de importancia agrícola (Alberto Pérez Amaro et al., 2004; Joshi & Dhingani, 2020; Sunera et al., 2020), como potenciadores de plantas para aumentar la tolerancia al estrés (Chang et al., 2014; Ferreira et al., 2012; S. Mouhamad & Alabboud, 2020) y la resistencia a enfermedades (Magotra et al., 2016; Sunera et al., 2020). En este sentido, las PGPB en sistemas de cultivos intensivos han demostrado ser importantes catalizadores que regulan las propiedades funcionales de estos sistemas. Sin embargo, hay menos información sobre el efecto de la inoculación de PGPB en el crecimiento y la acumulación de nutrientes de las plántulas en especies forestales (Ahangar et al., 2012b; Angulo et al., 2014; Barreto et al., 2007).

Un análisis de publicaciones científicas revela una tendencia creciente en el número de estudios sobre PGPB. Según un artículo publicado en la revista "Diversity" en 2023, el interés en las PGPB ha aumentado considerablemente en las últimas dos décadas, con un incremento notable en la cantidad de publicaciones desde 2010 (Fiodor et al., 2023). Otro artículo en "Agronomy" también indica un aumento similar, destacando el creciente enfoque en las aplicaciones de PGPB no solo en cultivos agrícolas, sino también en la mejora de la salud y productividad de las especies forestales (Abebe et al., 2020).

Estudios aplicados recientes sobre PGPB en el manejo forestal se centran en mejorar el crecimiento de los árboles y la productividad forestal al tiempo que reducen la dependencia de los fertilizantes químicos.

A continuación, se presentan algunas áreas claves y hallazgos de investigaciones recientes:

4.2.1 Fijación de N

Se ha demostrado que PGPB como *Rhizobium*, *Frankia* y *Azospirillum* mejoran la disponibilidad de N en los suelos forestales, lo cual es fundamental para el crecimiento de los árboles. Estas bacterias pueden fijar el N atmosférico, haciéndolo accesible a los árboles, reduciendo así la necesidad de fertilizantes nitrogenados sintéticos (Gómez-Godínez et al., 2023). En *Morus alba*, la aplicación foliar de tres bacterias fijadoras de nitrógeno, *Azotobacter*, *Azospirillum* y *Beijerinckia*, aumentaron el rendimiento y la calidad foliar de la especie (Chattopadhyay et al., 2000b). Un estudio realizado por Ramos et al., 2013 investigó el efecto de la inoculación con el hongo *Suillus granulatus* y una cepa bacteriana del género *Mesorhizobium* en plántulas de *Quercus suber*. La inoculación se realizó aplicando una suspensión micelial del hongo y una suspensión bacteriana cerca del sistema radicular de las plántulas. Los resultados mostraron una mejora en los parámetros de crecimiento, como altura del brote, longitud de la raíz y

diámetro del tallo, en comparación con las plántulas no inoculadas. Estos efectos positivos se atribuyen a la capacidad de los inoculantes para mejorar la absorción de nutrientes y promover un desarrollo más saludable de las raíces, lo que en conjunto resulta en un mejor desempeño de las plantas.

La inoculación de plántulas de *Pinus taeda* con *Bacillus subtilis* y *Pinus contorta* con cepas bacterianas endófitas previamente aisladas mostraron un gran potencial para mejorar el crecimiento de las plantas en cuanto a la adaptación a las condiciones de campo (dos Santos et al., 2018b; Puri et al., 2020). Recientemente, un trabajo realizado en árboles híbridos de abeto blanco (*Picea glauca x engelmannii*) demostró que las bacterias endófitas que albergan estos árboles pueden sostener su crecimiento en suelos con N limitado a través de la fijación biológica de N, además de mejorar significativamente la biomasa de plántulas (Akshit Puri et al., 2020). Estos trabajos demuestran la importancia del microbioma de la planta para modular las características fisiológicas y de desarrollo que pueden explotarse en la producción de alta calidad a bajos costos económicos y ambientales (Ortiz et al., 2015; Pieterse et al., 2016).

4.2.2 Solubilización de fosfatos

Géneros bacterianos como *Bacillus* y *Pseudomonas* han demostrado su acción promotora del crecimiento en especies forestales, (Chanway & Holl, 1994b; Mohan & Radhakrishnan, 2012b) aumentando la disponibilidad de nutrientes y mejorando la solubilización de fosfatos insolubles en el suelo, poniendo el P a disposición de las plantas (Saharan & Nehra, 2011). Esto es particularmente importante en suelos forestales, donde el P suele ser un nutriente limitante. Por lo tanto, la aplicación de estos PGPB ha llevado a mejorar la salud y el crecimiento de los árboles (Timofeeva et al., 2023). Se han realizado estudios en plántulas de *Fraxinus americana* los cuales demostraron que la inoculación de PGPB junto con fertilizante aumenta la acumulación de materia seca y la absorción de nutrientes, lo que permitiría su utilización como

biopotenciador para el crecimiento de las plantas y la absorción de nutrientes en viveros (F. Liu et al., 2013b).

4.2.3 Producción de sideróforos

La producción de sideróforos por ciertos PGPB resulta crucial en los ecosistemas forestales donde la disponibilidad de hierro puede ser limitada. Una mayor absorción de hierro por parte de los árboles puede mejorar la fotosíntesis y el crecimiento en general (Timofeeva et al., 2023).

Por ejemplo, en un trabajo hecho en plantas de alcornoques en el año 2021 se logró la creación de una colección de PGPB de bosques de alcornoques que muestran características incrementadas de solubilización de nutrientes (producción de sideróforos y solubilización de fosfatos) las cuales inducen un fenotipo de raíz como se describe para otros microorganismos beneficiosos para las plantas y son capaces de antagonizar los fitopatógenos de la corteza del alcornoque. Se descubrió que las capacidades de supresión/promoción en la arquitectura de la raíz eran específicas de cada PGPB y dependían del entorno donde residen las bacterias y del método utilizado para su aislamiento (Reis et al., 2021).

4.2.4 Biocontrol y resistencia a enfermedades

Especies de *Pseudomonas* y *Bacillus* pueden producir antibióticos y otros agentes de biocontrol que suprimen las enfermedades transmitidas por el suelo, lo que conduce a masas forestales más saludables (Lopes et al., 2021). Con relación a esto, el control biológico (o biocontrol) es un área que está ganando mucha más atención en los últimos años, esto es, el uso de agentes biológicos para contrarrestar una plaga o enfermedad (BCA). Desde una perspectiva de manejo, dentro de la ecología microbiana vegetal, trabajos recientes han comenzado a resaltar la importancia de los PGPB y de los endófitos en particular, como una opción de control biológico cada vez más popular

(Busby et al., 2015; Dutta et al., 2014). Los desafíos significativos asociados con el uso de BCA en árboles están vinculados a las dimensiones de estos, ya que la mayoría son de gran tamaño, lo que limita el acceso a todo el árbol y su dosel, y los bosques en sí ocupan grandes áreas. Además, podría decirse que también existe escasez de información sobre numerosas enfermedades y plagas que afectan a los árboles (Boyd et al., 2013).

Particularmente, el control biológico mediante endófitos en árboles ha sido objeto de poco estudio. Aunque varios trabajos han demostrado efectos positivos en condiciones de laboratorio, la mayoría de ellos no ha llegado a la comercialización. Algunos ejemplos destacados incluyen el control de patógenos por endófitos en especies de árboles frutales (Abbasi & Weselowski, 2015), de importancia forestal como *Populus* sp. (Ren et al., 2013), *Hevea brasiliensis* (Abraham et al., 2013), *Quercus robur* (Berger et al., 2015), *Pinus monticola* (Ganley et al., 2008), *Abies alba* (Jankowiak et al., 2016), *Ulmus* sp. (Sieber, 2007).

Numerosos géneros bacterianos, como *Bacillus* sp. (Abbasi & Weselowski, 2015; Ren et al., 2013), *Alcaligenes* sp. (Abraham et al., 2013), *Pseudomonas* sp. (Brooks et al., 1994) y ciertos endófitos fúngicos (Ganley et al., 2008), han demostrado su potencial como controladores biológicos. Por ejemplo, *Bacillus* sp. se considera una bacteria con amplias aplicaciones en el control de plagas de plantas (Wu et al., 2015) y la mayoría de ellas son bacterias endófitas con capacidad de promoción del crecimiento de las plantas (El-Deeb et al., 2013; Hanif et al., 2019; Radhakrishnan et al., 2017). La producción de compuestos antifúngicos y antibacterianos se ha identificado como el principal mecanismo mediante el cual *Bacillus* sp. controla las plagas de plantas (Mora et al., 2015; Santoyo et al., 2012).

Asimismo, las micorrizas son reconocidas por su influencia positiva en el crecimiento y la salud de los árboles, ya que pueden antagonizar a los patógenos a

través de respuestas mediadas por plantas o ecológicamente, al habitar el mismo nicho, como se ha observado con otros endófitos (Arnold et al., 2007; Gonthier et al., 2019).

Sin embargo, los desafíos en el biocontrol con endófitos son numerosos (Tabla 2), ya que la alteración climática ha modificado y continuará modificando los rangos de plagas y enfermedades, facilitando su establecimiento al someter a las plantas a situaciones de estrés (Shaw et al., 2011). Particularmente, las especies forestales debido a su longevidad enfrentan dificultades para adaptarse rápidamente al cambio en las condiciones ambientales (Broadmeadow et al., 2005; Lindner et al., 2010). Además, se ha observado que el cambio climático afecta a los microorganismos asociados a las plantas, algunos de los cuales desempeñan funciones cruciales y mutualistas en el mantenimiento de entornos saludables (Pickles et al., 2015). El cambio climático puede influir en los ciclos de vida y el comportamiento alimenticio de insectos fitófagos, con consecuencias mediadas por vectores en la propagación de enfermedades arbóreas (Battisti et al., 2008). Se reconoce también que cambios en el entorno o en el huésped pueden modificar la naturaleza de la interacción huésped-endófito (Schulz et al., 2006). Cuando un árbol experimenta estrés fisiológico o ambiental, la estrecha relación planta-endófito se ve alterada y el endófito puede transformarse en patógeno (Moricca & Ragazzi, 2008). Por ende, es probable que observemos un aumento en la incidencia de enfermedades en árboles causadas por especies endófitas endémicas, sumado a las invasiones de plagas altamente destructivas que podrían interactuar con ellas. Existe un consenso general de que los impactos perjudiciales de las plagas de insectos en cultivos y plantas leñosas se agravarán con el cambio climático acelerado y será imperativo controlarlos para que la agricultura pueda hacer frente a las demandas de una población mundial en crecimiento (Dukes et al., 2009).

Otro aspecto crucial para considerar es que la introducción de endófitos que no han coevolucionado con la planta hospedante puede resultar en la pérdida de organismos benéficos, afectando negativamente a la planta hospedante (Whipps,

2001b). Además, es esencial evaluar si los beneficios proporcionados por el endófito superan los costos asociados con él (Sieber, 2007). Existe el riesgo de que algunos endófitos no sean tan útiles como se esperaba en los sistemas de manejo integrado de plagas, ya que podrían afectar la eficacia de otros BCA utilizados para combatir especies de plagas (Bultman et al., 2018). Estos desafíos subrayan la complejidad y la necesidad de un enfoque cauteloso al implementar estrategias de biocontrol con endófitos en entornos arbóreos.

Tabla 2. Ventajas y desventajas del uso de endófitos como BCA. (Modificado de Mojgan Rabiey *et al* 2019)(Rabiey et al., 2019)

USO DE ENDÓFITOS COMO BCA	
Ventajas	Desventajas
<u>Ausencia de efectos ambientales adversos:</u> al encontrarse naturalmente en el ecosistema vegetal, no se conocen efectos ambientales adversos de los agentes de control biológico endofíticos nativos.	<u>Investigación predominantemente en laboratorio:</u> la mayor parte de las investigaciones se han realizado en condiciones de laboratorio, lo que puede limitar la extrapolación de los resultados a entornos naturales.
<u>Colonización efectiva:</u> los endófitos tienen la capacidad de colonizar los tejidos internos del huésped, ocupando el mismo nicho ecológico que los patógenos. Esto facilita la persistencia, la competencia por recursos y el antagonismo, permitiendo una acción a largo plazo.	<u>Desafíos en la administración óptima:</u> se requiere más investigación para determinar el momento óptimo para la inoculación del agente de control biológico debido a que los cambios estacionales y fisiológicos en los árboles pueden afectar la eficacia (Brooks <i>et al.</i> 1994).
<u>Promoción del crecimiento:</u> además de controlar la infección, algunos endófitos pueden promover simultáneamente el crecimiento de las plantas hospedantes.	<u>Limitaciones en la transmisión sistémica:</u> en algunos casos, la resistencia a los patógenos solo se observa en la parte de la planta inoculada con el endófito, lo que dificulta la entrega y transmisión sistémica a todo el árbol.
<u>Especificidad del objetivo:</u> los endófitos suelen tener un rango estrecho de especificidad del objetivo, lo que significa que son menos propensos a ser perjudiciales para organismos no deseados.	<u>Posibles cambios en la interacción:</u> existen posibles cambios en la interacción huésped-endofito-patógeno en respuesta al cambio climático, lo que podría afectar la eficacia del control biológico.
<u>Inducción de resistencia sistémica:</u> pueden inducir resistencia sistémica en el huésped, brindándole protección contra otros patógenos y plagas.	<u>Impacto en la comunidad microbiana:</u> la presencia de endófitos puede alterar la comunidad microbiana del árbol huésped, lo que podría tener consecuencias

	negativas para el huésped o en los niveles tróficos más altos.
<u>Baja probabilidad de resistencia:</u> es menos probable que los patógenos desarrollen resistencia a los BCA endófitos en comparación con los pesticidas, gracias a las interacciones dinámicas.	

4.2.5 Tolerancia al estrés

Los PGPB se han utilizado para mejorar la tolerancia de los árboles al estrés abiótico como la sequía, la salinidad y la contaminación por metales pesados. Por ejemplo, la producción de fitohormonas como auxinas y giberelinas por parte de PGPB puede ayudar a los árboles a gestionar mejor el estrés y mantener el crecimiento en condiciones adversas.

En referencia a estudios recientes, Felix *et al.* (2021) demostraron que la inoculación de *Azospirillum brasilense* en árboles de pino mejoró significativamente la tolerancia a la sequía, aumentando el crecimiento radicular y la capacidad de absorción de agua. Riveiro *et al.* (2023) evaluaron el impacto de *Bacillus subtilis* en la tolerancia al estrés salino en especies de eucalipto, mostrando que la inoculación con esta bacteria mejoró la absorción de nutrientes y la producción de antioxidantes en las plantas, ayudándolas a mitigar el estrés oxidativo causado por la salinidad (Ribeiro *et al.*, 2023).

Xing *et al.* (2024) hallaron que cepas de *Pseudomonas fluorescens* pueden aumentar la tolerancia de árboles jóvenes de abedul a la contaminación por metales pesados, mediante la producción de sideróforos que secuestran metales y reducen su toxicidad para las plantas (Xing *et al.*, 2024) . Otros autores combinaron la inoculación de micorrizas arbusculares y PGPB en árboles de roble, mostrando un mejor crecimiento y menores niveles de estrés oxidativo en las plantas inoculadas (Giorgi *et al.*, 2024).

5. Conclusiones

El crecimiento en el estudio de PGPB en distintos sistemas forestales refleja la importancia creciente de estos microorganismos en la búsqueda de soluciones sostenibles y eficientes para la mejora de la productividad vegetal y la gestión de recursos naturales, impulsando un área de investigación que sigue expandiéndose rápidamente. Las investigaciones destacan tanto los beneficios directos (mejora del crecimiento y salud de las plantas) como los indirectos (mejor absorción de nutrientes y resistencia a estreses), subrayando el potencial de estas bacterias para transformar las prácticas agrícolas y forestales en los próximos años. Entre los múltiples beneficios, su capacidad para mejorar la tolerancia al estrés de las plantas a través de numerosos mecanismos se ha demostrado en varios estudios recientes. Por lo tanto, la investigación continua en este campo es crucial para desarrollar soluciones sostenibles y eficaces para la gestión de los ecosistemas forestales en un contexto de cambio climático y degradación ambiental.

6. Bibliografía

- Abbasi, P. A., & Weselowski, B. (2015). Efficacy of *Bacillus subtilis* QST 713 formulations, copper hydroxide, and their tank mixes on bacterial spot of tomato. *Crop Protection*, 74, 70–76. <https://doi.org/10.1016/J.CROPRO.2015.04.009>
- Abebe, E., Abebe-Akele, F., Morrison, J., Cooper, V., & Thomas, W. K. (2020). Plant-Growth-Promoting Bacteria (PGPB) against Insects and Other Agricultural Pests. *Agronomy* 2020, Vol. 10, Page 861, 10(6), 861. <https://doi.org/10.3390/AGRONOMY10060861>
- Abraham, A., Philip, S., Kuruvilla Jacob, C., & Jayachandran, K. (2013). Novel bacterial endophytes from *Hevea brasiliensis* as biocontrol agent against *Phytophthora* leaf fall disease. *BioControl*, 58(5), 675–684. <https://doi.org/10.1007/S10526-013-9516-0/TABLES/3>
- Abril, A., Biasutti, C., Maich, R., Dubbini, L., Suelo, L. N.-C. del, & 2006, U. (2006). Inoculación con *Azospirillum* spp. en la Región Semiárida-Central de Argentina: factores que afectan la colonización rizosférica. *Suelos.Org.Ar*.
- Abriouel, H., & Franz, C. (2011). Diversity and applications of *Bacillus* bacteriocins. *Academic.Oup.Com*.
- Ahangar, M. A., Dar, G. H., Bhat, Z. A., Ahangar, A., & Bhat -Divi, Z. A. (2012a). Growth response and nutrient uptake of blue pine (*Pinus wallichiana*) seedlings inoculated with rhizosphere microorganisms under temperate nursery conditions. *Afrjournal.Org*, 55(2), 217–227. <https://www.afrjournal.org/index.php/afr/article/view/62>
- Ahangar, M. A., Dar, G. H., Bhat, Z. A., Ahangar, A., & Bhat -Divi, Z. A. (2012b). Growth response and nutrient uptake of blue pine (*Pinus wallichiana*) seedlings inoculated with rhizosphere microorganisms under temperate nursery conditions. *Afrjournal.Org*, 55(2), 217–227.
- Akshit Puri, I., Kiran, P., Padda, I., & Chanway, C. P. (2020). *Sustaining the growth of Pinaceae trees under nutrient-limited edaphic conditions via plant-beneficial bacteria*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0238055>
- Alberto Pérez Amaro, J., García Moya, E., Francisco Enríquez Quiroz, J., Raymundo Quero Carrillo, A., Pérez Pérez, J., & Hernández Garay, A. (2004). Análisis de crecimiento, área foliar específica y concentración de nitrógeno en hojas de pasto" mulato"(*Brachiaria* híbrido, cv.). In *Pecu Méx* (Vol. 42, Issue 3).
- Ambix, C., & Gay, H. (2012). Before and After Silent Spring: From Chemical Pesticides to Biological Control and Integrated Pest Management — Britain, 1945–1980. *Taylor & Francis*, 59(2), 88–108. <https://doi.org/10.1179/174582312X13345259995930>
- Angulo, V. C., Sanfuentes, E. A., Rodríguez, F., & Sossa, Y. K. E. (2014). Caracterización de rizobacterias promotoras de crecimiento en plántulas de *Eucalyptus nitens*. *Revista Argentina de Microbiología*, 46(4), 338–347. [https://doi.org/10.1016/S0325-7541\(14\)70093-8](https://doi.org/10.1016/S0325-7541(14)70093-8)
- Antoun, H. (2012). Beneficial microorganisms for the sustainable use of phosphates in agriculture. *Elsevier*.
- Antoun, H., & Prévost, D. (2005). Ecology of plant growth promoting rhizobacteria.

..*Biofertilization*, - *PGPR: Biocontrol and 2006*, UndefinedSpringer.

- Arnold, A., Ecology, B. E.-J. of T., & 2007, undefined. (2007). Fungal endophytes nearly double minimum leaf conductance in seedlings of a neotropical tree species. *Cambridge.Org*, 23, 369–372. <https://doi.org/10.1017/S0266467407004038>
- Barratt, B., Howarth, F., Withers, T., & Control, J. (2010). Progress in risk assessment for classical biological control. *Elsevier*.
- Barreto, D., Valero, N., Muñoz, a., & Peralta, a. (2007). Efecto de Microorganismos Rizosféricos sobre germinación y crecimiento temprano de *Anacardium Excelsum*. *Zonas Áridas*, 11(1), 240–250.
- Bashan, Y. (1986). Alginate beads as synthetic inoculant carriers for slow release of bacteria that affect plant growth. *Applied and Environmental Microbiology*, 51(5), 1089–1098. <https://doi.org/10.1128/AEM.51.5.1089-1098.1986>
- Bashan, Y. (1998). Inoculants of plant growth-promoting bacteria for use in agriculture. *Biotechnology Advances*, 16(4), 729–770. [https://doi.org/10.1016/S0734-9750\(98\)00003-2](https://doi.org/10.1016/S0734-9750(98)00003-2)
- Bashan, Y., Salazar, B. G., Moreno, M., Lopez, B. R., & Linderman, R. G. (2012). Restoration of eroded soil in the Sonoran Desert with native leguminous trees using plant growth-promoting microorganisms and limited amounts of compost and water. *Journal of Environmental Management*, 102, 26–36. <https://doi.org/10.1016/J.JENVMAN.2011.12.032>
- Battisti, J. M., Bono, J. L., Rosa, P. A., Schruppf, M. E., Schwan, T. G., & Policastro, P. F. (2008). Outer surface protein A protects lyme disease spirochetes from acquired host immunity in the tick vector. *Infection and Immunity*, 76(11), 5228–5237. <https://doi.org/10.1128/IAI.00410-08/ASSET/8225E4F0-120A-417E-A5AC-24B8047445B8/ASSETS/GRAPHIC/ZII0110876380008.JPEG>
- Bebber, D. P., Field, E., Gui, H., Mortimer, P., Holmes, T., Gurr, S. J., & Daniel Bebbler, C. P. (2019). Many unreported crop pests and pathogens are probably already present. *Wiley Online Library*, 25(8), 2703–2713. <https://doi.org/10.1111/gcb.14698>
- Berg, G., & Hallmann, J. (2007). Control of Plant Pathogenic Fungi with Bacterial Endophytes. *Microbial Root Endophytes*, 53–69. https://doi.org/10.1007/3-540-33526-9_4
- Berger, G., Cochard, B., Oszako, T., Czarnocka, K., & Lefort, F. (2015). spp. and *Bacillus amyloliquefaciens* against *Phytophthora* spp.: A comparative study with phosphite treatment on *Quercus robur* and *Fagus sylvatica*. *Researchgate.NetG Berger, K Czarnocka, B Cochard, T Oszako, F LefortJournal of Agricultural Science and Technology, 2015•researchgate.Net*, 5, 428–439. <https://doi.org/10.17265/2161-6256/2015.06.005>
- Bhardwaj, D., Ansari, M. W., Sahoo, R. K., & Tuteja, N. (2014). Biofertilizers function as key player in sustainable agriculture by improving soil fertility, plant tolerance and crop productivity. *Microbial Cell Factories*, 13(1). <https://doi.org/10.1186/1475-2859-13-66>
- Bindu, P., Nagendra, P. G. (2016). *Siderophore production by Pseudomonas aeruginosa isolated from the paddy fields of Kuttanad, Kerala*. https://scholar.google.com.ar/scholar?hl=es&as_sdt=0%2C5&q=Bindu%2C+P.%2C+Nagendra%2C+P.G.%2C+2016.+Siderophore+production+by+Pseudomonas+aer

uginosa+isolated+from+the+paddy+fields+of+Kuttanad%2C+Kerala.+Int+J+Sci+Res
+1577%011581.&btnG=

- Boivin, S., Kazmierczak, T., Brault, M., Wen, J., Gamas, P., Mysore, K. S., & Frugier, F. (2016). Different cytokinin histidine kinase receptors regulate nodule initiation as well as later nodule developmental stages in *Medicago truncatula*. *Wiley Online Library*, 39(10), 2198–2209. <https://doi.org/10.1111/pce.12779>
- Boyd, I. L., Freer-Smith, P. H., Gilligan, C. A., & Godfray, H. C. J. (2013). The consequence of tree pests and diseases for ecosystem services. *Science*, 342(6160). https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1235773/SUPPL_FILE/BOYD-SM.PDF
- Broadmeadow, M. S. J., Ray, D., & Samuel, C. J. A. (2005). Climate change and the future for broadleaved tree species in Britain. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 78(2), 145–161. <https://doi.org/10.1093/FORESTRY/CPI014>
- Brooks, D. S., Gonzalez, C. F., Appel, D. N., & Filer, T. H. (1994). Evaluation of Endophytic Bacteria as Potential Biological-Control Agents for Oak Wilt. *Biological Control*, 4(4), 373–381. <https://doi.org/10.1006/BCON.1994.1047>
- Bultman, T. L., McNeill, M. R., Krueger, K., De Nicolo, G., Popay, A. J., Hume, D. E., Mace, W. J., Fletcher, L. R., Koh, Y. M., & Sullivan, T. J. (2018). Complex Interactions among Sheep, Insects, Grass, and Fungi in a Simple New Zealand Grazing System. *Journal of Chemical Ecology*, 44(10), 957–964. <https://doi.org/10.1007/S10886-018-0993-6/FIGURES/8>
- Busby, P. E., Ridout, M., & Newcombe, G. (2015). Fungal endophytes: modifiers of plant disease. *Plant Molecular Biology* 2015 90:6, 90(6), 645–655. <https://doi.org/10.1007/S11103-015-0412-0>
- Cassán, F., Vanderleyden, J., & Spaepen, S. (2014). Physiological and Agronomical Aspects of Phytohormone Production by Model Plant-Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR) Belonging to the Genus *Azospirillum*. *Journal of Plant Growth Regulation*, 33(2), 440–459. <https://doi.org/10.1007/S00344-013-9362-4>
- Cattelan, A., ... P. H.-S. S. S. of, & 1999, undefined. (1999a). Screening for plant growth-promoting rhizobacteria to promote early soybean growth. *Wiley Online Library*, 63(6), 1670–1680. <https://doi.org/10.2136/sssaj1999.6361670x>
- Cattelan, A., ... P. H.-S. S. S. of, & 1999, undefined. (1999b). Screening for plant growth-promoting rhizobacteria to promote early soybean growth. *Wiley Online Library*, 63(6), 1670–1680. <https://doi.org/10.2136/sssaj1999.6361670x>
- Chaloner, T., Gurr, S., BioRxiv, D. B.-, & 2020, U. (2020). The global burden of plant disease tracks crop yields under climate change. *Biorxiv.Org*.
- Chang, P., Gerhardt, K. E., Huang, X. D., Yu, X. M., Glick, B. R., Gerwing, P. D., & Greenberg, B. M. (2014). Plant Growth-Promoting Bacteria Facilitate the Growth of Barley and Oats in Salt-Impacted Soil: Implications for Phytoremediation of Saline Soils. *International Journal of Phytoremediation*, 16(11), 1133–1147. <https://doi.org/10.1080/15226514.2013.821447>
- Chanway, C. P., & Holl, F. B. (1994a). Growth of outplanted lodgepole pine seedlings one year after inoculation with plant growth promoting rhizobacteria. *Forest Science*, 40(2), 238–246. <https://doi.org/10.1093/forestscience/40.2.238>

- Chanway, C. P., & Holl, F. B. (1994b). Growth of outplanted lodgepole pine seedlings one year after inoculation with plant growth promoting rhizobacteria. *Forest Science*, 40(2), 238–246. <https://doi.org/10.1093/forestscience/40.2.238>
- Chattopadhyay, G. N., Sudhakar", P., Chattopadhyay#, G. N., Gangwar, S. K., □□□", & Ghosh, J. K. (2000a). Effect of foliar application of Azotobacter, Azospirillum and Beijerinckia on leaf yield and quality of mulberry (*Morus alba*). *Cambridge.Org*, 134, 227–234. <https://doi.org/10.1017/S0021859699007376>
- Chattopadhyay, G. N., Sudhakar", P., Chattopadhyay#, G. N., Gangwar, S. K., □□□", & Ghosh, J. K. (2000b). Effect of foliar application of Azotobacter, Azospirillum and Beijerinckia on leaf yield and quality of mulberry (*Morus alba*). *Cambridge.Org*, 134, 227–234. <https://doi.org/10.1017/S0021859699007376>
- Chen, Y., Rekha, P., Arun, A., Shen, F., Ecology, W. L.-A. soil, & 2006, U. (2006). Phosphate solubilizing bacteria from subtropical soil and their tricalcium phosphate solubilizing abilities. *Elsevier*.
- Chi, F., Shen, S. H., Cheng, H. P., Jing, Y. X., Yanni, Y. G., & Dazzo, F. B. (2005). Ascending migration of endophytic rhizobia, from roots to leaves, inside rice plants and assessment of benefits to rice growth physiology. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(11), 7271–7278. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.11.7271-7278.2005>
- Cho, S., Reports, E. C.-B., & 2002, undefined. (2002). Apoptotic signaling pathways: caspases and stress-activated protein kinases. *Koreascience.or.Kr*, 35(1), 24–27.
- Colombo, C., Palumbo, G., He, J. Z., Pinton, R., & Cesco, S. (2014). Review on iron availability in soil: Interaction of Fe minerals, plants, and microbes. *Journal of Soils and Sediments*, 14(3), 538–548. <https://doi.org/10.1007/S11368-013-0814-Z>
- Cutler, S. R., Rodriguez, P. L., Finkelstein, R. R., & Abrams, S. R. (2010). Abscisic acid: Emergence of a core signaling network. *Annual Review of Plant Biology*, 61, 651–679. <https://doi.org/10.1146/ANNUREV-ARPLANT-042809-112122>
- Das, K., Katiyar, V., Research, R. G.-M., & 2003, U. (2003). 'P'solubilization potential of plant growth promoting Pseudomonas mutants at low temperature. *Elsevier*.
- De Vries, F. T., Griffiths, R. I., Knight, C. G., Nicolitch, O., & Williams, A. (2020). Harnessing rhizosphere microbiomes for drought-resilient crop production. *Science*, 368(6488), 270–274. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.AAZ5192>
- De-Bashan, L., & Hernandez, J. (2010). The potential contribution of plant growth-promoting bacteria to reduce environmental degradation—A comprehensive evaluation. *Elsevier*.
- Dellagi, A., Segond, D., Rigault, M., ... M. F.-P., & 2009, U. (2009). Microbial siderophores exert a subtle role in Arabidopsis during infection by manipulating the immune response and the iron status. *Academic.Oup.Com*.
- Dey, R., Pal, K. K., Bhatt, D. M., & Chauhan, S. M. (2004a). Growth promotion and yield enhancement of peanut (*Arachis hypogaea* L.) by application of plant growth-promoting rhizobacteria. *Microbiological Research*, 159(4), 371–394. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2004.08.004>
- Dey, R., Pal, K. K., Bhatt, D. M., & Chauhan, S. M. (2004b). Growth promotion and yield

- enhancement of peanut (*Arachis hypogaea* L.) by application of plant growth-promoting rhizobacteria. *Microbiological Research*, 159(4), 371–394. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2004.08.004>
- Dobbelaere, S., Vanderleyden, J., & Okon, Y. (2003a). Plant growth-promoting effects of diazotrophs in the rhizosphere. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 22(2), 107–149. <https://doi.org/10.1080/713610853>
- Dobbelaere, S., Vanderleyden, J., & Okon, Y. (2003b). Plant growth-promoting effects of diazotrophs in the rhizosphere. In *Critical Reviews in Plant Sciences* (Vol. 22, Issue 2, pp. 107–149). CRC Press LLC. <https://doi.org/10.1080/713610853>
- Dodd, I. C., Zinovkina, N. Y., Safronova, V. I., & Belimov, A. A. (2010). Rhizobacterial mediation of plant hormone status. *Annals of Applied Biology*, 157(3), 361–379. <https://doi.org/10.1111/J.1744-7348.2010.00439.X>
- dos Santos, R. F., da Cruz, S. P., Botelho, G. R., Flores, A. V., & dos Santos, R. F. (2018a). Inoculation of *Pinus taeda* Seedlings with Plant Growth-promoting Rhizobacteria. *Floresta e Ambiente*, 25(1), 1–7. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.005616>
- dos Santos, R. F., da Cruz, S. P., Botelho, G. R., Flores, A. V., & dos Santos, R. F. (2018b). Inoculation of *Pinus taeda* Seedlings with Plant Growth-promoting Rhizobacteria. *Floresta e Ambiente*, 25(1), 1–7. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.005616>
- Dukes, J. S., Jennifer Pontius, David Orwig, Jeffrey, R. G., Vikki, L. R., Nicholas Brazee, Barry Cooke, Kathleen, A. T., Erik, E. S., Robin Harrington, Joan Ehrenfeld, Jessica Gurevitch, Manuel Lerdau, Kristina Stinson, Robert Wick, & Matthew Ayres. (2009). Responses of insect pests, pathogens, and invasive plant species to climate change in the forests of northeastern North America: What can we predict? *Canadian Journal of Forest Research*, 39(2), 231–248. <https://doi.org/10.1139/X08-171/ASSET/IMAGES/X08-171T4H.GIF>
- Dutta, D., Puzari, K. C., Gogoi, R., & Dutta, P. (2014). Endophytes: exploitation as a tool in plant protection. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 57(5), 621–629. <https://doi.org/10.1590/S1516-8913201402043>
- Ea, P., & Clark, F. (1989). *Soil microbiology and biochemistry*. <http://www.sidalc.net/cgi-bin/wxis.exe/?IsisScript=zamocat.xis&method=post&formato=2&cantidad=1&expressi on=mfn=030764>
- El-Deeb, B., Altalhi, A., Khiralla, G., Hassan, S., & Gherbawy, Y. (2013). Isolation and Characterization of Endophytic Bacilli Bacterium from Maize Grains Able to Detoxify Aflatoxin B1. *Food Biotechnology*, 27(3), 199–212. <https://doi.org/10.1080/08905436.2013.811083>
- El-Komy, H. M., Hamdia, M. A., & Abd El-Baki, G. K. (2003). Nitrate reductase in wheat plants grown under water stress and inoculated with *Azospirillum* spp. *Biologia Plantarum*, 46(2), 281–287. <https://doi.org/10.1023/A:1022819114860>
- Ferreira, P. A. A., Bomfeti, C. A., da Silva Júnior, R., Soares, B. L., Soares, C. R. F. S., & Moreira, F. M. de S. (2012). Eficiência simbiótica de estirpes de *Cupriavidus necator* tolerantes a zinco, cádmio, cobre e chumbo. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 47(1), 85–95. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2012000100012>
- Finkel, O., Castrillo, G., Paredes, S., ... I. G.-C. opinion in plant, & 2017, U. (2017a). Understanding and exploiting plant beneficial microbes. *Elsevier*.

- Finkel, O., Castrillo, G., Paredes, S., ... I. G.-C. opinion in plant, & 2017, U. (2017b). Understanding and exploiting plant beneficial microbes. *Elsevier*.
- Fiodor, A. ; , Pandey, A. K. ; , Rana, A. ; , Pranaw, K., Blasi, B., Ajjah, N., Fiodor, A., Kumar Pandey, A., Rana, A., & Pranaw, K. (2023). Plant Growth-Promoting Bacteria (PGPB) with Biofilm-Forming Ability: A Multifaceted Agent for Sustainable Agriculture. *Diversity 2023, Vol. 15, Page 112, 15(1)*, 112. <https://doi.org/10.3390/D15010112>
- Fones, H., Bebber, D., Chaloner, T., & Food, W. K. (2020). Threats to global food security from emerging fungal and oomycete crop pathogens. *Nature.Com*.
- Forchetti, G., Masciarelli, O., Alemano, S., Alvarez, D., & Abdala, G. (2007). Endophytic bacteria in sunflower (*Helianthus annuus* L.): Isolation, characterization, and production of jasmonates and abscisic acid in culture medium. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 76(5), 1145–1152. <https://doi.org/10.1007/S00253-007-1077-7>
- Gamalero, E., & Glick, B.-. (2012a). Plant Growth-Promoting Bacteria and Metals Phytoremediation. *Phytotechnologies: Remediation*. <https://doi.org/10.1201/b12954-24>
- Gamalero, E., & Glick, B.-. (2012b). Plant Growth-Promoting Bacteria and Metals Phytoremediation. *Phytotechnologies: Remediation*. <https://doi.org/10.1201/b12954-24>
- Gamalero, E., & Glick, B. R. (2011). Mechanisms Used by Plant Growth-Promoting Bacteria. In *Bacteria in Agrobiolgy: Plant Nutrient Management* (pp. 17–46). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-21061-7_2
- Ganley, R., Sniezko, R., & Management, G. N.-F. E. (2008). Endophyte-mediated resistance against white pine blister rust in *Pinus monticola*. *ElsevierRJ Ganley, RA Sniezko, G NewcombeForest Ecology and Management, 2008•Elsevier*. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112708001096>
- Gay, H. (2012). Before and After Silent Spring: From Chemical Pesticides to Biological Control and Integrated Pest Management — Britain, 1945–1980. *Taylor & Francis*, 59(2), 88–108. <https://doi.org/10.1179/174582312X13345259995930>
- Glick, B. R. (1995a). The enhancement of plant growth by free-living bacteria. In *Canadian Journal of Microbiology* (Vol. 41, Issue 2, pp. 109–117). Canadian Science Publishing. <https://doi.org/10.1139/m95-015>
- Glick, B. R. (1995b). The enhancement of plant growth by free-living bacteria. In *Canadian Journal of Microbiology* (Vol. 41, Issue 2, pp. 109–117). Canadian Science Publishing. <https://doi.org/10.1139/m95-015>
- Glick, B. R. (2005). Modulation of plant ethylene levels by the bacterial enzyme ACC deaminase. *FEMS Microbiology Letters*, 251(1), 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.femsle.2005.07.030>
- Glick, B. R. (2014a). Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. *Microbiological Research*, 169(1), 30–39. <https://doi.org/10.1016/J.MICRES.2013.09.009>
- Glick, B. R. (2014b). Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. *Microbiological Research*, 169(1), 30–39.

<https://doi.org/10.1016/J.MICRES.2013.09.009>

- Glick, B. R., & Gamalero, E. (2011). Mechanisms Used by Plant Growth-Promoting Bacteria. In *Bacteria in Agrobiolgy: Plant Nutrient Management* (pp. 17–46). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-21061-7_2
- Goldstein, A., Rogers, R., Bio/Technology, G. M.-, & 1993, U. (1993). Mining by microbe. *Nature.Com*.
- Gómez-Godínez, L. J., Aguirre-Noyola, J. L., Martínez-Romero, E., Arteaga-Garibay, R. I., Ireta-Moreno, J., & Ruvalcaba-Gómez, J. M. (2023). A Look at Plant-Growth-Promoting Bacteria. *Plants* 2023, Vol. 12, Page 1668, 12(8), 1668. <https://doi.org/10.3390/PLANTS12081668>
- Gonthier, P., Giordano, L., Zampieri, E., Lione, G., Vizzini, A., Colpaert, J. V., & Balestrini, R. (2019). An ectomycorrhizal symbiosis differently affects host susceptibility to two congeneric fungal pathogens. *Fungal Ecology*, 39, 250–256. <https://doi.org/10.1016/J.FUNECO.2018.12.008>
- Goswami, D., Thakker, J. N., & Dhandhukia, P. C. (2016). Portraying mechanics of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): A review. *Cogent Food and Agriculture*, 2(1). <https://doi.org/10.1080/23311932.2015.1127500>
- Greiner, R., Haller, E., Konietzny, U., Biophysics, K. J. biochemistry and, & 1997, U. (1997). Purification and Characterization of a Phytase from *Klebsiella terrigena*. *Elsevier*.
- Greiner, R., & Konietzny, U. (1993). Purification and characterization of two phytases from *Escherichia coli*. *Elsevier*.
- Grichko, V. P., & Glick, B. R. (2001). Amelioration of flooding stress by ACC deaminase-containing plant growth-promoting bacteria. *Plant Physiology and Biochemistry*, 39(1), 11–17. [https://doi.org/10.1016/S0981-9428\(00\)01212-2](https://doi.org/10.1016/S0981-9428(00)01212-2)
- Gupta, N., Dutta, S., Pandey, A., Vanjari, S. R. K., & Kaur, D. (2020). Effect of growth and residual stress in AIN (0002) thin films on MEMS accelerometer design. *Journal of Materials Science: Materials in Electronics*, 31(20), 17281–17290. <https://doi.org/10.1007/S10854-020-04282-X>
- Hanif, A., Zhang, F., Li, P., Li, C., Xu, Y., Zubair, M., Zhang, M., Jia, D., Zhao, X., Liang, J., Majid, T., Yan, J., Farzand, A., Wu, H., Gu, Q., & Gao, X. (2019). Fengycin Produced by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 Inhibits *Fusarium graminearum* Growth and Mycotoxins Biosynthesis. *Toxins* 2019, Vol. 11, Page 295, 11(5), 295. <https://doi.org/10.3390/TOXINS11050295>
- Hardoim, P. R., van Overbeek, L. S., Berg, G., Pirttilä, A. M., Compant, S., Campisano, A., Döring, M., & Sessitsch, A. (2015). The Hidden World within Plants: Ecological and Evolutionary Considerations for Defining Functioning of Microbial Endophytes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 79(3), 293–320. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00050-14>
- Höfte, M., & Bakker, P. A. H. M. (2007). Competition for Iron and Induced Systemic Resistance by Siderophores of Plant Growth Promoting Rhizobacteria. *Microbial Siderophores*, 121–133. https://doi.org/10.1007/978-3-540-71160-5_6
- Hossain, M., Arshad, M., Qian, L., & Zhao, M. (2019). Economic impact of climate change on crop farming in Bangladesh: An application of Ricardian method. *Elsevier*.

- Hurek, T., Reinhold-Hurek, B., Van Montagu, M., & Kellenberger, E. (1994). Root colonization and systemic spreading of *Azoarcus* sp. strain BH72 in grasses. *Journal of Bacteriology*, *176*(7), 1913–1923. <https://doi.org/10.1128/JB.176.7.1913-1923.1994>
- Igual, J. M., Valverde, A., Cervantes, E., & Velázquez, E. (2001). *Phosphate-solubilizing bacteria as inoculants for agriculture: use of updated molecular techniques in their study*.
- Illmer, P., & Schinner, F. (1995). Solubilization of inorganic calcium phosphates—solubilization mechanisms. *Elsevier*.
- Ilyas, N., & Bano, A. (2010). Azospirillum strains isolated from roots and rhizosphere soil of wheat (*Triticum aestivum* L.) grown under different soil moisture conditions. *Biology and Fertility of Soils*, *46*(4), 393–406. <https://doi.org/10.1007/S00374-009-0438-Z>
- Jankowiak, R., Bilański, P., Paluch, J., & Kołodziej, Z. (2016). Fungi associated with dieback of *Abies alba* seedlings in naturally regenerating forest ecosystems. *Fungal Ecology*, *24*, 61–69. <https://doi.org/10.1016/J.FUNECO.2016.08.013>
- Jha, U. C., Bohra, A., Jha, R., & Parida, S. K. (2019). Salinity stress response and 'omics' approaches for improving salinity stress tolerance in major grain legumes. *Plant Cell Reports*, *38*(3), 255–277. <https://doi.org/10.1007/S00299-019-02374-5>
- Jiao, X., Takishita, Y., Zhou, G., & Smith, D. L. (2021). Plant Associated Rhizobacteria for Biocontrol and Plant Growth Enhancement. *Frontiers in Plant Science*, *12*, 420. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2021.634796/BIBTEX>
- Joe, M., Devaraj, S., & Benson, A. (2016). Isolation of phosphate solubilizing endophytic bacteria from *Phyllanthus amarus* Schum & Thonn: Evaluation of plant growth promotion and antioxidant activity. *Elsevier*.
- Joshi, B. H., & Dhingani, R. M. (2020). Assessment and selection of multi-trait plant growth promoting bacteria associated with rice rhizosphere. ~ 942 ~ *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, *9*(2). <https://doi.org/10.22271/phyto.2020.v9.i2p.10978>
- JPW, Y. (1992). *Phylogenetic classification of nitrogen -fixing organisms*.
- Kang, S. M., Shahzad, R., Bilal, S., Khan, A. L., Park, Y. G., Lee, K. E., Asaf, S., Khan, M. A., & Lee, I. J. (2019). Indole-3-acetic-acid and ACC deaminase producing *Leclercia adecarboxylata* MO1 improves *Solanum lycopersicum* L. growth and salinity stress tolerance by endogenous secondary metabolites regulation. *BMC Microbiology*, *19*(1). <https://doi.org/10.1186/S12866-019-1450-6>
- Karakurt, H., Kotan, R., Dadasglus, F., Aslantas, R., & Şahin, F. (2011a). Effects of plant growth promoting rhizobacteria on fruit set, pomological and chemical characteristics, color values, and vegetative growth of sour cherry (*Prunus cerasus* cv. Kütahya). *TURKISH JOURNAL OF BIOLOGY*, *35*(3), 283–291. <https://doi.org/10.3906/biy-0908-35>
- Karakurt, H., Kotan, R., Dadasglus, F., Aslantas, R., & Şahin, F. (2011b). Effects of plant growth promoting rhizobacteria on fruit set, pomological and chemical characteristics, color values, and vegetative growth of sour cherry (*Prunus cerasus* cv. Kütahya). *TURKISH JOURNAL OF BIOLOGY*, *35*(3), 283–291. <https://doi.org/10.3906/biy-0908-35>

- Kloepper, J. W., & Beauchamp, C. J. (1992a). A review of issues related to measuring colonization of plant roots by bacteria. In *Canadian Journal of Microbiology* (Vol. 38, Issue 12, pp. 1219–1232). NRC Research Press Ottawa, Canada .
<https://doi.org/10.1139/m92-202>
- Kloepper, J. W., & Beauchamp, C. J. (1992b). A review of issues related to measuring colonization of plant roots by bacteria. In *Canadian Journal of Microbiology* (Vol. 38, Issue 12, pp. 1219–1232). NRC Research Press Ottawa, Canada .
<https://doi.org/10.1139/m92-202>
- Kudoyarova, G., Arkhipova, T., Korshunova, T., Bakaeva, M., Loginov, O., & Dodd, I. C. (2019). Phytohormone Mediation of Interactions Between Plants and Non-Symbiotic Growth Promoting Bacteria Under Edaphic Stresses. *Frontiers in Plant Science*, 10.
<https://doi.org/10.3389/FPLS.2019.01368/FULL>
- Kumar, A., Kumar, S. P. J., Chintagunta, A. D., Agarwal, D. K., Pal, G., Singh, A. N., & Simal-Gandara, J. (2021). Biocontrol potential of *Pseudomonas stutzeri* endophyte from *Withania somnifera* (Ashwagandha) seed extract against pathogenic *Fusarium oxysporum* and *Rhizoctonia solani*.
<https://doi.org/10.1080/03235408.2021.1983384>, 55(1), 1–18.
<https://doi.org/10.1080/03235408.2021.1983384>
- Kumar, A., Singh, R., Yadav, A., Giri, D. D., Singh, P. K., & Pandey, K. D. (2016). Isolation and characterization of bacterial endophytes of *Curcuma longa* L. *3 Biotech*, 6(1), 1–8. <https://doi.org/10.1007/S13205-016-0393-Y>
- Lazarovits, G., & Nowak, J. (1997a). Rhizobacteria for improvement of plant growth and establishment. *Journals.Ashs.Org*.
<https://journals.ashs.org/downloadpdf/journals/hortsci/32/2/article-p188.pdf>
- Lazarovits, G., & Nowak, J. (1997b). Rhizobacteria for improvement of plant growth and establishment. *Journals.Ashs.Org*.
- Li, X., He, C., He, X., Su, F., Hou, L., Ren, Y., & Hou, Y. (2019). Dark septate endophytes improve the growth of host and non-host plants under drought stress through altered root development. *Plant and Soil*, 439(1–2), 259–272.
<https://doi.org/10.1007/S11104-019-04057-2>
- Li, Z., Bai, T., Dai, L., Wang, F., Tao, J., Meng, S., Hu, Y., Wang, S., & Hu, S. (2016). A study of organic acid production in contrasts between two phosphate solubilizing fungi: *Penicillium oxalicum* and *Aspergillus niger*. *Scientific Reports* 2016 6:1, 6(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/srep25313>
- Lifshitz, R., Kloepper, J., & Kozlowski, M. (1987). Growth promotion of canola (rapeseed) seedlings by a strain of *Pseudomonas putida* under gnotobiotic conditions. *Canadian Journal Of*, 33(5), 390–395. <https://doi.org/10.1139/m87-068>
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M. J., & Marchetti, M. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 698–709.
<https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2009.09.023>
- Liu, F., Xing, S., Ma, H., Du, Z., & Ma, B. (2013a). Plant growth-promoting rhizobacteria affect the growth and nutrient uptake of *Fraxinus americana* container seedlings. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 97(10), 4617–4625.

<https://doi.org/10.1007/s00253-012-4255-1>

- Liu, F., Xing, S., Ma, H., Du, Z., & Ma, B. (2013b). Plant growth-promoting rhizobacteria affect the growth and nutrient uptake of *Fraxinus americana* container seedlings. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 97(10), 4617–4625. <https://doi.org/10.1007/S00253-012-4255-1>
- Liu, S. T., Lee, L. Y., Tai, C. Y., Hung, C. H., Chang, Y. S., Wolfram, J. H., Rogers, R., & Goldstein, A. H. (1992). Cloning of an *Erwinia herbicola* gene necessary for gluconic acid production and enhanced mineral phosphate solubilization in *Escherichia coli* HB101: Nucleotide sequence and probable involvement in biosynthesis of the coenzyme pyrroloquinoline quinone. *Journal of Bacteriology*, 174(18), 5814–5819. <https://doi.org/10.1128/JB.174.18.5814-5819.1992>
- Lopes, M. J. dos S., Dias-Filho, M. B., & Gurgel, E. S. C. (2021). Successful Plant Growth-Promoting Microbes: Inoculation Methods and Abiotic Factors. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 5, 606454. <https://doi.org/10.3389/FSUFS.2021.606454/BIBTEX>
- Lucas, J. A. (2011). Foresight project on global food and farming futures : Advances in plant disease and pest management. *Journal of Agricultural Science*, 149(S1), 91–114. <https://doi.org/10.1017/S0021859610000997>
- Magotra, S., Trakroo, D., Ganjoo, S., & Vakhlu, J. (2016). Bacillus-mediated-induced systemic resistance (ISR) against fusarium corm rot. In *Microbial-Mediated Induced Systemic Resistance in Plants* (pp. 15–22). Springer Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-10-0388-2_2
- Malfanova, N., Kamilova, F., Validov, S., Shcherbakov, A., Chebotar, V., Tikhonovich, I., & Lugtenberg, B. (2011). Characterization of *Bacillus subtilis* HC8, a novel plant-beneficial endophytic strain from giant hogweed. *Wiley Online Library*, 4(4), 523–532. <https://doi.org/10.1111/j.1751-7915.2011.00253.x>
- Malusa, E., Sas-Paszt, L., Popińska, W., & Zurawicz, E. (2007). The effect of a substrate containing arbuscular mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms (*Trichoderma*, *Bacillus*, *Pseudomonas* and *Streptomyces*) and foliar fertilization on growth response and rhizosphere pH of three strawberry cultivars. *International Journal of Fruit Science*, 6(4), 25–41. https://doi.org/10.1300/J492v06n04_04
- Mantelin, S. (2004). Plant growth-promoting bacteria and nitrate availability: impacts on root development and nitrate uptake. *Academic.Oup.Com*. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh010>
- Mathesius, U. (2020). Hormonal interactions in the regulation of the nitrogen-fixing legume-Rhizobium symbiosis. *Elsevier*.
- Mauch, F., & Mauch-Mani, B. (1988). Antifungal hydrolases in pea tissue: II. Inhibition of fungal growth by combinations of chitinase and β -1, 3-glucanase. *Academic.Oup.Com*.
- McDonald, B. A., & Stukenbrock, E. H. (2016). Rapid emergence of pathogens in agro-ecosystems: Global threats to agricultural sustainability and food security. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1709). <https://doi.org/10.1098/RSTB.2016.0026>
- Melnick, R., Zidack, N., Bailey, B., Control, S. M.-B., & 2008, U. (2008). Bacterial

- endophytes: *Bacillus* spp. from annual crops as potential biological control agents of black pod rot of cacao. *Elsevier*.
- Meziane, H., Van Der Sluis, I., Van Loon, L. C., Höfte, M., & Bakker, P. A. H. M. (2005). Determinants of *Pseudomonas putida* WCS358 involved in inducing systemic resistance in plants. *Molecular Plant Pathology*, 6(2), 177–185. <https://doi.org/10.1111/J.1364-3703.2005.00276.X>
- Miethke, M. (2007). Siderophore-based iron acquisition and pathogen control. *Am Soc Microbiol*, 71(3), 413–451. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00012-07>
- Miller, A., & Marvin, J. (2008). *Siderophores (microbial iron chelators) and siderophore-drug conjugates (new methods for microbially selective drug delivery)*. ..University of Notre Dame. https://scholar.google.com.ar/scholar?hl=es&as_sdt=0%2C5&q=Miller%2C+Marvin+J%2C+2008.+Siderophores+%28microbial+iron+chelators%29+and+siderophore-drug+conjugates+%28new+methods+for+microbially+selective+drug+delivery%29.+University+of+Notre+Dame.+Dame%2C
- Mishra, P., & Arora, N. K. (2021). Plant growth promoting bacteria for combating salinity stress in plants – Recent developments and prospects: A review. *Microbiological Research*, 252(September), 126861. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126861>
- Mitio Inagaki, A., Francisco Guimarães, V., do Carmo Lana, M., Klein, J., Cristina Peres Rodrigues da Costa, A., Fernando Ormond Sobreira Rodrigues, L., & Rampim, L. (2015). Maize initial growth with the inoculation of plant growth-promoting bacteria (PGPB) under different soil acidity levels. *Search.Informit.Org*, 9(4), 271–280.
- Mohan, V., & Radhakrishnan, A. (2012a). Screening of Phosphate Solubilizing Bacterial Isolates for the Growth Improvement of *Tectona grandis* Linn. *Search.Proquest.Com*. <https://search.proquest.com/openview/7e4044beb2eda3bc19e7d185b1b38e12/1.pdf?pq-origsite=gscholar&cbl=276275>
- Mohan, V., & Radhakrishnan, A. (2012b). Screening of Phosphate Solubilizing Bacterial Isolates for the Growth Improvement of *Tectona grandis* Linn. *Search.Proquest.Com*.
- Montiel, L. H., & Aguilar, M. E. (2003). *Microorganismos que benefician a las plantas: las bacterias PGPR*. <https://cdigital.uv.mx/bitstream/handle/123456789/5516/20031P29.pdf?sequence=2&isAllowed=y>
- Mora, I., Cabrefiga, J., & Montesinos, E. (2015). Cyclic Lipopeptide Biosynthetic Genes and Products, and Inhibitory Activity of Plant-Associated *Bacillus* against Phytopathogenic Bacteria. *PLOS ONE*, 10(5), e0127738. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0127738>
- Moricca, S., & Ragazzi, A. (2008). Fungal Endophytes in Mediterranean Oak Forests: A Lesson from *Discula quercina*. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-98-4-0380>, 98(4), 380–386. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-98-4-0380>
- Nie, L., Shah, S., Rashid, A., Burd, G., ... D. D.-P. P. and, & 2002, U. (2002). Phytoremediation of arsenate contaminated soil by transgenic canola and the plant growth-promoting bacterium *Enterobacter cloacae* CAL2. *Elsevier*.
- Nowak-Thompson, B. (1994). Production of 2,4-diacetylphloroglucinol by the biocontrol agent *Pseudomonas fluorescens* Pf-5. *Cdnsciencepub.Com*, 40(12), 1064–1066.

<https://doi.org/10.1139/m94-168>

- Nunes Tiepo, A., Fernandes Hertel, M., Santos Rocha, S., Kikuchi Calzavara, A., Luiz, A., De Oliveira, M., Pimenta, J. A., Oliveira, H. C., Bianchini, E., & Stolf-Moreira, R. (2018a). *Enhanced drought tolerance in seedlings of Neotropical tree species inoculated with plant growth-promoting bacteria*. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.07.021>
- Nunes Tiepo, A., Fernandes Hertel, M., Santos Rocha, S., Kikuchi Calzavara, A., Luiz, A., De Oliveira, M., Pimenta, J. A., Oliveira, H. C., Bianchini, E., & Stolf-Moreira, R. (2018b). *Enhanced drought tolerance in seedlings of Neotropical tree species inoculated with plant growth-promoting bacteria*. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.07.021>
- Orozco-Mosqueda, M. del C., & Glick, B. (2020). ACC deaminase in plant growth-promoting bacteria (PGPB): an efficient mechanism to counter salt stress in crops. *Elsevier*.
- Ortiz, N., Armada, E., Duque, E., Roldán, A., & Azcón, R. (2015). Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi and/or bacteria to enhancing plant drought tolerance under natural soil conditions: Effectiveness of autochthonous or allochthonous strains. *Journal of Plant Physiology*, 174, 87–96. <https://doi.org/10.1016/J.JPLPH.2014.08.019>
- Oteino, N., Lally, R. D., Kiwanuka, S., Lloyd, A., Ryan, D., Germaine, K. J., & Dowling, D. N. (2015). Plant growth promotion induced by phosphate solubilizing endophytic *Pseudomonas* isolates. *Frontiers in Microbiology*, 6(JUL). <https://doi.org/10.3389/FMICB.2015.00745/FULL>
- Pal, K. K., Tilak, K. V. B. R., Saxena, A. K., Dey, R., & Singh, C. S. (2001a). Suppression of maize root diseases caused by *Macrophomina phaseolina*, *Fusarium moniliforme* and *Fusarium graminearum* by plant growth promoting rhizobacteria. *Microbiological Research*, 156(3), 209–223. <https://doi.org/10.1078/0944-5013-00103>
- Pal, K. K., Tilak, K. V. B. R., Saxena, A. K., Dey, R., & Singh, C. S. (2001b). Suppression of maize root diseases caused by *Macrophomina phaseolina*, *Fusarium moniliforme* and *Fusarium graminearum* by plant growth promoting rhizobacteria. *Microbiological Research*, 156(3), 209–223. <https://doi.org/10.1078/0944-5013-00103>
- Patten, C. L., & Glick, B. R. (2002a). Role of *Pseudomonas putida* indoleacetic acid in development of the host plant root system. *Applied and Environmental Microbiology*, 68(8), 3795–3801. <https://doi.org/10.1128/AEM.68.8.3795-3801.2002>
- Patten, C. L., & Glick, B. R. (2002b). Role of *Pseudomonas putida* indoleacetic acid in development of the host plant root system. *Applied and Environmental Microbiology*, 68(8), 3795–3801. <https://doi.org/10.1128/AEM.68.8.3795-3801.2002>
- Peng, J., Wu, D., Liang, Y., Li, L., & Guo, Y. (2019). Disruption of *acdS* gene reduces plant growth promotion activity and maize saline stress resistance by *Rahnella aquatilis* HX2. *Journal of Basic Microbiology*, 59(4), 402–411. <https://doi.org/10.1002/JOBM.201800510>
- Penrose, D. M., & Glick, B. R. (2001a). Levels of ACC and related compounds in exudate and extracts of canola seeds treated with ACC deaminase-containing plant growth-promoting bacteria. *Canadian Journal of Microbiology*, 47(4), 368–372. <https://doi.org/10.1139/W01-014>

- Penrose, D. M., & Glick, B. R. (2001b). Levels of ACC and related compounds in exudate and extracts of canola seeds treated with ACC deaminase-containing plant growth-promoting bacteria. *Canadian Journal of Microbiology*, 47(4), 368–372. <https://doi.org/10.1139/W01-014>
- Peoples, M. B., Herridge, D. F., & Ladha, J. K. (1995). Biological nitrogen fixation: An efficient source of nitrogen for sustainable agricultural production? *Management of Biological Nitrogen Fixation for the Development of More Productive and Sustainable Agricultural Systems*, 3–28. https://doi.org/10.1007/978-94-011-0055-7_1
- Pickles, B. J., Gorzelak, M. A., Green, D. S., Egger, K. N., & Massicotte, H. B. (2015). Host and habitat filtering in seedling root-associated fungal communities: taxonomic and functional diversity are altered in 'novel' soils. *Mycorrhiza*, 25(7), 517–531. <https://doi.org/10.1007/S00572-015-0630-Y/TABLES/5>
- Pieterse, C. M. J., de Jonge, R., & Berendsen, R. L. (2016). The Soil-Borne Supremacy. *Trends in Plant Science*, 21(3), 171–173. <https://doi.org/10.1016/J.TPLANTS.2016.01.018>
- Prasad, M., Srinivasan, R., Chaudhary, M., Choudhary, M., & Jat, L. K. (2019). Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) for Sustainable Agriculture: Perspectives and Challenges. *PGPR Amelioration in Sustainable Agriculture*, 129–157. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-815879-1.00007-0>
- Puri, A., Padda, K. P., & Chanway, C. P. (2020). In vitro and in vivo analyses of plant-growth-promoting potential of bacteria naturally associated with spruce trees growing on nutrient-poor soils. *Applied Soil Ecology*, 149, 103538. <https://doi.org/10.1016/J.APSOIL.2020.103538>
- Puri, A., & Sc, M. (2020). *Evaluating the comprehensive role of endophytic nitrogen-fixing bacteria in sustaining the growth of boreal forest trees on nutrient-poor soils*. <https://doi.org/10.14288/1.0391877>
- Rabiey, M., Hailey, L. E., Roy, S. R., Grenz, K., Al-Zadjali, M. A. S., Barrett, G. A., & Jackson, R. W. (2019). Endophytes vs tree pathogens and pests: can they be used as biological control agents to improve tree health? *European Journal of Plant Pathology*, 155(3), 711–729. <https://doi.org/10.1007/S10658-019-01814-Y/TABLES/1>
- Radhakrishnan, R., Hashem, A., & Abd Allah, E. F. (2017). Bacillus: A biological tool for crop improvement through bio-molecular changes in adverse environments. *Frontiers in Physiology*, 8(SEP), 293128. <https://doi.org/10.3389/FPHYS.2017.00667/BIBTEX>
- Ramesh, R., Joshi, A. A., & Ghanekar, M. P. (2009). Pseudomonads: Major antagonistic endophytic bacteria to suppress bacterial wilt pathogen, *Ralstonia solanacearum* in the eggplant (*Solanum melongena* L.). *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 25(1), 47–55. <https://doi.org/10.1007/S11274-008-9859-3/TABLES/4>
- Ramette, A., Frapolli, M., ... M. F.-L. S.-S. and applied, & 2011, U. (2011). *Pseudomonas protegens* sp. nov., widespread plant-protecting bacteria producing the biocontrol compounds 2, 4-diacetylphloroglucinol and pyoluteorin. *Elsevier*.
- Ramos, M. A., Sousa, N. R., Franco, A. R., Dunder, G., Oliveira, R. S., & Castro, P. M. L. (2013). *Impact of bacterial inoculation of Quercus suber on mycorrhization by Suillus species at early stages of tree development*.

- Ramos Solano, B., Pereyra de la Iglesia, M. T., Probanza, A., Lucas García, J. A., Megías, M., & Gutierrez Mañero, F. J. (2007). Screening for PGPR to improve growth of *Cistus ladanifer* seedlings for reforestation of degraded mediterranean ecosystems. In *First International Meeting on Microbial Phosphate Solubilization* (pp. 59–68). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5765-6_7
- Reis, F., Pereira, A. J., Tavares, R. M., Baptista, P., & Lino-neto, T. (2021). Cork oak forests soil bacteria: Potential for sustainable agroforest production. *Microorganisms*, 9(9), 1973. <https://doi.org/10.3390/MICROORGANISMS9091973/S1>
- Ren, J. H., Li, H., Wang, Y. F., Ye, J. R., Yan, A. Q., & Wu, X. Q. (2013). Biocontrol potential of an endophytic *Bacillus pumilus* JK-SX001 against poplar canker. *Biological Control*, 67(3), 421–430. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCONTROL.2013.09.012>
- Ribeiro, A. S. N., Junior, A. F. C., Chagas, L. F. B., Martins, A. L. L., Almeida, L. B. de, Nobrega, G. S., Silva, D. B. da, & Alves, M. V. G. (2023). Efficiency of *Trichoderma* and *Bacillus subtilis* as growth promoters in eucalyptus *Corymbia citriodora*. *OBSERVATÓRIO DE LA ECONOMÍA LATINOAMERICANA*, 21(11), 20380–20397. <https://doi.org/10.55905/OELV21N11-097>
- Robison, M. M., Griffith, M., Pauls, K. P., & Glick, B. R. (2001). Dual role for ethylene in susceptibility of tomato to *Verticillium* wilt. *Journal of Phytopathology*, 149(7–8), 385–388. <https://doi.org/10.1046/J.1439-0434.2001.00639.X>
- Rodríguez, H., Fraga, R., Gonzalez, T., soil, Y. B.-P. and, & 2006, undefined. (2006). Genetics of phosphate solubilization and its potential applications for improving plant growth-promoting bacteria. *Springer*, 287(1–2), 15–21. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9056-9>
- Rodríguez, H., Rossolini, G. M., Gonzalez, T., Li, J., & Glick, B. R. (2000). Isolation of a gene from *Burkholderia cepacia* IS-16 encoding a protein that facilitates phosphatase activity. *Current Microbiology*, 40(6), 362–366. <https://doi.org/10.1007/S002840010071>
- Rodríguez, H., & Fraga, R. (1999). Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. *Elsevier*.
- Rout, G. (2015). Role of iron in plant growth and metabolism. *Science, S Sahoo - Reviews in Agricultural*.
- S. Mouhamad, R., & Alabboud, M. (2020). Plant Growth-Promoting Bacteria as a Natural Resource for Sustainable Rice Production under the Soil Salinity, Wastewater, and Heavy Metal Stress. In *Plant Stress Physiology [Working Title]*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.92344>
- Saharan, B. S., & Nehra, V. (2011). Plant Growth Promoting Rhizobacteria : A Critical Review. *Life Sciences and Medicine Research*, 2011, 1–30.
- Samson, R., Mani, S., Boddey, R., Sokhansanj, S., Quesada, D., Urquiaga, S., Reis, V., & Lem, C. H. (2007). The Potential of C4 Perennial Grasses for Developing a Global BIOHEAT Industry. <https://doi.org/10.1080/07352680500316508>, 24(5–6), 461–495. <https://doi.org/10.1080/07352680500316508>
- Santi, C., Bogusz, D., Botany, C. F.-A. of, & 2013, U. (2013). Biological nitrogen fixation in non-legume plants. *Academic.Oup.Com*.

- Santoyo, G., del Orozco-Mosqueda, M. C., & Govindappa, M. (2012). Mechanisms of biocontrol and plant growth-promoting activity in soil bacterial species of *Bacillus* and *Pseudomonas*: a review. *Biocontrol Science and Technology*, 22(8), 855–872. <https://doi.org/10.1080/09583157.2012.694413>
- Savary, S., Willocquet, L., Pethybridge, S. J., Esker, P., Mroberts, N., & Nelson, A. (2019). The global burden of pathogens and pests on major food crops. *Nature.Com*. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0793-y>
- Scherwinski, K., Grosch, R., Ecology, G. B.-F. M., & 2008, U. (2008). Effect of bacterial antagonists on lettuce: active biocontrol of *Rhizoctonia solani* and negligible, short-term effects on nontarget microorganisms. *Academic.Oup.Com*.
- Schulz, B., endophytes, C. B.-M. root, & 2006, undefined. (2006). What are endophytes? *Springer*. <https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/3-540-33526-9.pdf#page=21>
- Sessitsch, A., Coenye, T., Sturz, A. V., Vandamme, P., Ait Barka, E., Salles, J. F., Van Elsas, J. D., Faure, D., Reiter, B., Glick, B. R., Wang-Pruski, G., Nowak, J., & Sessitsch, C. A. (2005). *Burkholderia phytofirmans* sp. nov., a novel plant-associated bacterium with plant-beneficial properties. *Microbiologyresearch.Org*, 55(3), 1187–1192. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.63149-0>
- Sgroy, V., Cassán, F., Masciarelli, O., Del Papa, M. F., Lagares, A., & Luna, V. (2009a). Isolation and characterization of endophytic plant growth-promoting (PGPB) or stress homeostasis-regulating (PSHB) bacteria associated to the halophyte *Prosopis strombulifera*. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 85(2), 371–381. <https://doi.org/10.1007/S00253-009-2116-3/FIGURES/2>
- Sgroy, V., Cassán, F., Masciarelli, O., Del Papa, M. F., Lagares, A., & Luna, V. (2009b). Isolation and characterization of endophytic plant growth-promoting (PGPB) or stress homeostasis-regulating (PSHB) bacteria associated to the halophyte *Prosopis strombulifera*. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 85(2), 371–381. <https://doi.org/10.1007/S00253-009-2116-3/FIGURES/2>
- Shah, J. (2009). *Plants under attack: systemic signals in defence*. Elsevier.
- Shaw, M., Pathology, T. O.-P., & 2011, undefined. (2011). Geographic distribution of plant pathogens in response to climate change. *Wiley Online LibraryMW Shaw, TM OsbornePlant Pathology, 2011•Wiley Online Library*, 60(1), 31–43. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2010.02407.x>
- 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(1), 1–20. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-14-271/TABLES/4>
- Siciliano, S. D., Fortin, N., Mihoc, A., Wise, G., Labelle, S., Beaumier, D., Ouellette, D., Roy, R., Whyte, L. G., Banks, M. K., Schwab, P., Lee, K., & Greer, C. W. (2001). Selection of Specific Endophytic Bacterial Genotypes by Plants in Response to Soil Contamination. *Applied and Environmental Microbiology*, 67(6), 2469–2475. <https://doi.org/10.1128/AEM.67.6.2469-2475.2001>
- Siddiqui, Z. A. (2006). PGPR: Prospective biocontrol agents of plant pathogens. *PGPR: Biocontrol and Biofertilization*, 111–142. https://doi.org/10.1007/1-4020-4152-7_4
- Sieber, T. N. (2007). Endophytic fungi in forest trees: are they mutualists? *Fungal Biology Reviews*, 21(2–3), 75–89. <https://doi.org/10.1016/J.FBR.2007.05.004>

- Simons, M., Bij, A. Van Der, Brand, I., & Mali, D. (1996). Gnotobiotic system for studying rhizosphere colonization by plant growth-promoting *Pseudomonas* bacteria. *Europepmc.Org*.
- Spaepen, S., & Harbor, J. V. (2011). Auxin and plant-microbe interactions. *Cshperspectives.Cshlp.Org*.
- Sturz, A. V., & Nowak, J. (2000a). Endophytic communities of rhizobacteria and the strategies required to create yield enhancing associations with crops. *Applied Soil Ecology*, 15, 183–190.
- Sturz, A. V., & Nowak, J. (2000b). Endophytic communities of rhizobacteria and the strategies required to create yield enhancing associations with crops. *Applied Soil Ecology*, 15, 183–190.
- Sunera, Amna, Saqib, S., Uddin, S., Zaman, W., Ullah, F., Ayaz, A., Asghar, M., Rehman, S. ur, Munis, M. F. H., & Chaudhary, H. J. (2020). Characterization and phytostimulatory activity of bacteria isolated from tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) rhizosphere. *Microbial Pathogenesis*, 140, 103966. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2020.103966>
- Tariq, M., Yasmin, S., Microbiology, F. H.-B. J. of, & 2010, undefined. (2010). Biological control of potato black scurf by rhizosphere associated bacteria. *SciELO Brasil*, 41, 439–451.
- Tilman, D., Cassman, K. G., Matson, P. A., Naylor, R., & Polasky, S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418(6898), 671–677. <https://doi.org/10.1038/NATURE01014>
- Timofeeva, A. M., Galyamova, M. R., & Sedykh, S. E. (2023). Plant Growth-Promoting Soil Bacteria: Nitrogen Fixation, Phosphate Solubilization, Siderophore Production, and Other Biological Activities. *Plants 2023*, Vol. 12, Page 4074, 12(24), 4074. <https://doi.org/10.3390/PLANTS12244074>
- Torsvik, V. (2002). Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems. *Elsevier*. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1369527402003247>
- Torsvik, V., Daae, F., & Sandaa, R. (1998). Novel techniques for analysing microbial diversity in natural and perturbed environments. *Elsevier*. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0168165698001035>
- Tortora, M. L., Díaz-Ricci, J. C., & Pedraza, R. O. (2011). *Azospirillum brasilense* siderophores with antifungal activity against *Colletotrichum acutatum*. *Archives of Microbiology*, 193(4), 275–286. <https://doi.org/10.1007/S00203-010-0672-7>
- Tye, A., Siu, F., Leung, T., Biotechnology, B. L.-A. M. and, & 2002, undefined. (2002). Molecular cloning and the biochemical characterization of two novel phytases from *B. subtilis* 168 and *B. licheniformis*. *Springer*, 59(2–3), 190–197. <https://doi.org/10.1007/s00253-002-1033-5>
- Vandenkoornhuysse, P., Quaiser, A., Duhamel, M., Le Van, A., & Dufresne, A. (2015). The importance of the microbiome of the plant holobiont. *Wiley Online Library*, 206(4), 1196–1206. <https://doi.org/10.1111/nph.13312>
- Verma, V., Singh, S., microbiology, S. P.-J. of basic, & 2011, undefined. (2011). Bio-control and plant growth promotion potential of siderophore producing endophytic

- Streptomyces from *Azadirachta indica* A. Juss. *Wiley Online Library*, 51(5), 550–556. <https://doi.org/10.1002/jobm.201000155>
- Vishwakarma, K., Upadhyay, N., Kumar, N., Yadav, G., Singh, J., Mishra, R. K., Kumar, V., Verma, R., Upadhyay, R. G., Pandey, M., & Sharma, S. (2017). Abscisic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: A review on current knowledge and future prospects. *Frontiers in Plant Science*, 8. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2017.00161/FULL>
- Vocciante, M., Grifoni, M., Fusini, D., Petruzzelli, G., & Franchi, E. (2022). The Role of Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR) in Mitigating Plant's Environmental Stresses. *Applied Sciences* 2022, Vol. 12, Page 1231, 12(3), 1231. <https://doi.org/10.3390/APP12031231>
- Waadt, R., Hsu, P. K., & Schroeder, J. I. (2015). Abscisic acid and other plant hormones: Methods to visualize distribution and signaling. *BioEssays*, 37(12), 1338–1349. <https://doi.org/10.1002/BIES.201500115>
- Wang, D., Lv, S., Jiang, P., & Li, Y. (2017). Roles, regulation, and agricultural application of plant phosphate transporters. *Frontiers in Plant Science*, 8. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2017.00817/FULL>
- Wani, S. H., Kumar, V., Shriram, V., & Sah, S. K. (2016). Phytohormones and their metabolic engineering for abiotic stress tolerance in crop plants. *The Crop Journal*, 4(3), 162–176. <https://doi.org/10.1016/J.CJ.2016.01.010>
- Whipps, J. (2001a). Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere. *Journal of Experimental*.
- Whipps, J. (2001b). Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere. *Journal of Experimental*. https://academic.oup.com/jxb/article-abstract/52/suppl_1/487/2907083
- Winkelmann, G. (1992). Structures and functions of fungal siderophores containing hydroxamate and complexone type iron binding ligands. *Mycological.Elsevier*.
- Wu, L., Wu, H. J., Qiao, J., Gao, X., & Borriss, R. (2015). Novel routes for improving biocontrol activity of Bacillus based bioinoculants. *Frontiers in Microbiology*, 6(DEC), 167386. <https://doi.org/10.3389/FMICB.2015.01395/BIBTEX>
- Xing, W., Gai, X., Xue, L., & Chen, G. (2024). Evaluating the role of rhizosphere microbial home-field advantage in *Betula luminifera* adaptation to antimony mining areas. *Science of The Total Environment*, 912, 169009. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2023.169009>
- Yang, J., Kloepper, J. W., & Ryu, C. M. (2009). Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress. *Trends in Plant Science*, 14(1), 1–4. <https://doi.org/10.1016/J.TPLANTS.2008.10.004>
- Yu, X., Ai, C., Xin, L., Biology, G. Z.-E. J. of S., & 2011, U. (2011). The siderophore-producing bacterium, *Bacillus subtilis* CAS15, has a biocontrol effect on *Fusarium* wilt and promotes the growth of pepper. *Elsevier*.