

# 4

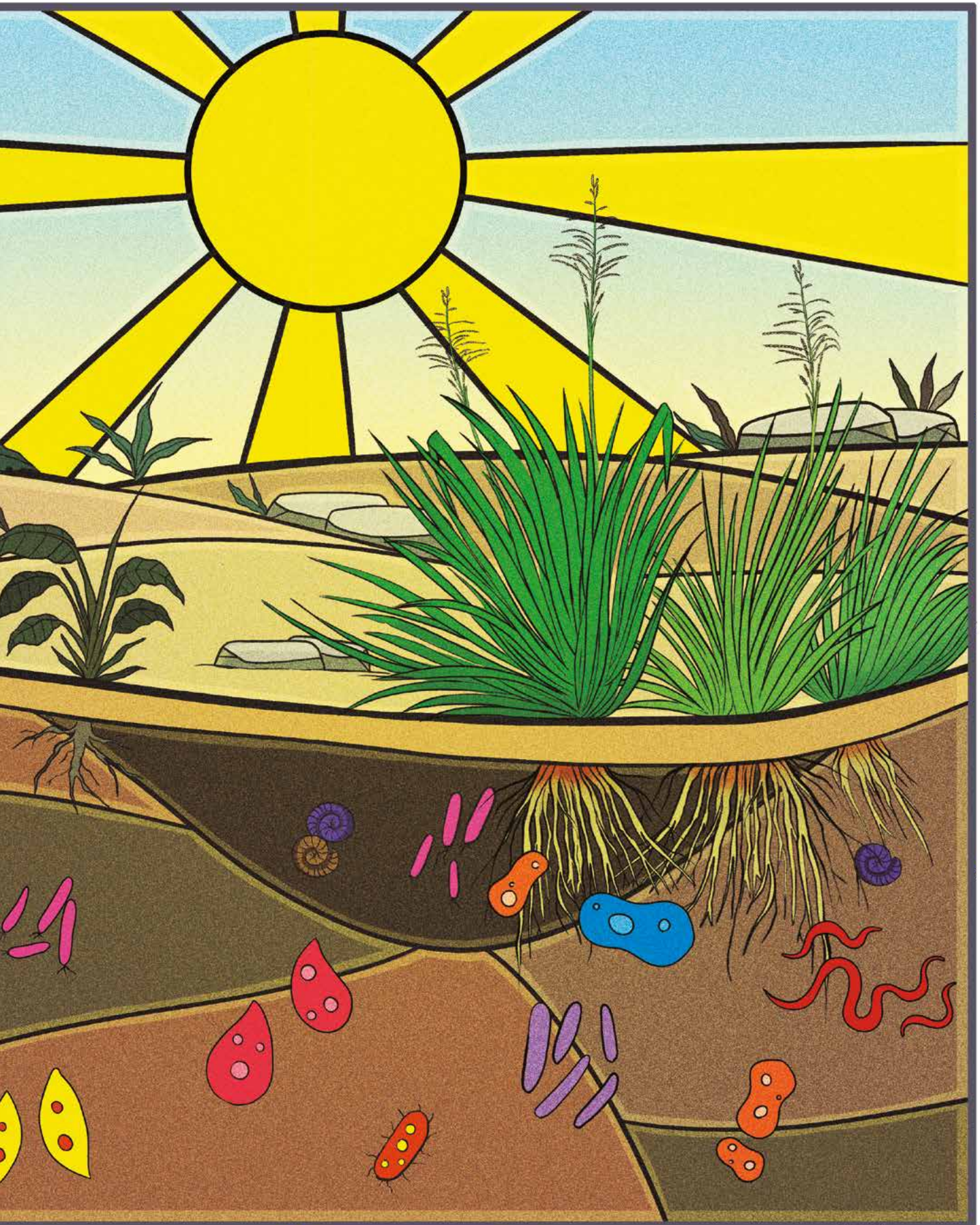
## Aplicación de bacterias promotoras del crecimiento vegetal en la mitigación de estreses

Andrés Eduardo Moreno Galván<sup>1</sup>  
Sandra Lucía Cortés Patiño<sup>1</sup>  
Jonathan Alberto Mendoza Labrador<sup>1</sup>  
Carlos José Bécquer Granados<sup>2</sup>

---

1. Sistemas Agropecuarios Sostenibles. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria – AGROSAVIA. Centro de Investigación Tibaitatá. Cundinamarca. Colombia.  
2. Instituto de Investigación de Pastos y Forrajes de Sancti Spiritus. Cuba.





# Introducción

*Quizás uno de los grandes desafíos a los que nos enfrentamos actualmente son los continuos, múltiples y simultáneos cambios ambientales causados por el cambio climático.*

Estos afectan y generan impactos negativos sobre patrones de biodiversidad y servicios ecosistémicos (sostenimiento y aprovisionamiento) que influyen sobre la productividad agrícola y, por ende, la seguridad alimentaria (Urban et al., 2016). Dicha productividad y el crecimiento de las plantas (de una gran diversidad de cultivos agronómicos) están restringidos intermitentemente por diversos factores ambientales que generan un gran número de estreses de tipo abiótico. Dentro de estos, se encuentran la salinidad, la toxicidad por la acumulación de metales pesados, las temperaturas extremas (altas y bajas) y el déficit hídrico provocado por las sequías (Aroca, 2012).

De todos estos tipos de estreses abióticos, los que más afectan la producción agrícola a nivel mundial son el déficit hídrico causado por las sequías y la salinidad en los suelos (Kole et al., 2010; Shrivastava & Kumar, 2015). La sequía disminuye el potencial hídrico del suelo, afectando la absorción de agua por parte del sistema radical de las plantas, lo que causa un estrés oxidativo e incrementa la síntesis de especies reactivas de oxígeno (ROS, por sus siglas en inglés: *reactive oxygen species*), que generan daños irreparables en las células vegetales (Vurukonda et al., 2016). De igual manera, esta condición de estrés implica daños en los procesos metabólicos que afectan la fotosíntesis y la asimilación y absorción de nutrientes, lo que produce efectos nocivos sobre el crecimiento y la productividad de los cultivos (Osakabe et al., 2014). Por estas razones, las sequías han ocasionado reducciones significativas en los rendimientos de cultivos como trigo, arroz, maíz y cebada (Miransari, 2014), y se espera que cause graves problemas de crecimiento en las plantas al afectar más del 50% de las tierras cultivables para 2050 (Kasim et al., 2013).

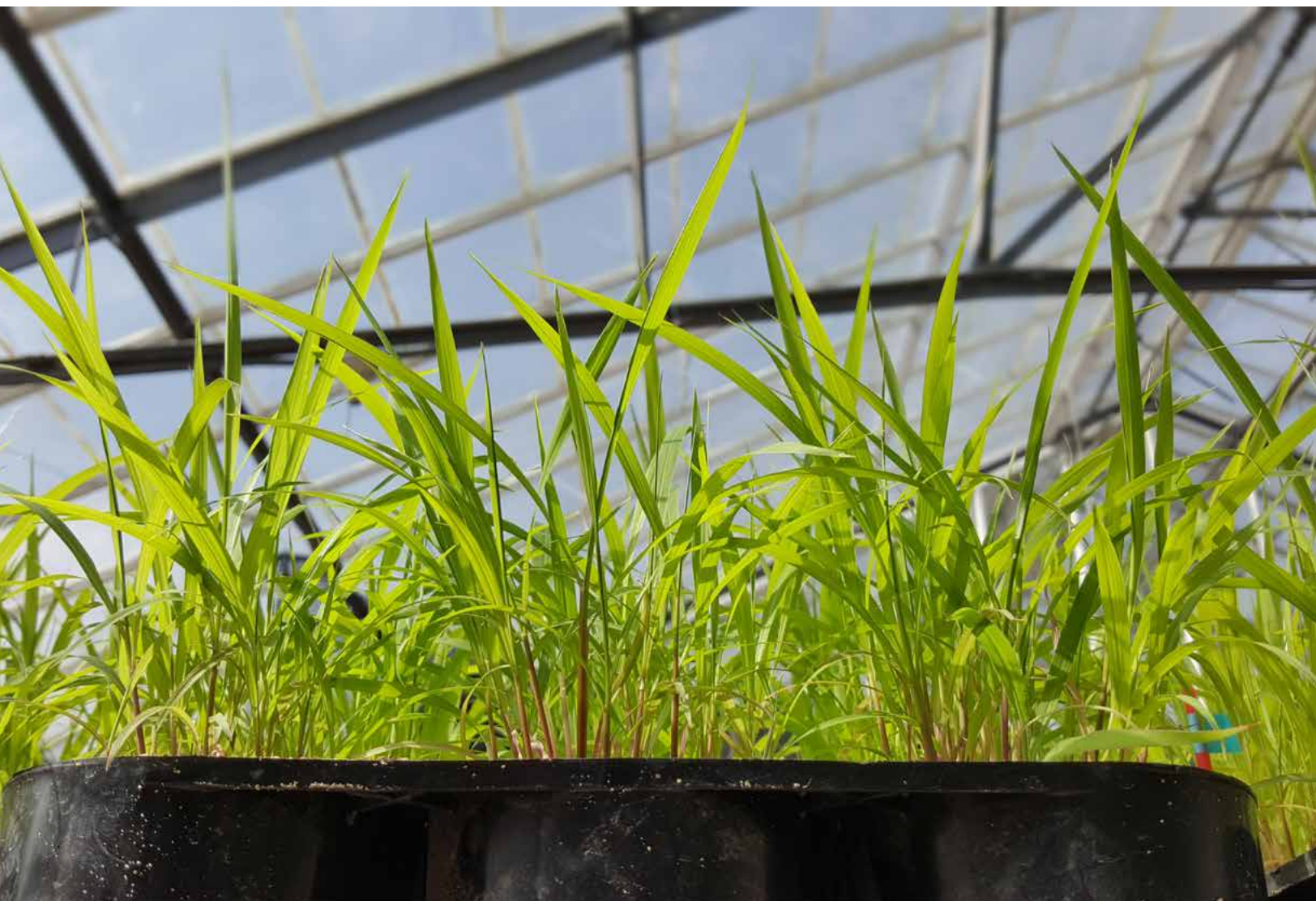
Entre tanto, la salinidad crea un estrés osmótico, que puede considerarse como una sequía fisiológica; sin embargo, una acumulación de sales más alta puede causar una toxicidad iónica que induce una senescencia de las hojas (Munns & Tester, 2008). La sequía y la salinidad producen efectos nocivos intracelulares y fisiológicos similares que causan la desaparición de la planta (Gill y Tuteja, 2010). Asimismo, la salinidad ha convertido tierras agronómicamente útiles en tierras improductivas, con una afectación del 20% a nivel mundial (Liu et al., 2020).

En la última década, la contaminación por metales pesados ha aumentado rápidamente y ha causado serios problemas ambientales, principalmente como consecuencia de la industrialización, la minería y la agricultura intensiva con el uso excesivo de fungicidas y herbicidas (Etesami & Maheshwari, 2018; Kong & Glick, 2017). Por estas actividades antropogénicas, el suelo se ha convertido en un depósito de altas concentraciones de una serie de metales pesados (Cd, Cu, Cr, Fe, Ni, Pb,

Zn) que pueden causar toxicidad en diversos cultivos, como trigo, maíz y arroz, entre otros, afectando su crecimiento (producción y germinación de semillas, desarrollo radical y producción de biomasa), fisiología (relación del agua, pigmentación y proceso de fotosíntesis) y metabolismo (ROS, peroxidación lipídica y degradación de proteínas) (Ahmad et al., 2019).

Una de las estrategias que se han adoptado en los últimos años para mejorar el crecimiento y rendimiento de las plantas en situaciones ambientales adversas es la utilización de microorganismos benéficos, como las bacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPB) (Vurukonda et al., 2016). Se ha demostrado en varios estudios que las PGPB son capaces de mejorar la respuesta de la planta ante diversas condiciones de estrés abiótico (Etesami & Maheshwari, 2018; Grover et al., 2011; Rojas-Tapias et al., 2012). Por ejemplo, se ha demostrado que PGPB de los géneros *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Flavobacterium*, *Azospirillum*, *Chryseobacterium*, *Achromobacter*, *Sinorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Aeromonas* y *Acetobacter* pueden generar mecanismos que inducen la tolerancia a estreses abióticos

como la salinidad y la sequía, así como aumentar la supervivencia de las plantas en condiciones de toxicidad por metales pesados (Etesami & Maheshwari, 2018; Kavamura et al., 2013; Khanna et al., 2019). Algunos de los mecanismos que promueven la tolerancia al estrés abiótico generada por las PGPB en las plantas incluyen la producción de fitohormonas, la producción de compuestos volátiles, la actividad Acc desaminasa, la acumulación de osmolitos compatibles, la producción de exopolisacáridos (EPS), la actividad enzimática antioxidante, la solubilización de fósforo, la producción de ácidos orgánicos, la producción de sideróforos, la producción de polímeros extracelulares, la reducción en la toma de metales pesados por parte de la planta, la inducción de genes de resistencia a metales pesados y la fijación biológica de nitrógeno (Etesami & Maheshwari, 2018; Yang et al., 2009). Recientemente, estudios bioquímicos, fisiológicos y moleculares de interacciones planta-microorganismo han revelado la existencia de respuestas de las plantas ante el estrés, inducidas por los microorganismos, que podrían activar su sistema de tolerancia inducido (STI) contra los estreses de tipo abiótico (Sangiorgio et al., 2020).



# Principales respuestas de las plantas a estreses abióticos

*Algunos de los mecanismos de respuesta de las plantas a estreses abióticos son compartidos debido a que diversos estreses pueden generar efectos similares.*

## Ajuste osmótico

Para mantener su crecimiento normal, las plantas deben reajustarse al incremento externo en la osmolaridad (Shabala, 2017). Esto puede realizarse al acumular una variedad de moléculas en el citoplasma para contrarrestar la presión osmótica externa. Esta acumulación puede suceder de tres formas.

- 1 Las plantas pueden acumular una gran cantidad de osmolitos orgánicos (o “solutos compatibles”) al incrementar su toma del medio externo; estos solutos pueden ser azúcares, polioles, aminoácidos o compuestos cuaternarios de amonio (Hasegawa et al., 2000).
- 2 Las plantas pueden sintetizar solutos compatibles *de novo*, principalmente glicina-betaína, prolina y polioles (Khan, Tanveer et al., 2020).
- 3 Las plantas pueden utilizar osmolitos inorgánicos y aumentar la acumulación de  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Cl}^-$  y  $\text{K}^+$  (Shabala & Shabala, 2011). Con respecto a este último proceso, cabe resaltar que los iones  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$  pueden generar interrupciones en el metabolismo, por lo que la acumulación de  $\text{Na}^+$  en las vacuolas para ajustar la presión osmótica es esencial. Este proceso es energéticamente menos costoso que la síntesis de compuestos orgánicos (Shabala, 2017).



## Respuesta antioxidante

La acumulación de ROS genera efectos negativos en las células debido a la capacidad de estas especies de causar peroxidación lipídica en las membranas celulares, daño en el ADN, desnaturalización de proteínas, oxidación de carbohidratos, descomposición de pigmentos y desbalance en la actividad enzimática (Das & Roychoudhury, 2014). En la fotosíntesis, una limitación en la disponibilidad de  $\text{CO}_2$  debido al cierre de estomas tiene como consecuencia la formación del anión superóxido ( $\text{O}_2^-$ ) en el fotosistema I (PSI, por sus siglas en inglés) (Mehler, 1951), que puede convertirse en el radical hidroxilo ( $\text{OH}\cdot$ ) —una especie extremadamente reactiva— mediante la reacción de Fenton/Haber-Weiss (Hossain & Dietz, 2016). Además, una insuficiente capacidad de disipar la energía absorbida por las hojas genera la producción de oxígeno singlete en el fotosistema II (PSII, por sus siglas en inglés) (Das & Roychoudhury, 2014). La generación de ROS se presenta en otros sitios diferentes a los cloroplastos, como el peroxisoma, debido al incremento en la fotorrespiración, que es el responsable del 70% del peróxido de hidrógeno ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) producido bajo estrés osmótico (Noctor et al., 2014); el apoplasto, siendo las peroxidases y las amino-oxidases de la pared celular una importante fuente de estas especies en condiciones de estrés (Hossain & Dietz, 2016), y la membrana plasmática, debido a la actividad de la enzima NADPH oxidasa (Shabala, 2017).

Como respuesta al estrés, las plantas producen ROS en exceso, y el resultado es un desbalance en la oxidación, que conlleva daños a nivel celular y metabólico, seguido de una eventual muerte celular (Hossain & Dietz, 2016).

La regulación en los niveles de estas especies se debe principalmente a la actividad antioxidante enzimática y no enzimática, que disminuye el estrés oxidativo (Numan et al., 2018). La maquinaria enzimática se puede dividir principalmente en dos grupos. El primero son las enzimas enfocadas en la detoxificación de ROS, la cual es llevada a cabo por algunas enzimas, como superóxido dismutasa (SOD), catalasa (CAT) y guaiacol peroxidases (GPX), que transforman estas ROS en moléculas menos tóxicas, como  $\text{H}_2\text{O}_2$  y agua, algunas de las cuales, como las POX, emplean sustratos de alto poder reductor (ácido ascórbico [AA] y glutatión reducido [GSH]) para llevar a cabo su función. El otro grupo son las enzimas encargadas de restaurar el poder reductor de estas moléculas luego de ser usadas, y entre ellas encontramos las enzimas glutatión reductasa (GR), dehidroascorbato reductasa (DHAR) y monodehidroascorbato reductasa (MDHAR) (Anwar Hossain et al., 2014; Das & Roychoudhury, 2014; Hossain & Dietz, 2016; Joshi & Chinnusamy, 2014; Noctor et al., 2016; Noctor et al., 2018).

Los principales antioxidantes no enzimáticos son AA, GSH,  $\alpha$ -tocoferol, carotenoides, fenoles, flavonoides y prolina. En la tabla 4.1 se encuentra especificada la función de cada uno de estos antioxidantes enzimáticos y no enzimáticos, además de su localización intracelular.



■ **Tabla 4.1.** Funciones y localización celular de antioxidantes enzimáticos y no enzimáticos

Fuente: Das y Roychoudhury (2014)

### Antioxidantes enzimáticos

- 1 Superóxido dismutasa (SOD)**  
**Reacción catalizada:**  
 $O_2^{\cdot -} + O_2^{\cdot -} + 2H^+ \rightarrow 2H_2O_2 + O_2$   
**Localización:** Peroxisomas, mitocondria, citosol y cloroplastos
- 2 Catalasa (CAT)**  
**Reacción catalizada:**  $2H_2O_2 \rightarrow O_2 + 2H_2O$   
**Localización:** Peroxisoma y mitocondria
- 3 Ascorbato peroxidasa (APX)**  
**Reacción catalizada:**  
 $H_2O_2 + AA \rightarrow 2H_2O + DHA$   
**Localización:** Peroxisomas, mitocondria, citosol y cloroplastos
- 3 Monodehidroascorbato reductasa (MDHAR)**  
**Reacción catalizada:**  
 $2MDHA + NADH \rightarrow 2AA + NAD$   
**Localización:** Mitocondria, citoplasma y cloroplasto
- 4 Dehidroascorbato reductasa (DHAR)**  
**Reacción catalizada:**  
 $DHA + 2GSH \rightarrow AA + GSSG$   
**Localización:** Mitocondria, citoplasma y cloroplasto
- 5 Glutación reductasa (GR)**  
**Reacción catalizada:**  
 $GSSG + NADPH \rightarrow 2GSH + NADP^+$   
**Localización:** Mitocondria, citoplasma y cloroplasto
- 6 Guaiacol peroxidasa (GPX)**  
**Reacción catalizada:**  
 $H_2O_2 + DHA \rightarrow 2H_2O + GSSG$   
**Localización:** Mitocondria, citoplasma, cloroplasto y retículo endoplasmático

### Antioxidantes no enzimáticos

- 1 Ácido ascórbico (AA)**  
**Función:** Desintoxica  $H_2O_2$  vía acción de APX.  
**Localización:** Citosol, cloroplasto, mitocondria, peroxisoma, vacuola y apoplasto
- 2 Glutación reducido (GSH)**  
**Función:** Actúa como un cosustrato desintoxicante para enzimas como peroxidasas, GR y GST.  
**Localización:** Citosol, cloroplasto, mitocondria, peroxisoma, vacuola y apoplasto
- 3  $\alpha$ -tocoferol**  
**Función:** Protege contra y desintoxica de productos de la peroxidación lipídica de la membrana.  
**Localización:** Mayormente en membranas
- 3 Carotenoides**  
**Función:** Disipan el exceso de energía de los fotosistemas.  
**Localización:** Cloroplastos y otros plástidos
- 4 Flavonoides**  
**Función:** *Scavengers* directos de  $H_2O_2$ ,  $^1O_2$  y  $OH\cdot$   
**Localización:** Vacuola
- 5 Prolina**  
**Función:** *Scavenger* eficiente de  $OH\cdot$  y  $^1O_2$ ; previene daños causados por la peroxidación lipídica.  
**Localización:** Mitocondria, citosol y cloroplasto

## Regulación hormonal

Fitohormonas como el ácido abscísico (ABA), el etileno (ET), el ácido jasmónico (JA) y el ácido salicílico (SA) son importantes organizadoras de la defensa sistémica al estrés (He et al., 2018). El ABA ha sido reconocido como la hormona más importante para la respuesta al estrés abiótico, ya que no solo interactúa con las demás hormonas de crecimiento vegetal, sino que además es una importante molécula de señalización (Khan, Asaf et al., 2020). En respuesta a condiciones de estrés, los niveles de ABA se incrementan rápidamente en los tejidos vegetales, activando vías de señalización y modificando los niveles de expresión de genes asociados a la respuesta al estrés (Wani et al., 2016). Esta

señalización resulta, eventualmente, en la reducción de la transpiración y en la disminución de la expansión foliar (Wilkinson et al., 2012). Además, componentes bioquímicos del sistema de defensa al estrés pueden ser movilizados por ABA, incluyendo las proteínas de choque térmico (HSP, por sus siglas en inglés), prolina, antioxidantes no enzimáticos y enzimas antioxidantes (He et al., 2018). Esta hormona también está implicada en las modificaciones estructurales de las raíces en condiciones de estrés (Giuliani et al., 2005). Aunque el ABA tiene un papel principal en la respuesta al estrés, datos experimentales demuestran de forma inequívoca que las interacciones entre fitohormonas permiten integrar mecanismos de señalización y respuesta que ayudan a las plantas a tolerar las condiciones adversas (Wani et al., 2016).



## Producción de óxido nítrico (NO)

El óxido nítrico (NO) es una pequeña molécula volátil que está implicada en varios procesos de regulación en el crecimiento y desarrollo vegetal (Fancy et al., 2017), y es, además, una molécula de señalización de estrés (Khan, Tanveer et al., 2020; Numan et al., 2018). El NO desencadena directa e indirectamente la expresión de genes regulados por reacciones redox. Esta molécula reacciona con radicales lipídicos y previene la oxidación lipídica ejerciendo un efecto protector al eliminar el radical superóxido y formar peroxinitrito, que puede ser neutralizado por otros procesos celulares. También ayuda en la activación de enzimas antioxidantes como GR, APX y CAT (Fancy et al., 2017). La aplicación de NO en plantas en condiciones de estrés ha demostrado tener un efecto de mitigación (Siddiqui et al., 2011).

Desde hace aproximadamente una década, se planteó la hipótesis de los “múltiples mecanismos”, que considera que no se puede adjudicar el efecto promotor de crecimiento a un solo mecanismo de promoción por parte de las PGPB, sino que, en la inoculación, la combinación de mecanismos es responsable del efecto benéfico en la respuesta de las plantas (Bashan & Levany, 1990).

La inoculación con PGPB ha demostrado tener un efecto en la respuesta fisiológica y bioquímica de las plantas a estreses abióticos en diversos cultivos. Kim et al. (2012) propusieron el término *inducción de la tolerancia sistémica* (IST, por sus siglas en inglés) para referirse a los cambios físicos y químicos en plantas inducidos por la inoculación con PGPB y que resultan en un aumento en la tolerancia al estrés abiótico.

## Estrés por cambios en la temperatura

Naturalmente, la temperatura afecta tanto el crecimiento de las plantas como su desarrollo y distribución geográfica, así como la calidad y productividad de los cultivos (Ding et al., 2020). Cada planta tiene un rango propio de temperaturas óptimas, lo que implica que temperaturas adecuadas para algunas plantas resultan en efectos negativos para otras (Mahajan & Tuteja, 2005). Las plantas, como organismos, son raramente afectadas por factores individuales, y el estrés por cambios en la temperatura es usualmente acompañado por otros estreses, como déficit hídrico, salinidad y, en consecuencia, estrés oxidativo (Żróbek-Sokolnik, 2012).

Las plantas se adaptan continuamente a cambios climáticos en la temperatura mediante la optimización de su desarrollo y crecimiento, entendiendo *crecimiento* como la ganancia neta de biomasa seca, y *desarrollo*, como el incremento en número o dimensión de órganos por división o expansión celular en hojas, ramas, brotes, raíz apical, etc. (Żróbek-Sokolnik, 2012). El desarrollo de las plantas tiende a ser controlado principalmente por la temperatura, siendo menos sensible a otros factores medioambientales. Algunas de las respuestas dependientes de la temperatura son el termoperiodismo, la termomorfogénesis, la vernalización y estratificación por frío y la respuesta a temperaturas extremas (Ding et al., 2020; Żróbek-Sokolnik, 2012).

Cuando hablamos de estrés por cambios en la temperatura, debemos observar dos escenarios: el estrés por bajas temperaturas, denominado LTS (*low-temperature stress*), y el estrés por altas temperaturas, conocido como HTS (*high-temperature stress*) (Arun-Chinnappa et al., 2017).



## Estrés por bajas temperaturas (LTS)

El LTS afecta a las plantas a nivel tanto morfológico como fisiológico y celular, por lo que estas pueden exhibir efectos como acumulación de antocianinas, retraso en el crecimiento, marchitez, reducción en el tamaño de las hojas y deformidad, clorosis y hasta necrosis (Bhandari & Nayyar, 2014; Żróbek-Sokolnik, 2012). Al respecto, este fenómeno puede observarse de forma marcada en plantas de climas tropicales y subtropicales, como maíz, soya, garbanzo, arroz, algodón, tomate, berenjena, chile, banano y varios cultivos de cereales, que rápidamente expresan síntomas de daño cuando son expuestos a bajas temperaturas (Bhandari & Nayyar, 2014; Mahajan & Tuteja, 2005). El LTS afecta a las plantas mayormente en sus primeros estadios de desarrollo, principalmente el de plántula, y puede clasificarse en dos categorías: el estrés por *enfriamiento (chilling)* y el estrés por *congelamiento (freezing)* (Arun-Chinnappa et al., 2017; Bhandari & Nayyar, 2014).

El estrés por enfriamiento (*chilling*) es causado por la exposición de las plantas a bajas temperaturas (0-15 °C), lo que causa que estas sufran lesiones, pero no ocurre la formación de cristales de hielo. Los síntomas fenotípicos asociados pueden resumirse en reducción de la expansión foliar, marchitez, clorosis y, en algunos casos, necrosis del tejido (Arun-Chinnappa et al., 2017; Bhandari & Nayyar, 2014; Mahajan & Tuteja, 2005). Uno de los daños principales asociados con el enfriamiento es la pérdida de fluidez de la membrana debido al estrés oxidativo producido, el cual resulta en la producción de  $H_2O_2$  y el aumento del contenido de malondialdehído (MDA) por la peroxidación de lípidos, lo que produce fuga de electrolitos y afecta, así, la respiración y la fotosíntesis (Awasthi et al., 2015).

El estrés por congelamiento (*freezing*), por su parte, es causado por la exposición de las plantas a temperaturas bajo 0 °C, lo cual causa lesiones por la formación de cristales de hielo (Arun-Chinnappa et al., 2017; Bhandari & Nayyar, 2014). Este estrés produce pérdida de la integridad de la membrana, lo cual lleva a la fuga de solutos intracelulares y afecta, también, la integridad de organelos y la compartimentalización celular, lo que reduce la fotosíntesis, el ensamblaje de proteínas y, en general, los procesos metabólicos de manera similar a como ocurre en el enfriamiento (Mahajan & Tuteja, 2005; Żróbek-Sokolnik, 2012).

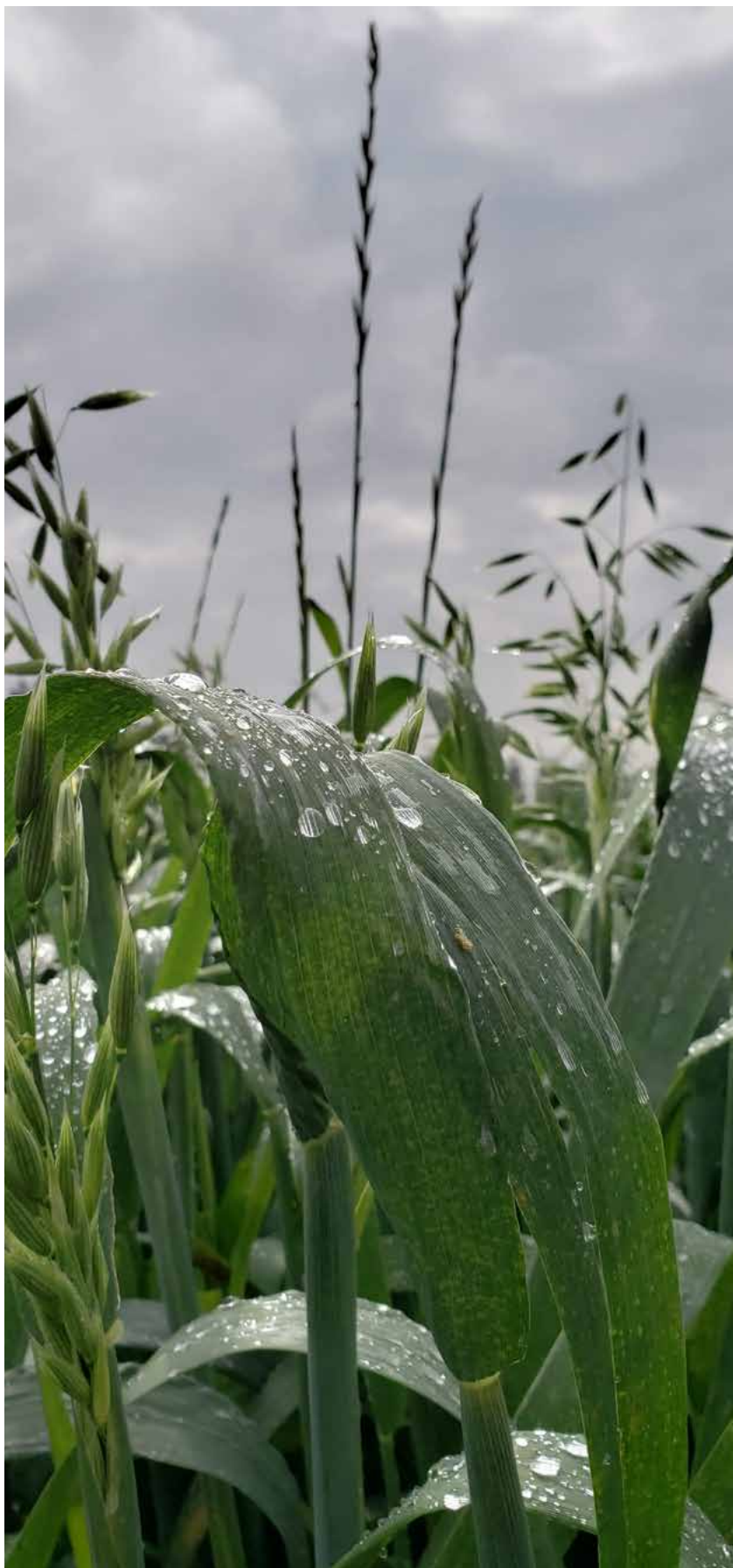
El efecto más severo asociado al congelamiento es el daño de la membrana debido a una deshidratación aguda y a la formación de cristales de hielo que le producen daño mecánico (Arun-Chinnappa et al., 2017). La membrana está constituida por dos tipos de ácidos grasos: los saturados y los insaturados. Los saturados son ricos en átomos de hidrógeno ( $-CH_2-CH_2-$ ), mientras que los insaturados presentan uno o más dobles enlaces carbono-carbono ( $-CH=CH-$ ), y es bien conocido que los ácidos saturados se solidifican más fácilmente a bajas temperaturas que los insaturados.

*Las plantas sensibles y resistentes tanto a congelamiento como enfriamiento difieren en la proporción de ácidos grasos, donde las sensibles poseen más ácidos grasos saturados mientras las resistentes más insaturados (Mahajan & Tuteja, 2005; Żróbek-Sokolnik, 2012).*

## Estrés por altas temperaturas (HTS)

El HTS afecta a las plantas en diferentes estadios del crecimiento, generando una limitación fisiológica y reduciendo, así, el crecimiento. Estas altas temperaturas pueden llevar eventualmente a la pérdida excesiva de agua, desencadenando un evento de estrés por déficit hídrico en las plantas (Awasthi et al., 2015). La iteración de este estrés entre periodos de tiempo cortos y largos puede afectar tanto la morfología como la fisiología e inducir cambios bioquímicos en las plantas, dependiendo de su estadio de desarrollo, llegando hasta la disminución del crecimiento y de la productividad (Arun-Chinnappa et al., 2017).

Varios daños a nivel fisiológico se han observado en plantas bajo elevadas temperaturas, como quemado de hojas y tallos, abscisión y senescencia de hojas, inhibición del desarrollo foliar y radicular, y daño de frutos, lo que finalmente se asocia con la disminución en la productividad (Bita & Gerats, 2013). Las altas temperaturas inducen cambios tanto en la respiración como en la fotosíntesis, lo que llega a producir daños en la clorofila y, en casos excesivos, a disminuir la concentración de pigmentos fotosintéticos, lo que finalmente acorta el ciclo de vida de la planta (Arun-Chinnappa et al., 2017; Bita & Gerats, 2013). Asimismo, el HTS afecta la salud reproductiva de los cultivos durante la floración, lo que reduce su fertilidad, ya que limita el desarrollo tanto del polen como del ovario (Arun-Chinnappa et al., 2017; Żróbek-Sokolnik, 2012).



## Estrés por déficit hídrico (sequía)

El estrés por déficit hídrico (sequía) es uno de los más comunes y con más altos impactos sobre la agricultura, debido a que genera, junto con otros estreses abióticos, disminuciones cercanas al 50 % en la productividad de diferentes cultivos de interés agroeconómico que deben suplir la creciente demanda global de alimentos (Sharma et al., 2019; Ullah et al., 2019). La deshidratación celular y el desbalance osmótico durante el déficit hídrico dan paso a los principales efectos fisiológicos asociados con la sequía, como cierre estomático, disminución de la fotosíntesis, daño a la membrana, disminución del crecimiento y desarrollo de la planta, acumulación de osmolitos y respuesta antioxidante para el control de ROS (Duca, 2015; Mahajan & Tuteja, 2005; Sharma et al., 2019).

Una de las primeras respuestas de la planta frente a la sequía es el cierre estomático, para prevenir la pérdida de agua por transpiración, proceso que es regulado principalmente por ROS, ABA y potasio. Esta respuesta impacta significativamente la fotosíntesis, debido a que disminuye la concentración de CO<sub>2</sub> intracelular y, por lo tanto, la fijación de CO<sub>2</sub> por parte de la enzima ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa (Rubisco). Esto conduce a una reducción química de varios componentes que resulta en la producción de ROS, que pueden desencadenar procesos de fotooxidación celular en diferentes niveles, incluyendo la membrana (Duca, 2015; Mahajan & Tuteja, 2005). La sequía genera deshidratación de la membrana, lo que interrumpe su estructura y desestabiliza la bicapa lipídica, y esto aumenta su porosidad. Lo anterior desencadena el desplazamiento de las proteínas alojadas en la membrana, induciendo la pérdida de integridad y selectividad, y desestabilizando la compartimentalización celular, lo que disminuye las actividades enzimáticas asociadas con la membrana (Ahmad et al., 2014; Duca, 2015).

La reducción del crecimiento vegetativo durante el estrés por sequía (en particular el crecimiento del tallo) se asocia con la reducción de la actividad quinasa dependiente de ciclina (CDK, por sus siglas en inglés: *cyclic-dependent kinase*), induciendo una reducción en la velocidad de la división celular y generando la inhibición del crecimiento (Chen & Xiong, 2012; Mahajan & Tuteja, 2005; Shrivastava & Kumar, 2015). En relación con esto, el crecimiento foliar es mucho más sensible que el radicular, debido a que la reducción de la expansión foliar (ajuste del área foliar) es un mecanismo empleado por las plantas para minimizar el área expuesta, disminuyendo así la transpiración y la pérdida de agua. De hecho, en algunos casos, el crecimiento de la raíz puede aumentar debido a que una expansión del sistema radicular facilita la extracción de agua localizada en capas más profundas del suelo (Mahajan & Tuteja, 2005).

El ajuste osmótico en respuesta a la deshidratación en las plantas se realiza reduciendo el potencial osmótico celular mediante la acumulación de solutos, dentro de los cuales encontramos compuestos como prolina, glutamato, glicina-betaína, azúcares, polioles, oligosacáridos e iones inorgánicos, como el potasio, cuya función general es ayudar a mantener el estado de hidratación celular, generando resistencia a la deshidratación celular, y esto se debe a que su característica principal es que no interfieren con los procesos metabólicos normales de la planta. La mayoría están implicados en los procesos de señalización del estrés y protección de macromoléculas y estructuras celulares contra las ROS (Sharma et al., 2019; Waśkiewicz et al., 2014).

Debido a la generación de ROS, se activan mecanismos enzimáticos y no enzimáticos para eliminar el exceso de ROS y prevenir los daños celulares. Los principales mecanismos del sistema antioxidante fueron detallados en la sección "Respuesta antioxidante".

## Estrés por salinidad

*La salinidad de los suelos es uno de los estreses abióticos que más limitan la producción agrícola a nivel mundial (Munns & Tester, 2008).*

*Aproximadamente el 7% del total de la tierra cultivable (1.000 millones de hectáreas) y el 20% de la tierra cultivable irrigada presentan niveles de estrés por salinidad (Wang et al., 2003).*

Estos porcentajes irán en aumento en los próximos años, debido a las malas prácticas de manejo de suelos y al uso indiscriminado de agroquímicos para satisfacer las necesidades nutricionales de las plantas y, de esta forma, las demandas en los rendimientos de los cultivos (Kamran et al., 2020). Como consecuencia, se estima que para 2050 más del 50% de la tierra cultivable presentará algún grado de salinización debido al aumento en la salinidad de los suelos y a los periodos de sequía en muchas regiones (Wang et al., 2003).

Los suelos salinos se definen como aquellos en los que la conductividad eléctrica del extracto de saturación (ECe) es mayor o igual a  $4 \text{ dS m}^{-1}$  (Tanji & Wallender, 2012). Dependiendo de su origen, la salinidad de los suelos puede clasificarse como primaria o secundaria. La salinidad primaria (o natural) se refiere al desarrollo de suelos salinos debido a procesos geológicos, hidrológicos y pedológicos naturales, mientras que la salinidad secundaria implica procesos antropogénicos, principalmente relacionados con métodos inadecuados de irrigación, uso de agroquímicos y procesos de deforestación y sobrepastoreo (Safdar et al., 2019). Los cationes comúnmente asociados con la salinidad son el sodio ( $\text{Na}^+$ ), el calcio ( $\text{Ca}^{+2}$ ) y el magnesio ( $\text{Mg}^{+2}$ ), y los aniones más comunes son el cloro ( $\text{Cl}^-$ ), el sulfato ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) y los carbonatos ( $\text{HCO}_3^-$ ). Sin embargo, los iones  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$  son considerados los más importantes debido a que son tóxicos para las plantas, y el  $\text{Na}^+$ , en particular, es agente dispersante, es decir, provoca el deterioro de la estructura física del suelo (Safdar et al., 2019).



## Efecto del estrés por salinidad en el crecimiento y desarrollo de las plantas

Con base en su respuesta a altas concentraciones de sales, las plantas pueden dividirse en dos grupos: plantas *halófitas* y plantas *glicófitas*. Las plantas halófitas son nativas de suelos salinos y completan su ciclo de vida en ese ambiente, mientras que las glicófitas (literalmente “plantas dulces”), por su parte, no son capaces de resistir las concentraciones de sales de la misma forma que las halófitas. Usualmente hay un umbral de concentración de sal sobre el cual las glicófitas empiezan a mostrar signos de inhibición de crecimiento, clorosis y pérdida de biomasa seca (Lazar, 2003). El efecto inhibitorio del estrés salino depende de factores como la concentración, el tiempo de exposición, la especie vegetal y la variedad, el estadio de desarrollo vegetal y las condiciones ambientales (Kamran et al., 2020). La mayoría de los cultivos son tolerantes al estrés salino durante la germinación, incluyendo algunas especies clasificadas como “susceptibles”, que son sensibles durante la emergencia y las etapas de desarrollo vegetativo tempranas, y se vuelven más tolerantes en las últimas etapas de este (Tanji & Wallender, 2012).

La presencia de altas concentraciones de sal en el suelo genera un estrés osmótico que, de la misma forma que el déficit hídrico, produce una disminución en el crecimiento foliar y, en menor medida, radical (Shabala, 2017). El efecto principal de este estrés osmótico se observa en la disminución en la tasa de emergencia y expansión de hojas, en la inactivación o disminución del desarrollo de ramificaciones laterales en plantas dicotiledóneas y en la disminución en el número de macollas en cereales (Munns & Tester, 2008). Con una exposición prolongada a altas concentraciones de sales en los suelos, el contenido de estas aumenta gradualmente, generando un estrés por toxicidad de iones. Las células de las hojas jóvenes acomodan rápidamente la sal dentro de sus vacuolas en expansión, así que las sales no inhiben directamente su crecimiento (Munns, 2002), pero el transporte continuo de las sales a las hojas viejas (que no se están expandiendo y, por lo tanto, no pueden diluir la concentración de las sales como las hojas más jóvenes) eventualmente resulta en altas concentraciones de  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$ , por lo que aumenta la tasa de senescencia en hojas viejas (Shabala, 2017). Si la tasa a la cual las hojas viejas mueren es mayor que la tasa a la cual las hojas nuevas son producidas, la capacidad fotosintética de la planta no podrá suplir los requerimientos de carbohidratos de las hojas jóvenes, lo que reduce su tasa de crecimiento (Munns & Tester, 2008).



## Efecto del estrés por salinidad en la fotosíntesis, el metabolismo y la nutrición vegetal

La exposición a altas concentraciones de sales en el suelo (por fuera de las raíces) tiene un efecto claro en la disminución de la apertura estomática (Shabala, 2017). Además, en algunas especies vegetales se ha observado que, en presencia de este estrés, hay una disminución en la eficiencia cuántica fotoquímica del fotosistema II, que se correlaciona con el envejecimiento foliar y el aumento en las concentraciones de  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$  foliares (James et al., 2002; Negrão et al., 2016). Luego del cierre de estomas, la reducción del  $\text{CO}_2$  interno disminuye la actividad de diferentes enzimas, incluyendo la Rubisco (Chaves et al., 2008), lo que limita la carboxilación y reduce la tasa de fotosíntesis (Negrão et al., 2016).

Además del efecto sobre la fotosíntesis, la toxicidad del  $\text{Na}^+$  impone un desbalance iónico en el citosol. Debido a la similitud en las propiedades fisicoquímicas del  $\text{Na}^+$  y el  $\text{K}^+$ , el ion  $\text{Na}^+$  compite con el  $\text{K}^+$  por los sitios de unión en procesos metabólicos en el citoplasma, como reacciones enzimáticas, síntesis de proteínas y funciones del ribosoma (Pardo & Rubio, 2011). Con más de 50 enzimas citoplasmáticas que son activadas por el  $\text{K}^+$ , la disrupción del metabolismo es severa, tanto en las raíces como en los tejidos foliares. La salinidad también afecta la capacidad de las plantas de adquirir y metabolizar otros nutrientes esenciales, como el calcio, el nitrógeno, el fósforo y el magnesio (Loupassaki et al., 2002). La reducción en la tasa de fotosíntesis y la disrupción de los procesos metabólicos causadas por el

estrés osmótico y la toxicidad del  $\text{Na}^+$  en el tejido vegetal generan un estrés secundario, el estrés oxidativo (Khan, Tanveer et al., 2020; Shabala, 2017) (véase, más atrás, la sección "Respuesta antioxidante").

## Principales mecanismos de tolerancia al estrés por salinidad

Las plantas utilizan varios mecanismos fisiológicos y bioquímicos para evitar el daño y sobrevivir bajo estas condiciones de estrés. Debido a la naturaleza del estrés salino, las plantas deben generar estrategias para enfrentar los estreses osmótico, iónico y oxidativo producidos por la alta concentración de sales en el suelo (Lazar, 2003). Algunos de los principales mecanismos de respuesta son el ajuste osmótico, la respuesta antioxidante y la regulación hormonal, que se encuentran explicados con mayor detalle en la sección "Respuesta antioxidante". Sin embargo, existe una respuesta específica ante la toxicidad de iones  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$  y que es necesaria para el aumento en la tolerancia de las plantas a estas sales: la homeostasis iónica. Para mantener la homeostasis, las plantas utilizan mecanismos como los siguientes: 1) la expulsión del  $\text{Na}^+$  del citosol, 2) el secuestro de este ion en las vacuolas y 3) su acumulación en hojas viejas para proteger el crecimiento de las plantas en condiciones de salinidad (Khan, Tanveer et al., 2020; Numan et al., 2018). Además, debido al desbalance en la proporción  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  generado por la entrada de  $\text{Na}^+$  a las células, estas deben activar mecanismos para la retención de  $\text{K}^+$  en el citosol y prevenir las alteraciones metabólicas por la fuga de este ion (Assaha et al., 2017; Shabala, 2017; Shabala & Cuin, 2008).



# Metales pesados

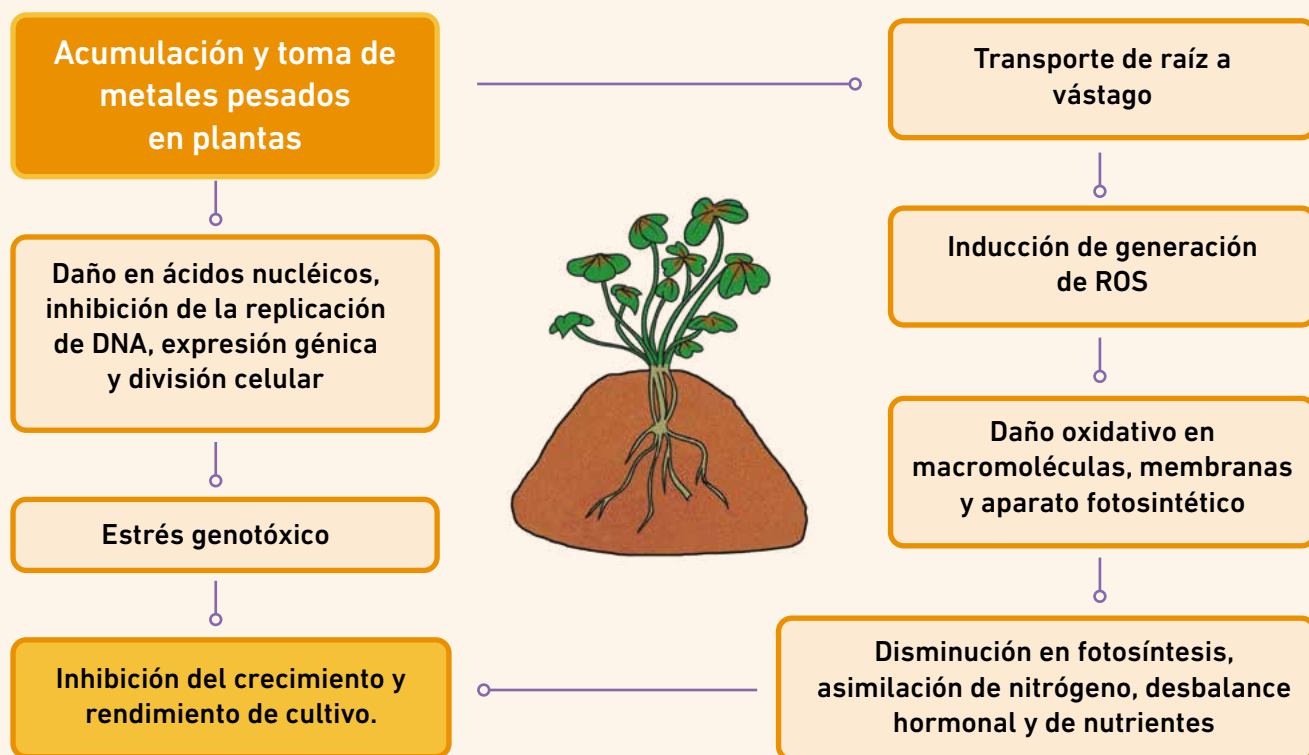
Los metales pesados son elementos que poseen cinco veces la gravedad específica del agua ( $> 5 \text{ g/cm}^3$ ) (Singh et al., 2016). Son constituyentes naturales de la corteza terrestre, pero, debido a actividades humanas y al aumento en los residuos industriales, la contaminación de los suelos y las fuentes hídricas han resultado en una problemática importante en los ecosistemas, pues estos metales no son biodegradables y se mantienen en el ambiente de forma indefinida (Singh & Prasad, 2011). La polución por metales pesados se debe principalmente a las industrias en crecimiento, la minería, la fundición, la eliminación de desechos industriales, las aplicaciones de fertilizantes y pesticidas en cultivos, los abonos compostados, la irrigación de cultivos con aguas residuales no tratadas o lodos, las plantas de energía, la deposición atmosférica, el refinado y el derrame de petroquímicos (Gangwar et al., 2014).

Estos metales pueden entrar en la cadena alimenticia como resultado de su absorción por parte de las plantas (Gangwar et al., 2014). Por esto, cuando se encuentran

en el suelo, implican un riesgo para el desarrollo vegetal y para la salud humana (Singh et al., 2010). Entre los metales pesados se encuentran algunos que son esenciales para el desarrollo vegetal; sin embargo, a elevadas concentraciones, pueden afectar la fisiología y bioquímica de las plantas (Dubey et al., 2018; Gangwar et al., 2014). La toma y translocación de estos metales puede variar de forma considerable y depende de la especie vegetal y el tipo de metal (Dutta et al., 2018). Metales como el hierro (Fe), el manganeso (Mn), el níquel (Ni), el zinc (Zn) y el cobre (Cu) son esenciales y cofactores necesarios para muchas reacciones enzimáticas (Fox & Guerinot, 1998). Los metales pesados no esenciales (Cr, As, Cd, Pb, Hg), por su parte, no son requeridos por los organismos e interfieren en procesos fisiológicos al alterar reacciones enzimáticas debido a su reactividad con los grupos tiol y otros grupos funcionales (Dubey et al., 2018), como se observa en la Figura 4.1. Por esta razón, las plantas deben adquirir mecanismos especializados para percibir, transportar y mantener metales esenciales dentro de los límites fisiológicos y para controlar la acumulación excesiva de metales no esenciales (Gangwar et al., 2014).

## ■ Figura 4.1. Efecto del estrés por metales pesados en plantas.

Fuente: Elaboración propia con base en Dutta et al. (2018)



## Efecto de los metales pesados en el crecimiento, la fisiología y la bioquímica vegetales

Los metales acumulados en los tejidos vegetales pueden causar efectos tóxicos, especialmente cuando se translocan a los tejidos aéreos (Gangwar et al., 2014). La disminución en el crecimiento, la necrosis foliar, la disminución en la tasa de germinación y la pérdida de turgencia son las consecuencias más comunes del estrés por metales pesados (Sharma & Dubey, 2007). Esto se debe a sus efectos sobre la fisiología vegetal en procesos como la fotosíntesis, la toma y el transporte de agua, la transpiración, la nutrición mineral y la toma de elementos esenciales (Gangwar et al., 2014). Además, los iones metálicos pueden interactuar con el núcleo celular y causar daños en el ADN, como la modificación de bases, la depurinación y la alteración en el ciclo y división celular (Hossain et al., 2012).

Con respecto al efecto de la presencia de estos metales sobre el aparato fotosintético, algunos estudios han reportado disminuciones en la actividad del fotosistema II (PSII) y el rendimiento cuántico (Ventrella et al., 2009). Estos iones metálicos interfieren con las reacciones de luz y causan disminuciones significativas en la asimilación de CO<sub>2</sub>, mediante la inhibición de la actividad RUBP carboxilasa o la afectación de la estabilidad estructural de esta a través de la interacción con los grupos tiol (Dutta et al., 2018). Además del aparato fotosintético, los metales pesados alteran el metabolismo vegetal. Con respecto al nitrógeno, los metales inhiben la actividad de las enzimas clave en los procesos de metabolismo y asimilación de amonio y nitrato, como nitrato reductasa, nitrito reductasa, glutamina sintetasa, glutamina oxoglutarato aminotransferasa y glutamina deshidrogenasa, respectivamente (Chiraz et al., 2003). El As(V), al ser químicamente similar a los fosfatos, puede ser transportado por proteínas transportadoras de fosfatos al interior de la membrana plasmática, generando un desbalance en el suministro de fosfatos (Dubey et al., 2018). Durante reacciones de fosforilación, el As(V) puede competir con los fosfatos y desacoplar la fosforilación oxidativa al desplazar el fosfato durante la síntesis de ATP (Finnegan & Chen, 2012).

El estrés por metales pesados también induce la acumulación excesiva de ROS, como el anión superóxido (O<sub>2</sub><sup>•-</sup>), el radical hidroxilo (OH•) y el peróxido de hidrógeno (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), dentro de las células (Shahid et al., 2014). En los tejidos vegetales, las ROS pueden ser directamente producidas por Cu, Pb, Cr y As, y de forma indirecta por Cd, debido a que este metal puede producir ROS a través de la inactivación enzimática y la estimulación de la expresión de lipoxigenasas (Dubey et al., 2018).

*En muchas especies vegetales se ha reconocido que los metales pesados inducen la peroxidación lipídica, reducen el nivel de ácidos grasos saturados y aumentan el contenido de ácidos grasos insaturados en las membranas (Dubey et al., 2018; Hossain et al., 2012).*



## Sistemas de detoxificación en plantas

Las raíces de las plantas pueden prevenir el ingreso de los metales al interior de la planta al precipitar los iones metálicos presentes en el suelo mediante exudados radicales como el malato, el oxalato y el citrato (Hossain et al., 2012). Una vez están en el interior de la planta, las células pueden utilizar proteínas de transporte para excluir los metales hacia el apoplasto, disminuyendo su concentración en el interior celular (Dubey et al., 2018). Además de la exclusión, existen otros mecanismos para restringir la toma y transporte de metales pesados, como la formación de complejos en la interfase pared celular-membrana plasmática y la distribución espacial de los metales, en la que estos se acumulan en las raíces para prevenir el daño en tejidos foliares (Hossain et al., 2012). Una vez en el interior de las células, la quelación y el secuestro en las vacuolas son los mecanismos más importantes en la detoxificación de metales pesados (Dubey et al., 2018). Moléculas de bajo peso molecular específicas con el GSH, las fitoquelatinas (PC, por sus siglas en inglés) y las metalotioneínas (MT) se unen a los metales pesados para facilitar su transporte hacia las vacuolas (Dubey et al., 2018; Jain et al., 2018). Además, algunos reportes indican el papel de aminoácidos como la prolina en el incremento de la resistencia al estrés por metales pesados en las plantas, no solo de forma indirecta, al contribuir al ajuste osmótico celular, sino también con la formación de complejos prolina-metal, que previenen daños enzimáticos (Sharma & Dietz, 2006; Viehweger, 2014).

*Debido a la generación de ROS, se activan mecanismos enzimáticos y no enzimáticos para eliminar su exceso y prevenir los daños celulares (véase, más atrás, la sección “Respuesta antioxidante”).*

# Papel de las PGPB en la mitigación del estrés abiótico

*La mitigación de estreses abióticos en las plantas mediante la aplicación de PGPB integra diferentes mecanismos que afectan tanto el crecimiento como el desarrollo de estas. Estos mecanismos pueden actuar de manera sinérgica, mitigando los efectos deletéreos que producen los diversos estreses abióticos a los cuales se enfrentan las plantas durante su ciclo de vida (Ullah et al., 2019).*

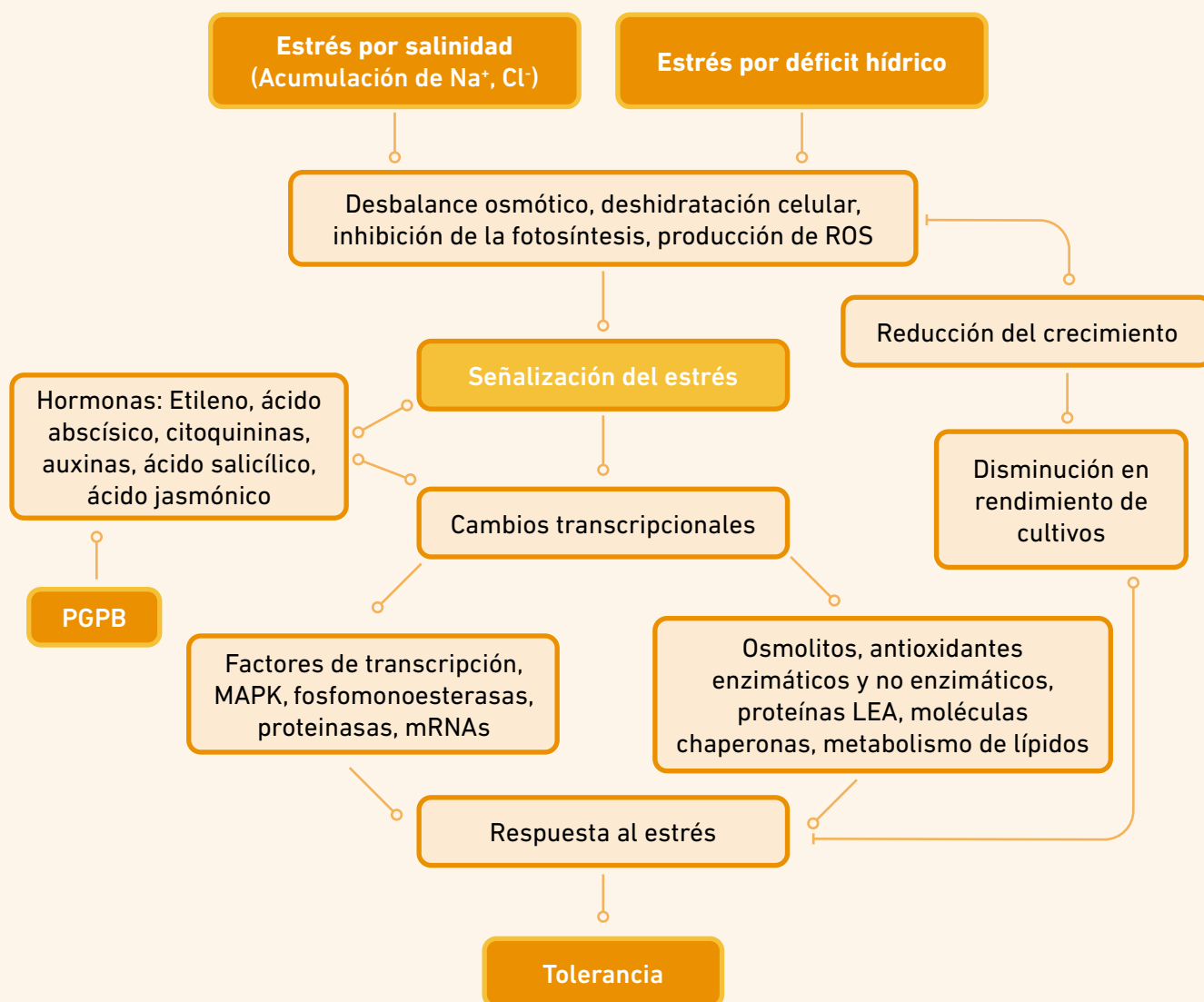
Las PGPB utilizan diversos mecanismos para influenciar el comportamiento de la planta bajo condiciones de estrés abiótico; uno de ellos es el uso de sustancias reguladoras del crecimiento, como las auxinas, de las cuales el ácido indolacético (AIA) induce la estimulación de la división celular tanto en el tallo como la raíz, lo cual mitiga la pérdida de biomasa debida al retardo del crecimiento por causa del estrés abiótico (Riemann et al., 2015). Este compuesto también ha sido relacionado con el aumento de fenoles totales, el contenido de calcio intracelular y la actividad de la enzima polifenol oxidasa en las plantas bajo estrés, factores que benefician la mitigación de estos estreses abióticos (Ahmad et al., 2008; Chowdhury, 2003; Ullah et al., 2019).

Moléculas como el AIA, las giberelinas y las citoquininas producidas por las PGPB (ya sea en la rizósfera o en los tejidos de las plantas) generan el aumento de la división celular, estimulando también la extensión de la raíz y la generación de pelos radicales, lo cual incrementa la toma de nutrientes debido a una mayor superficie de captación para la planta (Qin et al., 2016). Plantas inoculadas con PGPB han demostrado aumentar la toma de nutrientes como fósforo y potasio bajo condiciones de estrés abiótico, lo cual se ha visto vinculado a la mitigación de este (Moreno-Galván, Romero-Perdomo et al., 2020; Rojas-Tapias et al., 2012; Tiwari et al., 2018). En la Figura 4.2 se puede observar, de forma general, el efecto de las PGPB en la respuesta a algunos estreses abióticos.



- **Figura 4.2.** Efecto de los estreses por salinidad y déficit hídrico sobre el desarrollo de las plantas.

Fuente: Forni et al. (2017)



La producción de exopolisacáridos (EPS) también ha sido asociada con la mitigación de estreses abióticos, ya que estos, además de incrementar grandemente el volumen de los macroporos y los agregados de suelo rizosféricos, favorecen la adhesión a la superficie radicular y, al estar involucrados en la formación de biopelículas, pueden producir zonas de microhidratación a nivel radicular, lo que favorece el intercambio de nutrientes y protege a la raíz frente a la desecación en medios con un bajo contenido de agua (Dimkpa et al., 2009; Kavamura & de Melo, 2014; Moreno-Galván, Cortés-Patiño et al., 2020; Timmusk & Nevo, 2011; Upadhyay et al., 2011; Yegorenkova et al., 2001).

Todos estos mecanismos nombrados anteriormente trabajan de forma indirecta sobre la promoción del crecimiento vegetal bajo condiciones climáticas favorables y no favorables, como lo son los estreses abióticos. Sin embargo, existe una actividad enzimática llamada ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC) desaminasa (ACC-desaminasa), la cual, cuando está presente en los microorganismos, ha demostrado producir un impacto importante sobre la mitigación del estrés abiótico en las plantas (Glick, 2014).



## Efecto de la ACC-desaminasa bacteriana en la mitigación de estreses abióticos

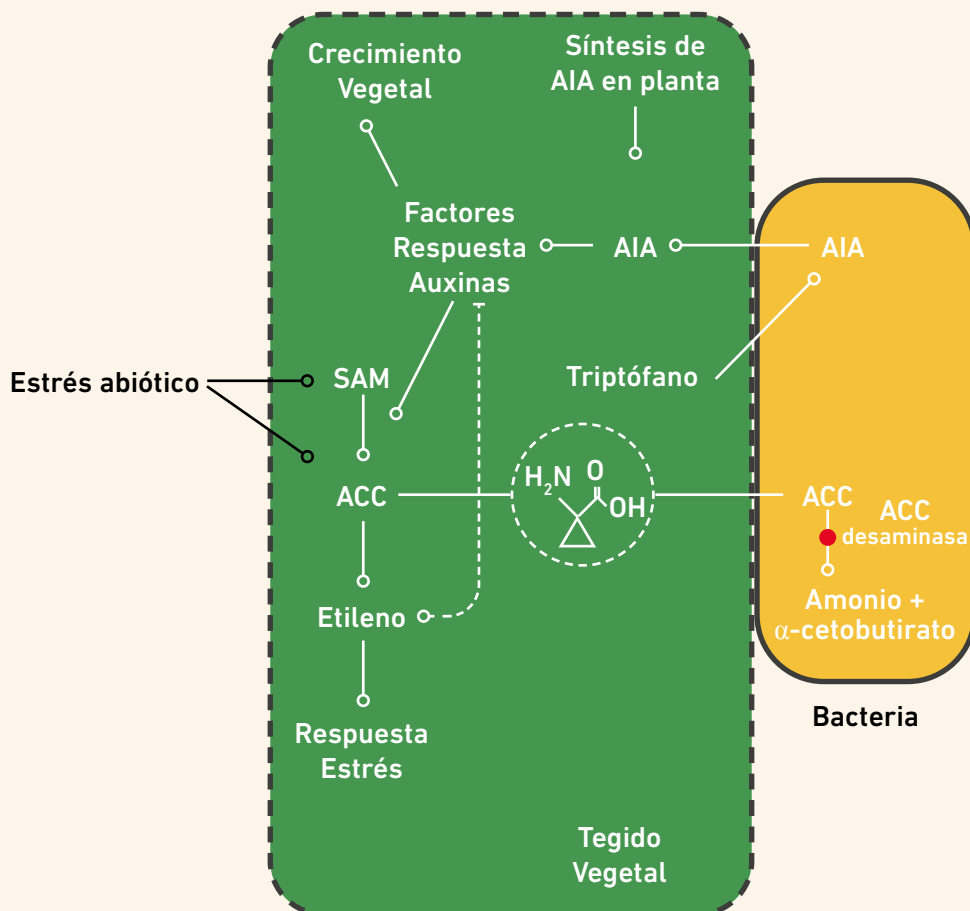
El aumento en la producción de etileno en las plantas es un indicador de susceptibilidad ante varios tipos de estrés ambiental (Glick, 2014; Müller & Munné-Bosch, 2015). Este compuesto es una hormona vegetal relacionada con la regulación de varios procesos fisiológicos en las plantas, pero su producción asociada a estreses abióticos conduce a una reducción significativa en el crecimiento y desarrollo vegetal, razón por la cual, si no es controlado correctamente, puede iniciar la señalización celular apoptótica, que genera la muerte de la planta (Dubois et al., 2018; Iqbal et al., 2017).

Las plantas biosintetizan el etileno a partir de la S-adenosilmetionina (SAM), la cual es convertida por la 1-aminociclopropano-1-carboxilato sintetasa (ACS) en ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC), el cual es convertido, finalmente, en etileno por la ACC-oxidasa (Glick et al., 2007; Vurukonda et al., 2016). Al respecto, la incidencia de estreses abióticos ha demostrado aumentar la síntesis del precursor inmediato ACC, el cual es tan secretado por las plantas en sus exudados radicales que ha sido hallado en casi todas las plantas que crecen en condiciones ambientales estresantes (Abiri et al., 2017; Liu et al., 2015; Wang et al., 2013).

El papel que desempeña la ACC-desaminasa en plantas bajo estrés abiótico está relacionado con la reducción de la acción inhibitoria del etileno (Shaharoon et al., 2006). La presencia de dicha enzima en las bacterias es capaz de reducir la producción de etileno en las plantas (Yang et al., 2009), mediante la metabolización del ACC (presente en los exudados radicales), convirtiéndolo en  $\gamma$ -cetobutirato y amonio. Esto permite que el sistema radical se desarrolle sin la inhibición propia de dicho compuesto, propiciando así una mayor absorción de nutrientes (Glick, 2014; Glick et al., 2007). Existen muchos reportes sobre el mejoramiento en el desarrollo de la planta al inocular cepas bacterianas que son positivas a la producción de ACC-desaminasa durante estados de sequía (Sarma y Saikia, 2014), estrés por exceso de agua (Grichko & Glick, 2001), hipersalinidad (Nadeem et al., 2007; Stearns et al., 2005) y otros tipos de estrés. En la Figura 4.3 se observa cómo una bacteria con ACC-desaminasa y la producción de auxinas pueden favorecer el crecimiento de una planta bajo condiciones de estrés abiótico.

- **Figura 4.3.** Modelo de la forma como una PGPB que produce ACC-desaminasa y AIA puede facilitar el crecimiento vegetal bajo condiciones de estrés.

Fuente: Elaboración propia con base en Glick (2014)



Nota: La única enzima señalada en la figura es la ACC-desaminasa. La SAM es convertida en ACC por la ACC-sintasa, y el ACC es convertido en etileno por la ACC-oxidasa. La biosíntesis de AIA tanto en plantas como en bacterias es un proceso complejo que implica múltiples enzimas y factores.

## Ejemplos de mitigación del estrés por altas y bajas temperaturas mediante PGPB

Entre los posibles escenarios dados por la variabilidad climática se encuentran los extremos de temperatura, que afectan la fisiología de las plantas y disminuyen, así, la producción y el rendimiento de los cultivos; sin embargo, el uso de PGPB ha demostrado aumentar la tolerancia de las plantas a condiciones de altas y bajas temperaturas. Sarkar et al.

(2018) encontraron que, en dos cultivares de trigo (HT 41 y HT 15) expuestos a temperaturas de 40 °C, la inoculación con *Bacillus safensis* permitió un mayor contenido relativo de agua (RWC, por sus siglas en inglés) foliar, un menor contenido de ROS a nivel foliar ( $H_2O_2$  y  $O_2^{\cdot-}$ ), una menor peroxidación lipídica y una menor fuga de electrolitos. La regulación de la cantidad de ROS se correlacionó con el aumento en la actividad antioxidante de las enzimas APX, GR, SOD, CAT y POX, y con el aumento en la concentración de los antioxidantes no enzimáticos glicina-betaína y ácido ascórbico, así como con la disminución en el contenido de prolina. Con estos resultados, los autores sugieren la inoculación de semillas como una herramienta sencilla, efectiva y asequible para mejorar la respuesta de las plantas al estrés por altas temperaturas. La modulación en la actividad antioxidante también fue encontrada por Ali et al. (2011) en plantas de la variedad de trigo LOK-1, pero este autor encontró que la inoculación con *Pseudomonas putida* AKMP7 resultó en una disminución en la actividad enzimática antioxidante y en un aumento en la concentración de solutos compatibles. Esto resalta la importancia de las interacciones específicas entre plantas y PGPB, que pueden resultar en diferentes respuestas a las condiciones ambientales.

Bruno et al. (2020) observaron no solo un aumento en la tolerancia a altas temperaturas en plantas de sorgo, sino además un efecto de la inoculación con la cepa *Providencia rettgeri* TCR21 en presencia de  $Cr^{+6}$ , pues las bacterias no solo aumentaron la tolerancia a estos estreses combinados, sino que además disminuyeron la concentración foliar de este metal pesado. En combinación de estos estreses, los autores encontraron una disminución significativa de la concentración de prolina en las plantas inoculadas, así como un aumento significativo en la actividad enzimática antioxidante. Las plantas inoculadas presentaron una mayor tasa de producción de biomasa, longitud foliar y radical, y contenido de pigmentos fotosintéticos. En un trabajo que probaba la respuesta de las plantas inoculadas a diferentes estreses, Abd El-Daim et al. (2019) observaron la capacidad de la cepa *Bacillus velezensis* 5113 para mejorar la supervivencia de plantas de trigo a estrés por altas (40 °C) y bajas (5 °C) temperaturas, y encontraron

diferencias en la acumulación diferenciada de metabolitos entre las plantas inoculadas y las no inoculadas. En bajas temperaturas, la acumulación de metabolitos como sacarosa, prolina y piruvato disminuyó en las plantas estresadas, pero aumentó en las plantas inoculadas con la cepa 5113. Además, los autores encontraron que el efecto del estrés por frío en las vías metabólicas fue mayor en las plantas no inoculadas, pues se encontró la acumulación de metabolitos implicados en las principales vías metabólicas, como el metabolismo de azúcares y la síntesis de flavonoides, pero los metabolitos acumulados en las plantas inoculadas no fueron conectados con estas vías metabólicas.

Con respecto a la inoculación de PGPB para mejorar la respuesta a bajas temperaturas, se ha observado la capacidad de la cepa *Burkholderia phytofirmans* PsJN en plantas de vid. Ait Barka et al. (2006) encontraron que esta cepa promueve un mayor desarrollo de la raíz y una mayor producción de biomasa en plantas sometidas durante 14 días a 4 °C. Además, la inoculación con esta cepa incrementó los contenidos de almidón, prolina y compuestos indólicos en las plantas. Asimismo, Fernandez et al. (2012) encontraron que esta cepa tiene la capacidad de mitigar el efecto de bajas temperaturas (4 °C) en la fotosíntesis, y sugieren la modificación del metabolismo de carbohidratos como un mecanismo implicado en el efecto de esta cepa. Theocharis et al. (2011) encontraron, además, que esta cepa permite una respuesta más rápida y un aumento en la expresión de genes asociados a sistemas de defensa y actividad antioxidante. En general, esta cepa modifica diferentes mecanismos de respuesta en la planta que permiten una mejor tolerancia a las bajas temperaturas. En plantas de tomate, Chen et al. (2014) observaron que la inoculación con la bacteria endofítica TPs-04, con actividad ACC-desaminasa, resultó en un incremento en la actividad enzimática antioxidante y disminuyó de forma significativa la acumulación de  $H_2O_2$  y la peroxidación lipídica en respuesta a bajas temperaturas nocturnas (6 °C). Igualmente, Saikia et al. (2018) encontraron que los niveles de prolina se incrementaron significativamente en *Vigna mungo* L. y *Pisum sativum* L. al inocularlas con un consorcio formado por diferentes PGPB.

## Ejemplos de mitigación del estrés por déficit hídrico mediante PGPB

El efecto de la inoculación con PGPB bajo condiciones de déficit hídrico ha sido evaluado en diversos cultivos de importancia económica, y se ha encontrado, entre los efectos más importantes, la modulación de la producción de reguladores de crecimiento vegetal. Zhang et al. (2007) reportaron que la inoculación con la cepa *Bacillus subtilis* GB03 promovió el crecimiento de plantas de *Arabidopsis* mediante la regulación de la homeostasis de auxinas; específicamente, observaron una mayor expresión génica relacionada con la síntesis de auxinas en partes foliares de las plantas expuestas a la cepa GB03. Además, encontraron que esta síntesis es mediada por la producción de compuestos volátiles orgánicos (voc, por sus siglas en inglés) por parte de la bacteria. Cohen et al. (2009) demostraron que la inoculación con la cepa endofítica *Azospirillum lipoferum* USA 59b resultó en un aumento en la producción de ABA en plantas de maíz tratadas previamente con inhibidores de la síntesis de ABA y giberelinas y que fueron sometidas a dos periodos de 10 y 7 días de sequía, respectivamente. Este aumento permitió una mayor producción de materia seca foliar y radical, mayor altura, mayor área foliar y mayor RWC. Estos resultados resaltan el valor de la modulación hormonal en la respuesta a estrés por parte de estos microorganismos, pues esta modulación puede ser diferente dependiendo de cada microorganismo y de las condiciones experimentales. Curá et al. (2017) encontraron, por el contrario, que la inoculación de plantas de maíz con las cepas *Azospirillum brasilense* Sp7 o *Herbaspirillum seropedicae* Z-152 resultó en una disminución en el contenido de ABA y etileno, así como en una reducción en el contenido de prolina. Esto fue asociado con una menor percepción del estrés por parte de la planta, que resultó en una menor peroxidación de lípidos y en un mayor contenido de carbono, nitrógeno, clorofilas y RWC a nivel foliar, además de una mayor producción de biomasa.

Además de las respuestas a nivel foliar, la modulación hormonal generada por las PGPB también puede producir cambios y alteraciones en la morfología y estructura de la raíz, que resultan en un aumento en la toma de agua y

nutrientes, lo que genera un efecto positivo en condiciones de déficit hídrico (Ngumbi & Kloepper, 2016). Incrementos en la longitud y biomasa de las raíces de plantas sometidas a déficit hídrico han sido reportados en plantas de maíz (Curá et al., 2017; Naseem & Bano, 2014; Naveed et al., 2014), trigo (Timmusk et al., 2014), arroz (Filgueiras et al., 2020; Silva et al., 2020), vid (Rolli et al., 2015) y caña de azúcar (Moutia et al., 2010), entre otros cultivos. Vargas et al. (2014) encontraron que, al inocular plantas de caña de azúcar con la cepa *Gluconacetobacter diazotrophicus* PAL5, la colonización de las bacterias modificó la expresión de genes asociados a la respuesta al estrés y al metabolismo de hormonas en la planta, especialmente en las raíces, lo que sugiere que las raíces inoculadas no experimentan el mismo nivel de estrés que las raíces de plantas no inoculadas. Jochum et al. (2019), por su parte, demostraron el efecto superior de dos cepas de PGPB al aplicarlas en trigo y maíz en condiciones simuladas de estrés hídrico, al incrementarse significativamente variables relacionadas con la arquitectura de la raíz y la elongación de hojas y tallos, en comparación con el control no inoculado.

Otra de las respuestas frecuentemente observadas con la inoculación de PGPB en condiciones de déficit hídrico es una mejora en el estado hídrico foliar de las plantas inoculadas. Saikia et al. (2018) encontraron que, en plantas de frijol negro (*Vigna mungo* L.) y arveja (*Pisum sativum* L.), la inoculación con un consorcio de tres bacterias con actividad ACC-desaminasa (*Ochrobactrum pseudogrignonense* RJ12, *Pseudomonas* sp. RJ15 y *Bacillus subtilis* RJ46) resultó en un incremento en el RWC del 85 %, con respecto al control no inoculado, en las plantas, luego de 45 días bajo estrés osmótico simulado con polietilenglicol 600 (PEG-600). Además, en este trabajo se observó un efecto directo de la inoculación en la disminución de la actividad de las enzimas antioxidantes catalasa y peroxidasa, así como una disminución en el contenido radical del ACC, precursor del etileno. El impacto que tiene una mejora en el RWC ha sido correlacionado con una mejor respuesta fotosintética de las plantas. Naveed et al. (2014) encontraron que la inoculación de plantas de maíz con las cepas *Burkholderia phytofirmans* PsJN y *Enterobacter* sp. FD17 resultó en un 30 % más de RWC en las plantas inoculadas, así como en mayores tasas de asimilación de CO<sub>2</sub>, conductancia estomática y eficiencia fotoquímica del fotosistema II (PSII). Otros trabajos con

resultados similares han sido realizados en plantas de *Arabidopsis* (Bresson et al., 2013; Rangel de Souza et al., 2016), arroz (Filgueiras et al., 2020), soya (Bulegon et al., 2019) y *Populus* sp. (Khan et al., 2016). Timmusk et al. (2014) observaron, a través de microscopía electrónica, la formación de biopelículas en pelos radicales de plántulas de trigo en condiciones simuladas de estrés hídrico. Se determinó, en general, que la eficiencia del uso de agua en las plantas inoculadas con *Bacillus thuringiensis* AZP2 se incrementó en un 63% en comparación con las plantas control no inoculadas.

La capacidad de las PGPB para mejorar la respuesta en la eficiencia fotoquímica y en procesos fotosintéticos se relaciona con la modulación de la respuesta antioxidante en las plantas y con la acumulación de solutos para disminuir el efecto de bajos potenciales hídricos intracelulares. Sandhya et al. (2010) encontraron un mayor contenido de prolina, azúcares totales y aminoácidos, con respecto al control no inoculado, en plantas de maíz inoculadas con tres cepas pertenecientes al género *Pseudomonas*. Además, observaron una menor actividad de las enzimas antioxidantes APX, CAT y GPX. Moreno-Galván, Romero-Perdomo et al. (2020) reportaron que, en plantas de maíz sometidas a 45 días bajo déficit hídrico al 30% de capacidad de campo, la inoculación con cepas del género *Bacillus* resultó en un aumento en la concentración de prolina, P, Ca<sup>+2</sup> y K<sup>+</sup> en el tejido foliar, así como en una disminución en la actividad ascorbato peroxidasa y glutatión reductasa, lo que significó un mayor contenido de biomasa seca y una mayor altura foliar y radical. Con estas mismas

cepas, pero en otro modelo vegetal, pasto guinea, Moreno-Galván, Cortés-Patiño et al. (2020) encontraron también un incremento en la concentración de prolina y una disminución en la actividad de la enzima glutatión reductasa, por lo que proponen estos dos mecanismos como los principales responsables en la modulación de la respuesta al estrés por parte de estas PGPB. Sin embargo, otros autores han encontrado un aumento en la actividad enzimática en plantas inoculadas con PGPB en condiciones de déficit hídrico. Khan y Bano (2019) encontraron una disminución en el contenido de prolina y también una disminución en la actividad antioxidante en plantas de maíz, lo que resultó en una menor peroxidación lipídica y en una mayor producción de biomasa seca foliar y radical.

Enfoques agronómicos realizados por Bécquer, Ávila, Galdo et al. (2017) demostraron el efecto bioestimulante de la inoculación de *Bradyrhizobium* sp. sobre el crecimiento y desarrollo de maíz cultivado bajo condiciones de sequía agrícola. Al respecto, otras investigaciones (Bécquer, Ávila, Puentes et al., 2017; Bécquer Granados et al., 2019; Bécquer-Granados et al., 2018) han demostrado resultados promisorios mediante la coinoculación de *Bradyrhizobium* sp. junto con otros microorganismos, particularmente *Trichoderma harzianum* y *Glomus cubense*, en diferentes gramíneas pratenses bajo condiciones de déficit hídrico, y se infiere la existencia de un consorcio entre estos microorganismos basado en una interacción microbiana positiva bajo estas condiciones de estrés abiótico.



## Ejemplos de mitigación del estrés por salinidad mediante PGPB

Gupta y Pandey (2019), al inocular frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) con cepas de *Aneurinibacillus aneurinilyticus* y *Paenibacillus* sp., altamente productoras de ACC-desaminasa, comprobaron su efecto, significativamente superior al presentado en el grupo de control, en condiciones simuladas de salinidad. Shukla et al. (2012) reportaron el efecto de PGPB halotolerantes en el crecimiento de plantas de *Arachis hypogaea* L., lo que mejoró significativamente su producción de biomasa y mostró una mayor relación  $K^+/Na^+$ , así como un mayor contenido de  $Ca^{+2}$ , fósforo y nitrógeno. Rojas-Tapias et al. (2012) evaluaron cepas de *Azotobacter* C5 y C9 en plantas de maíz (*Zea mays* L.) bajo tres concentraciones de salinidad (0, 2,93 y 5,85 g de NaCl kg suelo<sup>-1</sup>), y los resultados demostraron un incremento en la clorofila y los polifenoles, además de un crecimiento favorable en las plantas inoculadas en comparación con los controles de salinidad no inoculados. Ullah y Bano (2015) inocularon cepas de *Bacillus* sp. y *Arthrobacter pascens* capaces de solubilizar fósforo y producir sideróforos en plantas de maíz inducidas a estrés por salinidad, y observaron que la coinoculación mejoró significativamente la producción de biomasa, aumentó la acumulación de prolina e incrementó la respuesta de enzimas antioxidantes como SOD, CAT y APX. Sultana et al. (2019) demostraron un alivio al estrés por salinidad en plantas de arroz inoculadas con PGPB que tienen la capacidad de solubilizar fósforo, fijar nitrógeno y producir AIA. Orozco-Mosqueda et al. (2020), por su parte, publicaron la importancia de la actividad enzimática de la ACC-desaminasa como uno de los mecanismos más importantes para inducir la tolerancia al estrés salino en plantas junto con el efecto de rizobacterias del género *Bacillus*. Asimismo, Khan, Asaf et al. (2020) aislaron bacterias endófitas de plantas halotolerantes y evaluaron su efecto en plantas de arroz sometidas a estrés salino, y evidenciaron una reducción considerable de ABA endógeno; sin embargo, aumentó el contenido de azúcares totales y de GSH. Etesami y Glick (2020) hallaron los mecanismos de acción de las bacterias halotolerantes para aliviar el estrés salino en las plantas; entre estas bacterias se destacaron los géneros *Halomonas*, *Bacillus*, *Streptomyces*, *Oceanobacillus* y *Pseudomonas*.

*Varias investigaciones han demostrado que la mayoría de las bacterias halotolerantes con efectos de mitigación de salinidad en planta poseían ACC-desaminasa y la capacidad de sintetizar AIA.*

## Ejemplos de mitigación del estrés por metales pesados mediante PGPB

Azcón et al. (2010) mostraron que la cepa *Bacillus cereus*, al ser inoculada en plantas de *Trifolium repens*, disminuía la toxicidad por metales pesados como Fe, Mn, Zn y Cd y aumentaba tanto la producción de biomasa, al mejorar la toma de nutrientes como nitrógeno, fósforo y potasio, como la capacidad de producir AIA. Shilev et al. (2020) aislaron y caracterizaron 17 aislamientos de los géneros *Pseudomonas* y *Bacillus*, y encontraron que poseían la capacidad de producir ACC-desaminasa, sideróforos y AIA, lo que evidenció que la inoculación de consorcios

disminuyó la acumulación de Cd, Pb y Zn en plantas de *Spinacia oleracea* L. var. Matador, y esto aumentaba, a su vez, la producción de biomasa hasta en un 100% en comparación con el grupo de control no inoculado. Alka et al. (2020) publicaron recientemente, como una herramienta innovadora, el uso de PGPB para mitigar la contaminación por arsénico (As) en las plantas. Ma et al. (2015), por su parte, mostraron el alivio en la toxicidad de los metales pesados Cd, Pb y Zn en plantas de *Brassica napus* al ser inoculadas con una cepa de *Bacillus* sp. Asimismo, Konkolewska et al. (2020) mostraron que cultivos en interseembra de *Brassica juncea* (L.) Czern., *Zea mays* L. y *Medicago sativa* L., al ser inoculados con la cepa *Burkholderia phytofirmans* PsJN, aumentaron la eficiencia de la fitoextracción de Zn, Pb y Cd, evidenciaron un aumento en el rendimiento de biomasa seca e incrementaron la tasa de supervivencia de las plantas cultivadas en suelo contaminado.



# Referencias

- Abd El-Daim, I. A., Bejai, S., & Meijer, J. (2019). *Bacillus velezensis* 5113 induced metabolic and molecular reprogramming during abiotic stress tolerance in wheat. *Scientific Reports*, 9(1), artículo 16282. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-52567-x>
- Abiri, R., Shaharuddin, N. A., Maziah, M., Yusof, Z. N. B., Atabaki, N., Sahebi, M., Valdiani, A., Kalhori, N., Azizi, P., & Hanafi, M. M. (2017). Role of ethylene and the APETALA 2/ethylene response factor superfamily in rice under various abiotic and biotic stress conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 134, 33-44. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.10.015>
- Ahmad, F., Ahmad, I., & Khan, M. S. (2008). Screening of free-living rhizospheric bacteria for their multiple plant growth promoting activities. *Microbiological Research*, 163(2), 173-181. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2006.04.001>
- Ahmad, P., Jamsheed, S., Hameed, A., Rasool, S., Sharma, I., Azooz, M. M., & Hasanuzzaman, M. (2014). Chapter 11 - Drought stress induced oxidative damage and antioxidants in plants. En P. Ahmad (ed.), *Oxidative damage to plants: Antioxidant networks and signaling* (pp. 345-367). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-799963-0.00011-3>
- Ahmad, R., Hussain, S., Anjum, M. A., Khalid, M. F., Saqib, M., Zakir, I., Hassan, A., Fahad, S., & Ahmad, S. (2019). Oxidative stress and antioxidant defense mechanisms in plants under salt stress. En M. Hasanuzzaman, K. R. Hakeem, K. Nahar, & H. F. Alharby (eds.), *Plant abiotic stress tolerance* (pp. 191-205). Springer.
- Ait Barka, E., Nowak, J., & Clément, C. (2006). Enhancement of chilling resistance of inoculated grapevine plantlets with a plant growth-promoting rhizobacterium, *Burkholderia phytofirmans* strain PsJN. *Applied and Environmental Microbiology*, 72(11), 7.246-7.252. <https://doi.org/10.1128/AEM.01047-06>
- Ali, S. Z., Sandhya, V., Grover, M., Linga, V. R., & Bandi, V. (2011). Effect of inoculation with a thermotolerant plant growth promoting *Pseudomonas putida* strain AKMP7 on growth of wheat (*Triticum spp.*) under heat stress. *Journal of Plant Interactions*, 6(4), 239-246. <https://doi.org/10.1080/17429145.2010.545147>
- Alka, S., Shahir, S., Ibrahim, N., Chai, T.-T., Mohd Bahari, Z., & Abd Manan, F. (2020). The role of plant growth promoting bacteria on arsenic removal: A review of existing perspectives. *Environmental Technology & Innovation*, 17, artículo 100602. <https://doi.org/10.1016/j.eti.2020.100602>
- Anwar Hossain, M., Hoque, M. A., Burrirt, D. J., & Fujita, M. (2014). Chapter 16 - Proline protects plants against abiotic oxidative stress: Biochemical and molecular mechanisms. En P. Ahmad (ed.), *Oxidative damage to plants: Antioxidant networks and signaling* (pp. 477-522). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-799963-0.00016-2>
- Aroca, R. (2012). *Plant responses to drought stress*. Springer.
- Arun-Chinnappa, K. S., Ranawake, L., & Seneweera, S. (2017). Impacts and management of temperature and water stress in crop plants. En P. S. Minhas, J. Rane, & R. K. Pasala (eds.), *Abiotic stress management for resilient agriculture* (pp. 221-233). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-981-10-5744-1\\_9](https://doi.org/10.1007/978-981-10-5744-1_9)
- Assaha, D. V. M., Ueda, A., Saneoka, H., Al-Yahyai, R., & Yaish, M. W. (2017). The role of Na<sup>+</sup> and K<sup>+</sup> transporters in salt stress adaptation in glycophytes. *Frontiers in Physiology*, 8, artículo 509. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00509>
- Awasthi, R., Bhandari, K., & Nayyar, H. (2015). Temperature stress and redox homeostasis in agricultural crops. *Frontiers in Environmental Science*, 3, artículo 11. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2015.00011>
- Azcón, R., Perálvarez, M. del C., Roldán, A., & Barea, J.-M. (2010). Arbuscular mycorrhizal fungi, *Bacillus cereus*, and *Candida parapsilosis* from a multicontaminated soil alleviate metal toxicity in plants. *Microbial Ecology*, 59(4), 668-677. <https://doi.org/10.1007/s00248-009-9618-5>
- Bashan, Y., & Levanony, H. (1990). Current status of *Azospirillum* inoculation technology: *Azospirillum* as a challenge for agriculture. *Canadian Journal of Microbiology*, 36(9), 591-608. <https://doi.org/10.1139/m90-105>
- Bécquer-Granados, C. J., Ávila-Cordoví, U., Nápoles-Gómez, J. Á., Galdo-Rodríguez, Y., Hernández-Obregón, M., Muir-Rodríguez, I., Álvarez-Figueroa, O., & Medinilla-Nápoles, F. (2018). Productivity of Tifton 85 bermudagrass, inoculated with *Bradyrhizobium* sp. and *Trichoderma harzianum*, subject to agricultural drought stress. *Pastos y Forrajes*, 41(3), 182-188. <https://payfo.ihatuey.cu/index.php?journal=pasto&page=article&op=download&path%5B%5D=2047&path%5B%5D=3791&inline=1>
- Bécquer, C. J., Ávila, U., Galdo, Y., Quintana, M., Álvarez, O., Puentes, A., Medinilla, F., & Mirabal, A. (2017). Selection of *Bradyrhizobium* sp. isolates due to their effect on maize under agricultural drought conditions in Sancti Spiritus, Cuba. *Cuban Journal of Agricultural Science*, 51(1), 129-138. <http://www.cjasience.com/index.php/CJAS/article/view/693>
- Bécquer, C. J., Ávila, U., Puentes, A., Nápoles, J. A., Cancio, T., Medinilla, F., Muir, I., & Madrigal, Y. (2017). Respuesta de *Cenchrus ciliaris* L. (Buffel cv. Formidable), inoculado con *Bradyrhizobium* sp. y *Trichoderma harzianum*, bajo estrés de sequía. *Cuban Journal of Agricultural Science*, 51(2), 231-240. [http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S2079-34802017000200009](http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2079-34802017000200009)
- Bécquer Granados, C. J., Reyes Rosseaux, R., Fernández Milanés, D., González Cañizares, P. J., & Medinilla Nápoles, F. (2019). Yield of Mulato II grass inoculated with *Bradyrhizobium* sp. and *Glomus cubense* under agricultural drought conditions. *Cuban Journal of Agricultural Science*, 53(3), 319-330. <http://scielo.sld.cu/pdf/cjas/v53n3/2079-3480-cjas-53-03-319.pdf>
- Bhandari, K., & Nayyar, H. (2014). Low temperature stress in plants: An overview of roles of cryoprotectants in defense. En P. Ahmad, & M. R. Wani (eds.), *Physiological mechanisms and adaptation strategies in plants under changing environment* (vol. 1, pp. 193-265). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-1-4614-8591-9\\_9](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-8591-9_9)

- Bitá, C., & Gerats, T. (2013). Plant tolerance to high temperature in a changing environment: Scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. *Frontiers in Plant Science*, 4, artículo 273. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00273>
- Bresson, J., Varoquaux, F., Bontpart, T., Touraine, B., & Vile, D. (2013). The PGPR strain *Phyllobacterium brassicacearum* STM196 induces a reproductive delay and physiological changes that result in improved drought tolerance in *Arabidopsis*. *New Phytologist*, 200(2), 558-569. <https://doi.org/10.1111/nph.12383>
- Bruno, L. B., Karthik, C., Ma, Y., Kadirvelu, K., Freitas, H., & Rajkumar, M. (2020). Amelioration of chromium and heat stresses in *Sorghum bicolor* by Cr<sup>6+</sup> reducing-thermotolerant plant growth promoting bacteria. *Chemosphere*, 244, artículo 125521. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.125521>
- Bulegon, L. G., Guimarães, V. F., Battistus, A. G., Inagaki, A. M., & da Costa, N. V. (2019). Mitigation of drought stress effects on soybean gas exchanges induced by *Azospirillum brasilense* and plant regulators. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, 49. <http://dx.doi.org/10.1590/1983-40632019v4952807>
- Chaves, M. M., Flexas, J., & Pinheiro, C. (2008). Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 103(4), 551-560. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn125>
- Chen, H., & Xiong, L. (2012). Genome-wide transcriptional reprogramming under drought stress. En R. Aroca (ed.), *Plant responses to drought stress: From morphological to molecular features* (pp. 273-289). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_11)
- Chen, L., Xu, M., Zheng, Y., Men, Y., Sheng, J., & Shen, L. (2014). Growth promotion and induction of antioxidant system of tomato seedlings (*Solanum lycopersicum* L.) by endophyte TPs-04 under low night temperature. *Scientia Horticulturae*, 176, 143-150. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.06.032>
- Chiraz, C., Houda, G., & Habib, G. M. (2003). Nitrogen metabolism in tomato plants under Cadmium stress. *Journal of Plant Nutrition*, 26(8), 1.617-1.634. <https://doi.org/10.1081/PLN-120022372>
- Chowdhury, A. K. (2003). Control of sclerotium blight of groundnut by plant growth substances. *Crop Research (Hisar)*, 25(2), 355-359.
- Cohen, A. C., Travaglia, C. N., Bottini, R., & Piccoli, P. N. (2009). Participation of abscisic acid and gibberellins produced by endophytic *Azospirillum* in the alleviation of drought effects in maize. *Botany*, 87(5), 455-462. <https://doi.org/10.1139/B09-023>
- Curá, J. A., Franz, D. R., Filosofía, J. E., Balestrasse, K. B., & Burgueño, L. E. (2017). Inoculation with *Azospirillum* sp. and *Herbaspirillum* sp. bacteria increases the tolerance of maize to drought stress. *Microorganisms*, 5(3), artículo 41. <https://doi.org/10.3390/microorganisms5030041>
- Das, K., & Roychoudhury, A. (2014). Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. *Frontiers in Environmental Science*, 2, artículo 53. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2014.00053>
- Dimkpa, C., Weinand, T., & Asch, F. (2009). Plant-rhizobacteria interactions alleviate abiotic stress conditions. *Plant, Cell & Environment*, 32(12), 1.682-1.694. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02028.x>
- Ding, Y., Shi, Y., & Yang, S. (2020). Molecular regulation of plant responses to environmental temperatures. *Molecular Plant*, 13(4), 544-564. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2020.02.004>
- Dubey, S., Shri, M., Gupta, A., Rani, V., & Chakrabarty, D. (2018). Toxicity and detoxification of heavy metals during plant growth and metabolism. *Environmental Chemistry Letters*, 16(4), 1.169-1.192. <https://doi.org/10.1007/s10311-018-0741-8>
- Dubois, M., Van den Broeck, L., & Inzé, D. (2018). The pivotal role of ethylene in plant growth. *Trends in Plant Science*, 23(4), 311-323. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.01.003>
- Duca, M. (2015). *Plant physiology* (5.ª ed.). Springer.
- Dutta, S., Mitra, M., Agarwal, P., Mahapatra, K., De, S., Sett, U., & Roy, S. (2018). Oxidative and genotoxic damages in plants in response to heavy metal stress and maintenance of genome stability. *Plant Signaling & Behavior*, 13(8), artículo e1460048. <https://doi.org/10.1080/15592324.2018.1460048>
- Etesami, H., & Glick, B. R. (2020). Halotolerant plant growth-promoting bacteria: Prospects for alleviating salinity stress in plants. *Environmental and Experimental Botany*, 178, artículo 104124. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104124>
- Etesami, H., & Maheshwari, D. K. (2018). Use of plant growth promoting rhizobacteria (PGPRs) with multiple plant growth promoting traits in stress agriculture: Action mechanisms and future prospects. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 156, 225-246. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.03.013>
- Fancy, N. N., Bahlmann, A.-K., & Loake, G. J. (2017). Nitric oxide function in plant abiotic stress. *Plant, Cell & Environment*, 40(4), 462-472. <https://doi.org/10.1111/pce.12707>
- Fernandez, O., Theocharis, A., Bordiec, S., Feil, R., Jacquens, L., Clément, C., Fontaine, F., & Barka, E. A. (2012). *Burkholderia phytofirmans* PsJN acclimates grapevine to cold by modulating carbohydrate metabolism. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 25(4), 496-504. <https://doi.org/10.1094/mpmi-09-11-0245>
- Figueiras, L., Silva, R., Almeida, I., Vidal, M., Baldani, J. I., & Menezes, C. H. S. G. (2020). *Gluconacetobacter diazotrophicus* mitigates drought stress in *Oryza sativa* L. *Plant and Soil*, 451(1), 57-73. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04163-1>
- Finnegan, P. M., & Chen, W. (2012). Arsenic toxicity: The effects on plant metabolism. *Frontiers in Physiology*, 3, artículo 182. <https://doi.org/10.3389/fphys.2012.00182>

- Forni, C., Duca, D., & Glick, B. R. (2017). Mechanisms of plant response to salt and drought stress and their alteration by rhizobacteria. *Plant and Soil*, 410(1), 335-356. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3007-x>
- Fox, T. C., & Guerinot, M. L. (1998). Molecular biology of cation transport in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 49(1), 669-696. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.49.1.669>
- Gangwar, S., Singh, V. P., Tripathi, D. K., Chauhan, D. K., Prasad, S. M., & Maurya, J. N. (2014). Chapter 10 - Plant responses to metal stress: The emerging role of plant growth hormones in toxicity alleviation. En P. Ahmad, & S. Rasool (eds.), *Emerging technologies and management of crop stress tolerance* (vol. 2, pp. 215-248). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800875-1.00010-7>
- Gill, S. S., & Tuteja, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48(12), 909-930. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>
- Giuliani, S., Sanguineti, M. C., Tuberosa, R., Bellotti, M., Salvi, S., & Landi, P. (2005). *Root-ABA1*, a major constitutive QTL, affects maize root architecture and leaf ABA concentration at different water regimes. *Journal of Experimental Botany*, 56(422), 3.061-3.070. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri303>
- Glick, B. R. (2014). 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., Cheng, Z., Czarny, J., & Duan, J. (2007). Promotion of plant growth by acc deaminase-producing soil bacteria. En P. A. H. M. Bakker, J. M. Raaijmakers, G. Bloemberg, M. Höfte, P. Lemanceau, & B. M. Cooke (eds.), *New perspectives and approaches in plant growth-promoting rhizobacteria research* (pp. 329-339). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6776-1\\_8](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6776-1_8)
- 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)
- Grover, M., Ali, S. Z., Sandhya, V., Rasul, A., & Venkateswarlu, B. (2011). Role of microorganisms in adaptation of agriculture crops to abiotic stresses. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 27(5), 1.231-1.240. <https://doi.org/10.1007/s11274-010-0572-7>
- Gupta, S., & Pandey, S. (2019). Acc deaminase producing bacteria with multifarious plant growth promoting traits alleviates salinity stress in French bean (*Phaseolus vulgaris*) plants. *Frontiers in Microbiology*, 10, artículo 1506. 10:1506. doi: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01506>
- Hasegawa, P. M., Bressan, R. A., Zhu, J.-K., & Bohnert, H. J. (2000). Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 51(1), 463-499. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.51.1.463>
- He, M., He, C.-Q., & Ding, N.-Z. (2018). Abiotic stresses: General defenses of land plants and chances for engineering multistress tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 9, artículo 1771. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01771>
- Hossain, M. A., Piyatida, P., da Silva, J. A. T., & Fujita, M. (2012). Molecular mechanism of heavy metal toxicity and tolerance in plants: Central role of glutathione in detoxification of reactive oxygen species and methylglyoxal and in heavy metal chelation. *Journal of Botany*, 2012, artículo 872875. <https://doi.org/10.1155/2012/872875>
- Hossain, M. S., & Dietz, K.-J. (2016). Tuning of redox regulatory mechanisms, reactive oxygen species and redox homeostasis under salinity stress. *Frontiers in Plant Science*, 7, artículo 548. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00548>
- Iqbal, N., Khan, N. A., Ferrante, A., Trivellini, A., Francini, A., & Khan, M. I. R. (2017). Ethylene role in plant growth, development and senescence: Interaction with other phytohormones. *Frontiers in Plant Science*, 8, artículo 475. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00475>
- Jain, S., Muneer, S., Guerriero, G., Liu, S., Vishwakarma, K., Chauhan, D. K., Dubey, N. K., Tripathi, D. K., & Sharma, S. (2018). Tracing the role of plant proteins in the response to metal toxicity: A comprehensive review. *Plant Signaling & Behavior*, 13(9), artículo e1507401. <https://doi.org/10.1080/15592324.2018.1507401>
- James, R. A., Rivelli, A. R., Munns, R., & von Caemmerer, S. (2002). Factors affecting CO<sub>2</sub> assimilation, leaf injury and growth in salt-stressed durum wheat. *Functional Plant Biology*, 29(12), 1.393-1.403. <https://doi.org/10.1071/FP02069>
- Jochum, M. D., McWilliams, K. L., Borrego, E. J., Kolomiets, M. V., Niu, G., Pierson, E. A., & Jo, Y.-K. (2019). Bioprospecting plant growth-promoting rhizobacteria that mitigate drought stress in grasses. *Frontiers in Microbiology*, 10, artículo 2106. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02106>
- Joshi, R., & Chinnusamy, V. (2014). Chapter 12 - Antioxidant enzymes: Defense against high temperature stress. En P. Ahmad (ed.), *Oxidative damage to plants: Antioxidant networks and signaling* (pp. 369-396). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-799963-0.00012-5>
- Kamran, M., Parveen, A., Ahmar, S., Malik, Z., Hussain, S., Chattha, M. S., Saleem, M. H., Adil, M., Heidari, P., & Chen, J.-T. (2020). An overview of hazardous impacts of soil salinity in crops, tolerance mechanisms, and amelioration through selenium supplementation. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(1), artículo 148. <https://doi.org/10.3390/ijms21010148>
- Kasim, W. A., Osman, M. E., Omar, M. N., Abd El-Daim, I. A., Bejai, S., & Meijer, J. (2013). Control of drought stress in wheat using plant-growth-promoting bacteria. *Journal of Plant Growth Regulation*, 32(1), 122-130. <https://doi.org/10.1007/s00344-012-9283-7>
- Kavamura, V. N., & de Melo, I. S. (2014). Effects of different osmolarities on bacterial biofilm formation. *Brazilian Journal of Microbiology*, 45(2), 627-631. <https://doi.org/10.1590/S1517-83822014000200034>

- Kavamura, V. N., Santos, S. N., da Silva, J. L., Parma, M. M., Ávila, L. A., Visconti, A., Zucchi, T. D., Taketani, R. G., Andreote, F. D., & de Melo, I. S. (2013). Screening of Brazilian cacti rhizobacteria for plant growth promotion under drought. *Microbiological Research*, *168*(4), 183-191. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2012.12.002>
- Khan, M. A., Asaf, S., Khan, A. L., Adhikari, A., Jan, R., Ali, S., Imran, M., Kim, K.-M., & Lee, I.-J. (2020). Plant growth-promoting endophytic bacteria augment growth and salinity tolerance in rice plants. *Plant Biology*, *22*(5), 850-862. <https://doi.org/10.1111/plb.13124>
- Khan, N., & Bano, A. (2019). Exopolysaccharide producing rhizobacteria and their impact on growth and drought tolerance of wheat grown under rainfed conditions. *PLoS ONE*, *14*(9), artículo e0222302. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222302>
- Khan, W.-u.-D., Tanveer, M., Shaukat, R., Ali, M., & Pirdad, F. (2020). An overview of salinity tolerance mechanism in plants. En M. Hasanuzzaman, & M. Tanveer (eds.), *Salt and drought stress tolerance in plants: Signaling networks and adaptive mechanisms* (pp. 1-16). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-40277-8\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-030-40277-8_1)
- Khan, Z., Rho, H., Firrincieli, A., Hung, S. H., Luna, V., Masciarelli, O., Kim, S.-H., & Doty, S. L. (2016). Growth enhancement and drought tolerance of hybrid poplar upon inoculation with endophyte consortia. *Current Plant Biology*, *6*, 38-47. <https://doi.org/10.1016/j.cpb.2016.08.001>
- Khanna, K., Jamwal, V. L., Sharma, A., Gandhi, S. G., Ohri, P., Bhardwaj, R., Al-Huqail, A. A., Siddiqui, M. H., Ali, H. M., & Ahmad, P. (2019). Supplementation with plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) alleviates cadmium toxicity in *Solanum lycopersicum* by modulating the expression of secondary metabolites. *Chemosphere*, *230*, 628-639. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.05.072>
- Kim, Y.-C., Glick, B. R., Bashan, Y., & Ryu, C.-M. (2012). Enhancement of plant drought tolerance by microbes. En R. Aroca (ed.), *Plant responses to drought stress: From morphological to molecular features* (pp. 383-413). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0\\_15](https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_15)
- Kole, C., Michler, C., Abbott, A. G., & Hall, T. C. (2010). *Transgenic crop plants. Volume 2: Utilization and biosafety*. Springer.
- Kong, Z., & Glick, B. R. (2017). Chapter Two - The role of plant growth-promoting bacteria in metal phytoremediation. En R. K. Poole (ed.), *Advances in microbial physiology* (vol. 71, pp. 97-132). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/bs.ampbs.2017.04.001>
- Konkolewska, A., Piechalak, A., Ciszewska, L., Antos-Krzemińska, N., Skrzypczak, T., Hanć, A., Sitko, K., Małkowski, E., Baratkiewicz, D., & Matecka, A. (2020). Combined use of companion planting and PGPR for the assisted phytoextraction of trace metals (Zn, Pb, Cd). *Environmental Science and Pollution Research*, *27*, 13.809-13.825. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-07885-3>
- Lazar, T. (2003). *Plant physiology*. 3rd edn [reseña]. *Annals of Botany*, *91*(6), 750-751. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg079>
- Liu, J. L., Xie, B. M., Shi, X. H., Ma, J. M., & Guo, C. H. (2015). Effects of two plant growth-promoting rhizobacteria containing 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase on oat growth in petroleum-contaminated soil. *International Journal of Environmental Science and Technology*, *12*(12), 3.887-3.894. <https://doi.org/10.1007/s13762-015-0798-x>
- Loupassaki, M. H., Chartzoulakis, K. S., Digalaki, N. B., & Androulakis, I. I. (2002). Effects of salt stress on concentration of nitrogen, phosphorus, potassium, calcium, magnesium, and sodium in leaves, shoots, and roots of six olive cultivars. *Journal of Plant Nutrition*, *25*(11), 2.457-2.482. <https://doi.org/10.1081/PLN-120014707>
- Ma, Y., Oliveira, R. S., Wu, L., Luo, Y., Rajkumar, M., Rocha, I., & Freitas, H. (2015). Inoculation with metal-mobilizing plant-growth-promoting rhizobacterium *Bacillus* sp. SC2b and its role in rhizoremediation. *Journal of Toxicology and Environmental Health, Part A*, *78*(13-14), 931-944. <https://doi.org/10.1080/15287394.2015.1051205>
- Mahajan, S., & Tuteja, N. (2005). Cold, salinity and drought stresses: An overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, *444*(2), 139-158. <https://doi.org/10.1016/j.abb.2005.10.018>
- Mehler, A. H. (1951). Studies on reactions of illuminated chloroplasts. II. Stimulation and inhibition of the reaction with molecular oxygen. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, *34*(2), 339-351. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(51\)90012-4](https://doi.org/10.1016/0003-9861(51)90012-4)
- Miransari, M. (ed.). (2014). *Use of microbes for the alleviation of soil stresses. Volume 1*. Springer.
- Moreno-Galván, A., Romero-Perdomo, F. A., Estrada-Bonilla, G., Meneses, C. H. S. G., & Bonilla, R. R. (2020). Dry-Caribbean *Bacillus* spp. strains ameliorate drought stress in maize by a strain-specific antioxidant response modulation. *Microorganisms*, *8*(6), artículo 823. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8060823>
- Moreno-Galván, A. E., Cortés-Patiño, S., Romero-Perdomo, F., Uribe-Vélez, D., Bashan, Y., & Bonilla, R. R. (2020). Proline accumulation and glutathione reductase activity induced by drought-tolerant rhizobacteria as potential mechanisms to alleviate drought stress in Guinea grass. *Applied Soil Ecology*, *147*, artículo 103367. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103367>
- Moutia, J.-F. Y., Saumtally, S., Spaepen, S., & Vanderleyden, J. (2010). Plant growth promotion by *Azospirillum* sp. in sugarcane is influenced by genotype and drought stress. *Plant and Soil*, *337*(1), 233-242. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0519-7>
- Müller, M., & Munné-Bosch, S. (2015). Ethylene response factors: A key regulatory hub in hormone and stress signaling. *Plant Physiology*, *169*(1), 32-41. <https://doi.org/10.1104/pp.15.00677>
- Munns, R. (2002). Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell & Environment*, *25*(2), 239-250. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00808.x>
- Munns, R., & Tester, M. (2008). Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, *59*(1), 651-681. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911>
- Nadeem, S. M., Zahir, Z. A., Naveed, M., & Arshad, M. (2007). Preliminary investigations on inducing salt tolerance in maize

- through inoculation with rhizobacteria containing Acc deaminase activity. *Canadian Journal of Microbiology*, 53(10), 1.141-1.149. <https://doi.org/10.1139/W07-081>
- Naseem, H., & Bano, A. (2014). Role of plant growth-promoting rhizobacteria and their exopolysaccharide in drought tolerance of maize. *Journal of Plant Interactions*, 9(1), 689-701. <https://doi.org/10.1080/17429145.2014.902125>
- Naveed, M., Mitter, B., Reichenauer, T. G., Wieczorek, K., & Sessitsch, A. (2014). Increased drought stress resilience of maize through endophytic colonization by *Burkholderia phytofirmans* PsJN and *Enterobacter* sp. FD17. *Environmental and Experimental Botany*, 97, 30-39. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.09.014>
- Negrão, S., Schmöckel, S. M., & Tester, M. (2016). Evaluating physiological responses of plants to salinity stress. *Annals of Botany*, 119(1), 1-11. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw191>
- Ngumbi, E., & Klopper, J. (2016). Bacterial-mediated drought tolerance: Current and future prospects. *Applied Soil Ecology*, 105, 109-125. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.04.009>
- Noctor, G., Mhamdi, A., & Foyer, C. H. (2014). The roles of reactive oxygen metabolism in drought: Not so cut and dried. *Plant Physiology*, 164(4), 1.636-1.648. <https://doi.org/10.1104/pp.113.233478>
- Noctor, G., Mhamdi, A., & Foyer, C. H. (2016). Oxidative stress and antioxidative systems: Recipes for successful data collection and interpretation. *Plant, Cell & Environment*, 39(5), 1.140-1.160. <https://doi.org/10.1111/pce.12726>
- Noctor, G., Reichheld, J.-P., & Foyer, C. H. (2018). ROS-related redox regulation and signaling in plants. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 80, 3-12. <https://doi.org/10.1016/j.semdb.2017.07.013>
- Numan, M., Bashir, S., Khan, Y., Mumtaz, R., Shinwari, Z. K., Khan, A. L., Khan, A., & Al-Harrasi, A. (2018). Plant growth promoting bacteria as an alternative strategy for salt tolerance in plants: A review. *Microbiological Research*, 209, 21-32. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.02.003>
- Orozco-Mosqueda, M. del C., Glick, B. R., & Santoyo, G. (2020). Acc deaminase in plant growth-promoting bacteria (PGPB): An efficient mechanism to counter salt stress in crops. *Microbiological Research*, 235, artículo 126439. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126439>
- Osakabe, Y., Osakabe, K., Shinozaki, K., & Tran, L.-S. (2014). Response of plants to water stress. *Frontiers in Plant Science*, 5, artículo 86. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00086>
- Pardo, J. M., & Rubio, F. (2011). Na<sup>+</sup> and K<sup>+</sup> transporters in plant signaling. En M. Geisler, & K. Venema (eds.), *Transporters and pumps in plant signaling* (pp. 65-98). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-14369-4\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-642-14369-4_3)
- Qin, Y., Druzhinina, I. S., Pan, X., & Yuan, Z. (2016). Microbially mediated plant salt tolerance and microbiome-based solutions for saline agriculture. *Biotechnology Advances*, 34(7), 1.245-1.259. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2016.08.005>
- Rangel de Souza, A. L. S., De Souza, S. A., De Oliveira, M. V. V., Ferraz, T. M., Figueiredo, F. A. M. M. A., Da Silva, N. D., Rangel, P. L., Panisset, C. R. S., Olivares, F. L., Campostrini, E., & De Souza Filho, G. A. (2016). Endophytic colonization of *Arabidopsis thaliana* by *Gluconacetobacter diazotrophicus* and its effect on plant growth promotion, plant physiology, and activation of plant defense. *Plant and Soil*, 399(1), 257-270. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2672-5>
- Riemann, M., Dhakarey, R., Hazman, M., Miro, B., Kohli, A., & Nick, P. (2015). Exploring jasmonates in the hormonal network of drought and salinity responses. *Frontiers in Plant Science*, 6, artículo 1077. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01077>
- Rojas-Tapias, D., Moreno-Galván, A., Pardo-Díaz, S., Obando, M., Rivera, D., & Bonilla, R. (2012). Effect of inoculation with plant growth-promoting bacteria (PGPB) on amelioration of saline stress in maize (*Zea mays*). *Applied Soil Ecology*, 61, 264-272. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.01.006>
- Rolli, E., Marasco, R., Vigani, G., Ettoumi, B., Mapelli, F., Deangelis, M. L., Gandolfi, C., Casati, E., Previtali, F., Gerbino, R., Pierotti, Cei, F., Borin, S., Sorlini, C., Zocchi, G., & Daffonchio, D. (2015). Improved plant resistance to drought is promoted by the root-associated microbiome as a water stress-dependent trait. *Environmental Microbiology*, 17(2), 316-331. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12439>
- Safdar, H., Amin, A., Shafiq, Y., Ali, A., Yasin, R., Shoukat, A., Hussan, M. U., & Sarwar, M. I. (2019). A review: Impact of salinity on plant growth. *Nature and Science*, 17(1), 34-40. [https://www.researchgate.net/publication/330689445\\_Abbas\\_Shoukat\\_Maqsood\\_UL\\_Hussan\\_Muhammad\\_Ishtiaq\\_Sarwar\\_A\\_review\\_Impact\\_of\\_salinity\\_on\\_plant\\_growth#:~:text=Salinity%20stress%20limits%20crop%20yield,restricting%20the%20use%20of%20land.&text=Plants%20are%20affected%20by%20salt,cellular%20metabolism%2C%20and%20plant%20nutrition.](https://www.researchgate.net/publication/330689445_Abbas_Shoukat_Maqsood_UL_Hussan_Muhammad_Ishtiaq_Sarwar_A_review_Impact_of_salinity_on_plant_growth#:~:text=Salinity%20stress%20limits%20crop%20yield,restricting%20the%20use%20of%20land.&text=Plants%20are%20affected%20by%20salt,cellular%20metabolism%2C%20and%20plant%20nutrition.)
- Saikia, J., Sarma, R. K., Dhandia, R., Yadav, A., Bharali, R., Gupta, V. K., & Saikia, R. (2018). Alleviation of drought stress in pulse crops with Acc deaminase producing rhizobacteria isolated from acidic soil of Northeast India. *Scientific Reports*, 8(1), artículo 3560. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21921-w>
- Sandhya, V., Ali, S. Z., Grover, M., Reddy, G., & Venkateswarlu, B. (2010). Effect of plant growth promoting *Pseudomonas* spp. on compatible solutes, antioxidant status and plant growth of maize under drought stress. *Plant Growth Regulation*, 62(1), 21-30. <https://doi.org/10.1007/s10725-010-9479-4>
- Sangiorgio, D., Cellini, A., Donati, I., Pastore, C., Onofrietti, C., & Spinelli, F. (2020). Facing climate change: Application of microbial biostimulants to mitigate stress in horticultural crops. *Agronomy*, 10(6), artículo 794. <https://doi.org/10.3390/agronomy10060794>
- Sarkar, J., Chakraborty, B., & Chakraborty, U. (2018). Plant growth promoting rhizobacteria protect wheat plants against temperature stress through antioxidant signalling and reducing chloroplast and membrane injury. *Journal of Plant Growth Regulation*, 37(4), 1.396-1.412. <https://doi.org/10.1007/s00344-018-9789-8>
- Sarma, R. K., & Saikia, R. (2014). Alleviation of drought stress in mung bean by strain *Pseudomonas aeruginosa* GGRJ21. *Plant and Soil*, 377(1-2), 111-126. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1981-9>

- Shabala, S. (2017). *Plant stress physiology*. Cabi.
- Shabala, S., & Cuin, T. A. (2008). Potassium transport and plant salt tolerance. *Physiologia Plantarum*, 133(4), 651-669. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.01008.x>
- Shabala, S., & Shabala, L. (2011). Ion transport and osmotic adjustment in plants and bacteria. *Biomolecular Concepts*, 2(5), 407-419. <https://doi.org/10.1515/BMC.2011.032>
- Shaharoon, B., Arshad, M., & Zahir, Z. A. (2006). Effect of plant growth promoting rhizobacteria containing ACC-deaminase on maize (*Zea mays* L.) growth under axenic conditions and on nodulation in mung bean (*Vigna radiata* L.). *Letters in Applied Microbiology*, 42(2), 155-159. <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2005.01827.x>
- Shahid, M., Pourrut, B., Dumat, C., Nadeem, M., Aslam, M., & Pinelli, E. (2014). Heavy-metal-induced reactive oxygen species: Phytotoxicity and physicochemical changes in plants. En D. M. Whitacre (ed.), *Reviews of environmental contamination and toxicology*. Volume 232 (pp. 1-44). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-06746-9\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-06746-9_1)
- Sharma, A., Shahzad, B., Kumar, V., Kohli, S. K., Sidhu, G. P. S., Bali, A. S., Handa, N., Kapoor, D., Bhardwaj, R., & Zheng, B. (2019). Phytohormones regulate accumulation of osmolytes under abiotic stress. *Biomolecules*, 9(7), artículo 285. <https://doi.org/10.3390/biom9070285>
- Sharma, P., & Dubey, R. S. (2007). Involvement of oxidative stress and role of antioxidative defense system in growing rice seedlings exposed to toxic concentrations of aluminum. *Plant Cell Reports*, 26(11), 2.027-2.038. <https://doi.org/10.1007/s00299-007-0416-6>
- Sharma, S. S., & Dietz, K.-J. (2006). The significance of amino acids and amino acid-derived molecules in plant responses and adaptation to heavy metal stress. *Journal of Experimental Botany*, 57(4), 711-726. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj073>
- Shilev, S., Babrikova, I., & Babrikov, T. (2020). Consortium of plant growth-promoting bacteria improves spinach (*Spinacea oleracea* L.) growth under heavy metal stress conditions. *Journal of Chemical Technology and Biotechnology*, 95(4), 932-939. <https://doi.org/10.1002/jctb.6077>
- Shrivastava, P., & Kumar, R. (2015). Soil salinity: A serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 22(2), 123-131. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2014.12.001>
- Shukla, P. S., Agarwal, P. K., & Jha, B. (2012). Improved salinity tolerance of *Arachis hypogaea* (L.) by the interaction of halotolerant plant-growth-promoting rhizobacteria. *Journal of Plant Growth Regulation*, 31(2), 195-206. <https://doi.org/10.1007/s00344-011-9231-y>
- Siddiqui, M. H., Al-Whaibi, M. H., & Basalah, M. O. (2011). Role of nitric oxide in tolerance of plants to abiotic stress. *Protoplasma*, 248(3), 447-455. <https://doi.org/10.1007/s00709-010-0206-9>
- Silva, R., Figueiras, L., Santos, B., Coelho, M., Silva, M., Estrada-Bonilla, G., Vidal, M., Baldani, J. I., & Meneses, C. (2020). *Gluconacetobacter diazotrophicus* changes the molecular mechanisms of root development in *Oryza sativa* L. growing under water stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(1), artículo 333. <https://doi.org/10.3390/ijms21010333>
- Singh, A., & Prasad, S. M. (2011). Reduction of heavy metal load in food chain: Technology assessment. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 10(3), artículo 199. <https://doi.org/10.1007/s11157-011-9241-z>
- Singh, A., Sharma, R. K., Agrawal, M., & Marshall, F. M. (2010). Health risk assessment of heavy metals via dietary intake of foodstuffs from the wastewater irrigated site of a dry tropical area of India. *Food and Chemical Toxicology*, 48(2), 611-619. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2009.11.041>
- Singh, S., Parihar, P., Singh, R., Singh, V. P., & Prasad, S. M. (2016). Heavy metal tolerance in plants: Role of transcriptomics, proteomics, metabolomics, and ionomics. *Frontiers in Plant Science*, 6, artículo 1143. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01143>
- Stearns, J. C., Shah, S., Greenberg, B. M., Dixon, D. G., & Glick, B. R. (2005). Tolerance of transgenic canola expressing 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid deaminase to growth inhibition by nickel. *Plant Physiology and Biochemistry*, 43(7), 701-708. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2005.05.010>
- Sultana, S., Paul, S. C., Parveen, S., Alam, S., Rahman, N., Jannat, B., Hoque, S., Rahman, M. T., & Karim, M. M. (2019). Isolation and identification of salt-tolerant plant-growth-promoting rhizobacteria and their application for rice cultivation under salt stress. *Canadian Journal of Microbiology*, 66(2), 144-160. <https://doi.org/10.1139/cjm-2019-0323>
- Tanji, K. K., & Wallender, W. W. (2012). Nature and extent of agricultural salinity and sodicity. En W. W. Wallender, & K. K. Tanji (eds.), *Agricultural salinity assessment management* (pp. 1-25). American Society of Civil Engineers.
- Theocharis, A., Bordiec, S., Fernandez, O., Paquis, S., Dhondt-Cordelier, S., Baillieul, F., Clément, C., & Barka, E. A. (2011). *Burkholderia phytofirmans* PsJN primes *Vitis vinifera* L. and confers a better tolerance to low nonfreezing temperatures. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 25(2), 241-249. <https://doi.org/10.1094/MPMI-05-11-0124>
- Timmusk, S., Abd El-Daim, I. A., Copolovici, L., Tanilas, T., Kännaste, A., Behers, L., Nevo, E., Seisenbaeva, G., Stenström, E., & Niinemets, Ü. (2014). Drought-tolerance of wheat improved by rhizosphere bacteria from harsh environments: Enhanced biomass production and reduced emissions of stress volatiles. *PLoS ONE*, 9(5), artículo e96086. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096086>
- Timmusk, S., & Nevo, E. (2011). Plant root associated biofilms: Perspectives for natural product mining. En D. K. Maheshwari (ed.), *Bacteria in agrobiolgy: Plant nutrient management* (pp. 285-300). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-21061-7\\_12](https://doi.org/10.1007/978-3-642-21061-7_12)

- Tiwari, G., Duraivadivel, P., Sharma, S., & P. H. (2018). 1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acid deaminase producing beneficial rhizobacteria ameliorate the biomass characters of *Panicum maximum* Jacq. by mitigating drought and salt stress. *Scientific Reports*, 8(1), artículo 17513. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35565-3>
- Ullah, A., Nisar, M., Ali, H., Hazrat, A., Hayat, K., Keerio, A. A., Ihsan, M., Laiq, M., Ullah, S., Fahad, S., Khan, A., Khan, A. H., Akbar, A., & Yang, X. (2019). Drought tolerance improvement in plants: An endophytic bacterial approach. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 103(18), 7.385-7.397. <https://doi.org/10.1007/s00253-019-10045-4>
- Ullah, S., & Bano, A. (2015). Isolation of plant-growth-promoting rhizobacteria from rhizospheric soil of halophytes and their impact on maize (*Zea mays* L.) under induced soil salinity. *Canadian Journal of Microbiology*, 61(4), 1-7. <https://doi.org/10.1139/cjm-2014-0668>
- Upadhyay, S. K., Singh, J. S., & Singh, D. P. (2011). Exopolysaccharide-producing plant growth-promoting rhizobacteria under salinity condition. *Pedosphere*, 21(2), 214-222. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(11\)60120-3](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(11)60120-3)
- Urban, M. C., Bocedi, G., Hendry, A. P., Mihoub, J. B., Pe'er, G., Singer, A., Bridle, J. R., Crozier, L. G., De Meester, L., Godsoe, W., Gonzalez, A., Hellmann, J. J., Holt, R. D., Huth, A., Johst, K., Krug, C. B., Leadley, P. W., Palmer, S. C. F., Pantel, J. H., ... Travis, J. M. (2016). Improving the forecast for biodiversity under climate change. *Science*, 353(6304). <https://doi.org/10.1126/science.aad8466>
- Vargas, L., Santa Brígida, A. B., Mota Filho, J. P., de Carvalho, T. G., Rojas, C. A., Vanechoutte, D., Van Bel, M., Farrinelli, L., Ferreira, P. C. G., Vandepoele, K., & Hemerly, A. S. (2014). Drought tolerance conferred to sugarcane by association with *Gluconacetobacter diazotrophicus*: A transcriptomic view of hormone pathways. *PLoS ONE*, 9(12), artículo e114744. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114744>
- Ventrella, A., Catucci, L., Pitetska, E., Piletsky, S., & Agostiano, A. (2009). Interactions between heavy metals and photosynthetic materials studied by optical techniques. *Bioelectrochemistry*, 77(1), 19-25. <https://doi.org/10.1016/j.bioelechem.2009.05.002>
- Viehweger, K. (2014). How plants cope with heavy metals. *Botanical Studies*, 55(1), artículo 35. <https://doi.org/10.1186/1999-3110-55-35>
- Vurukonda, S. S. K. P., Vardharajula, S., Shrivastava, M., & SkZ, A. (2016). Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth promoting rhizobacteria. *Microbiological Research*, 184, 13-24. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.12.003>
- Wang, F., Cui, X., Sun, Y., & Dong, C.-H. (2013). Ethylene signaling and regulation in plant growth and stress responses. *Plant Cell Reports*, 32(7), 1.099-1.109. <https://doi.org/10.1007/s00299-013-1421-6>
- Wang, W., Vinocur, B., & Altman, A. (2003). Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: Towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, 218(1), 1-14. <https://doi.org/10.1007/s00425-003-1105-5>
- 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>
- Waśkiewicz, A., Beszterda, M., & Goliński, P. (2014). Chapter 7 - Nonenzymatic antioxidants in plants. En P. Ahmad (ed.), *Oxidative damage to plants: Antioxidant networks and signaling* (pp. 201-234). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-799963-0.00007-1>
- Wilkinson, S., Kudoyarova, G. R., Veselov, D. S., Arkhipova, T. N., & Davies, W. J. (2012). Plant hormone interactions: Innovative targets for crop breeding and management. *Journal of Experimental Botany*, 63(9), 3.499-3.509. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers148>
- 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>
- Yegorenkova, I. V., Konnova, S. A., Sachuk, V. N., & Ignatov, V. V. (2001). *Azospirillum brasilense* colonisation of wheat roots and the role of lectin-carbohydrate interactions in bacterial adsorption and root-hair deformation. *Plant and Soil*, 231(2), 275-282. <https://doi.org/10.1023/A:1010340700694>
- Zhang, H., Kim, M.-S., Krishnamachari, V., Payton, P., Sun, Y., Grimson, M., Farag, M. A., Ryu, C.-M., Allen, R., Melo, I. S., & Paré, P. W. (2007). Rhizobacterial volatile emissions regulate auxin homeostasis and cell expansion in *Arabidopsis*. *Planta*, 226(4), artículo 839. <https://doi.org/10.1007/s00425-007-0530-2>
- Żróbek-Sokolnik, A. (2012). Temperature stress and responses of plants. En P. Ahmad, & M. N. V. Prasad (eds.), *Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change* (pp. 113-134). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0815-4\\_5](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0815-4_5)