

Interacciones entre plantas y bacterias promotoras de crecimiento vegetal

Interactions between plants and bacteria plant growth promoting

Efren Ramos^{†a}, Blanca Bonilla^a, Mario Aguilar^c

Recibido 4 Junio 2018,
 Aceptado 12 Julio 2018

www.unipaz.edu.co

Resumen: Es bien conocido que un número considerable de especies bacterianas asociadas a la rizosfera, filosfera y endosfera de las plantas es capaz de ejercer un efecto benéfico en su crecimiento. Este grupo de bacterias llamadas bacterias promotoras del crecimiento vegetal (BPCV), se caracterizan por su habilidad de incrementar diferentes parámetros de crecimientos, estos efectos se explican por su capacidad de fijar nitrógeno, producción de fitohormonas, enzimas, solubilización de fosfatos y protección de las planta contra fitopatogenos. En la presente revisión nos propusimos abordar el tema sobre las características más relevantes de las bacterias promotoras de crecimiento de las plantas y los diferentes sitios de colonización en la planta huésped. **Palabras claves:** BPCV, interacción plantas-microorganismo.

Abstract: It is well known that a considerable number of bacterial species associated with the rhizosphere, the phyllosphere and the endosphere of plants is able to exert a beneficial effect on their growth. This group of bacteria called plant growth promoting bacteria (BPCV), is characterized by its ability to various growth parameters. These effects are explained by their capacity to fix nitrogen, production of phytohormones, enzymes, solubilization of phosphates and protection of plants against phytopathogens. In the present review we proposed to approach the issue about the most relevant characteristics of the bacteria that promote the growth of plants and the different colonization sites in the host plant. **Key words:** BPCV, plant-microorganism interaction.

INTRODUCCIÓN

El término de bacterias promotoras de crecimiento vegetal fue introducido por Kloepper y Schroth para referirse a aquellas comunidades bacterianas del suelo capaces de colonizar diferentes órganos de las plantas¹. Los mismos autores en 1981, ampliaron este concepto, incluyendo dentro de la denominación de bacterias promotoras de crecimiento vegetal (abreviado BPCV por sus iniciales siglas en inglés) a todos aquellos microorganismos capaces de estimular el crecimiento de las plantas posterior a la colonización².

Las BPCV se encuentran asociadas a un amplio espectro de especies vegetales presentes en diferentes ambientes³. Basados en la interacción

con la planta huésped los mecanismos de promoción se clasifican en directos e indirectos¹⁻⁴. Es pertinente aclarar que en la mayoría de las bacterias BPCV no se restringen a un único mecanismo de acción, por lo que el efecto sobre la planta puede resultar de la combinación de la actividad de dos o más mecanismos de acción⁵.

MECANISMOS DE PROMOCIÓN DIRECTA

Los mecanismos directos son los procesos que facilitan el acceso de nutrientes poco disponibles o modulan los niveles de hormonas que intervienen en el proceso de crecimiento⁶.

Fijadores de nitrógeno

El gas dinitrógeno (N₂) representa la forma de nitrógeno más abundante en la biosfera, pero no puede ser utilizada por la mayoría de los organismos, incluyendo las plantas. La fijación

^a Corporación Universitaria Comfacaucá, Unicomfacaucá. Cl. 4 #8-30, Popayán, Cauca.

^b Investigador superior CONICET-UNLP (Argentina).

[†] efrenramos1287@gmail.com

biológica del nitrógeno (BNF), es decir la reducción de N_2 en amonio mediado por la enzima nitrogenasa, es un proceso exclusivo de organismos procariotas^{7,8}. Esta actividad ayuda a suplir a la biosfera con compuestos nitrogenados y a la vez compensa las pérdidas generadas por efectos de la desnitrificación. Es una alternativa sustentable y económica que permite disminuir la fertilización química, y suplir las necesidades de nitrógeno de la planta^{6,8-10}.

La comunidad fijadora de nitrógeno presenta una diversidad taxonómica y fisiológica importante, incluyendo especies en la mayoría de los géneros conocidos de arqueas y bacterias. Los diazótrofos se pueden clasificar según su estrategia de vida en microorganismos simbióticos (*Rhizobium spp.*), asociativos (*Azospirillum spp.*, *Azotobacter spp.* etc.) o de vida libre (*Klebsiella spp.* y *Rhodospirillum spp.*)¹¹. El componente de fijadores de nitrógeno es la principal característica de muchos inóculos usados como biofertilizantes dentro de los cuales se destacan los basados en *Azospirillum spp.*¹², *Azotobacter spp.*, *Burkholderia spp.*¹³, *Rhizobium spp.*¹⁴ entre otros.

Microorganismos solubilizadores de fósforo

El fósforo (P) es un factor limitante en la producción agrícola ya que es un macroelemento esencial para el crecimiento de las plantas. El mayor reservorio de este mineral se encuentra en formas no asimilables para la planta, representando en sales insolubles del 75 al 90% del fósforo total del suelo. Una proporción importante de los fosfatos solubles agregados es rápidamente fijado en forma de fosfatos de hierro, aluminio y calcio generando su precipitación y adsorción por los coloides del suelo, lo que pone de relieve las limitaciones del uso de fertilizantes de origen químico¹⁵. Un número considerable de bacterias denominadas comúnmente PSB (Phosphorous Solubilizing Bacteria) poseen la capacidad de solubilizar las formas de P inorgánico mediante la producción de ácidos orgánicos y/o la producción de agentes quelantes. Estas bacterias se encuentran distribuidas en diferentes ecosistemas, aunque el

tipo y naturaleza del microorganismo está condicionado al suelo y vegetación presentes¹⁶. Se ha investigado el uso de estas bacterias como inoculante en numerosas especies vegetales, demostrando que esta práctica permite incrementar simultáneamente la absorción de fósforo y el rendimiento de los cultivos¹⁰⁻¹⁸.

Microorganismos productores de fitohormonas

Se trata de hormonas vegetales que regulan parámetros como el crecimiento, la división celular o extensión de la raíz^{19,20}. Este es uno de los aspectos de las actividades promotoras del crecimiento que mayor interés suscitan desde el punto de vista agrícola. En la literatura se encuentra reportado que diversas especies bacterianas producen diferentes tipos de hormonas.

Las auxinas incluyen ácido indolacético (AIA), ácido indolbutírico (IBA) o sus precursores^{19,21,22}. Estas moléculas tienen una gran influencia en el crecimiento de las plantas, especialmente de la raíz y en la regulación de la germinación²³⁻²⁶.

Las giberelinas son un amplio grupo de moléculas, de las cuales 4 tipos son sintetizados por BPCV (GA1, GA2, GA3 y GA20)²⁷. Estas hormonas son transportadas desde las raíces a las partes aéreas de la planta, donde los efectos que ejercen son notables y más aún cuando las bacterias también tienen la capacidad de producir auxinas que estimulan el sistema radicular mejorando el suministro de nutrientes para facilitar el crecimiento en la parte aérea²⁸.

Las citoquininas promueven y mantienen la división celular de las plantas y están involucradas en varios procesos de diferenciación que incluyen la formación de los brotes o el crecimiento primario de la raíz, entre los microorganismos más conocidos por producir citoquininas se encuentran: *Pseudomonas sp.*, *Azospirillum sp.* y *Bacillus sp.*, *Klebsiella sp.*, *Xanthomonas*^{28,29}.

El etileno es una hormona difusible que tiene un rol preponderante como mediador y coordinador de las señales internas y externas que modulan la dinámica del crecimiento y los programas de

desarrollo en las plantas³⁰. Se ha demostrado que determinadas BPCV productoras de la enzima ACC desaminasa son capaces de llevar a cabo la descomposición del precursor del etileno, el ácido aminociclopropano carboxílico (ACC), aliviando o atenuando el estrés de las plantas en situaciones de salinidad, sequía, calor, frío, presencia de metales pesados o por estrés producto de agentes fitopatógenos^{31,32}.

MECANISMOS DE PROMOCIÓN INDIRECTA

Los mecanismos indirectos son aquellos asociados a la sanidad de la planta ya sea mediante el control de los patógenos (biocontrolador) o la inducción de resistencia³³⁻³⁷.

Control biológico

La forma de realizar esta tarea es variada, desde la producción de sustancias antibióticas, producción de los propios sideróforos, excreción de enzimas líticas, entre otros³⁸. Los sideróforos producidos por las BPCV son moléculas secretadas por microorganismos en condiciones de deficiencia de hierro para secuestrar este metal de su entorno. Este mismo mecanismo que emplean las BPCV para captar los metales, compromete el desarrollo de los fitopatógenos que pueden infectar con la planta, ya que estos también requieren de los metales para su correcto crecimiento³⁹. En cuanto a la antibiosis, los mecanismos por los que se consiguen se han ido describiendo a lo largo de las últimas décadas. Es sabido que las cascadas genéticas que regulan la síntesis de estos componentes están reguladas a su vez por condiciones ambientales, como pueden ser el pH, distintas fuentes de nutrientes, elementos traza, varios tipos de estímulos; incluso el genotipo de la planta huésped ha resultado tener influencia en la regulación de la síntesis de estos compuestos⁴⁰.

La producción de enzimas líticas por parte de las bacterias supone otro mecanismo de biocontrol. Algunas de estas enzimas son quitinasas, celulasas, lipasas o proteasas que tienen la capacidad de hidrolizar partes de la pared celular de muchos

hongos fitopatógenos⁴¹. Todos estos mecanismos los emplean las bacterias para poder competir por el rico nicho que supone la rizósfera de forma que ellas se vean favorecidas por su colonización. A su vez esta actividad de las bacterias favorece a las plantas protegiéndolas de la colonización por patógenos o incluso induciendo mecanismos de resistencia que empleará la planta por sí misma⁴².

Procesos de colonización en plantas

Las interacciones planta-microorganismo son altamente complejas y dinámicas, estas comienzan con la etapa de colonización microbiana la cual puede ocurrir en distintas superficies vegetales, como en la filósfera, rizósfera y endófito.

La filósfera comprende la superficie de la hoja, es considerada como un ambiente hostil para el desarrollo de microorganismos debido a las fluctuaciones en las condiciones físicas y químicas que las caracterizan. Es un hábitat que está expuesto a fuertes cambios de temperatura, humedad relativa, lluvia, vientos y radiación solar que pueden variar a lo largo de la hoja por causas como posición y facilidad de difusión. La colonización de la filósfera se realiza en función del ambiente y el hospedero. Este patrón es afectado por efectos locales tales como el grado de infestación de insectos, prácticas de cultivo y eventos climáticos^{43,44}. Las especies bacterianas colonizan la filósfera de diferentes maneras. Sin embargo, debido a las similitudes entre los requisitos para el crecimiento y la supervivencia Beattie y Lindow (2003)⁴⁵ propusieron un modelo general para la colonización bacteriana de la hoja. El primer paso consiste en la llegada de la bacteria a la superficie de la hoja por el aire, agua o deposición de algún vector. Posteriormente, se distribuyen al azar en toda la superficie de la hoja, normalmente en forma de células individuales o pequeños grupos de células. Seguidamente, algunas de estas células logran entrar en la hoja a través aberturas tales como estomas o hidátodos, mientras que otras se quedan en la superficie y una vez establecidas en la hoja, las bacterias modifican

su ambiente para garantizar su colonización y sobrevivencia. Por otra parte las bacterias utilizan diferentes mecanismos para modificar el medio ambiente y de esta forma adaptarse al mismo dando origen a la formación de colonias homogéneas y/o heterogéneas y a su vez a la generación de grandes agregados. Se ha estimado que las poblaciones bacterianas por centímetro cuadrado (cm^2) de superficie de la hoja están en el orden de 10^6 a 10^7 unidad formadora de colonias (UFC)⁴⁶.

La rizósfera es la zona del suelo que rodea a las raíces y es fuertemente influenciada por las mismas, este ambiente es considerado uno de los más dinámicos del planeta⁴⁷. Los procesos de colonización rizosférica, inician con la “migración” de las poblaciones bacterianas hacia las raíces en respuesta a la liberación de diferentes compuestos orgánicos de las plantas hacia el suelo, denominados comúnmente fotosintatos o exudados, los cuales contienen concentraciones importantes de aminoácidos, nucleótidos, ácidos grasos, orgánicos, fenólicos, azúcares y vitaminas que son utilizados por los microorganismos como fuente de nutrientes para su crecimiento^{48,49}. El “efecto rizosférico” implica la capacidad de los exudados, para actuar como quimioatrayentes de las comunidades microbianas del suelo⁵⁰. Un ejemplo del efecto rizosférico se encuentra al comparar las densidades bacterianas: La densidad microbiana en la rizósfera alcanza concentraciones del orden de 10^{10} o 10^{12} UFC/g de suelo, mientras que las concentraciones bacterianas en regiones del suelo que están alejados del sistema radicular de las plantas presentan concentraciones menores a 10^8 UFC/g de suelo⁴⁸.

Una vez establecido el contacto con la superficie de la raíz, los microorganismos rizosféricos forman microcolonias, y dependiendo del tipo de microorganismo, permanecerán en la superficie o progresarán iniciando el proceso de colonización endofítica⁴⁶. Existen numerosos reportes que demuestran que las bacterias responden a los exudados de las plantas a través de la expresión de diversos genes, tales como aquellos asociados con la síntesis de Exopolisacaridos (EPS) para la

formación de biofilm^{51,52}. El biofilm formado sobre las superficies vegetales, protegen a las comunidades microbianas de factores adversos del medio ambiente⁵³. Por ejemplo, *Bacillus subtilis* es atraído por ácido L-málico secretado por *Arabidopsis thaliana*, y la formación de biofilm es activada por este compuesto en un proceso dependiente de los mismos genes que son requeridos para la formación de biofilm *in vitro*^{51,54}. *Azospirillum brasilense*, una BPCV que normalmente coloniza y promueve el crecimiento de gramíneas como el trigo y el maíz, tiene la capacidad de colonizar el rizoplaneo formando biofilm^{55,56}. Timmusk *et al.* (2005)⁵⁷ han reportado la formación de biofilm en raíces de *Arabidopsis thaliana* y cebada por parte de *Paenibacillus polymyxa*, demostrando mediante la utilización de una cepa marcada con la proteína GFP y técnicas microscópicas el patrón de colonización generado por ésta bacteria. En síntesis, se dispone de varias evidencias indicando un rol importante de los EPS y el biofilm en el proceso de las etapas tempranas de la interacción planta- BPCV.

Endosfera se refiere a la colonización de los tejidos internos de la planta por parte de las bacterias endofitas y se definen como aquellas bacterias que se pueden aislar de los tejidos vegetales con desinfección superficial, y no causan daños visibles a la planta. Si bien esta definición no incluye bacterias endofíticas no cultivables, es una definición práctica basada en las limitaciones experimentales⁵⁸. La mayor parte de los microorganismos endofitos provienen o son reclutados de la comunidad del ambiente rizosférico, por lo tanto, deben ser eficientes colonizadores de la rizósfera y/o rizoplaneo^{47,59}. Una colonización endofítica exitosa involucra a un huésped compatible. Se postula además que los endofitos representan a miembros especializados de los colonizadores del rizoplaneo: existe una selección por parte de la planta sobre las bacterias más adaptadas a la vida endofítica siendo éstas reclutadas de un gran pool de bacterias rizosférica y que eventos estocásticos, ambientales y factores que dependen de las bacterias conducen a que éstas puedan colonizar los tejidos internos⁶⁰. En

general, no se conoce si las bacterias endófitas necesitan alcanzar un tejido u órgano específico para el desempeño adecuado de sus funciones. En cuanto a la localización en la planta, si bien generalmente el mayor número de bacterias endófitas se encuentra en las raíces, también se ha reportado colonización en tallos, semillas, hojas, frutos, tubérculos, órganos reproductivos y en el interior de nódulos ^{42,46,61-62}.

El ingreso de las bacterias endófitas desde el rizoplasma hacia el tejido cortical de la raíz puede implicar tanto mecanismos pasivos como activos ⁵⁹ y diferentes vías de ingreso ^{46,50,63}. El ingreso pasivo puede tener lugar por grietas naturales presentes en las zonas de emergencia de las raíces laterales (a través de la lámina media de la epidermis), como así también por la base de los pelos radicales y en la zona de crecimiento del ápice de la raíz o las generadas por otros microorganismos deletéreos ^{11,64-65}. Varios trabajos reportan como sitio de entrada de las bacterias endófitas la colonización por los pelos radicales ⁶⁶. Otros sitios comúnmente usados por los endófitos para ingresar a las plantas son las estomas, las lenticelas, y las radículas. Los mecanismos activos por los que las bacterias endófitas son capaces de ingresar a los tejidos de las plantas implican la expresión de enzimas líticas que degradan la pared celular vegetal para luego continuar la colonización en el interior de los tejidos vegetales ³⁵. Estas enzimas tales como las pectinasas y celulasas favorecen la formación de grietas o lastimaduras en la rizodermis por donde ingresan los microorganismos, la actividad enzimática parece también mediar el pasaje a través de la endodermis permitiendo la penetración al periciclo y los vasos xilemáticos ^{59,67}. La capacidad de degradar pectinas el mayor constituyente de la pared primaria de las células vegetales y de la lámina media, es una característica de muchas bacterias asociadas a plantas, incluyendo bacterias patógenas de las mismas. A diferencia de las bacterias endófitas, los microorganismos patógenos producen lesiones graves en los tejidos de las plantas que colonizan.

También se sugiere que la producción de enzimas celulíticas facilitarían la digestión de la pared celular

para que sea posible una diseminación vertical, como es el caso de *Azoarcus sp.* BH72 ⁶⁸. Esta bacteria no utilizaría las celulasas para crecer ya que no se registra crecimiento con carboximetilcelulosa (CMC) como única fuente de carbono y energía (FCE) y se postula que su rol sería permitir la invasión de los tejidos en el proceso de colonización de la raíz. *Azoarcus sp.*, no secreta sus enzimas celulíticas, sino que éstas están asociadas a la superficie celular y se postula que de esta manera podrían mediar una digestión más localizada de la pared celular de las plantas y menos agresiva en comparación con los organismos fitopatógenos. Hurek et al (1994) ⁶⁹ reportaron que *Azoarcus sp.*, tiene la capacidad de ingresar a los espacios intercelulares de raíces de gramíneas y, una vez allí, aumentar la densidad celular y moverse entre los tejidos vasculares centrales de las plantas hasta llegar a los tejidos aéreos, como lo son los tallos y las hojas.

CONCLUSIONES

Como se puede ver las BPCV son bacterias con mucho potencial para la producción agrícola amigable con el medio ambiente. Para ello se debe utilizar los microorganismos adecuados para cada cultivo y así tener éxito en la colonización de los tejidos vegetales y por ende, un efecto de promoción de crecimiento en los cultivos que se inoculen con este tipo de bacterias.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas Argentina por la financiación de la beca y al IBBM- Instituto De Biotecnología Y Biología Molecular.

REFERENCIAS

1. Quispel, A. A search for signals in endophytic microorganisms. *Molecular signals in plant-microbe communications* 471–490 (1992).
2. Albino, U. *et al.* High diversity of diazotrophic bacteria associated with the

- carnivorous plant *Drosera villosa* var. *villosa* growing in oligotrophic habitats in Brazil. *Plant Soil* 287, 199–207 (2006).
3. Chowdhury, S. P., Schmid, M., Hartmann, A. & Tripathi, A. K. Identification of diazotrophs in the culturable bacterial community associated with roots of *Lasiurus indicus*, a perennial grass of Thar Desert, India. *Microb. Ecol.* 54, 82–90 (2007).
 4. Sajjad Mirza, M. *et al.* Isolation, partial characterization, and the effect of plant growth-promoting bacteria (PGPB) on micro-propagated sugarcane in vitro. *Plant Soil* 237, 47–54 (2001).
 5. Muthukumrasamy, R. Diazotrophic associations in sugarcane cultivation in South India. 76, 171–178 (1999).
 6. Deaker, R. & Kennedy, I. R. Improved potential for nitrogen fixation in *Azospirillum brasilense* Sp7-S associated with wheat *nifH* expression as a function of oxygen pressure. *Acta Biotechnol.* 21, 3–17 (2001).
 7. Díaz Vargas, P.; Ferrera Cerrato, R.; Almaraz Suárez; Alcántar González, G. Inoculación de bacterias promotoras de crecimiento en lechuga. *Terra Latinoam.* 19, (2001).
 8. Vargas, C. *et al.* Signaling Pathways Mediating the Association between Sugarcane and Endophytic Diazotrophic Bacteria: A Genomic Approach. *Symbiosis* 35, 159–180 (2003).
 9. Sevilla, M., Kennedy, C. & Triplett, E. Genetic analysis of nitrogen fixation and plant-growth stimulating properties of *Acetobacter diazotrophicus*, an endophyte of sugarcane. in *Prokaryotic nitrogen fixation: a model system for the analysis of a biological process.* 737–760 (2000).
 10. Sun, L. *et al.* Endophytic bacterial diversity in rice (*Oryza sativa* L.) roots estimated by 16S rDNA sequence analysis. *Microb. Ecol.* 55, 415–24 (2008).
 11. Hurek, T. & Reinhold-Hurek, B. *Azoarcus* sp. strain BH72 as a model for nitrogen-fixing grass endophytes. *J. Biotechnol.* 106, 169–178 (2003).
 12. James, E. K. Nitrogen fixation in endophytic and associative symbiosis. *F. Crop. Res.* 65, 197–209 (2000).
 13. Reis, V. M. *et al.* *Burkholderia tropica* sp. nov., a novel nitrogen-fixing, plant-associated bacterium. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 54, 2155–2162 (2004).
 14. Dixon, R. & Kahn, D. Genetic regulation of biological nitrogen fixation. *Nature Reviews Microbiology* 2, 621–631 (2004).
 15. Igual, J. M., Valverde, A., Cervantes, E. & Velázquez, E. Phosphate-solubilizing bacteria as inoculants for agriculture: use of updated molecular techniques in their study. *Agronomie* 21, 561–568 (2001).
 16. Rodríguez, H. & Fraga, R. Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. *Biotechnol. Adv.* 17, 319–339 (1999).
 17. Behera, B. C. *et al.* Phosphate solubilization and acid phosphatase activity of *Serratia* sp. isolated from mangrove soil of Mahanadi river delta, Odisha, India. *J. Genet. Eng. Biotechnol.* 15, 169–178 (2017).
 18. Yadav, C. & Pandey, S. Isolation and Characterization of Phosphate Solubilizing Bacteria from Agriculture Soil of Jaipur, Rajasthan. *Int. J. Curr. Trends Sci. Technol.* 8, 20180–20191 (2018).
 19. Javid, M. G. *et al.* The role of phytohormones in alleviating salt stress in crop plants. *AJCS* 5, 726–734 (2011).
 20. Li, J., Ovakim, D. H., Charles, T. C. & Glick, B. R. An ACC Deaminase Minus Mutant of *Enterobacter cloacae* UW4No Longer Promotes Root Elongation. *Curr. Microbiol.* 41, 101–105 (2000).
 21. Collavino, M. M., Sansberro, P. A., Mroginski, L. A. & Aguilar, O. M. Comparison of in vitro solubilization activity of diverse phosphate-solubilizing bacteria native to acid soil and their ability to promote *Phaseolus vulgaris* growth. *Biol. Fertil. Soils* 46, 727–738 (2010).
 22. Cassán, F. & Diaz-Zorita, M. *Azospirillum* sp.

- in current agriculture: From the laboratory to the field. *Soil Biology and Biochemistry* 103, 117–130 (2016).
23. Shu, K., Liu, X.-D., Xie, Q. & He, Z.-H. Two Faces of One Seed: Hormonal Regulation of Dormancy and Germination. *Mol. Plant* 9, 34–45 (2016).
 24. Liu, X. *et al.* Auxin controls seed dormancy through stimulation of abscisic acid signaling by inducing ARF-mediated ABI3 activation in Arabidopsis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 110, 15485–90 (2013).
 25. Aeron, A., Kumar, S., Pandey, P. & Maheshwari, D. K. Emerging Role of Plant Growth Promoting Rhizobacteria in Agrobiolology. in *Bacteria in Agrobiolology: Crop Ecosystems* 1–36 (Springer Berlin Heidelberg, 2011). doi:10.1007/978-3-642-18357-7_1
 26. Lavenus, J. *et al.* Lateral root development in Arabidopsis: fifty shades of auxin. *Trends Plant Sci.* 18, 450–458 (2013).
 27. Gutierrez-Manero, F. J. *et al.* The plant-growth-promoting rhizobacteria *Bacillus pumilus* and *Bacillus licheniformis* produce high amounts of physiologically active gibberellins. *Physiol. Plant.* 111, 206–211 (2001).
 28. Persello-Cartieaux, F. *et al.* Utilization of mutants to analyze the interaction between Arabidopsis thaliana and its naturally root-associated Pseudomonas. *Planta* 212, 190–198 (2001).
 29. Maheshwari, D. K., Dheeman, S. & Agarwal, M. Phytohormone-Producing BPCV for Sustainable Agriculture. in 159–182 (Springer, Cham, 2015). doi:10.1007/978-3-319-24654-3_7
 30. Santner, A. & Estelle, M. Recent advances and emerging trends in plant hormone signalling. *Nature* 459, 1071–1078 (2009).
 31. Singh, N., Singh, G., Aggarwal, N. & Khanna, V. Yield enhancement and phosphorus economy in lentil (*Lens culinaris* Medikus) with integrated use of phosphorus, *Rhizobium* and plant growth promoting rhizobacteria. *J. Plant Nutr.* 41, 737–748 (2018).
 32. Glick, B. R. Using soil bacteria to facilitate phytoremediation. *Biotechnol. Adv.* 28, 367–374 (2010).
 33. Lugtenberg, B. & Kamilova, F. Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annu. Rev. Microbiol.* 63, 541–56 (2009).
 34. Reinhold-Hurek, B. & Hurek, T. Living inside plants: Bacterial endophytes. *Current Opinion in Plant Biology* 14, 435–443 (2011).
 35. Glick, B. R. Plant Growth-Promoting Bacteria: Mechanisms and Applications. *Scientifica (Cairo)*. 2012, 1–15 (2012).
 36. Zhang, S., Reddy, M. S. & Kloepper, J. W. Tobacco growth enhancement and blue mold disease protection by rhizobacteria: Relationship between plant growth promotion and systemic disease protection by BPCV strain 90-166. *Plant Soil* 262, 277–288 (2004).
 37. Bhattacharyya, P. N. & Jha, D. K. Plant growth-promoting rhizobacteria (BPCV): emergence in agriculture. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 28, 1327–1350 (2012).
 38. Fernando, W. G. D., Nakkeeran, S. & Zhang, Y. Biosynthesis of Antibiotics by BPCV and its Relation in Biocontrol of Plant Diseases. in *BPCV: Biocontrol and Biofertilization* 67–109 (Springer-Verlag, 2005). doi:10.1007/1-4020-4152-7_3
 39. Saha, R., Saha, N., Donofrio, R. S. & Bestervelt, L. L. Microbial siderophores: a mini review. *J. Basic Microbiol.* 53, 303–317 (2013).
 40. Compant, S. *et al.* Endophytic Colonization of *Vitis vinifera* L. by Plant Growth-Promoting Bacterium *Burkholderia* sp. Strain PsJN. *Appl. Environ. Microbiol.* 71, 1685–1693 (2005).
 41. Chaiharn, M., Chunhaleuchanon, S., Kozo, A. & Lumyong, S. Screening of rhizobacteria for their plant growth promoting activities. *Kmitl sci. Tech. J* 8,
 42. Dutta, S., Mishra, A. K. & Dileep Kumar, B. S.

- Induction of systemic resistance against fusarial wilt in pigeon pea through interaction of plant growth promoting rhizobacteria and rhizobia. *Soil Biol. Biochem.* 40, 452–461 (2008).
43. Andrews, J. H. Biological control in the phyllosphere: Realistic goal or false hope? *Can. J. Plant Pathol.* 12, 300–307 (1990).
 44. Yang, C. H., Crowley, D. E., Borneman, J. & Keen, N. T. Microbial phyllosphere populations are more complex than previously realized. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 98, 3889–94 (2001).
 45. Beattie, G. A. & Lindow, S. E. The Secret Life of Foliar Bacterial Pathogens on Leaves. *Annu. Rev. Phytopathol.* 33, 145–172 (1995).
 46. Hallmann, J., Quadt-Hallmann, A., Miller, W. G., Sikora, R. A. & Lindow, S. E. Endophytic Colonization of Plants by the Biocontrol Agent *Rhizobium etli* G12 in Relation to *Meloidogyne incognita* Infection. *Phytopathology* 91, 415–422 (2001).
 47. Philippot, L., Raaijmakers, J. M., Lemanceau, P. & Van Der Putten, W. H. Going back to the roots: The microbial ecology of the rhizosphere. *Nature Reviews Microbiology* 11, 789–799 (2013).
 48. Uren, N. C. Types, Amounts, and Possible Functions of Compounds released into the Rhizosphere by Soil- Grown Plants. in *The Rhizosphere: Biochemistry and Organic Substances at the Soil-Plant Interface* 1–21 (2007).
doi:doi:10.1201/9781420005585.ch1
 49. Prashar, P., Kapoor, N. & Sachdeva, S. Rhizosphere: Its structure, bacterial diversity and significance. *Reviews in Environmental Science and Biotechnology* 13, 63–77 (2014).
 50. Hardoim, P. R., van Overbeek, L. S. & Elsas, J. D. van. Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth. *Trends Microbiol.* 16, 463–471 (2008).
 51. Rudrappa, T., Biedrzycki, M. L. & Bais, H. P. Causes and consequences of plant-associated biofilms. *FEMS Microbiology Ecology* 64, 153–166 (2008).
 52. Meneses, C. H. S. G., Rouws, L. F. M., Simoes-Araujo, J. L., Vidal, M. S. & Baldani, J. I. Exopolysaccharide production is required for biofilm formation and plant colonization by the nitrogen-fixing endophyte *Gluconacetobacter diazotrophicus*. *Mol. Plant. Microbe. Interact.* 24, 1448–58 (2011).
 53. Fuqua, C., Parsek, M. R. & Greenberg, E. P. Regulation of Gene Expression by Cell-to-Cell Communication: Acyl-Homoserine Lactone Quorum Sensing. *Annu. Rev. Genet.* 35, 439–468 (2001).
 54. Beauregard, P. B., Chai, Y., Vlamakis, H., Losick, R. & Kolter, R. *Bacillus subtilis* biofilm induction by plant polysaccharides. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, E1621–E1630 (2013).
 55. Assmus, B. *et al.* In situ localization of *Azospirillum brasilense* in the rhizosphere of wheat with fluorescently labeled, rRNA-targeted oligonucleotide probes and scanning confocal laser microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.* 61, 1013–1019 (1995).
 56. Ramey, B. E., Koutsoudis, M., Bodman, S. B. Von & Fuqua, C. Biofilm formation in plant-microbe associations. *Current Opinion in Microbiology* 7, 602–609 (2004).
 57. Timmusk, S., Grantcharova, N. & Wagner, E. G. H. *Paenibacillus polymyxa* invades plant roots and forms biofilms. *Appl. Environ. Microbiol.* 71, 7292–7300 (2005).
 58. Hallmann, J., Quadt-Hallmann, A., Mahaffee, W. F. & Kloepper, J. W. Bacterial endophytes in agricultural crops. *Can. J. Microbiol.* 43, 895–914 (1997).
 59. Compant, S., Clément, C. & Sessitsch, A. Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: Their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 669–678 (2010).
 60. Sessitsch, a *et al.* Functional characteristics of an endophyte community colonizing rice roots as revealed by metagenomic analysis. *Mol. Plant. Microbe. Interact.* 25, 28–36

- (2012).
61. Lau, C. H.-F., van Engelen, K., Gordon, S., Renaud, J. & Topp, E. Novel Antibiotic Resistance Determinants From Agricultural Soil Exposed To Antibiotics Widely Used In Human Medicine And Animal Farming. *Appl. Environ. Microbiol.* 83, e00989-17 (2017).
 62. Ahmad, I., Pichtel, J. & Hayat, S. *Plant-Bacteria Interactions: Strategies and Techniques to Promote Plant Growth*. *Plant-Bacteria Interactions: Strategies and Techniques to Promote Plant Growth* (2008). doi:10.1002/9783527621989
 63. James, E. K. *et al.* Infection and colonization of rice seedlings by the plant growth-promoting bacterium *Herbaspirillum seropedicae* Z67. *Mol. Plant. Microbe Interact.* 15, 894–906 (2002).
 64. Carvalho, T. L. G., Balsemao-Pires, E., Saraiva, R. M., Ferreira, P. C. G. & Hemerly, A. S. Nitrogen signalling in plant interactions with associative and endophytic diazotrophic bacteria. *J. Exp. Bot.* 65, 5631–5642 (2014).
 65. Egener, T., Hurek, T. & Reinhold-Hurek, B. Use of green fluorescent protein to detect expression of nif genes of *Azoarcus* sp. BH72, a grass-associated diazotroph, on rice roots. *Mol. Plant. Microbe Interact.* 11, 71–5 (1998).
 66. Prieto, P. *et al.* Root Hairs Play a Key Role in the Endophytic Colonization of Olive Roots by *Pseudomonas* spp. with Biocontrol Activity. *Microb. Ecol.* 62, 435–445 (2011).
 67. Reinhold-Hurek, B., Maes, T., Gemmer, S., Van Montagu, M. & Hurek, T. An endoglucanase is involved in infection of rice roots by the not-cellulose-metabolizing endophyte *Azoarcus* sp. strain BH72. *Mol. Plant. Microbe Interact.* 19, 181–188 (2006).
 68. Hibbing, M. E., Fuqua, C., Parsek, M. R. & Peterson, S. B. Bacterial competition: surviving and thriving in the microbial jungle. *Nat. Rev. Microbiol.* 8, 15–25 (2010).
 69. Hurek, T., Reinhold-Hurek, B., Van Montagu, M. & Kellenberger, E. Root colonization and systemic spreading of *Azoarcus* sp. strain BH72 in grasses. *J. Bacteriol.* 176, 1913–1923 (1994).