

**UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN  
FACULTAD DE AGRONOMÍA**



**BACTERIAS ENDÓFITAS Y SU ROL EN LA PROTECCIÓN DE LOS CULTIVOS**

**POR**

**MARÍA JOSÉ GUAJARDO ARCOS**

**MEMORIA PRESENTADA A LA  
FACULTAD DE AGRONOMÍA DE LA  
UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN  
PARA OPTAR AL TÍTULO DE  
INGENIERO AGRÓNOMO.**

**CHILLÁN-CHILE  
2023**

**UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN  
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**BACTERIAS ENDÓFITAS Y SU ROL EN LA PROTECCIÓN DE LOS CULTIVOS**

**POR**

**MARÍA JOSÉ GUAJARDO ARCOS**

**MEMORIA PRESENTADA A LA  
FACULTAD DE AGRONOMÍA DE LA  
UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN  
PARA OPTAR AL TÍTULO DE  
INGENIERO AGRÓNOMO.**

**CHILLÁN-CHILE  
2023**

Aprobada por:

Profesor Asociado, Macarena Gerding G.  
Ing. Agrónomo, Ph. D.

---

Guía

Profesor Asociado, Marisol Vargas C.  
Ing. Agrónomo, Dr.

---

Asesor

Lorena Barra B.  
Ing. Civil Industrial, Ing. Agrónomo, Dr.  
INIA Quilamapu

---

Asesor externo

Profesor Asociado, Guillermo Wells M.  
Ing. Agrónomo, Mg. Cs.

---

Decano

**TABLA DE CONTENIDOS**

	<b>Página</b>
Resumen.....	1
Summary.....	1
Introducción.....	2
Desarrollo y Discusión.....	4
Conclusiones.....	18
Referencias.....	19

**INDICE DE FIGURAS**

	<b>Página</b>
Figura 1 Microorganismos endófitos habitando espacios intercelulares en tejidos vegetales de una raíz primaria. A: Bacterias situadas dentro de los espacios intercelulares de la corteza de la raíz. B: Localización de bacterias con mayor aumento.....	5
Figura 2 Esquema de biosíntesis del etileno y como la presencia de ACC desaminasa producida por rizobacterias puede transformar el ACC precursor del etileno en $\alpha$ -cetobutirato, $\text{CO}_2$ y $\text{NH}_4$ .....	7
Figura 3 Representación de la interacción y colonización que ocurre entre las bacterias endófitas y las raíces de la planta.....	13

## **BACTERIAS ENDÓFITAS Y SU ROL EN LA PROTECCIÓN DE LOS CULTIVOS.**

ENDOPHYTIC BACTERIA AND THEIR ROLE IN CROP PROTECTION.

**Palabras índice adicionales: ACC-desaminasa, fitohormonas, antagonismo.**

### **RESUMEN**

La demanda por estrategias de manejo agrícola inocuas para el medio ambiente ha llevado a que el uso de microorganismos y dentro de estos, las bacterias endófitas (BE), se consideren cada vez más como una alternativa a los productos sintéticos. En esta monografía se investigaron los mecanismos de colonización y de acción de BE, y su uso potencial en la protección de los cultivos. Además, se incluyen las características de las principales especies de BE, a fin de reconocer su rol en la protección de los cultivos frente al estrés abiótico, los patógenos, y la promoción del crecimiento y el desarrollo vegetal. *Pantoea*, *Azospirillum*, *Herbaspirillum*, *Azotobacter*, *Burkholderia*, *Pseudomonas* y *Bacillus*, son los principales géneros a los que pertenecen las BE, presentando características como la producción de la ACC-desaminasa que permite tolerar estrés abiótico; la síntesis de hormonas como el ácido indol-3-acético (AIA) y giberelinas para la promoción del crecimiento vegetal; el aumento de la disponibilidad de nutrientes mediante y actividad antagonista frente a patógenos mediante la producción de diversos metabolitos secundarios, tales como antibióticos, enzimas y ácidos orgánicos. Se requiere de más evidencia que permita evaluar potenciales usos de BE para lograr emplearlas en estrategias de manejo de cultivos agrícolas.

### **SUMMARY**

The demand for environmentally friendly agricultural management strategies has led to the use of microorganisms. Among these, endophytic bacteria (EB), are increasingly considered as an alternative to synthetic products. This review examines the colonization and mechanisms of action of EB and their potential use in crop protection. The characteristics of the main EB species are studied as well, in

order to recognize their role in crop protection against abiotic stress, pathogens, and their contribution to plant growth promotion and development. The main genera of EB are *Pantoea*, *Azospirillum*, *Herbaspirillum*, *Azotobacter*, *Burkholderia*, *Pseudomonas* and *Bacillus*. Some EBs are characterized for producing ACC deaminase, which allows plants to tolerate abiotic stress; they also synthesize hormones such as indole-3-acetic acid (IAA) and gibberellins to promote plant growth. They increase nutrient availability and show antagonistic activity against pathogens through the production of various secondary metabolites, such as antibiotics, enzymes and organic acids. More evidence is needed to evaluate the potential uses of EBs for application in agricultural crop management strategies.

## **INTRODUCCIÓN**

La demanda creciente por estrategias que apunten hacia una agricultura ambiental y ecológicamente racional, ha llevado al estudio de microorganismos asociados a las plantas. Existe un sinnúmero de interacciones beneficiosas entre plantas y microorganismos, algunas de las cuales han mostrado repetidamente que tanto bacterias como hongos pueden promover el crecimiento de las plantas, la resistencia a patógenos y parásitos, y promover una mayor resistencia de los cultivos a las condiciones de estrés biótico y abiótico (Kandel *et al.*, 2017).

Dentro de la microbiota asociada a las plantas se puede encontrar una amplia diversidad de especies, las cuales pueden desarrollarse en diferentes tejidos y hábitats. Los microorganismos más ampliamente estudiados han sido los que habitan la rizósfera, zona que corresponde al volumen de suelo que recibe influencia directa de la raíz y sus exudados. Gran parte de estos microorganismos obtienen carbono y energía a partir de exudados radiculares y a cambio producen o dejan disponibles compuestos y nutrientes benéficos para la planta (Meena *et al.*, 2017). Esto es reconocido como un ejemplo de equilibrio ecológico entre la microbiota y las raíces de las plantas, ya sea de tipo sinérgico o comensalismo (Pérez *et al.*, 2002).

Dentro de estos microorganismos encontramos los llamados endófitos, los cuales corresponden a un grupo específico de microorganismos que pasan la mayor

parte, o bien todo su ciclo de vida colonizando los tejidos internos de la planta hospedera (raíz, tallo, hojas, flores o semillas) sin causar daño evidente, además de beneficiarla al reforzar la tolerancia de esta a condiciones adversas para su desarrollo (Stone *et al.*, 2000). La penetración de los endófitos al tejido vegetal puede ocurrir por distintas vías: estomas, heridas, área de emergencia de raíces laterales, e incluso algunas bacterias endófitas pueden producir enzimas hidrolíticas capaces de degradar la pared celular de los vegetales (Pérez, *et al.*, 2009).

La rizósfera ha sido propuesta como uno de los ecosistemas más diversos como fuente de endófitos para las plantas, ya que las grietas de las raíces, así como diversas heridas en tejidos como resultado del crecimiento de la planta, entre otros daños mecánicos, permiten que microorganismos rizosféricos penetren y logren colonizar los tejidos internos de ésta (Sørensen y Sessitsch, 2007). Dentro de los microorganismos endófitos, las bacterias y en particular aquellas capaces de promover el crecimiento y proteger al vegetal contra infecciones de fitopatógenos han sido las más ampliamente estudiadas. Estas además son capaces de inducir mecanismos de resistencia en las plantas, aumentando su sobrevivencia ante diversos tipos de estrés ambientales (Ortiz-Galeana *et al.*, 2018).

Si bien se ha comprobado debidamente la existencia de la microbiota endofítica, aún queda por comprender diversos aspectos ecológicos, genéticos y fisiológicos de esta interacción, además de conocer la diversidad de estos organismos, su presencia, frecuencia y funciones. La relevancia de profundizar en el conocimiento, particularmente de bacterias endófitas, es que permitirá dilucidar la base biológica de estas interacciones con la planta y comprender los mecanismos que llevan a beneficiar a las plantas

Debido a que el uso de bacterias endófitas y promotoras de crecimiento se considera cada vez más en la agricultura, el objetivo de esta revisión bibliográfica es investigar los mecanismos de colonización y de acción, y el potencial uso de bacterias endófitas en la protección de los cultivos, con un enfoque en la promoción de crecimiento, tolerancia a estrés y el biocontrol de patógenos. A su vez se espera caracterizar las principales especies bacterianas descritas como endófitas.

## DESARROLLO Y DISCUSIÓN

### 1. Generalidades de los microorganismos endófitos

El término endófito deriva del griego *endon* (dentro) y *phyton* (planta), y es utilizado para referirse a microorganismos que habitan dentro de las plantas. Estos microorganismos colonizan los tejidos, principalmente espacios intercelulares (Figura 1) aunque en menor frecuencia podrían situarse en espacios intracelulares y en tejidos vasculares (Kandel *et al.*, 2017).

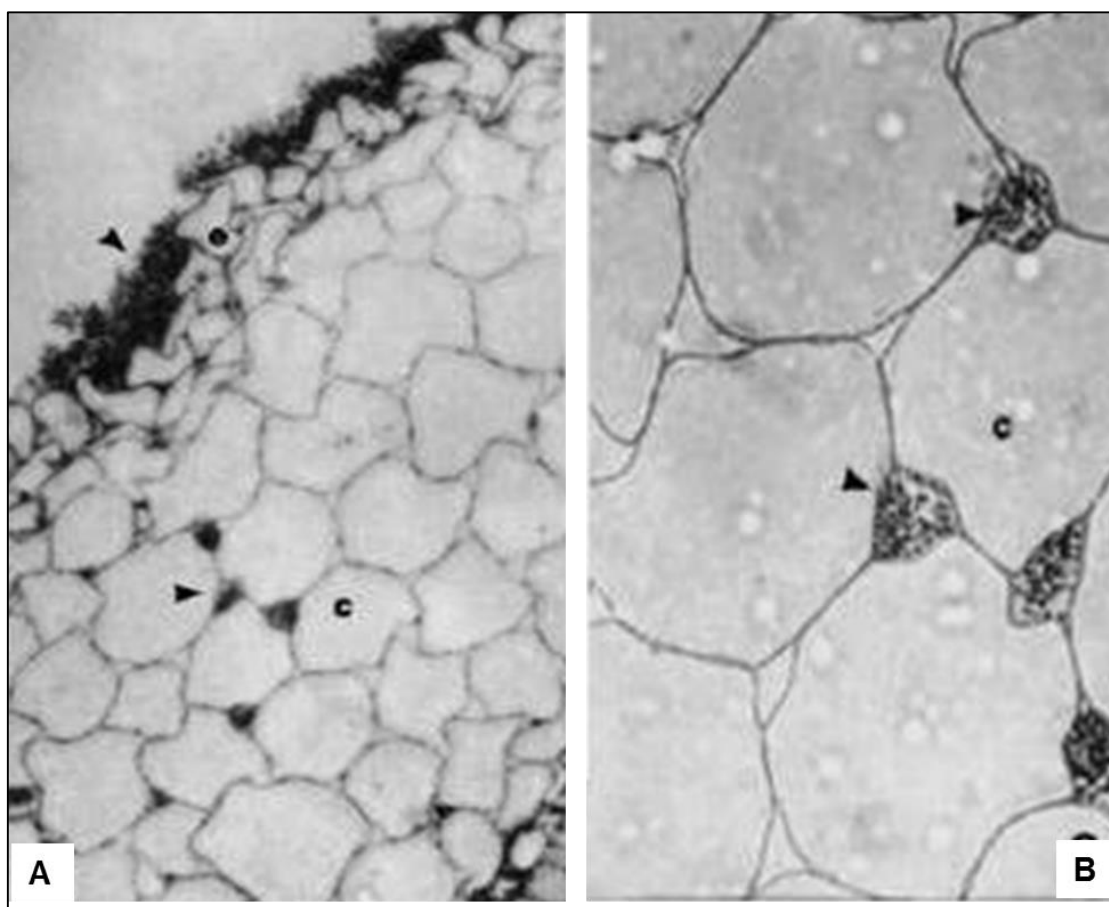
La existencia de endófitos en los tejidos vegetales no se ha reportado como dañina para la planta, si no por el contrario es una interacción beneficiosa, que le otorga mayor tolerancia a condiciones adversas para su desarrollo, ya sea estreses bióticos o abióticos. A su vez, los microorganismos endófitos se benefician de la planta obteniendo alimento, hospedaje y protección (Meena *et al.*, 2017).

Estos microorganismos son fuente inagotable de más de 20.000 compuestos biológicamente activos, los cuales influyen de manera directa en el rendimiento y supervivencia de las plantas, ayudando en promover el crecimiento y desarrollo de estas, mediante la secreción de compuestos reguladores del crecimiento, producción de enzimas como la ACC-desaminasa, como también mediante una mayor eficiencia en control biológico de una gran diversidad de fitopatógenos. También los endófitos ayudan en procesos de fitorremediación de compuestos tóxicos en la rizósfera, producen sideróforos y antibióticos, y pueden ser utilizados como vectores para introducir genes en plantas hospederas (Khan *et al.*, 2020).

Se estima que alrededor de 300.000 especies de plantas están asociadas con una o varias poblaciones de microorganismos endófitos. Dentro de estos se ha escrito que diferentes especies de hongos y bacterias poseen la capacidad de sobrevivir como endófitos dentro de las plantas. Los hongos endófitos pueden colonizar ciertos tejidos de las plantas tales como: tallos, hojas, rizomas y raíces, siendo la mayoría de estos, pertenecientes al phylum Ascomycota (Santoyo *et al.*, 2016; Sánchez-Fernández *et al.*, 2013; Aly *et al.*, 2011). En cuanto a las bacterias se ha descrito que el phylum Proteobacteria, en particular la clase  $\gamma$ -Proteobacteria es la que ha mostrado tener mayor cantidad de especies de bacterias con capacidad endofítica (Santoyo *et al.*, 2016). Estas bacterias en su mayoría son organismos que

habitan en la rizosfera y que han adquirido la habilidad de colonizar tejido vegetal. Dentro de las plantas han sido identificadas en tejidos como hojas, raíces, tallos e incluso algunos son capaces de colonizar los órganos reproductores de las plantas (flores, frutos y semillas) (Pérez *et al.*, 2009).

Figura 1. Bacterias endófitas habitando espacios intercelulares en tejidos vegetales de una raíz primaria. A: Bacterias situadas dentro de los espacios intercelulares de la corteza de la raíz. B: Localización de bacterias con mayor aumento.



Fuente: Bacon y Yates, 2006.

La penetración en la planta puede ocurrir en primera instancia en áreas de emergencia de raíces laterales, esto debido a que estas bacterias pueden producir enzimas hidrolíticas capaces de degradar la pared celular de los vegetales, aunque también se puede producir su ingreso por estomas, heridas y a través de flores y cotiledones (Zinniel *et al.*, 2002).

La densidad de población de endófitos es variable y depende esencialmente de la especie bacteriana, genotipo, etapa de desarrollo del hospedador, parte de la planta a la que se asocian y condiciones ambientales (Rosenblueth y Martínez-Romero, 2006). En análisis de cultivos hortícolas en invernadero se ha determinado que las poblaciones endofíticas bacterianas oscilan alrededor de  $10^{10}$  unidades formadoras de colonia por gramo de peso fresco (Zinniel *et al.*, 2002).

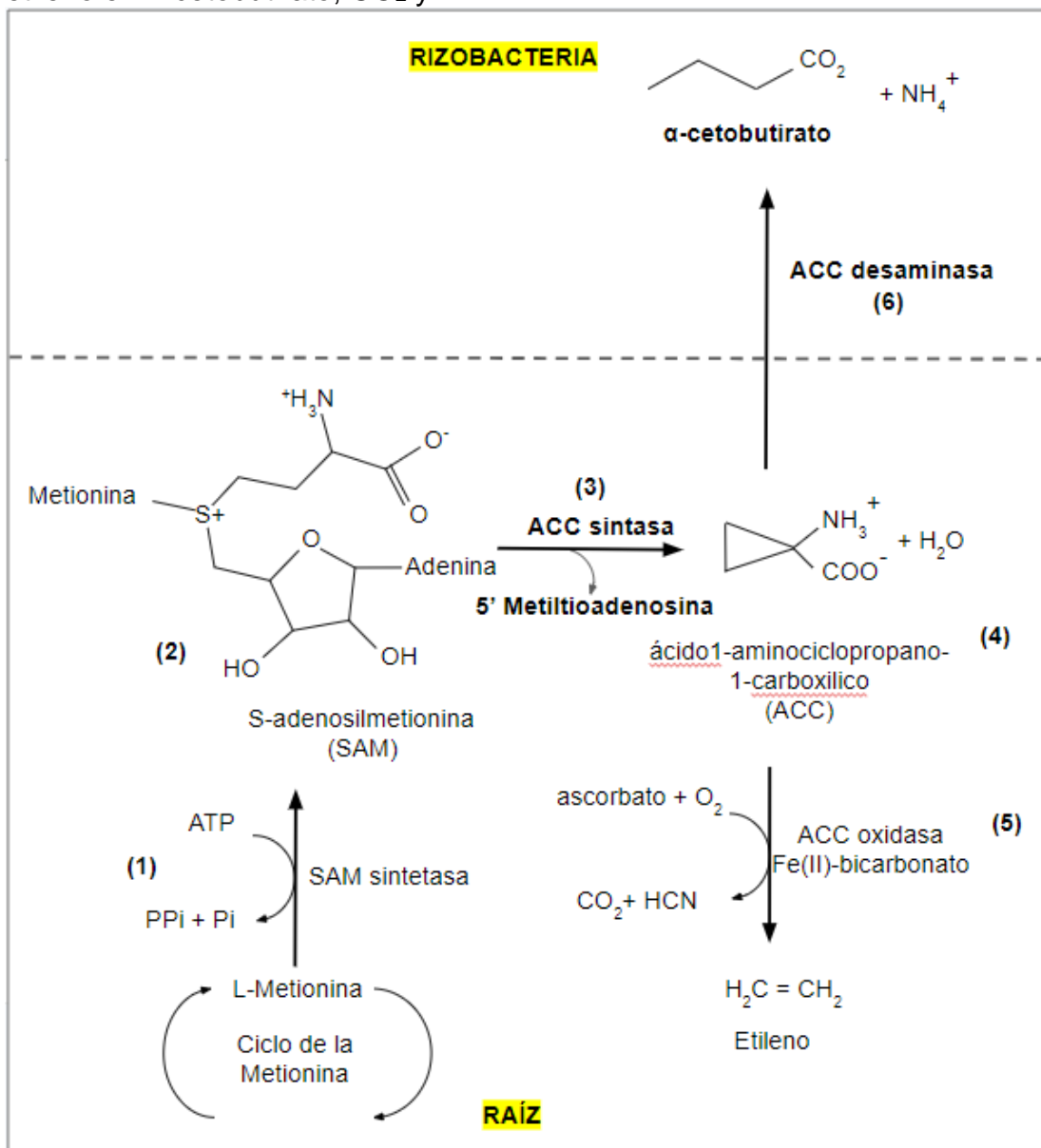
## **2. Bacterias endófitas: principales especies descritas y sus mecanismos de acción.**

Existe una amplia variedad de bacterias endófitas, y conocerlas es fundamental para el uso de éstas en agricultura. Es importante mencionar que el tipo de bacteria benéfica factible de encontrarse en una planta dependerá de la localización y de la especie vegetal hospedera (Pérez *et al.*, 2010). Algunos de los principales géneros que han sido aislados de tejidos vegetales, y los más reportados en asociación a plantas son: *Pantoea*, *Azospirillum*, *Herbaspirillum*, *Azotobacter*, *Burkholderia*, *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Stenotrophomonas*, *Micrococcus*, *Microbacterium*, entre otros (Ortiz-Galeana *et al.*, 2018; Rosenblueth y Martínez-Romero, 2006).

En términos generales este grupo de bacterias benefician a las plantas a través de diferentes mecanismos de acción, los que finalmente ayudarán a promover la salud vegetal y protección de los cultivos frente a fitopatógenos y estreses abióticos, así como también pueden cumplir un rol importante en el crecimiento de éstas. Los mecanismos de acción de las bacterias endófitas se pueden clasificar en directos e indirectos (Glick, 2014).

**2.1 Mecanismos de acción directos.** Dentro de los métodos directos descritos para bacterias endófitas están la producción de la enzima 1-aminociclopropano-1-carboxilato -desaminasa (ACC-desaminasa) (Figura 2), síntesis de hormonas vegetales, solubilización de fosfatos minerales y fijación de nitrógeno (Meena *et al.*, 2017). La capacidad de sintetizar la enzima ACC-desaminasa se ha descrito particularmente en bacterias endófitas de los géneros *Bacillus* y *Pseudomonas*. La producción de ACC-desaminasa se logra a partir de la expresión del gen *acdS*, el cual ha sido identificado en varias bacterias endófitas (Esquivel-Cote *et al.*, 2013).

Figura 2. Esquema de biosíntesis del etileno y como la presencia de ACC-desaminasa producida por rizobacterias puede transformar el ACC precursor del etileno en  $\alpha$ -cetobutirato,  $\text{CO}_2$  y  $\text{NH}_4$ .



Adaptado de: Esquivel-Cote *et al.*, 2013.

La ACC-desaminasa contribuye a que las especies vegetales puedan tolerar factores adversos tales como, sequía, salinidad, temperaturas extremas, anegamiento, entre otros (Lata *et al.*, 2018). Esto se debe a que ante esas situaciones de estrés las plantas producen etileno, hormona vegetal relacionada con la senescencia y que en alta concentración pueden provocar inhibición del crecimiento, clorosis o incluso la muerte de las plantas. Sin embargo, la presencia

de bacterias endófitas productoras de ACC- desaminasa en plantas que enfrentan un estrés permiten que estas puedan tolerarlo debido a que esta enzima frena la síntesis de etileno ya que actúa desaminando el ACC, que es el precursor del etileno, interrumpiendo con esto la biosíntesis del etileno y evitando así sus efectos negativos en las plantas (Meena *et al.*, 2017; Esquivel-Cote *et al.*, 2013).

La generación de etileno por parte de las plantas comienza a partir del aminoácido L-metionina, la cual se activa por el ATP formando S-adenosilmetionina (SAM) reacción catalizada por la enzima SAM sintetasa lo cual es inducida en situaciones de estrés ambiental o senescencia de las plantas. Luego la SAM se transforma en ACC, lo cual es catalizado por la enzima ACC sintetasa. Ya formado el ACC se puede sintetizar el etileno, esto gracias a la acción de la enzima ACC oxidasa. Sin embargo, la síntesis de etileno puede detenerse debido a la acción de la enzima ACC desaminasa, la cual hidroliza el ACC formando  $\alpha$ -cetobutirato además de CO<sub>2</sub> y amoníaco (Figura 2) (Glick, 2014; Esquivel-Cote *et al.*, 2013).

Por otro lado, la síntesis de hormonas, se ha descrito para bacterias endófitas de los géneros *Bacillus*, *Pantoea*, *Azospirillum*, entre otros. El ácido indol-3-acético (AIA) es reconocido como la principal auxina de origen bacteriano para promoción del crecimiento vegetal. El AIA participa en procesos de elongación, división celular y la diferenciación de tejidos (Ucea-Herrera *et al.*, 2020; Noh *et al.*, 2014; Hernández-León *et al.*, 2015). Existen al menos seis vías por las cuales las bacterias, incluyendo las endófitas, pueden sintetizar el AIA, de las cuales cinco son dependientes del triptófano, siendo la vía independiente del triptófano una de las menos estudiadas y de las cuales menos evidencia existe. Las principales vías por las cuales las bacterias pueden sintetizar el AIA son: la vía del indol-3-piruvato (IPA) y la del indol-3-acetamida (IAM). Las otras vías son la de la triptamina (TAM), vía del indol-3-acetonitrilo (IAN) y la vía mediada por la enzima oxidasa de cadena lateral del triptófano (TSO, del inglés, Tryptophan Sidechain Oxidase) (Ucea-Herrera *et al.*, 2020; Vico, 2017).

La vía del IPA, la cual es común para plantas y bacterias y que ha sido descrita para bacterias endófitas del género *Azospirillum*, comienza cuando el triptofano es desaminado por una aminotrasferasa dando como producto indol-3-piruvato (IPA).

Este luego es descarboxilado a ácido indol-3-acetaldehído (AIAld) por acción de la enzima indol-3-piruvato descarboxilasa. Finalmente el AIAld pasa por una oxidación catalizada por la enzima indol-3-acetaldehído deshidrogenasa generando así el AIA (Vico, 2017; Vega-Celedón *et al.*, 2016).

También se ha reportado que especies del género *Azospirillum* y *Herbaspirillum* pueden producir giberelinas (GAs), una hormona vegetal involucrada en la germinación de semillas, floración, fructificación, alargamiento de tallos y sistema caular (León, 2018; Cassan *et al.*, 2003). Para comprender como es que ciertas bacterias endófitas pueden producir GAs, primero se debe conocer la vía general de cómo de como las plantas forman las GAs, ya que se ha descrito que usan una vía similar. Todo comienza cuando un precursor de GAs conocido como geranil difosfato (GGPP) pasa por proceso químico llamado ciclación, produciéndose el entkaureno, gracias a la enzima ent-kaureno sintasa (KS). Luego a partir del entkaureno se forman las GAs lo cual se logra a través de la enzima dioxigenasa. En cuanto a la producción de GAs por parte de bacterias endófitas se ha descrito que es posible gracias a la presencia de varios genes que harían posible la biosíntesis de GAs, tales como: CYP112, CYP114 y CYP117 (León, 2018).

Otro mecanismo de acción directo es el aumento en la disponibilidad de nutrientes. Dentro de las bacterias endófitas que benefician a las plantas a través de este mecanismo, se han descrito los géneros *Bacillus*, *Pseudomonas* y *Enterobacter* como especies solubilizadoras de fosfato. La solubilización ocurre mediante dos mecanismos que requieren de la síntesis de ácidos orgánicos por parte de las bacterias endófitas. En uno de los mecanismos el fosfato ligado a AL(OH)<sub>3</sub> o Fe(OH)<sub>3</sub> es intercambiando por el ácido orgánico liberando así el fósforo. En el otro se logra convertir el fosfato en una forma soluble debido a la concentración de ácidos orgánicos producidos por las bacterias, ya que los grupos hidroxil y carboxil de los ácidos se unen a los cationes unidos al fosfato y logran formar así una forma de fósforo soluble (Zambrano, 2022).

Por último, en cuanto a la fijación de nitrógeno las bacterias endófitas con la capacidad de hacerlo son llamadas diazotróficas, de las cuales podemos encontrar en los géneros *Azospirillum*, *Herbaspirillum*, *Burkholderia*, entre otros. Este proceso

se lleva a cabo debido a la acción del complejo enzimático nitrogenasa el cual está compuesto por la dinitrogenasa reductasa y la dinitrogenasa las cuales en conjunto logran reducir el nitrógeno atmosférico dejándolo disponible para la planta a la forma de nitrógeno amoniacal (Delgado y Suyón Cerna, 2017).

**2.2 Mecanismos de acción indirectos.** Los beneficios indirectos que pueden recibir las plantas por parte de las bacterias endófitas son principalmente el control de patógenos, lo cual está relacionado a la actividad antagonista frente a estos (Dini-Andreote, 2020). Esto puede darse debido a la producción de diversos metabolitos secundarios, tales como antibióticos, enzimas, ácidos orgánicos, entre otros (Morales-Cedeño *et al.*, 2021; Glick, 2014).

En cuanto a la producción de antibióticos existen bacterias endófitas capaces de producir fenazinas, pirrolnitrina y el 2,4-diacetilfloroglucinol, los cuales son antibióticos de amplio espectro (Upadhyay y Srivastava, 2011; Hernández-León *et al.*, 2015).

Otra forma con la cual las bacterias endófitas pueden actuar como antagonistas de hongos patógenos, es mediante la producción de enzimas líticas tales como proteasas, celulasas, lipasas, amilasas entre otras, que actúan degradando las paredes celulares de los patógenos. Además de compuestos volátiles de origen orgánico como el ácido cianhídrico, la dimetil hexadecilamina y dimetilsulfuro, los cuales actúan como inhibidores metabólicos. (Hernández-León *et al.*, 2015; Szilagyi-Zecchin *et al.*, 2014). Esto fue demostrado por Govin *et al.*, (2019) en donde pudieron observar que bacterias endófitas del género *Bacillus* aisladas de la especie vegetal *Leucocroton havanensis* pudieron actuar frente a los hongos patógenos de los géneros *Fusarium* y *Alternaria*, afectando su crecimiento y mostrando entre 50 y 90 de porcentaje de inhibición de los hongos. Esto debido a la acción combinada de la producción de proteasas, amilasas y lipasas, y ácido cianhídrico.

### **3. Mecanismos de colonización de las bacterias endófitas.**

El proceso de colonización endofítica bacteriana está determinado por una serie de características de la bacteria que regulan el proceso y permiten la comunicación con la planta (Afzal *et al.*, 2019). La colonización comienza con el desplazamiento del microorganismo hacia el sistema radicular, ya sea de forma pasiva o a través del

flujo de agua del suelo, o activamente a través de la actividad flagelar inducida por compuestos liberados por las raíces de las plantas en un mecanismo llamado quimiotaxis (Khare *et al.*, 2018). La quimiotaxis puede ser inducida por diferentes exudados, tales como: azúcares, aminoácidos, lípidos, fitosideróforos, vitaminas y ácidos orgánicos, compuestos fenólicos, entre otros. Los que terminan actuando como quimioatrayentes de las bacterias hacia las raíces, para su posterior colonización. Un ejemplo de esto son los flavonoides, considerados como importantes quimioatrayentes específicos, los cuales incluso han sido utilizados en formulaciones para mejorar los procesos de colonización de plantas por parte de bacterias endófitas (Khare *et al.*, 2018). Balachandar *et al.*, (2006) demostraron que la adición de los flavonoides quercetina y diadzeína al medio de cultivo de *Serratia* sp., aumentó el grado de colonización en plántulas de arroz.

Así mismo la secreción de exudados por parte de la planta puede promover la expresión de ciertos genes en la bacteria, los que le pueden dar la capacidad de entrar a la raíz a través de los sitios de daño o los pelos radiculares (Bais *et al.*, 2006, Compant *et al.*, 2011; Giri y Dudeja, 2013; Compant *et al.*, 2010). Se encontró que los flavonoides naringenina y apigenina, que se encuentran comúnmente en los exudados de las raíces, regulan positivamente genes involucrados en la biosíntesis de la ramnosa (rfbABCD). La ramnosa es un monosacárido detectado con frecuencia en los lipopolisacáridos de la superficie bacteriana, los cuales cumplen un rol importante en los primeros estados de colonización de las bacterias endófitas (Pinsky *et al.*, 2019). Balsanelli *et al.*, (2013), en un estudio donde evaluaron el efecto de la mutación de genes de *Herbaspirillum seropedicae* (rfbB o rfbC) involucrados en la biosíntesis de la ramnosa, observaron que dicha mutación resultó en un nivel de unión a la superficie de la raíz 100 veces menor y una colonización más baja.

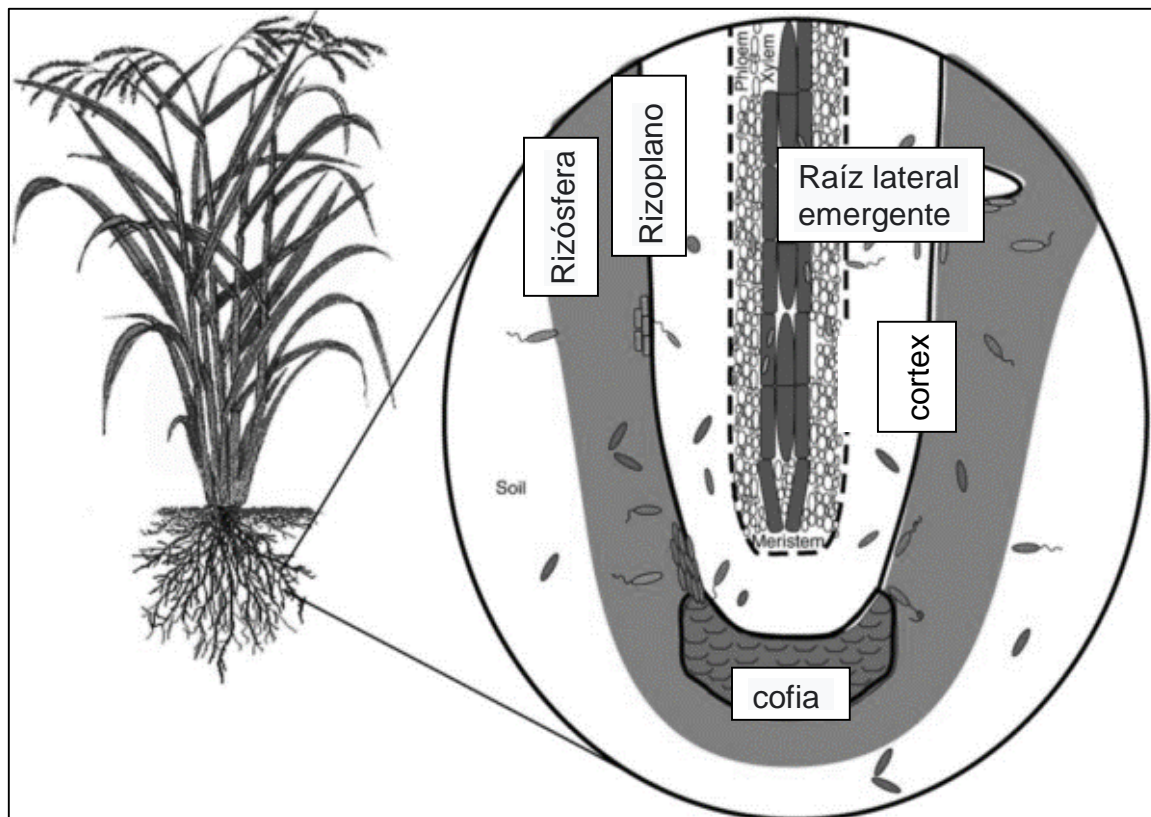
En una segunda etapa, ocurre la adhesión inespecífica de las bacterias a las raíces, seguido de su anclaje (Firdous *et al.*, 2019; Jha *et al.*, 2013; Giri y Dudeja, 2013). Esto puede estar mediado por polisacáridos bacterianos, fimbrias y adhesinas bacterianas (Hori y Matsumoto, 2010). Una vez adherida a las raíces, la bacteria sufre varias divisiones celulares y se establece en microcolonias (Hardoim

*et al.*, 2008; Liu *et al.*, 2017). Luego ocurre la distribución a lo largo de las raíces, lo que permite la supervivencia y el crecimiento de la población endofítica (Jha *et al.*, 2013; Giri y Dudeja, 2013). Finalmente, las bacterias pueden llegar a sitios específicos de tejidos vegetales dañados, que surgen naturalmente como resultado del crecimiento de las plantas, a través de los pelos radicales y en las uniones epidérmicas o a través de heridas. Una vez dentro de la planta, la colonización puede ser sistémica a través del tejido vascular o del apoplasto para colonizar otros órganos, o puede ser local, alojándose en el córtex radicular o tejidos del xilema (Liu *et al.*, 2017).

Existen ciertas estructuras que participan en el proceso de colonización de las bacterias endófitas, por ejemplo, en bacterias Gram negativas, el antígeno O de la capa de lipopolisacáridos (LPS) puede contribuir a la colonización de las raíces, un proceso dependiente de la especie bacteriana involucrada. Otra estructura bacteriana importante en la colonización es el pilus tipo IV (pili), que es un apéndice que se encuentra en la superficie de las bacterias que tiene la habilidad para retraerse y facilitar el movimiento de las bacterias, además de que es importante en procesos de adhesión a superficies tanto bióticas como abióticas lo que facilita el establecimiento de microcolonias (Melville y Craig, 2013). Por lo tanto, la colonización exitosa incluye genes involucrados en quimiotaxis, formación de flagelos y de pili, además de varias vías metabólicas y sistemas de transporte (Compant *et al.*, 2010).

El ingreso de las bacterias por medio de la raíz (Figura 3) ocurre por medio de los pelos radicales, o heridas que se generan de forma natural en la epidermis, las cuales van apareciendo a medida que se desarrollan las raíces laterales, o también los puntos de emergencia de las raíces laterales y la zona de diferenciación y elongación cerca de la punta de la raíz (Firdous *et al.*, 2019; Reinhold-Hurek y Hurek, 2011). Los espacios intercelulares en la epidermis, regiones corticales y células vegetales lisadas son los principales sitios de colonización (Bacon y Yates, 2006). También pueden ser invadidos los tejidos vasculares y células del xilema, aunque a menudo en densidades más bajas. (Compant *et al.*, 2010).

Figura 3. Representación de la interacción y colonización que ocurre entre las bacterias endófitas y las raíces de la planta.



Fuente: Hardoim *et al.*, 2008

La colonización endofítica es posible debido a la gran diversidad de enzimas producidas por las bacterias, como celulasas y pectinasas, xilanasas, liquenasa, mananasa, además de otras enzimas hidrolíticas (Singh *et al.*, 2017). Esta degradación enzimática se ha observado hasta el momento en la colonización de la epidermis de la raíz, pero no en los espacios intercelulares de la corteza. Sin embargo, se sabe que en endófitos no ocurre la liberación constitutiva de hidrolasas, ya que podría resultar en patogenicidad vegetal. Los niveles de enzimas degradantes de la pared celular producida por bacterias endofíticas son bajos en comparación con bacterias patógenas, que producen niveles altos de enzimas que son nocivos para la planta (Hardoim *et al.*, 2008).

Por otro lado, se ha descrito que la colonización puede ocurrir en las semillas, particularmente en el embrión a través de la rotura que se genera en el episperma

a causa de la emergencia del embrión, y luego al endospermo a medida que la semilla se hidrata (Rosenblueth y Martínez-Romero, 2006; Coombs y Franco 2003).

#### **4. Uso de bacterias endófitas en la agricultura.**

Las bacterias endófitas pueden asociarse a una gran variedad de cultivos de interés económico, tales como el arroz (*Oryza sativa*), trigo (*Triticum aestivum*), maíz (*Zea mays*), entre otros (Maqbool *et al.*, 2021; Sarapat *et al.*, 2020; Doncel 2018; Hameeda *et al.*, 2008). Debido a esto y a los efectos benéficos que han demostrado tener en cuanto a la protección de los cultivos, además de promover el crecimiento y desarrollo de las plantas, es que se ha intentado probar la efectividad de su uso en la agricultura, la que muchas veces puede verse afectada por factores climáticos, edáficos y/o biológicos (Wang *et al.*, 2009).

**4.1 Bacterias endófitas biocontroladoras.** Wang *et al.*, (2009) intentaron desarrollar un pesticida microbiano, probando la efectividad del control biológico de la cepa CHM1 de *Bacillus* sp. contra las especies de hongos fitopatógenos: *Fusarium oxysporum* F. *niveum*, *Rhizoctonia solani*, *Botrytis cinerea*, *Gibberella zeae*, *Dothiorella gregariae* *Colleotrichum gossypii*, en cultivos de arroz y repollo. Además, evaluaron su efecto en la promoción del crecimiento de las plantas y sus características endofíticas. Los resultados indicaron que la cepa CHM1 de *Bacillus* sp. tuvo un efecto inhibitorio sobre el crecimiento de hongos patógenos, evidenciado por el crecimiento anormal de hifas cuando se inocularon simultáneamente la cepa y los hongos patógenos, además de promover significativamente el crecimiento de plántulas de arroz y repollo. De acuerdo con sus características morfológicas, fisiológicas, bioquímicas y moleculares (gen ADNr 16S), la cepa se identificó como perteneciente a la especie *Bacillus licheniformis*. De esto, los autores pudieron inferir que la cepa endofítica en cuestión fue capaz de inhibir el crecimiento de un amplio espectro de fitopatógenos, ya que suprimió con éxito los hongos fitopatógenos utilizados, por lo cual se infiere que se podría desarrollar un efectivo pesticida a partir de esta bacteria endofita (Wang *et al.*, 2009).

Por otro lado, varios estudios han mostrado también el uso de bacterias endofíticas como alternativa de menor impacto ambiental en el control de la roya del café causada por *Hemileia vastatrix* ya que al colonizar las hojas previene la

germinación de las uredosporas secretando sustancias antimicrobianas (Silva *et al.*, 2008; Muthukumar *et al.*, 2017). Según Shiomi *et al.*, (2008) las bacterias endófitas *Bacillus subtilis* y *Bacillus lentimorbus* mostraron mayor potencial para su uso como agentes de biocontrol de fitopatógenos.

Se ha determinado que bacterias endófitas de los géneros *Pseudomonas* y *Burkholderia* presentes en cultivos como: arroz, cebolla, maíz y caña de azúcar han mostrado tener una importante actividad como agentes de control biológico ya que han demostrado tener la capacidad de producir antibióticos (Barraza *et al.*, 2017; Bolívar-Anillo *et al.*, 2016; Hernández-León *et al.*, 2015). Un caso de este efecto fue reportado por Doncel (2018), en donde se demostró la actividad antifúngica de la bacteria endófito *Burkholderia cepacia*, ya que al producir fenazinas pudo inhibir al hongo fitopatógeno *Colletotrichum gloeosporioides* causante de la enfermedad antracnosis, la cual es relevante en cultivos como las clementinas, mandarinas, maíz, entre otros. Se han realizado diversos estudios donde se muestra la capacidad de bacterias endófitas de controlar patógenos comunes en la agricultura, tales como *Rhizoctonia solani*, *Fusarium oxysporum*, *Ralstonia* sp., *Gaeumannomyces graminis*, *Phytophthora capsici*, *Pseudomonas syringae*, entre otros (Hong y Park, 2016).

**4.2 Bacterias endófitas inductoras de la tolerancia a estrés.** Otro uso importante potencial de las bacterias endófitas es el de inducir tolerancia frente a diferentes tipos de estrés abiótico. Esto es particularmente relevante dada la situación de cambio climático que ha generado diversos efectos negativos en las plantas ya sea por las altas temperaturas, escasez de agua, entre otros. Las bacterias endófitas que tienen la capacidad de producir la enzima ACC-desaminasa ayudan a mitigar efectos negativos del estrés abiótico en plantas. Por ejemplo, el estrés hídrico en plantas puede provocar diferentes efectos negativos en la fisiología de las plantas, tales como: cierre de estomas, disminución de la transpiración, menor asimilación de CO<sub>2</sub>, menor crecimiento de raíces, retraso en la floración y la fructificación, y en definitiva reducción del crecimiento y desarrollo de las plantas (Glick, 2014).

Varios estudios han expuesto que las bacterias endófitas podrían contribuir de manera importante a mitigar los efectos del estrés hídrico, gracias a la tolerancia

que estas entregan debido a la producción de ACC-desaminasa. En un estudio realizado por Sarapat *et al.*, (2020), utilizaron cepas de la bacteria endófito *Bradyrhizobium* sp. mejoradas en la producción de ACC-desaminasa para evaluar el efecto de éstas en el crecimiento de arroz bajo condiciones de déficit hídrico. Sarapat *et al.*, (2020) pudieron demostrar que las plantas que fueron inoculadas con estas bacterias vieron reducida la síntesis de etileno, lo que provocó una menor destrucción de membranas y pérdida del contenido de clorofila en arroz. Esto llevó a que las plantas inoculadas con bacterias endófitas resistieran mejor los efectos del estrés hídrico y por ende mejoraron el rendimiento del cultivo en condiciones de campo. Así mismo en otro estudio realizado por Maqbool *et al.*, (2021) se determinó que plantas de maíz inoculadas con bacterias endófitas del género *Enterobacter*, y que fueron sometidas a diferentes grados de déficit hídrico, pudieron enfrentar y tolerar la situación de estrés de mejor manera que aquellas plantas no inoculadas, ya que mantuvieron variables morfológicas como: longitud de raíces, longitud de brotes y peso fresco.

Lo mismo fue demostrado por Yandigeri *et al.*, (2012) y Naveed *et al.*, (2014), donde las bacterias con capacidad de producir ACC-desaminasa mejoraron los rendimientos del trigo (*Triticum aestivum*) en condiciones de estrés, mediante la inoculación de cepas de los géneros *Streptomyces* y *Burkholderia*.

Además, se ha considerado que el amonio liberado de la reacción catalizada por la ACC-desaminasa, puede ser utilizado por las mismas plantas como una fuente de nitrógeno extra. Por lo tanto, la acción de esta enzima no solamente sería participar en tolerancia al estrés por efecto de disminuir los niveles del etileno, sino que también existe un efecto positivo en el crecimiento de las plantas debido a la generación del amonio, lo que ha llevado a utilizar el ACC-desaminasa como un importante inoculante para cultivos (Ullah *et al.*, 2019; Esquivel-Cote *et al.*, 2013).

**4.3 Bacterias endófitas promotoras de crecimiento.** Existen algunos reportes del efecto promotor de crecimiento en cultivos asociados a bacterias endófitas, pero atribuibles principalmente a la disponibilidad de nutrientes. En maíz se determinó que bacterias endófitas como *Pseudomonas* sp. incrementaron la producción de biomasa por medio de la capacidad de estas de solubilizar fosfatos (Hameeda *et*

al., 2008). Algo similar se demostró en estudios realizados en cultivo de tomate (*Solanum lycopersicum*) y espárrago (*Asparagus officinalis*), en donde gracias a la inoculación de bacterias de endófitas de los géneros *Pseudomonas*, *Herbaspirillum* y *Azospirillum*, y mediante la capacidad de estas de solubilizar fosfato y fijar nitrógeno, se pudieron observar mejoras en el crecimiento y productividad de las plantas. Por ejemplo, para el cultivo de tomate aumentó significativamente la producción de frutos, mayor peso de frutos, aumento de la biomasa, mejor desarrollo y arquitectura de la raíz (Zambrano, 2022). En cuanto al cultivo de espárrago se pudo observar un aumento en la altura y número de tallos, lo cual conllevaría a una mayor producción de turiones (Delgado y Suyón Cerna, 2017).

En el trabajo de León-Fajardo *et al.*, (2019), se estudiaron diferentes cepas de las bacterias endófitas: *Bacillus subtilis*, *Bacillus pumilus* y *Paenibacillus polymyxa* como promotoras de crecimiento en el cultivo de quinua. Se pudo establecer que las bacterias endófitas generaron efectos positivos en el crecimiento y desarrollo del cultivo, por ejemplo, se vio una maduración anticipada aumentando así la precocidad de las plantas, esto puede deberse a la capacidad de estas bacterias para solubilizar fósforo y fijar nitrógeno lo que permitió a las plantas aprovechar mejor los nutrientes que necesitan para crecer.

Las bacterias endófitas se han convertido en un área de estudio importante al representar una alternativa de biocontrol de fitopatógenos, en un contexto donde la contaminación ambiental causada por el mal uso de biocidas sintéticos es una preocupación mundial. Además de promover el crecimiento y producción de algunos cultivos, se han transformado en una alternativa importante para enfrentar condiciones de estrés debido al cambio climático. El creciente interés por el uso de bacterias endófitas en la agricultura ha llevado a la generación de formulaciones comerciales que han logrado una viabilidad superior a los seis meses (León-Fajardo *et al.*, 2019) aspecto que resultará fundamental en asegurar concentraciones altas de inoculación en aplicaciones a gran escala.

## **CONCLUSIONES**

En base a lo expuesto, es posible verificar los numerosos beneficios atribuidos por las bacterias endófitas a las plantas, tales como:

1. Constituyen alternativa para el control biológico de enfermedades de los cultivos, debido a la capacidad de producir enzimas líticas, antibióticos, y ácidos orgánicos volátiles.
2. Desempeñan un papel importante en la protección de las plantas frente a diferentes estreses abióticos.
3. Son capaces de promover el crecimiento y producción en especies vegetales debido al aumento en la disponibilidad de nutrientes y síntesis de hormonas vegetales.
4. Es importante señalar la necesidad de reconocer la presencia de estas bacterias en los tejidos vegetales y comprender tanto su rol en la protección de las plantas como sus potenciales aplicaciones, para lo cual se necesitan más estudios acerca de los mecanismos implicados en la interacción entre las bacterias endofíticas y plantas hospedantes, y las interacciones entre especies de bacterias endofíticas y los fitopatógenos y plagas.

## REFERENCIAS

1. Afzal, I., Z.K. Shinwari, S. Sikandar and S. Shahzad. 2019. Plant beneficial endophytic bacteria: mechanisms, diversity, host range and genetic determinants. *Microbiol. Res.* 221: 36-49.
2. Aly, A.H., A. Debbab and P. Proksch, P. 2011. Fungal endophytes: unique plant inhabitants with great promises. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 90(6):1829-1845.
3. Bacon, C. and I. Yates. 2006. Endophytic root colonization by fusarium species: histology, plant interactions, and toxicity. pp: 133-152. In: B.J.E. Schulz, C.J.C. Boyle and T.N. Sieber (Eds.). *Microbial root endophytes*. Vol IX. Springer/Verlag Berlin Heidelberg. Berlin, Heidelberg.
4. Bais, H.P., T.L. Weir, L.G. Perry, S. Gilroy and J.M. Vivanco. 2006. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57: 233-266.
5. Balachandar, D., G.S. Sandhiya, T.C.K. Sugitha and K. Kumar. 2006. Flavonoids

and growth hormones influence endophytic colonization and nitrogen fixation by a diazotrophic *Serratia* sp. in rice. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 22(7): 707-712.

6. Balsanelli, E., T.R. Tuleski, V.A. de Baura, M.G. Yates, L.S. Chubatsu, F.O. Pedrosa, E.M. de Souza and R.A. Monteiro. 2013. Maize root lectins mediate the interaction with *Herbaspirillum seropedicae* via N-acetyl glucosamine residues of lipopolysaccharides. *PLoS One* 8(10): e77001(Art. No.) 10.1371/journal.pone.0077001 [en línea].
7. Barraza, Z., A. Bravo and A. Pérez-Cordero. 2017. *Pseudomonas aeruginosa* productora de metabolito con actividad antimicrobiana contra *Burkholderia glumae*. *RECIA* 9(S1): 114-121.
8. Bolívar-Anillo, H.J., M.L. Contreras-Zentella and L.G. Teherán-Sierra. 2016. *Burkholderia tropica* una bacteria con gran potencial para su uso en la agricultura. *Tip Rev. Espec. Cienc. Quím.-Biol.* 19(2): 102-108.
9. Cassan, F.D., P. Piccoli and R. Bottini. 2003. Promoción del crecimiento vegetal por *Azospirillum* sp. a través de la producción de giberelinas. ¿Un modelo alternativo para incrementar la producción agrícola?. pp: 1-16. En: A. Albanesi, C. Kunst, A. Anriquez, S. Luna y R. Ledesma (Eds.). *Microbiología Agrícola. Un aporte de la investigación en Argentina para la sociedad.* Universidad Nacional de Santiago del Estero. Santiago del Estero, Argentina.
10. Compant, S., C. Clément and A. Sessitsch. 2010. Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization. *Soil Biol. Biochem.* 42(5): 669-678.
11. Compant, S., B. Mitter, J.G. Colli-Mull, H. Gangl and A. Sessitsch. 2011. Endophytes of grapevine flowers, berries, and seeds: identification of cultivable bacteria, comparison with other plant parts, and visualization of niches of colonization. *Microb. Ecol.* 62(1): 188-197.
12. Coombs, J.T. and C.M. Franco. 2003. Visualization of an endophytic *Streptomyces* species in wheat seed. *Appl. Environ. Microbiol.* 69 (7): 4260-4262.
13. Delgado, J. y J. Suyón Cerna. 2017. Bacterias endófitas y rizosféricas fijadoras de nitrógeno aisladas de *Asparagus officinalis* L. en Virú, región La Libertad y su potencial como promotoras de crecimiento en plantas. Tesis - Licenciado en biología microbiología – parasitología. Universidad Nacional Pedro Ruiz Gallo, Facultad de Ciencias Biológicas. Lambayeque, Perú.

14. Dini-Andreote, F. 2020. Endophytes: the second layer of plant defense. *Trends Plant Sci.* 25(4): 319-322.
15. Doncel, P.L. 2018. Bacterias endófitas aisladas del cultivo de ñame (*Dioscorea* spp.) con producción de metabolitos con actividad antifúngica contra *Colletotrichum gloeosporioides* Penz. en el departamento de Sucre. Trabajo de grado – Magíster en Biología. Universidad de Sucre, Facultad de Educación y Ciencias. Sincelejo, Colombia.
16. Esquivel-Cote, R., M. Gavilanes-Ruiz, R. Cruz-Ortega y P. Huante. 2013. Importancia agrobiotecnológica de la enzima ACC desaminasa en rizobacterias, una revisión. *Rev. fitotec. Mex.* 36(3): 251-258.
17. Firdous J., N. Lathif, R. Mona and N. Muhamad. 2019. Endophytic bacteria and their potential application in agriculture: a review. *Indian J. Agric. Res.* 53(1): 1-7.
18. Giri, R. and S.S Dudeja. 2013. Root colonization of root and nodule endophytic bacteria in legume and non legume plants grown in liquid medium. *IJMRR* 1(6): 75-82.
19. Glick, B.R. 2014. Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. *Microbiol. Res.* 169(3): 30-39.
20. Govin, A., G. Leal y D. López. 2019. Actividad antagónica de bacterias endófitas de *Leucocroton havanensis* Borhidi frente a hongos fitopatógenos. *Rev. Protección Veg.* 34(2): 1-6.
21. Hameeda, B., G. Harini, O.P. Rupela, S.P. Wani and G. Reddy. 2008. Growth promotion of maize by phosphate solubilizing bacteria isolated from composts and macrofauna. *Microbiol. Res.* 163(2): 234-242.
22. Hardoim, P.R., C.C. Hardoim, L.S. van Overbeek and J.D. van Elsas. 2008. Dynamics of seed-borne rice endophytes on early plant growth stages. *PLoS One* 7(2): e30438(Art. No.) doi: 10.1371/journal.pone.0030438 [en línea].
23. Hernández-León, R., D. Rojas, M. Contreras, M.C. Orozco-Mosqueda, L.I. Macías-Rodríguez, H. Reyes, E. Valencia-Cantero and G. Santoyo. 2015. Characterization of the antifungal and plant growth-promoting effects of diffusible and volatile organic compounds produced by *Pseudomonas fluorescens* strains. *Biol. Control* 81:83-92.
24. Hong, C.E. and J.M. Park. 2016. Endophytic bacteria as biocontrol agents against plant pathogens: current state-of-the-art. *Plant Biotechnol. Rep.* 10(6): 353-357.

25. Hori, K. and S. Matsumoto. 2010. Bacterial adhesion: from mechanism to control. *Biochem. Eng. J.* 48(3): 424-434.
26. Jha, P.N., G. Gupta, P. Jha and R. Mehrotra. 2013. Association of rhizospheric/endophytic bacteria with plants: a potential gateway to sustainable agriculture. *Greener. J. Agric. Sci.* 3(2): 73-84.
27. Kandel, S.L., P.M. Joubert and S.L. Doty. 2017. Bacterial endophyte colonization and distribution within plants. *Microorganisms* 5(4): 77-102.
28. Khan, M.A., S. Asaf, A.L. Khan, A. Adhikari, R. Jan, S. Ali, M. Imran, K.M. Kim and I.J. Lee. 2020. Plant growth-promoting endophytic bacteria augment growth and salinity tolerance in rice plants. *Plant Biol.* 22(5): 850-862.
29. Khare, E., J. Mishra and N.K. Arora. 2018. Multifaceted interactions between endophytes and plant: developments and prospects. *Front. Microbiol.* 9: 2732(Art. No.) doi: 10.3389/fmicb.2018.02732 [en línea].
30. Lata R., S. Chowdhury, S.Gond and J. White. 2018. Induction of abiotic stress tolerance in plants by endophytic microbes. *Lett. Appl. Microbiol.* 66(4): 268-276.
31. León-Fajardo, M., J.D. Mancilla-Felipez y F.N. Ortuño-Castro. 2019. Evaluación de bacterias endófitas promotoras de crecimiento en el cultivo de quinua. *J. Selva Andina Biosph.* 7(2): 88-99.
32. León, H.C. 2018. Control biológico de *Burkholderia glumae* en el cultivo de arroz variedad. Tesis, Ingeniero Agrónomo. Universidad Nacional de San Martín-Tarapoto, Facultad De Ciencias Agrarias. Tarapoto, Perú.
33. Liu, H., L.C. Carvalhais, M. Crawford, E. Singh, P.G. Dennis, C.M.J. Pieterse and P.M. Schenk. 2017. Inner plant values: diversity, colonization and benefits from endophytic bacteria. *Front. Microbiol.* 8: 2552(Art. No.) doi:10.3389/fmicb.2017.02552 [en línea].
34. Maqbool, S., Amna, A. Maqbool, S. Mehmood, M. Suhaib, T. Sultan, M.F.H. Munis, S. Rehman and H.J. Chaudhary. 2021. Interaction of ACC deaminase and antioxidant enzymes to induce drought tolerance in *Enterobacter cloacae* 2WC2 inoculated maize genotypes. *Pak.J. Bot.* 53(3): 893-903.
35. Meena, K.K., A.M. Sorty, U.M. Bitla, K. Choudhary, P. Gupta, A. Pareek, D.P. Singh, R. Prabha, P.K. Sahu, V.K. Gupta, H.B. Singh, K.K. Krishanani and P.S. Minhas. 2017. Abiotic stress responses and microbe-mediated mitigation in plants: the omics strategies. *Front. Plant Sci.* 8: 172(Art. No.) 10.3389/fpls.2017.00172 [en línea].

36. Melville, S. and L. Craig. 2013. Type iv pili in gram-positive bacteria. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 77(3): 323-341.
37. Morales-Cedeño, L.R., M.C. Orozco-Mosqueda, P.D. Loeza-Lara, F.I. Parra-Cota, S. de los Santos-Villalobos and G. Santoyo. 2021. Plant growth-promoting bacterial endophytes as biocontrol agents of pre- and post-harvest diseases: fundamentals, methods of application and future perspectives. *Microbiol. Res.* 242: 126612(Art. No.) doi: 10.1016/j.micres.2020.126612 [en línea].
38. Muthukumar, A., Udhayakumar, R., Naveenkumar, R. 2017. Role of bacterial endophytes in plant disease control. pp: 133-161. In: D. Maheshwari and K. Annapurna (Eds.) *Endophytes: crop productivity and protection. Sustainable Development and Biodiversity. Vol XVI.* Springer International Publishing. Heidelberg, Germany.
39. Naveed, M., B. Mitter, T. Reichenauer, K. Wiczorek and A. Sessitsch. 2014. Increased drought stress resilience of maize through endophytic colonization by *Burkholderia phytofirmans* PsJN and *Enterobacter* sp. FD17 *Environ. Exp. Bot.* 97: 30-39.
40. Noh, J., C. Yam, L. Borges, J.J. Zúñiga y G. Godoy. 2014. Aislados bacterianos con potencial biofertilizante para plántulas de tomate. *Terra Latinoam.* 32(4): 273-281.
41. Ortiz-Galeana, M., J. Hernández-Salmerón, B. Valenzuela-Aragón, S. De los Santos-Villalobos, M. Rocha-Granados y G. Santoyo. 2018. Diversidad de bacterias endófitas cultivables asociadas a plantas de arándano (*Vaccinium corymbosum* L.) cv. biloxi con actividades promotoras del crecimiento vegetal. *Chil. J. Agric. Anim. Sci.* 34(2): 140-151.
42. Pérez, J., G. García y F. Esparza. 2002. Papel ecológico de la flora rizosférica en fitorremediación. *Avance y perspectiva* 21(1): 297-300.
43. Pérez, A, J. Rojas y J.R. Fuentes. 2010. Diversidad de bacterias endófitas asociadas a raíces del pasto colosuana (*Bothriochloa pertusa*) en tres localidades del departamento de Sucre, Colombia. *Acta Biol. Colomb.* 15(2): 219-228.
44. Pérez, A., J. Rojas y M. Helson. 2009. Biología y perspectiva de microorganismos endófitos asociados a plantas. *RECIA* 1(2): 286-301.
45. Reinhold-Hurek, B. and T. Hurek. 2011. Living inside plants: bacterial

- endophytes. *Curr. Opin. Plant Biol.* 14(4): 435-443.
46. Rosenblueth, M. and E. Martínez-Romero. 2006. Bacterial endophytes and their interactions with hosts. *Mol. Plant Microbe Interact.* 19(8): 827-837.
47. Sánchez-Fernández R.E., B.L. Sánchez-Ortiz, Y.K.M. Sandoval-Espinosa, A. Ulloa-Benítez, B. Armendáriz-Guillén, M.C. García-Méndez y M.L. Macías-Rubalcava. 2013. Hongos endófitos: fuente potencial de metabolitos secundarios bioactivos con utilidad en agricultura y medicina. *Tip rev. espec. cienc.* 16(2): 132-146.
48. Santoyo, G., G. Moreno-Hagelsieb, M.C. Orozco-Mosqueda and B.R. Glick. 2016. Plant growth-promoting bacterial endophytes. *Microbiol. Res.* 183: 92-99.
49. Sarapat S., A. Longtonglang, K. Umnajkitikorn, T. Girdthai, N. Boonkerd, P. Tittabutr and N. Teaumroong. 2020. Application of rice endophytic *Bradyrhizobium* strain SUTN9-2 containing modified ACC deaminase to rice cultivation under water deficit conditions. *J. Plant Interact.* 15(1): 322-334.
50. Shiomi, H.F., I.S. Melo y M.T. Almeida. 2008. Seleção de bactérias endofíticas com ação antagônica a fitopatógenos. *Sci. Agrar.* 9(4): 535-538.
51. Silva, C., L. Batista, L. Abreu, E. Dias and R. Schwan. 2008. Succession of bacterial and fungal communities during natural coffee (*Coffea arabica*) fermentation. *Food Microbiol.* 25(8): 951-957.
52. Singh, M., A. Kumar, R. Singh and K.D Pandey. 2017. Endophytic bacteria: a new source of bioactive compounds. *3 Biotech* 7(5): 315-328.
53. Sørensen, J. and A. Sessitsch. 2007. Plant-associated bacteria—lifestyle and molecular interactions. pp: 211-236. In: J.D. van Elsas, J.T. Trevors, J.K Jansson and P. Nannipieri (Eds.). *Modern soil microbiology*. (2nd. ed.). CRC Press. Hoboken, USA.
54. Stone J., C. Bacon and J. White. 2000. An overview of endophytic microbes: endophytis defined. pp: 29-33. In: C. Bacon and J. White. (Eds.). *Microbial Endophytes*. Marcel Dekker. Nueva York, USA.
55. Szilagyi-Zecchin V.J., A.C. Ikeda, M. Hungria, D. Adamoski, V. Kava-Cordeiro, C. Glienke and L.V. Galli-Terasawa. 2014. Identification and characterization of endophytic bacteria from corn (*Zea mays* L.) roots with biotechnological potential in agriculture. *AMB Express* 7(4): 26-34.
56. Ucea-Herrera, J., J. Quiroz-Velásquez y J. Hernández-Mendoza. 2020. Impacto de *Azospirillum brasilense*, una rizobacteria que estimula la producción del

ácido indol-3-acético como el mecanismo de mejora del crecimiento de las plantas en los cultivos agrícolas. Rev. Bol. Quim. 37(1): 34-39.

57. Ullah, A., M. Nisar, H. Ali, A. Hazrat, K. Hayat, A.A. Keerio, M. Ihsan, M. Laiq, S. Ullah, S. Fahad, A. Khan, A.H. Khan, A. Akbar and X. Yang. 2019. Drought tolerance improvement in plants: an endophytic bacterial approach. Appl. Microbiol. Biotechnol. 103(18): 7385-7397.
58. Upadhyay, A. and S. Srivastava. 2011. Phenazine-1-carboxylic acid is a more important contributor to biocontrol *Fusarium oxysporum* than pyrrolnitrin in *Pseudomonas fluorescens* strain Psd. Microbiol. Res. 166(4): 323-335.
59. Vega-Celedón, P., H. Canchignia, M. González y M. Seeger. 2016. Biosíntesis de ácido indol-3-acético y promoción del crecimiento de plantas por bacterias. Cult.Trop. 37(S1): 33-39.
60. Vico, S. 2017. Factores abióticos que afectan la biosíntesis de ácido indolacético en bacterias endófitas de maíz. Tesis de grado, Licenciado en Bioquímica. Universidad de la República Uruguay, Facultad de Ciencias. Montevideo, Uruguay.
61. Wang, H., K. Wen, X. Zhao, X. Wang, A. Li and H. Hong. 2009. The inhibitory activity of endophytic *Bacillus* sp. strain CHM1 against plant pathogenic fungi and its plant growth-promoting effect. Crop Prot. 28(8): 634-639.
62. Yandigeri M.S., K.K. Meena, D. Singh, N. Malviya, D.P. Singh, M.K. Solanki and D.K. Arora. 2012. Drought-tolerant endophytic actinobacteria promote growth of wheat (*Triticum aestivum*) under water stress conditions. J. Plant Growth Regul. 68(3): 411-420.
63. Zambrano, A. 2022. Validación de bacterias endófitas solubilizadoras de fosfato como promotoras de crecimiento vegetal en plantas de tomate (*Solanum lycopersicum*). Trabajo de integración curricular, Ingeniero Agrícola. Escuela Superior Politécnica Agropecuaria de Manabí MFL. Calceta, Ecuador.
64. Zinniel, D.K., P. Lambrecht, N.B. Harris, Z. Feng, D. Kuczmarski, P. Higley, C.A. Ishimaru, A. Arunakumari, R.G. Barletta and A.K. Vidaver. 2002. Isolation and characterization of endophytic colonizing bacteria from agronomic crops and prairie plants. Appl. Environ. Microbiol. 68(5):2198-2208.