



Bacillus megaterium modifica la arquitectura de la raíz de *Arabidopsis* independientemente de auxinas y etileno

José López-Bucio, Juan Carlos Campos-Cuevas, Eduardo Valencia-Cantero, Crisanto Velázquez-Becerra, Rodolfo Farías-Rodríguez, Lourdes Iveth Macías-Rodríguez

Instituto Investigaciones Químico Biológicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Edificio B5, Ciudad Universitaria. C.P. 58030 Morelia; Michoacán, México.

PALABRAS CLAVE

Arabidopsis,
arquitectura de la raíz,
estimulación del
crecimiento vegetal,
rizobacterias

RESUMEN

Las auxinas y el etileno son reguladores que modulan el crecimiento de la raíz y modifican su arquitectura, incluyendo la elongación de la raíz primaria y la formación y elongación de pelos radiculares. La cepa UMCV1 de *Bacillus megaterium* que promueve el crecimiento vegetal y el desarrollo de plantas de *Arabidopsis* (*Arabidopsis thaliana*) causó una inhibición del crecimiento de la raíz primaria de la planta, seguida por un incremento en el número de las raíces laterales. Para estudiar la contribución de la ruta de señalización de las auxinas y el etileno en la alteración de la arquitectura del sistema radicular ocasionado por *B. megaterium*, un conjunto de plantas tanto transgénicas como mutantes de *Arabidopsis* que incluyeron a *DR5:uidA*, marcadora de respuesta a auxinas y etileno, *aux1-7*, *axr4-1*, *eir1*, *etr1*, *ein2* y *rhd6*, defectuosas en sus señalizaciones por auxinas o etileno fueron evaluadas en sus respuestas a la inoculación con la bacteria. Las mutantes *aux1-7* y *eir1* que presentaron un crecimiento limitado en sus pelos radiculares y en la formación de raíces laterales cuando fueron crecidas sin bacteria, incrementaron el número de raíces laterales y la longitud de sus pelos radiculares cuando se inocularon con *B. megaterium*. Las mutantes en la señalización por etileno *etr1* y *ein2* también mostraron una inducción en la formación de raíces laterales y longitud de pelos radiculares en respuesta a la inoculación bacteriana. Nuestros resultados sugieren que la promoción en el crecimiento y la modificación de la arquitectura de la raíz causada por *B. megaterium* es independiente de los mecanismos regulados por las auxinas y el etileno.

ABSTRACT

Bacillus megaterium modifies the root system architecture of *Arabidopsis thaliana* independently of auxin and ethylene. Auxin and ethylene are known to regulate processes that modify root system architecture, including primary root elongation and root hair formation and elongation. *Bacillus megaterium* UMCV1 strain that promoted growth and development of *Arabidopsis* (*Arabidopsis thaliana*) plants caused an inhibition in primary root growth followed by an increase in lateral root number. To study the contribution of auxin and ethylene signaling pathways in the alterations in root system architecture elicited by *B. megaterium*, a suite of plant either transgenic or hormone mutants of *Arabidopsis* including *DR5:uidA*, a reporter line for auxin and ethylene inducible gene expression, *aux1-7*, *axr4-1*, *eir1*, *etr1*, *ein2* and *rhd6*, defective in either auxin or ethylene signaling, were evaluated for their responses to inoculation with this bacteria. *aux1-7* and *eir1*, which sustain limited root hair and lateral root formation when grown without bacteria, were found to increase the number of lateral roots and to develop long root hairs when inoculated with *B. megaterium*. The ethylene signaling mutants *etr1* and *ein2* showed an induction in lateral root formation and root hair growth in response to bacterial inoculation. Taken together, our results suggest that plant growth promotion and root architectural alterations by *B. megaterium* may involve auxin and ethylene independent mechanisms.

KEYWORDS

Arabidopsis,
root architecture,
plant growth
stimulation,
rhizobacteria

INTRODUCCIÓN

La raíz permite a las plantas absorber los nutrimentos y anclarse al sustrato, sin embargo estas capacidades dependen en gran medida de su arquitectura. Es conocido que las auxinas y el etileno son reguladores que modulan el crecimiento de la raíz y modifican su arquitectura, incluyendo la elongación de la raíz primaria. (Swarup et al. 2002; Alonso et al. 2003) y la formación y elongación de los pelos radicales (Pitts et al. 1998; Rahman et al. 2002). La promoción del crecimiento vegetal que se ha documentado en ciertos microorganismos asociados a la raíz de las plantas, se ha relacionado a la producción de sustancias que modifican la morfogénesis de la raíz, también denominados “fitoestimuladores” (Bloemberg y Lugtenberg 2001). En este sentido, Loper y Schroth (1986) encontraron que de 14 bacterias promotoras del crecimiento vegetal (BPCV) que estudiaron, 12 produjeron ácido indolacético (AIA) en filtrados de cultivos bacterianos, además de encontrar una relación significativa entre la producción de AIA y la reducción de la elongación de la raíz y el incremento del cociente follaje/raíz en plántulas de caña de azúcar. Otros autores también han encontrado correlaciones positivas entre la producción de auxinas y la capacidad de las BPCV para impactar el crecimiento de las plantas (Asghar et al. 2002; Khalid et al. 2004). Existe consenso en que la producción de auxinas es el factor con mayor efecto en la estimulación del desarrollo radicular y el crecimiento vegetal en general causado por microorganismos (Bloemberg and Lugtenberg 2001; Steenhoudt y Vanderleyden 2000).

Arabidopsis thaliana ha sido elegida como planta modelo para el estudio de las interacciones planta-microorganismo que ocurren en la rizósfera, debido a que su ciclo de vida es corto, es posible cultivarla adecuadamente *in vitro* y existen una serie de líneas mutantes afectadas en sus rutas de respuesta a hormonas fitoregulatoras, incluyendo auxinas, etileno y citocininas (Persello-Cartieux et al. 2001; Ryu et al. 2003; Ryu et al. 2005). A partir de los estudios mencionados, se ha venido construyendo un panorama general de un complejo arreglo de los metabolitos bacterianos participantes en la promoción del crecimiento vegetal, baste decir que en la promoción del crecimiento de *Arabidopsis* por BPCV

in vitro, están involucradas rutas de señalización que responden a citocininas, brasinosteroides, auxinas, ácido salicílico y giberelinas (Ryu et al. 2003; Ryu et al. 2005). No obstante esta importante información, se conoce muy poco a cerca de los procesos celulares, fisiológicos y del desarrollo que son generados como respuesta a los estímulos provenientes de las BPCV.

Para dilucidar los mecanismos de señalización por medio de los cuales las BPCV modifican y promueven el desarrollo de las plantas realizamos una búsqueda de nuevas BPCV usando *Arabidopsis thaliana* como planta modelo. En esta búsqueda identificamos a *Bacillus megaterium* UMCV1 como una cepa capaz de aumentar el crecimiento del follaje de *Arabidopsis in vitro* y de modificar la arquitectura de su raíz, inhibiendo el crecimiento de la raíz primaria y provocando simultáneamente un dramático aumento de los pelos radicales y de las raíces secundarias (López-Bucio et al., 2007). Un análisis celular detallado reveló que la inhibición en el crecimiento de la raíz primaria fue causada tanto por la reducción en la proliferación celular en el meristemo como por la inhibición del crecimiento en la zona de elongación de la raíz (López-Bucio et al., 2007). En el presente trabajo determinamos el papel de las auxinas y el etileno en las alteraciones del desarrollo de la raíz de *Arabidopsis thaliana* inducido por *Bacillus megaterium* UMCV1, empleando una línea de *A. thaliana* portadora del marcador de respuesta a auxinas *DR5:uidA* y una serie de líneas mutadas en su respuesta a auxinas y etileno.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal y condiciones de crecimiento

Se emplearon plantas de *Arabidopsis thaliana* del ecotipo Col-0, la línea transgénica *DR5:uidA*, que contiene la fusión del gen de la β glucuronidasa (GUS) con el promotor DR5 inducible por auxinas y etileno (Ulmasov et al. 1997; Sabatini et al. 1999; Stepanova

Instituto Investigaciones
Químico Biológicas;
Universidad Michoacana
de San Nicolás de
Hidalgo. Edificio B5;
Ciudad Universitaria.
C.P. 58030 Morelia;
Michoacán, México;
Tel.: 5.443.3265788; Fax:
5.443.3265788. Email:
vcantero@umich.mx

et al. 2005), y las líneas mutantes *etr1-3* (Hua y Meyerowitz 1998), *ein2-1* (Guzmán y Ecker 1990), *eir1-1* (Roman et al. 1995), *axr4-2* (Hobbie y Estelle 1995), *aux1-7* (Pickett et al. 1990), y *rhd6* (Masucci y Schiefelbein 1994). Las semillas se esterilizaron con etanol al 95% (v/v) por 5 min y una dilución al 20% (v/v) de blanquedor comercial (Cloralex) por 7 min. Posteriormente se lavaron 5 veces en agua destilada estéril. Las semillas fueron germinadas y crecidas en cajas Petri que contenían el medio MS 0.2x (Murashige y Skoog), mezcla basal de sales Sigma) y Fitagar (Sigma) como elemento solidificante. Las cajas fueron colocadas verticalmente a un ángulo de 65° para permitir el crecimiento radicular a lo largo de la superficie del medio, al mismo tiempo que el crecimiento aéreo del hipocotilo. Las plantas fueron colocadas en una cámara de crecimiento (Percival AR95) con una temperatura controlada de 24 °C y un fotoperiodo de 16 h de luz (200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y 8 h de oscuridad.

Material bacteriano y experimentos de inoculación

Se empleó la cepa de *Bacillus megaterium* UMCV1 (Valencia-Cantero et al. 2007). La capacidad de *Bacillus megaterium* para promover el crecimiento vegetal fue evaluada *in vitro* empleando el ecotipo de *Arabidopsis* Col-0. Mediante el estriado en una línea, se inocularon densidades bacterianas de aproximadamente 2.5×10^8 unidades formadoras de colonia en cajas de Petri con medio MS 0.2x. Las plántulas de *Arabidopsis* que tenían 4 días de haber germinado, fueron inoculadas con *B. megaterium* a una distancia de 5 cm del meristemo de la raíz primaria. Las cajas fueron selladas con una película plástica y acomodadas al azar en la cámara de crecimiento.

Análisis histoquímico

Para el análisis histoquímico de la actividad del gen de la β -glucuronidasa (GUS), se incubaron plántulas de la línea transgénica *DR5:uidA* toda la noche a 37°C en un amortiguador de reacción para GUS (0.5 mg ml^{-1} de 5-bromo-4-cloro-3-indolil- β -D-glucurónido en 100 mM de fosfato de sodio, pH 7). Las plántulas así teñidas fueron aclaradas usando el método de

Malamy y Benfey (1997). Se analizaron al menos 10 plantas transgénicas para cada tratamiento y se escogió una planta representativa para fotografiarse en un microscopio Leica DMR con óptica Normarsky.

Análisis de datos

La biomasa de la raíz y el follaje de las plantas fueron determinadas en una balanza analítica. Las raíces de *Arabidopsis* fueron analizadas con un microscopio estereoscópico AFX-II-A (Nikon, Tokio). Todas las raíces laterales emergiendo que se observaron con un objetivo 3x fueron tomadas en cuenta para el conteo de raíces laterales. La longitud de la raíz primaria fue determinada para cada plántula usando una regla con escala milimétrica. La longitud de 20 células epidérmicas (solo aquellas células que produjeron pelos radiculares) se cuantificó a partir de fotografías tomadas con una cámara digital acoplada al microscopio, usando el programa Scion de análisis de imágenes (Scion Corporation, U.S.A.; www.scioncorp.com).

Todos los experimentos fueron analizados mediante un análisis de varianza y una prueba de Tukey ($p \leq 0.05$) empleando el programa SPSS 10 (SPSS, Chicago).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Muchas especies bacterianas producen auxinas o compuestos similares a auxinas y etileno, (Bowen y Rovira 1999). Se ha encontrado que las auxinas y el etileno reprimen el crecimiento de la raíz primaria de *Arabidopsis* (López-Bucio et al. 2002); observamos que *B. megaterium* UMCV1 produce una inhibición muy similar en el crecimiento de la raíz primaria en plantas de *Arabidopsis* (Lopez-Bucio et al., 2007). Con la hipótesis de que esta inhibición se debe precisamente a la producción de auxinas o etileno producido por parte de *B. megaterium* UMCV1, plántulas de la línea transgénica portadora del marcador *DR5:uidA* (GUS inducible por auxinas y etileno), fueron incluidas en los ensayos de inoculación. Después de 6 días de crecimiento en presencia de *B. megaterium* UMCV1, las plántulas de la línea transgénica fueron teñidas

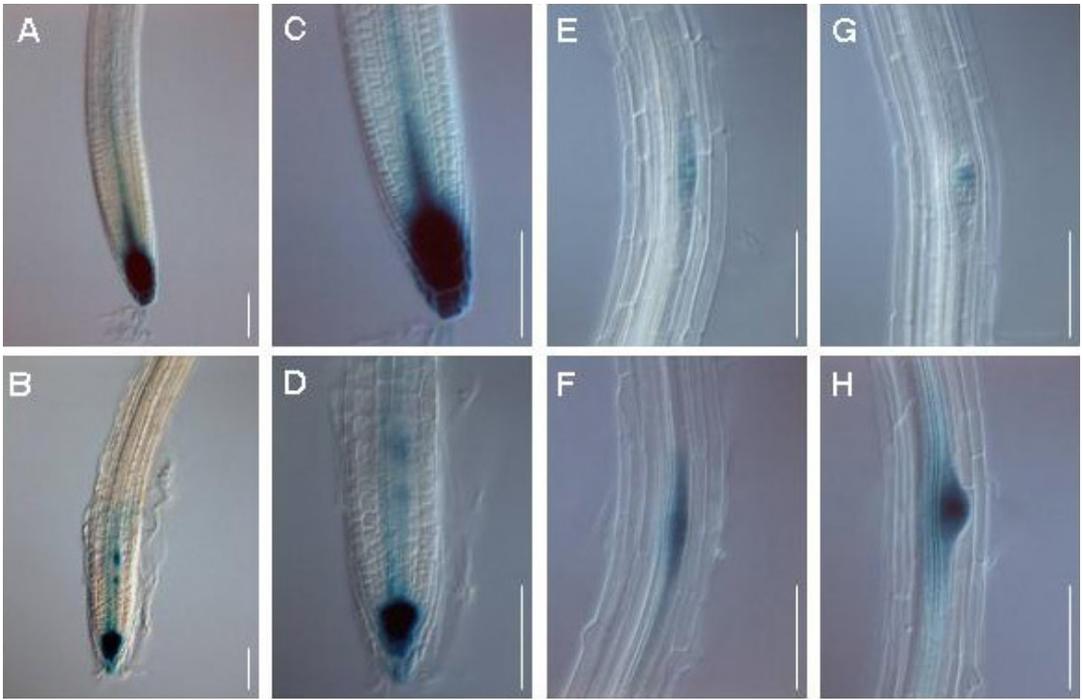


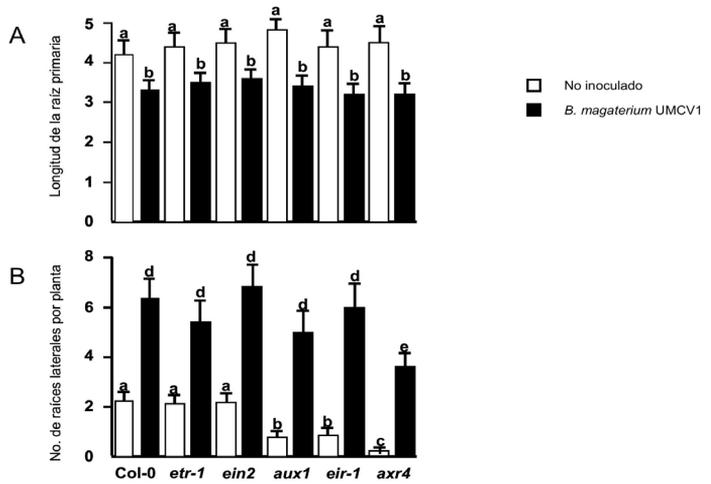
FIGURA 1. Efecto de la inoculación de *B. megaterium* UMCV1 en la expresión de un gene regulado por auxinas. Tinción de doce horas para GUS para raíces primarias de plántulas de *Arabidopsis* transformadas con la fusión *DR5:uidA* crecidas por 6 d en medio MS 0.2x (A y C), o en medio inoculado con *B. megaterium* UMCV1 (B y D). Producción de raíces laterales en dos estados de desarrollo, en el medio control (E y G) o en el medio inoculado (F y H). La barra de referencia mide 100 μ m

para revelar la actividad del gen GUS y aclaradas para determinar cambios en la expresión del gen. Si bien se observó una clara reducción en el crecimiento de la raíz y un decrecimiento en el número de células meristemáticas (datos no mostrados), no se incrementó la expresión de GUS en el ápice radicular en plantas, sugiriendo que *B. megaterium* UMCV1 no incrementa las respuestas a auxinas o etileno en el ápice de la raíz primaria (Fig. 1A y B); por el contrario se observó una clara reducción en la expresión de *DR5:uidA* en las plantas inoculadas (Fig. 1B y D). Posteriormente examinamos la expresión de GUS en los primordios de las raíces laterales (PRL) de plántulas de la línea *DR5:uidA* en estados tempranos de desarrollo e inoculados con *B. megaterium* UMCV1. Interesantemente, las plantas inoculadas mostraron un incremento en la actividad de GUS en los PRL en comparación con las plántulas no inoculadas (Fig.

1E a H).

Las alteraciones en la arquitectura de la raíz descritas previamente en las plántulas de *Arabidopsis* inoculadas con *B. megaterium* UMCV1 (López-Bucio et al., 2007) son similares a las que se reportan por la acumulación de auxinas en los ápices radiculares o por el etileno (López-Bucio et al. 2002; Stepanova et al. 2005). Ya se ha establecido que tanto el crecimiento de la raíz primaria como la formación de raíces laterales requieren del transporte de auxinas, lo que genera un gradiente de concentración auxínica desde el ápice de la raíz donde se sintetizan las auxinas (Sabatini et al. 1999). Un estudio reciente indica que el etileno juega un papel en la regulación de la producción de auxinas y abre la posibilidad de que algunas respuestas en la arquitectura de la raíz, incluyendo el crecimiento de la raíz primaria y el desarrollo de pelos radiculares que son reguladas por auxinas lo sean también por

FIGURA 2. Efecto de la inoculación de *B. megaterium* UMCV1 en el número y longitud de los pelos radiculares de las líneas de *Arabidopsis* Col-0 (silvestre), *etr-1* y *ein2* (insensibles a etileno), *eir1*, *axr4* y *aux1* (resistentes a auxinas) y *rdh6* (deficiente en la iniciación de la formación de pelos radiculares).



etileno (Stepanova et al. 2005). El análisis del marcador *DR5:uidA* en una línea transgénica de *Arabidopsis* revela la presencia de un gradiente de auxinas en las raíces de plantas no inoculadas Fig. (1A y C). La inoculación con *B. megaterium* UMCV1 no incrementó la expresión de *DR5:uidA* en los ápices de las raíces primarias, indicando que la inhibición del crecimiento de la raíz primaria no se debió a un incremento en la acumulación de auxinas en esta región. El hecho de que la reducción en la expresión de *DR5:uidA* en las raíces primarias de plantas no inoculadas correlacione con un incremento en la expresión de este marcador en los PRL (Fig. 1A a H), sugiere que el incremento en el crecimiento de las raíces laterales después de la inoculación puede estar mediada por una redistribución de las auxinas.

fueron colocadas a 5 cm del sitio de inoculación de *B. megaterium* como se ha mencionado. La longitud de la raíz primaria, y el número de raíces laterales fueron determinadas 8 días después de la inoculación. Se observó que la inoculación de *B. megaterium* produjo una inhibición en el crecimiento de la raíz primaria indistintamente si se trataba de la cepa silvestre o las cepas mutantes (Fig. 2A). También se encontró que las mutantes *etr1* y *ein2* (insensibles a etileno) producen un número normal de raíces laterales en el medio no inoculado, pero responden a la inoculación con la producción de un número mayor de raíces laterales (Fig 2B). Las mutantes afectadas en los acarreadores de entrada y de salida de auxinas *aux1-7* y *eir1-1*, respectivamente y en la respuesta a auxinas, produjeron un número reducido de raíces laterales en los medios sin inocular cuando se les compara con la cepa silvestre, pero

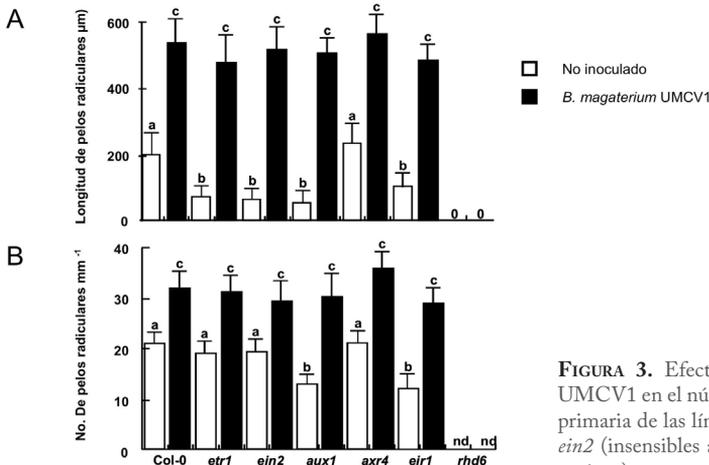


FIGURA 3. Efecto de la inoculación de *B. megaterium* UMCV1 en el número de raíces laterales y longitud de la raíz primaria de las líneas de *Arabidopsis* Col-0 (silvestre), *etr-1* y *ein2* (insensibles a etileno) y *eir1*, *axr4* y *aux1* (resistentes a auxinas).

incrementaron su número de raíces laterales cuando se les inoculó con *B. megaterium* (Fig. 2B). Estos resultados indican que las líneas mutantes conservan una respuesta normal a la inoculación bacteriana, mostrando que los genes *aux1-7*, *eir1*, *axr4*, *etr1* y *ein2* no están directamente involucrados en las respuestas en la arquitectura de la raíz que la planta tiene en presencia de la bacteria.

Los pelos radiculares son células epidérmicas que incrementan la superficie total de absorción en la raíz y participan en la absorción de agua y nutrientes. Los pelos radiculares son particularmente sensibles a los estímulos tanto bióticos como abióticos y son marcadores útiles de los procesos de diferenciación celular en la raíz (López-Bucio et al. 2005). Para analizar si la inoculación de *B. megaterium* altera el desarrollo de los pelos radiculares, se determinó la densidad y longitud de los pelos radiculares en plantas de *Arabidopsis* silvestres y de las mutantes *etr1-1*, *ein2-1*, *aux1-7*, *eir1-1*, *axr4-1* y *rhd6* crecidas en placas inoculadas y no inoculadas con *B. megaterium*. La inoculación bacteriana incrementó 2.5 veces la longitud de los pelos radiculares en las plantas silvestres (Fig. 3A). Plantas no inoculadas de las líneas mutantes *etr1-1*, *ein2-1*, *aux1-7* y *eir1-1* mostraron una reducción sustancial en la longitud de los pelos radiculares comparados con los de las plantas silvestres control, mientras que las plantas de *axr4-2* mantuvieron un crecimiento normal en sus pelos radiculares bajo estas condiciones (Fig. 3A). Se encontró también que todas las líneas mutantes analizadas incrementaron la longitud de sus pelos radiculares cuando fueron inoculadas con *B. megaterium* (Fig. 3A).

En cuanto a la cantidad de pelos radiculares, las plantas mutantes *aux1-7* y *eir1* no inoculadas tuvieron un número reducido de pelos radiculares en comparación con las plantas silvestres (Fig. 3B). En este experimento, la inoculación incrementó significativamente el número de pelos radiculares de las plantas silvestres y restauró la respuesta normal de los pelos radiculares en las mutantes *aux1-7* y *eir1*. Interesantemente, la mutante *rhd6*, que está afectada en la iniciación de los pelos radiculares y cuyo genotipo normal es rescatado por la adición de auxinas o etileno (Masucci y Schiefelbein 1994), falló completamente en el desarrollo de pelos radiculares tanto en plantas

inoculadas como en no inoculadas. (Fig. 3A y B), lo anterior muestra nuevamente que los efectos de *B. megaterium* sobre la raíz de *Arabidopsis* no están mediados por la producción bacteriana de auxinas o etileno y sugiere que el incremento en el número y longitud debida a la inoculación bacteriana no fue causada por un incremento en la iniciación de pelos radiculares sino por un acortamiento en la longitud de las células epidérmicas de la raíz como ya se había visto en este mismo sistema (López-Bucio et al., 2007).

Se ha demostrado que diversas moléculas bacterianas y fúngicas alteran la arquitectura de la raíz en diversas especies vegetales. Por ejemplo, Souleimanov et al. (2002) mostraron que los factores Nod producidos por *Bradyrhizobium japonicum* pueden estimular el desarrollo de la raíz de la planta de soya causando un incremento en la longitud total de la raíz, del área superficial y del peso seco, sugiriendo que estas sustancias pueden tener un efecto general en la regulación del crecimiento de la raíz adicionalmente a sus funciones simbióticas en el proceso de nodulación. También se ha encontrado que los factores Nod incrementan la colonización micorrízica en *Medicago truncatula* y estimulan la formación de raíces laterales en estas plantas (Oláh et al. 2005). Interesantemente un factor difundible producido por micorrizas arbusculares también puede estimular la formación de raíces laterales en *M. truncatula*, sugiriendo que tales sustancias de origen bacteriano y fúngico regulan la proliferación de raíces laterales (Oláh et al. 2005). Cómo es que los factores Nod y los factores micorrízicos (Myc) regulan la arquitectura de la raíz y su interacción con auxinas y etileno es una cuestión aún por determinar.

Los datos presentados en el presente trabajo demuestran que *B. megaterium* altera la arquitectura de la raíz de *Arabidopsis* no por la producción de auxinas o etileno como se supondría por el análisis de la literatura actual, sino por un mecanismo nuevo. Actualmente trabajamos en la purificación de los factores producidos por *B. megaterium* para probar su actividad biológica en *Arabidopsis* y otras plantas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Lenin Sánchez-Calderón por su excelente trabajo fotográfico y a Luis Herrera-Estrella por su autorización para usar el microscopio Leica DMR. J.L.B. fue financiado por el fondo mixto SEP-Conacyt (43978) y por el CIC-UMSNH. E.V.C. fue financiado por el fondo mixto SEP-Conacyt (42899).

REFERENCIAS

- Alonso, J.M., A.N. Stepanova, R. Solano, E. Wisman, S. Ferrari, F.M. Ausubel y J.R. Ecker (2003). Five components of the ethylene-response pathway identified in a screen for weak ethylene-insensitive mutants in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* 100: 2992-2997.
- Asgar, H.N., Z.A. Zahir, M. Arshad y A. Khalig (2002). Relationship between *in vitro* production of auxins by rhizobacteria and their growth-promoting activities in *Brassica juncea* L. *Biol. Fertil. Soils* 35: 231-237.
- Bloemberg, G.V. y B. Lugtenberg (2001). Molecular basis of plant growth promotion and biocontrol by rhizobacteria. *Curr. Opin. Plant Biol.* 4:343-350.
- Bowen, G.D. y A.D. Rovira (1999). The rhizosphere and its management to improve plant growth. *Adv. Agron.* 66: 1-102.
- Guzmán, P. y J.R. Ecker (1990). Exploiting the triple response of *Arabidopsis* to identify ethylene-related mutants. *Plant Cell* 2: 513-523.
- Hobbie, L. y M. Estelle (1995). The *axr4* auxin-resistant mutants of *Arabidopsis thaliana* define a gene important for root gravitropism and lateral root initiation. *Plant J.* 7: 211-220.
- Hua, J. y E. Meyerowitz. (1998). Ethylene responses are negatively regulated by a receptor gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Cell* 94: 262-271.
- Khalid, A., M. Arshad y Z.A. Zahir (2004). Screening plant growth promoting rhizobacteria for improving growth and yield of wheat. *J. Appl. Microbiol.* 96: 473-480.
- Loper, J.E. y M.N. Schroth (1986). Influence of bacterial sources of indole-3-acetic acid in root elongation of sugar beet. *Phytopathology* 26: 386-389.
- López-Bucio, J., E. Hernández-Abreu, L. Sánchez-Calderón, M.F. Nieto-Jacobo, J. Simpson y L. Herrera-Estrella (2002). Phosphate availability alters architecture and causes changes in hormone sensitivity in the *Arabidopsis* root system. *Plant Physiol.* 129: 244-256.
- López-Bucio, J., A. Cruz-Ramírez, a. Pérez-Torres, J.G. Ramírez-Pimentel, L. Sánchez-Calderón y I. Herrera-Estrella (2005). Root Architecture. En: Plant architecture and its manipulation. Turnbull C. (ed). pp 181-206. Blackwell Annual Review Series.
- López-Bucio, J., J.C. Campos-Cuevas, C. Velázquez-Becerra, R. Farías-Rodríguez, L.I. Macías-Rodríguez y E. Valencia-Cantero (2007). Alteración de la arquitectura y la división celular de la raíz de *Arabidopsis thaliana* por *Bacillus megaterium*. *Ciencia Nicolaita* 46: 79-88.
- Malamy, J.E. y P.N. Benfey (1997). Organization and cell differentiation in lateral roots of *Arabidopsis thaliana*. *Development* 124: 33-44.
- Masucci, J.D. y J.W. Schiefelbein (1994). The *rhd6* mutation of *Arabidopsis thaliana* alters root hair initiation through an auxin and ethylene-associated process. *Plant Physiol.* 106: 1335-1346.
- Oláh, B., C. Briere, G. Bécard, J. Dénarie y C. Gough (2005). Nod factors and a diffusible factor from arbuscular mycorrhizal fungi stimulate lateral root formation in *Medicago truncatula* via the DMI1/DMI2 signaling pathway. *Plant J.* 44: 195-207.
- Persello-Cartieaux, F., P. David, C. Sarrobert, M.C. Thibaud, C. Robaglia y L. Nussaume (2001). Utilization of mutants to analyze the interaction between *Arabidopsis thaliana* and its naturally root-associated *Pseudomonas*. *Planta* 212: 190-198.
- Pickett, F.B., A.K. Wilson y M. Estelle (1990). The *aux1* mutation of *Arabidopsis* confers both auxin and ethylene resistance. *Plant Physiol.* 94: 1462-1466.

- Pitts, R.J., A. Cernac y M. Estelle (1998). Auxin and ethylene promote root hair elongation in *Arabidopsis*. *Plant J.* 16: 553-560.
- Rahman, A., S Hosokawa, Y. Oono, T. Amakawa, N. Goto y S. Tsurumi (2002). Auxin and ethylene response interactions during *Arabidopsis* root hair development dissected by auxin influx modulators. *Plant Physiol.* 130: 1908-1917.
- Roman, G., B. Lubarsky, J.J. Kieber, M. Rothenberg y J.R. Ecker (1995). Genetic analysis of ethylene signal transduction in *Arabidopsis thaliana*: five novel mutant loci integrated into a stress response pathway. *Genetics* 139: 1393-1409.
- Ryu, C.M., M. Farag, C.H. Hu, M. Reddy, H. Wei, P.W. Pare y J.W. Kloepper, J.W. (2003). Bacterial volatiles promote growth in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* 100: 4927-4932.
- Ryu, C.M., C.H. Hu, R. Locy y J.W. Kloepper (2005). Study of mechanisms for plant growth promotion elicited by rhizobacteria in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Soil* 268: 285-292.
- Sabatini, S., D. Beis, H. Wolkenfelt, J. Murfett, T. Guilfoyle, J. Malamy, P. Benfey, O. Leyser, N. Bechtold, P. Weissbeek y B. Scheres (1999). An auxin-dependent distal organizer of pattern and polarity in the *Arabidopsis* root. *Cell* 99: 463-472.
- Souleimanov, A., B. Phritviraj y D.L. Smith (2002). The major Nod factor of *Bradyrhizobium japonicum* promotes early growth of soybean and corn. *J. Exp. Bot.* 53: 1929-1934.
- Steenhoudt, O. y J. Vanderleyden (2000). *Azospirillum*, a free-living nitrogen fixing bacterium closely associated with grasses: genetic, biochemical and ecological aspects. *FEMS Microbiol. Rev.* 24: 487-506.
- Stepanova, A.N., J.M. Hoyt, A.A. Hamilton y J.M. Alonso (2005). A link between ethylene and auxin uncovered by the characterization of two root-specific ethylene-insensitive mutants in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 17: 2230-2242.
- Swarup, R., G. Parry, N. Graham, T. Allen y M. Bennett (2002). Auxin cross-talk: Integration of signaling pathways to control plant development. *Plant Mol. Biol.* 49: 411-426.
- Ulmasov, T., J. Murfett, G. Hagen y T. Guilfoyle (1997). Aux/IAA proteins repress expression of reporter genes containing natural and highly active synthetic auxin response elements. *Plant Cell* 9: 1963-1971.
- Valencia-Cantero, E., E. Hernandez-Calderón, C. Velázquez-Becerra, J.E. López-Meza, R. Alfaro-Cuevas y J. López-Bucio (2007) Role of dissimilatory fermentative iron-reducing bacteria in Fe uptake by common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants grown in alkaline soil. *Plant Soil* 291:263-273.