



Capítulo XII

234

Bacterias endófitas de plantas: mecanismos de mitigación del déficit hídrico en planta

Andrés E. Moreno-Galván
Daniel F. Rojas-Tapias
Mauricio Camelo-Rusique
Lady R. Molano-Chávez
Ruth R. Bonilla-Buitrago
Germán A. Estrada-Bonilla

Introducción

Las bacterias endófitas son aquellas que habitan la endosfera de las plantas sin causar enfermedad aparente. La colonización bacteriana del tejido vegetal involucra una serie de procesos que incluyen quimioatracción, desplazamiento hacia la planta, adhesión a la superficie vegetal, invasión del tejido y evasión del sistema inmune. Notablemente, una vez las bacterias colonizan el tejido vegetal, estas pueden influenciar la fisiología y el metabolismo de la planta, lo que estimula su crecimiento, reduce el impacto de diversos estreses abióticos (salinidad, sequía, metales pesados) y previene o enfrenta la infección por organismos patógenos. Los mecanismos asociados a estos efectos involucran la modulación de las concentraciones de hormonas de crecimiento y estrés, iones, enzimas antioxidantes, y solutos compatibles, o la competencia directa e indirecta con organismos patógenos (Glick 2015; Ulla et al., 2019, Lata et al., 2019). El uso de bacterias endófitas representa una herramienta para mejorar el crecimiento de diversos cultivos y reducir el impacto negativo de diversas condiciones ambientales sobre su desarrollo.

La interacción planta-microorganismo-ambiente desempeña un papel determinante en el desarrollo y crecimiento natural de las plantas, ya que influencia diversos procesos biológicos (Ngumbi & Kloepper, 2016; Kumar et al., 2019). Estas interacciones pueden ser aprovechadas para el desarrollo de biotecnologías enfocadas en el uso de microorganismos que tienen como objetivo mitigar el impacto negativo de distintos estreses abióticos sobre el crecimiento y desarrollo de diversos cultivos de interés agronómico. El desarrollo de estas tecnologías, no obstante, requiere una profunda comprensión de los mecanismos involucrados. Los mecanismos microbianos asociados a la mitigación del estrés abiótico incluyen la producción de exopolisacáridos, cambios en los niveles de sustancias reguladoras del crecimiento, modulación del sistema antioxidante y acumulación de osmorreguladores. En este capítulo, se presentarán los mecanismos que los microorganismos usan para mitigar el estrés de las plantas expuestas a déficit hídrico.

Producción de exopolisacáridos (EPS)

La producción bacteriana de EPS facilita la adhesión y permanencia de las bacterias sobre la superficie radicular, proceso fundamental para la colonización. En el ambiente natural, los EPS bacterianos actúan como la matriz dentro de la cual se embeben las células para formar estructuras complejas denominadas biopelículas. Curiosamente, estos EPS también cumplen una tarea importante en la mitigación del estrés por déficit hídrico en plantas. La producción microbiana de EPS hacia la rizosfera contribuye con procesos fisicoquímicos

asociados a la agregación del suelo alrededor de la raíz, así como la formación de zonas de microhidratación en la rizosfera. Estos cambios protegen la raíz frente a la desecación y favorecen el intercambio de nutrientes bajo condiciones limitantes de agua, debido a sus características hidrofílicas (Dimkpa et al., 2009; Timmusk & Nevo, 2011; Upadhyay et al., 2011; Yegorenkova et al., 2001; Kavamura & Melo, 2014; Morcillo & Manzanera, 2021). La producción de EPS también resulta en un incremento en el volumen de los macroporos del suelo.

La interacción entre la síntesis bacteriana de EPS y el estrés por sequía ha sido observada en diversas especies bacterianas y vegetales. Por ejemplo, la inducción de tolerancia al estrés por déficit hídrico en *Arabidopsis thaliana* mediada por *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 depende estrictamente de la presencia de EPS. Cepas mutantes deficientes en la producción bacteriana de EPS fueron incapaces de inducir la tolerancia en comparación con la cepa silvestre (Lu et al., 2018). La inoculación de plantas de trigo y girasol con *Pantoea agglomerans* NAS206 y *Rhizobium* sp. YAS34 incrementó la cantidad de agregados de suelo alrededor de la raíz, bajo condiciones de déficit hídrico. Este incremento se correlacionó positivamente con la mitigación del estrés e influyó positivamente sobre la toma de nutrientes y el crecimiento (Amellal et al., 1998; Alami et al., 2000; Morcillo y Manzanera, 2021).

La síntesis de EPS en las bacterias parece ser a su vez regulada también por déficit hídrico en algunas especies. Empleando *Bacillus megaterium* XT14 y *Bacillus licheniformis* XT38, se observó que el déficit hídrico causado por la adición de concentraciones crecientes de sorbitol resultó en un incremento neto en la síntesis de exopolisacáridos. Estas bacterias, además, fueron capaces de mitigar el estrés por sequía en plantas de pasto Guinea y maíz (Vardharajula et al., 2011; Moreno-Galván, Cortés-Patiño, et al., 2020; Moreno-Galván, Romero-Perdomo et al., 2020).

Modulación de sustancias reguladoras del crecimiento vegetal

La regulación de la concentración de sustancias reguladoras del crecimiento vegetal, como ácido indolacético, giberelinas y citoquininas, es otro de los mecanismos utilizado por las bacterias para mitigar el estrés por déficit hídrico (Etesami & Maheshwar, 2018; Ulla et al., 2019). Estas fitohormonas modulan procesos de desarrollo y respuesta a estrés en las plantas, y, en consecuencia, su abundancia impacta procesos vegetales de forma global (Qin et al., 2016).

Ácido indol-3-acético

El ácido indol-3-acético (AIA) es el representante más abundante de la familia de las auxinas en plantas. Otros miembros de esta familia son el ácido indol-3-butírico (IBA), el ácido 4-cloroindol-3-acético (4-Cl-AIA) y el ácido fenilacético (PAA) (Sukumar et al., 2013). Las auxinas son una clase de fitohormonas involucradas en la regulación del crecimiento y desarrollo vegetal. Este grupo de compuestos es naturalmente sintetizado por las plantas empleando varias vías metabólicas, la mayor parte dependientes de triptófano (Zhao, 2010), no obstante, también pueden ser sintetizados por bacterias. El AIA regula la división de las células vegetales, y se sintetiza y actúa en los ápices y en las hojas jóvenes de la planta, así como en el tallo y la raíz, lo que induce la división celular.

El incremento en los niveles de AIA bajo condiciones de estrés es potencialmente beneficioso para el crecimiento y el desarrollo de las plantas. Un aumento en las concentraciones de AIA estimula el crecimiento del tallo y la raíz, lo que mitiga la pérdida de biomasa, debido al retardo del crecimiento por causa del estrés abiótico (Riemann et al., 2015). Adicionalmente, un aumento en los niveles de AIA se correlaciona con un aumento en la concentración de fenoles totales y calcio intracelular, y con mayor actividad polifenol oxidasa. El aumento de AIA, por lo tanto, puede también mitigar indirectamente el estrés por déficit hídrico (Ahmad et al. 2008; Chowdhury, 2003; Ullah et al., 2019).

Bajo condiciones de estrés, no obstante, las concentraciones de AIA en la planta típicamente decrecen. Además, la acción del AIA sobre el crecimiento y desarrollo vegetal disminuye debido a un bloqueo mediado por etileno (Figueiredo et al., 2008; Farooq et al., 2012; Duca et al., 2018). Notablemente, las bacterias pueden suplir esta deficiencia mediante la síntesis y liberación de AIA de forma endógena o exógena (Kim et al., 2012). Una correlación entre la producción microbiana de AIA y la disminución del estrés por sequía ha sido observada en diversas especies vegetales, incluyendo trigo, maíz, pasto Guinea, pasto Ryegrass, y algunas leguminosas (Chandra et al., 2018; Saleem et al., 2018; Moreno-Galván, Cortés-Patiño, et al., 2020; Moreno-Galván, Romero-Perdomo et al., 2020; Cortés-Patiño et al., 2021). Algunos de los géneros bacterianos productores de AIA son *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Enterobacter*, *Azospirillum* y *Herbaspirillum*.

Giberelinas

Las giberelinas (GB) son hormonas vegetales que participan en la germinación, elongación de los tallos, floración, maduración de frutos y crecimiento primario de la raíz. Las giberelinas son diterpenoides sintetizados a través de la vía de los terpenoides, en una serie de pasos secuenciales que inician en los plástidos y siguen en el retículo endoplasmático. Las GB son típicamente clasificadas según su número de carbonos (C20 y C19), siendo las GB C19 las más activas biológicamente (Salazar-Cerezo et al., 2018). Bajo condiciones de estrés, los niveles de GB en las plantas decrecen. Esta disminución causa un aumento en la concentración de represores del crecimiento y, en consecuencia, una disminución en la tasa de elongación celular. Este efecto se debe en parte a una relación antagonista entre el ácido abscísico y las GB, donde los niveles de ABA incrementan bajo estrés y regulan de forma negativa los de GB (Figueiredo et al., 2008; Pandey et al., 2016; Parwez et al., 2022). Un aumento en la concentración de GB mediado por bacterias puede, por lo tanto, estimular el desarrollo celular y favorecer la tolerancia a condiciones de sequía (Masciarelli et al., 2014; Khan et al., 2016; Radhakrishnan et al., 2017; Nett et al., 2017; Ghosh et al., 2019). Varios géneros bacterianos, como *Bacillus*, *Rhizobium*, *Sinorhizobium*, *Mesorhizobium* y *Pseudomonas*, son capaces de producir GB y, en consecuencia, representan potenciales moduladores del crecimiento vegetal.

Citoquininas

Las citoquininas (CK) son derivados estructurales de la adenina. Las CK más comunes son la kinetina, la zeatina y la benzilaminopurina, y controlan procesos de elongación y diferenciación celular en la planta bajo condiciones normales. Las CK actúan concertadamente con las auxinas, pero normalmente tienen efectos contrarios. Bajo condiciones de estrés abiótico, los niveles de CK se correlacionan inversamente con los de ácido abscísico (ABA). Durante estrés abiótico, la concentración de CK disminuye, mientras que los niveles de ABA incrementan, lo que causa la activación de diversas respuestas a estrés en la planta (Li et al., 2016; Gujjar y Supaibulwatana, 2019). La disminución de los niveles de CK debido a estrés reduce la división y proliferación celular. No obstante, la adición exógena de CK a la planta puede estimular el crecimiento en condiciones adversas. El aumento en la síntesis de CK durante estrés puede además retrasar la senescencia y reducir el daño oxidativo (Chang et al., 2016; Huang et al., 2018; Gujjar y Supaibulwatana, 2019).

El uso de bacterias productoras de CK es una herramienta promisorio para el desarrollo de cultivos tolerantes a sequía. En tomate, el uso de *Pseudomonas*

fluorescens G20-18 productora de CK mejoró su nivel de tolerancia a sequía. La relación de causalidad entre la producción microbiana de CK y la tolerancia al estrés abiótico fue determinada empleando mutantes incapaces de sintetizar CK, los cuales exhibieron un menor efecto de mitigación. Las diferencias debidas a las CK fueron observadas a nivel fisiológico, metabólico y transcriptómico (Mekureyaw et al., 2022). Cepas productoras de CK, como *Bacillus subtilis* IB-22, han mostrado mitigar el estrés por sequía en plantas de lechuga, de la misma forma que *Pseudomonas aeruginosa* PM389, *Pseudomonas aeruginosa* ZNP1, *Bacillus endophyticus* J13 y *Bacillus tequilensis* J12 en arábidopsis (Arkhipova et al., 2007; Ghosh et al., 2019).

Modulación de la síntesis de etileno

Cuando las plantas son expuestas a condiciones de estrés, estas responden produciendo *etileno de estrés*, y dado que las plantas reaccionan diferencialmente al estrés, eso da lugar a un variado rango de sensibilidad al etileno (Glick et al., 2007). Las plantas sintetizan etileno a partir del ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC), mediante la acción de la enzima ACC oxidasa. Asimismo, el ACC es producido a partir de S-adenosilmetionina (SAM), mediante la acción de la ACC sintasa (Glick et al., 2007; Vurukonda et al., 2016). Bajo condiciones de estrés hídrico, las plantas aumentan la producción de ACC. Este ACC puede incluso ser liberado en los exudados radiculares y allí soportar el crecimiento de una variedad de microorganismos (Wang et al., 2013; Liu et al., 2015; Abiri et al., 2017).

La función del etileno bajo condiciones de estrés presenta una variedad compleja de interacciones. El estrés hídrico, por ejemplo, resulta en la formación de dos picos de etileno separados en el tiempo. El primer pico es de baja intensidad y ocurre a las pocas horas del estrés, mientras el segundo es significativamente mayor y se produce en un lapso de dos a tres días después del estrés (Glick, 2005; Glick et al., 2007). Durante el primer pico de etileno, la cantidad de ACC existente en los tejidos es baja y, en consecuencia, se produce poco etileno. Este etileno está encargado de iniciar la respuesta de protección de la planta frente al estrés abiótico. El segundo pico debe su magnitud al incremento de la síntesis de ACC. Este etileno, en contraste, está relacionado con la inhibición del crecimiento de la planta (Glick, 2014; Müller & Munné-Bosch, 2015; Iqbal et al., 2017; Dubois et al., 2018).

La forma en que las bacterias endófitas mitigan el estrés abiótico está directamente relacionada con la presencia y acción de la enzima ACC desaminasa. Las bacterias con actividad ACC desaminasa tienen el potencial de reducir la acción inhibitoria del segundo pico de etileno al consumir a su precursor. El

metabolismo del ACC bacteriano produce alfa-cetobutirato y amonio como subproductos, los cuales pueden ser usados como fuentes de carbono y nitrógeno (Shaharoon et al. 2006; Yang et al. 2008). Esta enzima es relativamente común en los géneros *Azospirillum*, *Rhizobium*, *Agrobacterium* y *Herbaspirillum*. Otros compuestos químicos pueden reducir la concentración de etileno de estrés en las plantas (p. ej., rizobiotoxina, 1-metilciclopropeno y ácido aminooxiacético), no obstante, sus usos prácticos son limitados. El uso de bacterias endófitas productoras de ACC desaminasa tiene un alto potencial para mitigar diversos estreses abióticos en condiciones de campo (Duca et al., 2018).

Modulación bacteriana de la actividad enzimática antioxidante

Las enzimas antioxidantes desempeñan un papel primordial en la respuesta a diversos estreses abióticos, incluyendo la sequía. Estas enzimas son las encargadas de detoxificar especies reactivas del oxígeno, como el radical superóxido (O_2^-) y el peróxido de hidrógeno (H_2O_2), para así proteger las células vegetales del daño oxidativo y restaurar compuestos antioxidantes clave, como el ácido ascórbico y el glutatión (Das & Roychoudhury, 2014). Algunas enzimas antioxidantes son el superóxido dismutasa (SOD) que convierte el radical superóxido en H_2O_2 , catalasa (CAT), y el ascorbato peroxidasa (APX), que convierte este H_2O_2 en agua. La glutatión reductasa (GR) restaura el *pool* de glutatión reducido. Otras enzimas importantes son la dehidroascorbato reductasa (DHAR) y la monodehidroascorbato reductasa (MDHAR) implicadas en la restauración del ascorbato (Das & Roychoudhury, 2014; Pedrosa Gomes et al., 2014).

240

La inoculación de plantas con microorganismos puede generar cambios en la actividad de diversas enzimas antioxidantes involucradas en la mitigación del estrés abiótico. No obstante, el mecanismo mediante el cual las bacterias modulan este balance enzimático antioxidante en la planta aún no es bien comprendido (Lata et al., 2018; Kumar et al., 2019). En plantas de pasto Ryegrass, maíz y pasto Guinea, se ha observado un aumento en la actividad enzimática antioxidante en condiciones de estrés por sequía, debido a la inoculación con bacterias de los géneros *Bacillus*, *Azospirillum*, *Herbaspirillum* y *Pseudomonas*. Este aumento en la actividad antioxidante se correlacionó con la mitigación del estrés, evidenciado por un incremento en la biomasa en etapas tempranas y tardías del desarrollo vegetal (Moreno-Galván, Cortés-Patiño, et al., 2020; Moreno-Galván, Romero-Perdomo et al., 2020; Cortés-Patiño et al., 2021; Mendoza-Labrador et al., 2021).

Biosíntesis de solutos compatibles: prolina, trehalosa y glicina betaína

Uno de los osmolitos o solutos compatibles más importantes en la adaptación a estrés por sequía en plantas es el aminoácido prolina. Este osmolito puede ser sintetizado por bacterias y plantas, y su función bajo condiciones de estrés hídrico es reducir el potencial osmótico celular, así como mejorar la retención de agua y la estructura celular (Anwar et al. 2014; Masood, et al. 2016; Chekwube y Babalola, 2018). Curiosamente, la inoculación con bacterias de diversos géneros (p. ej., *Bacillus*, *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Herbaspirillum*, *Serratia*, *Rhizobium*) es capaz de modular los niveles de prolina en diferentes especies de plantas (p. ej., pepino, frijol, maíz, pasto Ryegrass y pasto Guinea) bajo condiciones de estrés por déficit hídrico. El efecto neto de la modulación en las concentraciones de prolina se relaciona con una mitigación de los efectos deletéreos del estrés (Ngumbi y Kloepper, 2016; Moreno-Galván, Cortés-Patiño et al., 2020; Moreno-Galván, Romero-Perdomo et al., 2020; Cortés-Patiño et al., 2021; Mendoza-Labrador et al., 2021).

La trehalosa, un glucósido formado por dos moléculas de α -glucosa, actúa como estabilizador de proteínas y membranas. Su efecto osmoprotector favorece la formación de un gel a medida que la célula se deshidrata, lo que mitiga el daño causado por la pérdida de agua. Plantas bajo estrés hídrico capaces de acumular una mayor concentración de trehalosa han demostrado soportar mejor el estrés (Zhou et al., 2014; Forni et al., 2017). La inoculación de bacterias endófitas en plantas sometidas a estrés por sequía ha demostrado incrementar las concentraciones de trehalosa en las plantas. En plantas de frijol sometidas a estrés por sequía, la inoculación de un mutante de *Rhizobium etli* que sobreexpresa los genes de síntesis de trehalosa incrementó los niveles de esta en la planta. Dicho aumento se correlacionó con mayor supervivencia, número de nódulos funcionales y rendimiento bajo condiciones de estrés, comparado con el mutante, que era incapaz de sintetizar trehalosa (Suárez et al., 2008). En plantas de maíz sometidas a estrés por sequía, la inoculación de la bacteria *Azospirillum brasilense*, modificada genéticamente para sintetizar trehalosa, incrementó tanto la supervivencia de las plantas en 30 % como la producción de biomasa en 73 %, en comparación con las plantas inoculadas con la cepa sin modificar (Rodríguez-Salazar et al., 2009).

La acumulación de glicina betaína bajo condiciones de estrés hídrico también favorece la retención de agua y ayuda a mantener las estructuras de las proteínas en las plantas. Esto se debe a su alta solubilidad en agua y a que no hace parte de la esfera de hidratación de las proteínas. Asimismo, ayuda a

mantener la actividad fotosintética de la planta, lo que aumenta la conductancia estomática y mantiene la actividad y estabilidad de los cloroplastos. También interactúa con fitohormonas para conferir tolerancia a estrés por sequía en las plantas (Ahmad et al., 2013; Masood et al., 2016; Sharma et al., 2019). Bajo condiciones de estrés abiótico, las bacterias pueden sintetizar y excretar glicina betaína. En plantas de frijol Mungo inoculadas con *Pseudomonas aeruginosa*, se observó un incremento en los niveles de glicina betaína bajo condiciones de sequía. Este incremento se relacionó con una mayor mitigación de los efectos negativos del déficit hídrico (Sarma & Sakia, 2013; Etesami & Maheshwari, 2018). Igualmente, *Sphingomonas* sp. y *B. amyloliquefaciens* mitigaron los efectos del estrés por sequía en cultivos de soya y arroz en una forma dependiente de la producción de glicina betaína (Asaf et al., 2017; Khan et al., 2014; Shahzad et al., 2017; Ulla et al., 2019).

Referencias

- Ahmad, F., Ahmad, I., & Khan, M. S. (2008). Screening of free-living rhizospheric bacteria for their multiple plant growth promoting activities. *Microbiol. Res.*, 163(2), 173-181. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0944501306000437>
- Ahmad, R., Lim, C. J., & Kwon, S. Y. (2013). Glycine betaine: a versatile compound with great potential for gene pyramiding to improve crop plant performance against environmental stresses. *Plant Biotechnology Reports*, 7(1), 49-57. <https://doi.org/10.1007/s11816-012-0266-8>
- Alami, Y., Achouak, W., Marol, C., & Heulin, T. (2000). Rhizosphere soil aggregation and plant growth promotion of sunflowers by an exopolysaccharide-producing *Rhizobium* sp. strain isolated from sunflower roots. *Appl. Environ. Microbiol.*, 66(8), 3393-3398.
- Amellal, N., Burtin, G., Bartoli, F., Heulin, T. (1998). Colonization of wheat rhizosphere by EPS producing *Pantoea agglomerans* and its effect on soil aggregation. *Applied Environmental Microbiology*, 64(10), 3740-3747.
- Anwar Hossain, M., Hoque, M. A., Burritt, D. J., & Fujita, M. (2014). *Proline protects plants against abiotic oxidative stress*. En P. Ahmad (Ed.), *Oxidative damage to plants* (pp. 477-522). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-799963-0.00016-2>
- Arkhipova, T. N., Prinsen, E., Veselov, S. U., Martinenko, E. V., Melentiev, A. I., & Kudoyarova, G. R. (2007) Cytokinin producing bacteria enhance plant growth in drying soil. *Plant Soil*, 292(1-2), 305-315.
- Asada, K., Urano, M., & Takahashi, M. (1973). Subcellular location of superoxide dismutase in spinach leaves and preparation and properties of crystalline spinach superoxide dismutase. *European Journal of Biochemistry*, 36(1) 257-266.
- Asaf, S., Khan, A. L., Khan, M. A., Imran, Q. M., Yun, B. W., & Lee, I. J. (2017). Osmoprotective functions conferred to soybean plants via inoculation with *Sphingomonas* sp LK11 and exogenous trehalose. *Microbiological Research*, 205(1), 135-145. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.08.009>

- Bistgani, Z. E., Siadat, S. A., Bakhshandeh, A., Pirbalouti, A. G., & Hashemi, M. (2017). Interactive effects of drought stress and chitosan application on physiological characteristics and essential oil yield of *Thymus daeneksis* Celak. *Crop Journal*, 5(5), 407-415.
- Borjas-Ventura, R., Julca Otiniano, A., & Alvarado Juamán, L. (2020). Las fitohormonas una pieza clave en el desarrollo de la agricultura. *Journal of the Selva Biosphere*, 8(2), 150-164.
- Chandra, D., Srivastava, R., & Sharma, A. K. (2018). Influence of IAA and ACC deaminase producing fluorescent pseudomonads in alleviating drought stress in wheat (*Triticum aestivum*). *Agricultural Research*, 7(3), 290-299. <https://doi.org/10.1007/s40003-018-0305-y>
- Chang, Z., Liu, Y., Dong, H., Teng, K., Han, L., & Zhang, X. (2016). Effects of cytokinin and nitrogen on drought tolerance of creeping bentgrass. *PLoS ONE*, 11(4), e0154005. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154005>
- Chekwube, M., & Babalola, O. (2018). The influence of plant growth promoting rhizobacteria in plant tolerance to abiotic stress: a survival strategy. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 102(1), 7821-7835.
- Chowdhury, A. K. (2003). Control of sclerotium blight of groundnut by growth substances. *Crop Research*, 25(2), 355-359.
- Cortés-Patiño, S., Vargas, C., Álvarez-Flórez, F., Bonilla, R., & Estrada-Bonilla, G. (2021). Potential of *Herbaspirillum* and *Azospirillum* consortium to promote growth of perennial ryegrass under water deficit. *Microorganisms*, 9(1), 1-16. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9010091>
- 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(12), 1-13. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2014.00053>
- Dimkpa, C., Weinand, T., Asch, F. (2009). Plant-rhizobacteria interactions alleviate abiotic stress conditions. *Plant Cell Environ*, 32(12), 1682-1694.
- Dubois, M., Van Den Broeck, L., & Inzé, D. (2018). The pivotal role of ethylene in plant growth. *Trends Plant Science*, 23(4), 311-323. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.01.003>
- Duca, D. R., Rose, D. R., & Glick, B. R. (2018). Indole acetic acid overproduction transformants of the rhizobacterium *Pseudomonas* sp. UW4. *Antonie van Leeuwenhoek, International Journal of General and Molecular Microbiology*, 111(9), 1645-1660. <https://doi.org/10.1007/s10482-018-1051-7>
- 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(1), 225-246. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.03.013>
- Fang, Y., & Lizhong, X. (2015). General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 72(4), 673-689. <https://doi.org/10.1007/s00018-014-1767-0>
- Farooq, M., Hussain, M., Wahid, A., & Siddique, K. H. M. (2012). Drought stress in plants: an overview. En R. Aroca (Ed.), *Plant responses to drought stress* (pp. 1-33). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_1

- Figueiredo, M. V. B., Burity, H. A., Martínez, C. R., & Chanway, C. P. (2008). Alleviation of drought stress in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by co-inoculation with *Paenibacillus polymyxa* and *Rhizobium tropici*. *Applied Soil Ecology*, 40(1), 182-188. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2008.04.005>
- 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(1-2), 335-356. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3007-x>
- Ghosh, D., Gupta, A., & Mohapatra, S. (2019). A comparative analysis of exopolysaccharide and phytohormone secretions by four drought-tolerant rhizobacterial strains and their impact on osmotic-stress mitigation in *Arabidopsis thaliana*. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 35(6), 1-15. <https://doi.org/10.1007/s11274-019-2659-0>
- Glick, B. R. (2005). Modulation of plant ethylene levels by the bacterial enzyme ACC deaminase. *FEMS Microbiology Letters*, 251(1), 1-7. <https://doi.org/10.1016/j.femsle.2005.07.030>
- Glick, B. R. (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. (2015). Stress control and ACC deaminase. En B. Lugtenberg (Ed.), *Principles of plant-microbe interactions* (pp. 257-264). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-08575-3_27
- Glick, B. R., Cheng, Z., Czarny, J., & Duan, J. (2007). Promotion of plant growth by ACC deaminase-producing soil bacteria. *European Journal of Plant Pathology*, 119(3), 329-339. <https://doi.org/10.1007/s10658-007-9162-4>
- Gujjar, R. S., & Supaibulwatana, K. (2019). The mode of cytokinin functions assisting plant adaptations to osmotic stresses. *Plants*, 8(12), 1-18. <https://doi.org/10.3390/plants8120542>
- Huang, X., Hou, L., Meng, J., You, H., Li, Z., Gong, Z., Shi, Y. (2018). The antagonistic action of abscisic acid and cytokinin signaling mediates drought stress response in *Arabidopsis*. *Molecular*, 11(7), 970-982.
- Iqbal, N., Khan, N. A., Ferrante, A., Trivellini, A., Francini, A., & Khan, M. (2017). Ethylene role in plant growth, development and senescence: interaction with other phytohormones. *Frontiers in Plant Science*, 8, 475. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00475>
- Kavamura, V. N., & Melo, I. S. de (2014). Effects of different osmolarities on bacterial bio-film formation. *Brazilian Journal of Microbiology*, 45(2), 627-631. <https://doi.org/10.1590/S1517-83822014000200034>
- Khan, A. L., Waqas, M., Kang, S. M., Al-Harrasi, A., Hussain, J., Al-Rawahi, A., Al Khiziri, S., Ullah, I., Ali, L., Jung, H. Y., & Lee, I. J. (2014). Bacterial endophyte *Sphingomonas* sp LK11 produces gibberellins and IAA and promotes tomato plant growth. *Journal of Microbiology*, 52(8), 689-695. <https://doi.org/10.1007/s12275-014-4002-7>
- Khan, Z., Rho, H., Firrincieli, A., Hung, S. H., Luna, V., Masciarelli, O., Kim, S. H., & Doty, S. (2016). Growth enhancement and drought tolerance of hybrid poplar upon inoculation with endophyte consortia. *Current Plant Biology*, 6(1), 38-47.

- 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* (pp. 383-413). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_15
- Kumar, A., Patel, J. S., Meena, V. S., & Ramteke, P. W. (2019). Plant growth-promoting rhizobacteria: strategies to improve abiotic stresses under sustainable agriculture. *Journal of Plant Nutrition*, 42(11-12), 1402-1415. <https://doi.org/10.1080/01904167.2019.1616757>
- Lata, R., Chowdhury, S., Gond, S. K., & White, J. F. (2018). Induction of abiotic stress tolerance in plants by endophytic microbes. *Letters in Applied Microbiology*, 66(4), 268-276. <https://doi.org/10.1111/lam.12855>
- Li, W., Herrera-Estrella, L., Tran, L. S. P. (2016). The Yin-Yang of cytokinin homeostasis and drought acclimation/adaptation. *Trends Plant Science*, 21(7), 548-550.
- Lu, X., Liu, S. F., Yue, L., Zhao, X., Zhang, Y. B., Xie, Z. K., & Wang, R.Y. (2018). *Ep*sc involved in the encoding of exopolysaccharides produced by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 act to boost the drought tolerance of *Arabidopsis thaliana*. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(12), 3795.
- Masciarelli, O., Llanes, A., & Luna, V. (2014). A new PGPR co-inoculated with *Bradyrhizobium japonicum* enhances soybean nodulation. *Microbiological Research*, 169(7-8), 609-615. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2013.10.001>
- Masood, A., Khan, M. I., Per, T. T., Asgher, A., Fatma, M., & Khan, N. A. (2016). Glycine betaine: role in shifting plants toward adaptation under extreme environment. En N. Iqbal, R. Nazar, & N. A. Khan (Eds.), *Osmolytes and plants acclimation to changing environment: Emerging Omics Technologies* (pp. 69-82). Springer.
- Mekureyaw, M. F., Pandey, C., Hennessy, R. C., Nicolaisen, M. H., Liu, F., Nybroe, O., & Roitsch, T. (2022). The cytokinin-producing plant beneficial bacterium *Pseudomonas fluorescens* G20-18 primes tomato (*Solanum lycopersicum*) for enhanced drought stress responses. *Journal of Plant Physiology*, 270(1), 26-38. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2022.153629>
- Mendoza-Labrador, J., Romero-Perdomo, F., Abril, J., Hernández, J. P., Uribe-Vélez, D., & Buitrago, R. B. (2021). *Bacillus* strains immobilized in alginate macrobeads enhance drought stress adaptation of Guinea grass. *Rhizosphere*, 19, 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2021.100385>
- Morcillo, R. J. L., & Manzanera, M. (2021). The effects of plant-associated bacterial exopolysaccharides on plant abiotic stress tolerance. *Metabolites*, 11(6), 337. <https://doi.org/10.3390/metabo11060337>
- 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(1), 103367. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103367>
- 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), 823. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8060823>

- Müller, M., & Munné-Bosch, S. (2015). Ethylene response factors: a key regulatory hub in hormone and stress signalling. *Plant Physiology*, 169(1), 32-41. <https://doi.org/10.1104/pp.15.00677>
- Nett, R. S., Montanares, M., Marcassa, A., Lu, X., Nagel, R., Charles, T. C., Hedden, P., Rojas, M. C., & Peters, R. J. (2017). Elucidation of gibberellin biosynthesis in bacteria reveals convergent evolution. *Nature Chemical Biology*, 13(1), 69-74. <https://doi.org/10.1038/nchembio.2232>
- Ngumbi, E., & Kloepper, 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>
- Pandey, G. K., Pandey, A., Prasad, M., & Böhmer, M. (2016). *Abiotic stress signaling in plants: functional genomic intervention*. Frontiers Media. <https://doi.org/10.3389/978-2-88919-891-7>
- Parwez, R., Aftab, T., Gill, S. S., & Naeem, M. (2022). Absciscic acid signaling and crosstalk with phytohormones in regulation of environmental stress responses. *Environmental and Experimental Botany*, 199(11), 104885. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.104885>
- Pedrosa Gomes, M., Smedbol, É., Mércia Lima Carvalho Carneiro, M., Souza Garcia, Q., & Juneau, P. (2014). Reactive oxygen species and plant hormones. En P. Ahmad (Ed.), *Oxidative damage to plants* (pp. 65-88). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-799963-0.00002-2>
- 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), 1245-1259. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2016.08.005>
- Radhakrishnan, R., Hashem, A., & Abd Allah, E. F. (2017). *Bacillus*: a biological tool for crop improvement through bio-molecular changes in adverse environments. *Frontiers in Physiology*, 8(9). <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00667>
- 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(1), 1077. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01077>
- Rio, L. A. del (2015). ROS and RNS in plant physiology: an overview. *Journal of Experimental Botany*, 66(10), 2827-37.
- Rodriguez-Salazar, J., Suárez, R., Caballero-Mellado, J., Iturriaga, G. (2009). Trehalose accumulation in *Azospirillum brasilense* improves drought tolerance and biomass in maize plants. *FEMS Microbiol Lett*, 296(1), 52-59.
- Salazar-Cerezo, S., Martínez-Montiel, N., García-Sánchez, J., Pérez-y-Terrón, R., & Martínez-Contreras, R. D. (2018). Gibberellin biosynthesis and metabolism: a convergent route for plants, fungi and bacteria. *Microbiological Research*, 208(1), 85-98. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.01.010>
- Saleem, A. R., Brunetti, C., Khalid, A., Della Rocca, G., Raio, A., Emiliani, G., De Carlo, A., Mahmood, T., & Centritto, M. (2018). Drought response of *Mucuna pruriens* (L.) DC. inoculated with ACC deaminase and IAA producing rhizobacteria. *Plos One*, 13(2), e0191218. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191218>
- Sarma, R. K., & Saikia, R. (2013). 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>

- Shahzad, R., Khan, A. L., Bilal, S., Waqas, M., Kang, S. M., Lee, I. J. (2017) Inoculation of abscisic acid-producing endophytic bacteria enhances salinity stress tolerance in *Oryza sativa*. *Environmental and Experimental Botany*, 136(1), 68-77.
- Sharma, A., Shahzad, B., Kumar, V., Kohli, S. K., Sidhu, G. P. S., Bali, A. S., ..., & Zheng, B. (2019). Phytohormones regulate accumulation of osmolytes under abiotic stress. *Biomolecules*, 9(7), 1-36. <https://doi.org/10.3390/biom9070285>
- Suárez, R., Wong, A., Ramírez, M., Barraza, A., Orozco, M. C., Cevallos, M. A., Lara, M., Hernández, G., & Iturriaga, G. (2008). Improvement of drought tolerance and grain yield in common bean by overexpressing trehalose-6-phosphate synthase in rhizobia. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 21(7), 958-966.
- Sukumar, P., Legué, V., Vayssières, A., Martin, F., Tuskan, G. A., & Kalluri, U. C. (2013). Involvement of auxin pathways in modulating root architecture during beneficial plant-microorganism interactions. *Plant, Cell and Environment*, 36(5), 909-919. <https://doi.org/10.1111/pce.12036>
- Timmusk, S., Nevo, E. (2011). Plant root associated biofilms. En D. K. Maheshwari (Ed.), *Bacteria in agrobiology. Plant nutrient management* (Vol. 3) (pp. 285-300). Springer.
- 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), 7385-7397. <https://doi.org/10.1007/s00253-019-10045-4>
- Upadhyay, S., Singh, J., Singh, D. (2011). Exopolysaccharide-producing plant growth-promoting rhizobacteria under salinity condition. *Pedosphere*, 21(2), 214-222.
- Vardharajula, S., Zulfikar Ali, S., Grover, M., Reddy, G., Bandi, V., Sandhya, V., ..., & Bandi, V. (2011). Drought-tolerant plant growth promoting *Bacillus* spp.: effect on growth, osmolytes, and antioxidant status of maize under drought stress. *Journal of Plant Interactions*, 6(1), 1-14. <https://doi.org/10.1080/17429145.2010.535178>
- 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(1), 13-24. <http://dx.doi.org/10.1016/j.micres.2015.12.003>
- Yegorenkova, I., Konnova, S., Sachuk, V., Ignatov, 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.
- Zarattini, M., & Forlani, G. (2017). Toward unveiling the mechanisms for transcriptional regulation of proline biosynthesis in the plant cell response to biotic and abiotic stress conditions. *Frontiers in Plant Science*, 8(6), 1-8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00927>
- Zhao, Y. (2010). Auxin biosynthesis and its role in plant development. *Annual Review of Plant Biology*, 61(1), 49-64. <https://doi.org/10.1146/ANNUREV-ARPLANT-042809-112308>
- Zhou, M. L., Zhang, Q., Sun, Z. M., Chen, L. H., Liu, B. X., Zhang, K. X., Zhu, X. M., Shao, J. R., Tang, Y. X., & Wu, Y. M. (2014). Trehalose metabolism-related genes in maize. *Journal of Plant Growth Regulation*, 33(2), 256-271. <https://doi.org/10.1007/s00344-013-9368-y>

