

# Mecanismos de estimulación del crecimiento vegetal en bacterias del género *Bacillus*

Daniel Rojas-Solís, Miguel Contreras-Pérez y Gustavo Santoyo ✉

Instituto de Investigaciones Químico Biológicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Mich. México. 58030

## Resumen

La rizósfera es la región del suelo donde habitan las diversas comunidades microbianas que se ven influenciadas por los compuestos exudados de las raíces de las plantas. Diversas especies de bacterias que pertenecen al género *Bacillus* son de las más abundantes en este tipo de ecosistemas, las cuales pueden beneficiar el desarrollo y la salud vegetal. Los efectos benéficos pueden ocurrir de forma directa mediante la producción de compuestos fitoestimulantes, o indirecta mediante la síntesis de compuestos con actividad antibiótica que inhiben el crecimiento de fitopatógenos. En este trabajo se discuten los avances más recientes sobre el conocimiento de los diferentes mecanismos promotores del crecimiento vegetal que exhiben las especies del género *Bacillus*.

**Palabras clave:** fitoestimulante, fitopatógeno, rizósfera, biocontrol, inmunidad vegetal

## Abstract

The rhizosphere is the ecosystem where various microbial communities live and are influenced by plant root exudates. Several species of *Bacillus* are abundant in these ecosystems and may benefit plant development and health. The beneficial effects may occur either directly by producing phyto stimulants or indirectly through the synthesis of compounds with antibiotic activity, which might inhibit the growth of pathogens. In this article, we review the most recent literature regarding the different mechanisms of plant growth promotion exhibited by the genus *Bacillus*.

**Keywords:** phyto stimulant, phytopathogens, rhizosphere, biocontrol, plant immunity.

## Introducción

Kloepper y Schroth (1980) propusieron por primera vez el uso del término rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal o *Plant Growth-Promoting Rhizobacteria* (PGPR) por sus siglas en inglés para nombrar las bacterias que habitan en la rizósfera y que presentan la propiedad de estimular el crecimiento y la salud vegetal. Entre estas bacterias se encuentran diversas especies del género *Bacillus*, junto con otros géneros como *Pseudomonas* (Santoyo *et al.*, 2012). El género *Bacillus* contiene cientos de especies bacterianas, muchos de ellos promueven el crecimiento vegetal.

Los efectos de estimulación del crecimiento se pueden dividir en mecanismos indirectos y directos. Los métodos indirectos son aquellos donde la bacteria sintetiza antibióticos u otros compuestos que tienen un efecto inhibitorio sobre organismos fitopatógenos (Glick, 1995; Ahmad *et al.*, 2008). Los segundos son aquellos donde la bacteria puede influir positivamente en el crecimiento de la planta por medio de la síntesis y excreción de sustancias fitoestimuladoras, que pueden incluir diversos tipos de fitohormonas como las auxinas o citocininas, compuestos orgánicos volátiles e incluso activando la producción in planta de compuestos que refuerzan la inmunidad vegetal como ácido jasmónico, ácido salicílico y fitoalexinas (Ahmad *et al.*, 2008). Son diversas las especies y cepas que han permitido ampliar nuestro conocimiento en esta área, tales como *Bacillus megaterium* UMCV1, *Bacillus subtilis* GB03, *Bacillus amyloliquefaciens* IB937a y FZB45, *Bacillus cereus* L254, *Bacillus simplex* L266, *Bacillus sp.* L272a y *Bacillus thuringiensis* UM96, las cuales promueven el crecimiento

vegetal mediante mecanismos diversos (Figura 1).

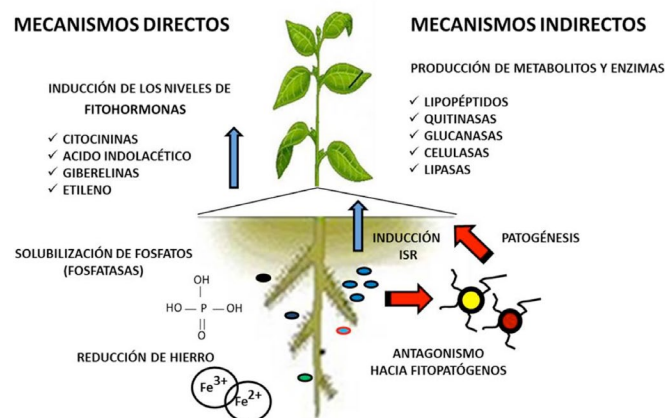


Figura 1. Mecanismos directos e indirectos de estimulación del crecimiento vegetal en bacterias del género *Bacillus*. Las bacterias pueden inducir la síntesis de hormonas en la planta, como citocininas, etileno, giberelinas, entre otras. Así mismo, a través de fosfatasa pueden solubilizar fosfato. La reducción de hierro puede ser también un mecanismo directo para mejorar la nutrición de la planta. Con respecto a los mecanismos indirectos, las rizobacterias *Bacillus* pueden inducir sistemas de protección en la planta o antagonizar a los patógenos por medio de la excreción de compuestos que degradan la pared celular, por ejemplo: quitinasas, celulasas y glucanasas.

Dichas cepas y especies producen todo un arsenal de compuestos, tales como citocininas, auxinas (IAA), ácido abscísico (ABA); así también solubilizan nutrientes, reducen el Fe(III) a Fe(II); sintetizan y emiten compuestos volátiles como lo es el 2,3-butanediol, acetoina, aldehídos, cetonas y alcoholes, también producen antibióticos de tipo lipopéptido como fengicina, surfactina y diferentes iturinas, además la capacidad *Bacillus* para esporular le permite sobrevivir por largos periodos hasta encontrar las condiciones óptimas en el ambiente. Todo este conjunto hace

✉ **Autor de correspondencia:** Gustavo Santoyo. Instituto de Investigaciones Químico Biológicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Mich. Ciudad Universitaria, Edif. A1'. C.P. 58030. Emails: gsantoyo@umich.mx, gustavo\_santoyo@yahoo.com

de las diferentes especies de *Bacillus* candidatos oportunos para producir bioinoculantes que permitan eliminar y/o disminuir el uso de pesticidas químicos que dañan el ambiente (Santoyo *et al.*, 2012). Por lo tanto, en este trabajo se realizó una revisión de trabajos relevantes sobre las diferentes características que contienen las especies de *Bacillus* para mejorar el desarrollo y la salud de las plantas, ya sea a través de mecanismos directos, indirectos o ambos (**Figura 1**).

## Mecanismos Directos

### *Producción de compuestos fitoestimuladores por Bacillus*

Diversos estudios han descrito la capacidad de las plantas de producir citocininas (Arshad y Frankerberger, 1998; Salamone *et al.*, 2001; Arkhipova *et al.*, 2007). Adicionalmente, bacterias del género *Bacillus* han mostrado la capacidad de producir y excretar citocininas en la rizósfera, e influir positivamente en el crecimiento vegetal. Arkhipova *et al.*, (2005) analizan diversas cepas de *Bacillus subtilis* y su capacidad para sintetizar citocininas del tipo zeatinribosido, dihidrozeatinribosido (DHZR) e isopenteniladenosina (IPA). En experimentos donde inocularon las cepas de *Bacillus* en plantas de lechuga observaron que después de dos semanas, los tejidos de las raíces y brotes contenían una mayor cantidad de citocininas que las plantas sin inocular. La acumulación de citocininas se asoció con un incremento del 30% en el peso de las plantas. Cabe destacar que se encontraron también elevados niveles de otras hormonas vegetales, tales como el ácido indol-3-acético (IAA) y el ácido abscísico (ABA). Lo anterior sugiere que las cepas de *Bacillus* promueven el crecimiento de las plantas por la acumulación de citocininas y otras hormonas como IAA y ABA (Arkhipova *et al.*, 2005).

Las bacterias del género *Bacillus* sintetizan una gran diversidad de hormonas que influyen en el desarrollo de las plantas. Tal es el caso de las auxinas, que juegan un papel primordial en el desarrollo. En un trabajo de Idris *et al.*, (2002), se detectaron altos niveles de IAA en filtrados de cultivos celulares de cepas de *Bacillus amyloliquefaciens* (FZB24, FZB42 and FZB45) y *Bacillus subtilis* FZB37. Los sobrenadantes de cultivos de *Bacillus* tuvieron un efecto positivo en la germinación de semillas de maíz, así como la curvatura del coleoptilo (Ahmed and Hasnain, 2010).

### *Biodisponibilidad de nutrimentos*

Valencia-Cantero *et al.*, (2007) aislaron y caracterización molecularmente cuatro aislados bacterianos (UMCV1, UMCV2, UMCV3 y UMCV4) de la rizósfera de plantas de frijol y maíz, cuya característica relevante fue su capacidad de reducir Fe (III) a Fe (II). Es interesante resaltar que del aislado UMCV1 se amplificó y secuenció parcialmente el gen ribosomal 16S, y en un análisis filogenético, se agrupó con cepas de *Bacillus megaterium*, por lo que se denominó *B. megaterium* UMCV1 (Valencia-Cantero *et al.*, 2007). En experimentos in vitro, *B. megaterium* UMCV1 se inoculó en plantas de frijol donde se observó una mayor concentración de hierro en los tejidos y un incremento en su biomasa, comparadas con aquellas plantas no inoculadas. Dicha promoción del crecimiento vegetal se atribuyó a la capacidad de *B. megaterium* para reducir hierro, al hacerlo biodisponible

para la planta (Valencia-Cantero *et al.*, 2007).

Las bacterias que promueven el crecimiento vegetal pueden involucrar más de un mecanismo, tal es el caso de la cepa *B. megaterium* UMCV1. En un trabajo posterior, *B. megaterium* UMCV1 promovió el crecimiento de plantas de *Arabidopsis thaliana* en experimentos in vitro (López-Bucio *et al.*, 2007). Los parámetros analizados fueron muy diversos, ya que se reportó un incremento en el peso fresco y seco, la longitud del tallo y la raíz, así como el número y longitud de raíces laterales. Fue interesante observar que al emplear algunas líneas mutantes de *A. thaliana*, incluyendo aux1-7, axr4-1, eir1, etr1, ein2 y rhd6, las cuales son deficientes en la señalización y respuesta a etileno y auxinas, *B. megaterium* UMCV1 continuó promoviendo el crecimiento de la planta. Lo anterior sugiere que *B. megaterium* UMCV1 tiene efectos de promoción del crecimiento en *A. thaliana* a través de vías o mecanismos independientes de rutas que involucran auxinas o etileno. Se considera que dichas rutas son las principales para promover el desarrollo vegetal en diversas especies. En trabajos recientes se ha demostrado que a través de la ruta de señalización de citocininas, *B. megaterium* UMCV1 tiene un efecto promotor del desarrollo (López-Bucio *et al.*, 2009).

### *Emisión de Compuestos Orgánicos Volátiles*

Ryu *et al.*, (2003) presentaron evidencia de un mecanismo entonces novedoso de estimulación del desarrollo vegetal en *A. thaliana* por parte de bacterias como *B. subtilis* GB03 y *B. amyloliquefaciens* IN937a. Mediante el uso de compartimentos separados (cajas de Petri divididas) diversas bacterias fueron inoculadas en un lado de la caja y en el otro se crecieron plántulas de *A. thaliana*, se observó que la presencia de las bacterias estimulaba un mayor desarrollo y acumulación de biomasa. La bacteria *E. coli* DH5 fue usada como control negativo, por no ser rizobacteria y por no afectar el crecimiento vegetal. Los autores sugirieron que compuestos volátiles bacterianos eran los responsables de la señalización química entre las bacterias y *A. thaliana*. En particular, se demostró que los compuestos volátiles 2-3 butanediol y acetoina eran sintetizados por las bacterias y que por lo tanto, las cepas mutantes en la síntesis de 2-3 butanediol y acetoina de *Bacillus subtilis* BSIP1173 y BSIP1174 no estimularon el desarrollo de *A. thaliana* en comparación con las cepas silvestre GB03 y IN937a, que sí mostró un efecto positivo en el desarrollo del follaje, por lo que concluyeron que los compuestos volátiles 2-3 butanediol y acetoina eran los efectores de la promoción del crecimiento de *Arabidopsis*. En un estudio reciente Gutierrez-Luna *et al.*, (2010) analizaron doce cepas aisladas de la rizósfera de plantas de limón (*Citrus aurantifolia*) y el efecto de compuestos volátiles en el desarrollo de las raíces de *A. thaliana*. Mediante un experimento en cajas de Petri divididas, los autores observaron cambios morfológicos diferenciales en la arquitectura de la raíz. Fue interesante observar que algunas cepas bacterianas promovían el desarrollo de raíces laterales y crecimiento de pelos radicales, así como una mayor longitud de la raíz primaria de las plantas. Tres de los aislados bacterianos fueron identificados como *Bacillus cereus* L254, *Bacillus simplex* L266 y *Bacillus sp* L272a. Aun cuando no se reportaron los compuestos específicos responsables del mecanismo de promoción del desarrollo radicu-

lar en *A. thaliana*, se propuso que algunos aldehídos, cetonas y alcoholes, detectados por cromatografía de gases podrían tener algún efecto biológico. Queda mucho por hacer en esta área de investigación sobre el efecto promotor de compuestos volátiles. En particular, determinar los efectos específicos que producen los compuestos volátiles en la planta, si actúan de manera tejido específica o si existe un efecto general en el desarrollo. También, se desconocen las condiciones de crecimiento de las bacterias que pueden inducir la producción de los compuestos, si el efecto es de un solo compuesto o si existen actividades sinérgicas entre varios de ellos para presentar una mejor actividad estimuladora.

Tratando de conocer un poco más el papel de los volátiles en la interacción bacteria-planta, Kloepper (2004), reportó que *Bacillus subtilis* GB03 y *Bacillus amyloliquefaciens* IN937a, inducen respuestas de defensa en la planta de *A. thaliana*. Nuevamente, proponen que el 2-3 butanediol es el responsable de la inducción de la respuesta sistémica en la planta. La planta *A. thaliana* ha sido ampliamente usada como modelo de estudio en la interacción planta-bacteria; sin embargo, se requiere analizar otros modelos que permitan conocer si estos descubrimientos pueden ser más generales en el reino vegetal, ya que existe la posibilidad de que los mecanismos pueden ser diferentes en otros modelos vegetales, en particular, cuando se emplean plantas de interés agronómico.

## Mecanismos Indirectos

### *Acción antagonica por la producción de lipopéptidos en Bacillus*

Diversas cepas de *Bacillus* tienen la capacidad de sintetizar compuestos de tipo lipopeptídico, los cuales han sido muy estudiados por sus actividades antagonicas hacia patógenos vegetales (Chen *et al.*, 2009; Leclère *et al.*, 2005; Leon *et al.*, 2009). En particular, los lipopéptidos como fengicina, surfactina e iturinas han mostrado su efectividad para suprimir el crecimiento de fitopatógenos (Chen *et al.*, 2009; Ongena y Jacques 2005; Tsuge *et al.*, 2001). Lipopéptidos de la familia de iturinas, tales como iturina A, bacilomicina D y micosubtilina, presentan actividades antagonicas específicas hacia hongos patógenos, pero no contra bacterias (Maget-Dana y Peypoux, 1994; Ongena y Jacques 2005). Así mismo, se ha observado que dichos lipopéptidos muestran actividades hemolíticas. Esto último ha sido relevante como un sistema de pre-búsqueda para identificar actividades fungitoxicas. Leclère *et al.* (2005) construyeron una cepa de *Bacillus subtilis* que sobreproduce micosubtilina y observaron un incremento en las actividades antagonicas hacia diversos hongos patógenos. Así mismo, la sobreproducción de dicho lipopéptido permitió una mejor actividad de biocontrol con respecto a la cepa silvestre.

Otras especies de *Bacillus*, como *Bacillus amyloliquefaciens* FZB45, de la cual se ha secuenciado completamente su genoma, revela características interesantes a destacar. Por ejemplo, el 7.5% del total del genoma corresponde a elementos genéticos involucrados en la síntesis de péptidos no ribosomales (Koumoutsis *et al.*, 2004). Además de tener actividades antifúngicas, la cepa de *Bacillus amyloliquefaciens* FZB45 exhibió promoción de crecimiento vegetal por diversos mecanismos directos, cómo la pro-

ducción de fitohormonas (Idris *et al.*, 2002).

### *Producción de enzimas líticas*

Martínez-Absalón *et al.* (2011) realizaron una búsqueda de actividades hemolíticas en aislados bacterianos de rizósfera de sorgo, descubriendo en particular la cepa *Bacillus sp.* UM96 con una alta actividad hemolítica. En bioensayos, la cepa UM96 mostró tener actividades inhibitorias significativas contra los fitopatógenos *Diaporthe phaseolorum*, *Colletotrichum acutatum*, *Rhizoctonia solani* y *Fusarium oxysporum*. Los sobrenadantes, tratados con proteinasas perdieron actividad antifúngica, por lo que se infirió que compuestos de origen peptídico son los responsables de la actividad antifúngica. El sobrenadante no mostró actividad de celulasa o glucanasa, sin embargo, se detectó una alta actividad de quitinasa en dicho sobrenadante, lo que sugiere que *Bacillus sp.* UM96 inhibe el crecimiento de los fitopatógenos mediante la producción de quitinasas. En ensayos de biocontrol, se observó que la cepa UM96 logra proteger a plantas de *Medicago truncatula* de la infección causada por *B. cinerea* (Martínez-Absalón *et al.*, 2013).

### *Inducción de la Respuesta Sistémica Inducida en plantas*

*Bacillus* es un género con diferentes especies que pueden tener diversas características, ideales como agente de biocontrol. Otra característica de *Bacillus* es su capacidad de inducir en la planta la Respuesta Sistémica Inducida (RSI). La RSI es mecanismo mediante el cual la planta activa sus sistemas de defensa, inducidos por algunas bacterias ante la infección de un patógeno. Algunos autores comparan la RSI con el sistema de resistencia adquirida (SRA), donde no involucra la presencia de bacterias. Sin embargo, fenotípicamente las respuestas pueden ser similares, aunque los mecanismos de inducción y respuesta por parte de la planta son diferentes (Compant *et al.*, 2005). En el caso del género *Bacillus*, es interesante resaltar la diversidad de especies que pueden inducir la RSI en plantas, por ejemplo *B. amyloliquefaciens*, *B. subtilis*, *B. pasteurii*, *B. cereus*, *B. pumilus*, *B. mycoides*, and *B. sphaericus* (Santoyo *et al.*, 2012). El efecto benéfico incluye la protección de la planta ante infecciones por diversos patógenos como hongos, bacterias, virus y nematodos (Kloepper *et al.*, 2004). Algunos lipopéptidos como surfactina y fengicina que son producidos por *Bacillus subtilis* también pueden inducir RSI en plantas (Ongena *et al.*, 2007). Así mismo, se han publicado diversos trabajos tratando de dilucidar los mecanismos que inducen la RSI en plantas, donde los compuestos volátiles están jugando un papel relevante de dicha inducción. Por nombrar algunas cepas y especies de *Bacillus* cuyos volátiles inducen RSI, se pueden mencionar a *B. subtilis* GBO3, *Bacillus cereus* AR156, *Bacillus subtilis* FB17 y *B. amyloliquefaciens* IN937a (Ryu *et al.*, 2003; Niu *et al.*, 2011; Rudrappa *et al.*, 2010). Recientemente, se ha propuesto que *Bacillus subtilis* FB17 produce acetoina (3-hidroxi-2-butanona), reportada como el volátil responsable de encender RSI en plantas de *A. thaliana* (Rudrappa *et al.*, 2010). Tratando de descubrir las vías de señalización que responden a volátiles, se ha propuesto que *B. subtilis* GB03 induce RSI a través de vías dependientes de etileno e independientes de ácido salicílico y ácido

jasmónico (Ryu *et al.*, 2004). Aunque algunos autores proponen que podría ser un mecanismo general de algunas PGPR la inducción de la RSI por estas mismas vías dependientes de etileno, así como de jasmonato (Pieterse *et al.*, 1998; Compant *et al.*, 2005). Las **Tablas 1 y 2** resumen los mecanismos y trabajos analizados en esta revisión.

Especies o cepas	Planta	Modo de acción	Referencia
<i>B. subtilis</i>	trigo, cebada	desconocido	Merriman <i>et al.</i> (1974)
<i>B. subtilis</i>	lechuga	citocininas	Arkhipova <i>et al.</i> (2005)
<i>B. amyloliquefaciens</i>	maíz	Ácido indol-3-acético	Idris <i>et al.</i> (2004)
<i>B. subtilis</i> FZB37	maíz	Ácido indol-3-acético	Idris <i>et al.</i> (2004)
<i>B. megaterium</i> UMCV1	frijol	reducción de hierro	Valencia-Cantero <i>et al.</i> (2007)
<i>B. megaterium</i> UMCV1	<i>A. thaliana</i>	desconocido	Valencia-Cantero <i>et al.</i> (2007)
<i>B. subtilis</i> G1B03	<i>A. thaliana</i>	2-3 butanediol, acetoina	Ryu <i>et al.</i> (2003)
<i>B. amyloliquefaciens</i> IN937a	<i>A. thaliana</i>	2-3 butanediol, acetoina	Ryu <i>et al.</i> (2003)
<i>Bacillus cereus</i> L254, L266	<i>A. thaliana</i>	Compuestos Volátiles Orgánicos	Gutierrez-Luna <i>et al.</i> (2010)
<i>Bacillus simplex</i>	<i>A. thaliana</i>	Compuestos Volátiles Orgánicos	Gutierrez-Luna <i>et al.</i> (2010)
<i>Bacillus sp.</i> L272a	<i>A. thaliana</i>	Compuestos Volátiles Orgánicos	Gutierrez-Luna <i>et al.</i> (2010)

**Tabla 1.** Mecanismos de promoción del crecimiento vegetal en bacterias del género *Bacillus*.

### Conclusiones y perspectivas

Las diversas especies bacterianas que pertenecen al género *Bacillus* manifiestan mecanismos directos e indirectos para promover el crecimiento vegetal. Algunas especies como *Bacillus subtilis*, u otras especies no cultivables in vitro, son endófitos de plantas, y dentro de los tejidos vegetales pueden tener un contacto más estrecho e inducir de manera más efectiva la emisión de fitohormonas (Márquez-Santacruz *et al.*, 2010). Así mismo, no solo especies del género *Bacillus* pueden mejorar el desarrollo vegetal a través de la producción de fitoestimulantes o inhibición de fitopatógenos, sino que se ha observado que pueden mejorar las capacidades de la planta para resistir periodos más largos de sequía (Compant *et al.*, 2005). En este mismo sentido, aún falta por dilucidar los detalles para tener un panorama más completo sobre los mecanismos que promueven el crecimiento y protección vegetal. Por ejemplo, se sabe muy poco acerca del efecto de las condiciones ambientales en la producción de metabolitos involucrados en el antagonismo hacia fitopatógenos, en especial en condiciones de campo. Así mismo, el desarrollo de técnicas de manipulación genética en esta área se ha visto limitado aún cuando existen vectores o elementos genéticos que permiten la manipulación del genoma. Finalmente, se propone la búsqueda y estudio de nuevas especies, así como de consorcios bacterianos de diferentes especies que exhiban mejores capacidades para el biocontrol de fitopatógenos e incrementen la producción agrícola.

### Agradecimientos

Agradecemos al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México (Proyecto No. 169346) y Coordinación de la Investigación Científica-Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (2012-2013) por financiar los diversos proyectos de laboratorio. D.R.S. y M.C.P. son becarios de Maestría del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México.

Especies o cepas	Patógeno	Planta	Modo de acción	Referencia
<i>B. subtilis</i>	Podosphaera fusca	Melón	Fengicinas	Romero <i>et al.</i> (2007)
			Iturinas	
			Surfactinas	
<i>B. subtilis</i>	<i>Rhizoctonia solani</i>	Cebada	Compuestos desconocidos	Merriman <i>et al.</i> (1974)
		Trigo		
<i>Bacillus sp.</i> UM96	Botrytis cinerea	M. truncatula	Quitinasas, proteasas	Martínez-Absalón <i>et al.</i> (2011)
	<i>Colletotrichum acutatum</i>			
	<i>Fusarium oxysporum</i>			
	<i>Rhizoctonia solani</i>			
	<i>Diaporthe phaseolorum</i>			
<i>Bacillus subtilis</i>	<i>P. aphanidermatum</i>	Tomate	Micosubtilina	Leclère <i>et al.</i> (2005)

**Tabla 2.** Actividades antifúngicas de bacterias del género *Bacillus*.



## Referencias

- Ahmad F, Ahmad I, Khan MS. 2008. "Screening of free-living rhizospheric bacteria for their multiple plant growth promoting activities". *Microbiological Research* 163:173-81
- Ambreen A, Shahida H. 2010. "Auxin-producing *Bacillus* sp.: Auxin quantification and effect on the growth of *Solanum tuberosum*". *Pure and Applied Chemistry*. 82:313-319.
- Arkhipova TN, Prinsen E, Veselov SU, Martinenko EV, Melentiev AI, Kudoyarova GR. 2007. "Cytokinin producing bacteria enhance plant growth in drying soil." *Plant and Soil* 292:305-315.
- Arkhipova TN, Veselov SU, Melentiev AI, Martynenko EV, Kudoyarova GR. 2005. "Ability of bacterium *Bacillus subtilis* to produce cytokinins and to influence the growth and endogenous hormone content of lettuce plants". *Plant and Soil* 272:201-209.
- Arshad M, Frankerberger WT. 1998. "Plant growth substances in the rhizosphere: microbial production and functions". *Advances in Agronomy* 62:46-151.
- Chen XH, Koumoutsis A, Scholz R, Schneider K, Vater J, Stüssmuth R, Piel J, Borriss RJ. 2009. "Genome analysis of *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 reveals its potential for biocontrol of plant pathogens". *Biotechnology* 140:27-37.
- Compant S, Duffy B, Nowak J, Clément C, Barka EA. 2005. "Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects". *Applied and Environmental Microbiology* 71:4951-4959
- Glick, B.R. 1995. "The enhancement of plant ethylene levels by the bacterial enzyme ACC deaminase". *FEMS Microbiology Letters* 251, 1-7
- Gutiérrez-Luna FM, López-Bucio J, Altamirano-Hernández J, Valencia-Cantero E, Reyes de la Cruz H, Macías-Rodríguez L. 2010. "Plant growth-promoting rhizobacteria modulate root-system architecture in *Arabidopsis thaliana* through volatile organic compound emission". *Symbiosis* 51:75-83
- Idriss EES, Makarewicz O, Farouk A, Rosner K, Greiner R, Bochow H, Richter T, Borriss R. 2002. "Extracellular phytase activity of *Bacillus amyloliquefaciens* FZB 45 contributes to its plant-growth-promoting effect". *Microbiology* 148:2097-2109
- Kloepper JW, Ryu CM, Zhang S. 2004. "Induced systemic resistance and promotion of plant growth by *Bacillus* spp". *Phytopathology* 94:1259-1266
- Kloepper JW, Schroth MN, Miller TD. 1980. "Effects of rhizosphere colonization by plant growth-promoting rhizobacteria on potato plant development and yield". *Phytopathology* 70:1078-1082
- Koumoutsis A, Chen XH, Henne A, Liesegang H, Hitzeroth G, Franke P, Vater J, Borriss R. 2004. "Structural and functional characterization of gene clusters directing nonribosomal synthesis of bioactive cyclic lipopeptides in *Bacillus amyloliquefaciens* strain FZB42". *Journal of Bacteriology* 186:1084-1096
- Leclère V, Béchet M, Adam A, Guez JS, Wathelet B, Ongena M, Thonart P, Gancel F, Chollet-Imbert M, Jacques P. 2005. "Myco-subtilin overproduction by *Bacillus subtilis* BBG100 enhances the organism's antagonistic and biocontrol activities". *Applied and Environmental Microbiology* 71:4577-4584
- León M, Yaryura PM, Montecchia MS, Hernández AI, Correa OS, Pucheu NL, Kerber NL & García AF. 2009. "Antifungal activity of selected indigenous pseudomonas and bacillus from the soybean rhizosphere". *International Journal of Microbiology* 57:20-49
- López-Bucio J, Campos-Cuevas JC, Hernández-Calderón E, Velázquez-Becerra C, Farías-Rodríguez R, Macías-Rodríguez LI, Valencia-Cantero E. 2007. "*Bacillus megaterium* rhizobacteria promote growth and alter root-system architecture through an auxin- and ethylene-independent signaling mechanism in *Arabidopsis thaliana*". *Molecular Plant-Microbe Interactions* 20:207-217
- López-Bucio J, Campos-Cuevas JC, Valencia-Cantero E, Velázquez-Becerra C, Farías-Rodríguez R, Macías-Rodríguez LI. 2009. *Bacillus megaterium* modifica la arquitectura de la raíz de *Arabidopsis* independientemente de auxinas y etileno. *Biológicas*. 11:1-8
- Maget-Dana R, Peypoux F. 1994. "Iturins, a special class of pore-forming lipopeptides: biological and physicochemical properties". *Toxicology* 87:151-174
- Márquez-Santacruz H.A., Hernandez-León R., Orozco-Mosqueda M.C., Velázquez-Sepúlveda I. and Santoyo G. 2010. "Diversity of bacterial endophytes in roots of Mexican husk tomato plants (*Physalis ixocarpa*) and their detection in the rhizosphere". *Genetics and Molecular Research* 9 4: 2372-2380
- Martínez-Absalón S.C., Orozco-Mosqueda M. del C., Martínez-Pacheco M.M., Farías-Rodríguez R., Govindappa M., Santoyo G. 2012. "Isolation and molecular characterization of a novel strain of *Bacillus* with antifungal activity from the sorghum rhizosphere". *Genetics and Molecular Research* 11:2665-2673.
- Niu, D.D., Liu, H.X., Jiang, C.H., Wang, Y. P., Wang, Q.Y., Jin, H.L., and Guo, J.H.(2011), "The plant Growth-promoting Rhizobacterium *Bacillus cereus* AR156 Induces Systemic Resistance in *Arabidopsis thaliana* by Simultaneously Activating Salicylate- and Jasmonate/ethylene-dependent Signaling Pathways", *Molecular Plant-Microbe Interactions* 24:533-542.
- Ongena, M., Jaques, P., Touré, Y., Destain, J., Jabrane, A., and Thonart, P. (2005), "Involvement of Fengycin-type Lipopeptides in the Multifaceted Biocontrol Potential of *Bacillus subtilis*", *Applied Microbiology and Biotechnology* 69: 29-38.
- Ongena M, Jourdan E, Adam A, Paquot M, Brans A, Joris B, Arpigny JL, Thonart T. 2007. "Surfactin and fengycin lipopeptides of *Bacillus subtilis* as elicitors of induced systemic resistance in plants". *Environmental Microbiology* 9:1084-1090
- Pieterse CMJ, van Wees SCM, van Pelt JA, Knoester M, Laan R, Gerrets H, Weisbeek PJ, van Loon LC. 1998. "A novel signalling pathway controlling induced systemic resistance in *Arabidopsis*". *Plant Cell* 10:1571-1580
- Rudrappa T, Biedrzycki ML, Kunjeti SG, Donofrio NM, Czymmek KJ, Paré PW, Bais HP. 2010. "The rhizobacterial elicitor acetoin induces systemic resistance in *Arabidopsis thaliana*". *Communicative & Integrative Biology* 3:130-138
- Ryu CM, Farag MA, Hu CH, Reddy MS, Wei HX, Paré PW, Kloepper JW. 2003. "Bacterial volatiles promote growth in *Arabidopsis*". *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100:4927-4932
- Ryu CM, Murphy JE, Mysore KS, Kloepper JW. 2004. "Plant growth-promoting rhizobacteria systemically protect *Arabidopsis thaliana* against Cucumber mosaic virus by a salicylic acid and NPR1-independent and jasmonic acid-dependent signaling pathway". *Plant Journal* 39:381-392
- Salamone G I E, Hynes R K, Nelson LM. 2001. "Cytokinin produc-

tion by plant growth promoting rhizobacteria and selected mutants”. *Canadian Journal of Microbiology* 47:404–411

**Santoyo G, Orozco-Mosqueda M, Govindappa M.** 2012. “Mechanisms of biocontrol and plant growth-promoting activity in soil bacterial species of *Bacillus* and *Pseudomonas*: a review”. *Biocontrol Science and Technology* 22:8, 855-872.

**Tsuge K, Akiyama T, Shoda MJ.** 2001. “Cloning, sequencing, and characterization of the iturin A operon”. *Journal of Bacteriology* 183:6265-6273

**Valencia-Cantero E, Hernandez-Calderón E, Velázquez-Becerra C, López-Meza JE, Alfaro-Cuevas R, Lopez-Bucio J.** 2007. “Role of dissimilatory fermentative iron-reducing bacteria in Fe uptake by common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants grown in alkaline soil”. *Plant and Soil* 291:263-273.