

2021

Efecto de la inoculación de Pseudomonas sp. P8 en Solanum quitoense cultivado bajo condiciones de estrés hídrico

Ariadna Isis Castillo Rodríguez
Universidad de La Salle, Bogotá, acastillo15@unisalle.edu.co

Follow this and additional works at: <https://ciencia.lasalle.edu.co/biologia>



Part of the [Biology Commons](#), [Microbiology Commons](#), and the [Plant Sciences Commons](#)

Citación recomendada

Castillo Rodríguez, A. I. (2021). Efecto de la inoculación de Pseudomonas sp. P8 en Solanum quitoense cultivado bajo condiciones de estrés hídrico. Retrieved from <https://ciencia.lasalle.edu.co/biologia/117>

This Trabajo de grado - Pregrado is brought to you for free and open access by the Departamento de Ciencias Básicas at Ciencia Unisalle. It has been accepted for inclusion in Biología by an authorized administrator of Ciencia Unisalle. For more information, please contact ciencia@lasalle.edu.co.

Efecto de la inoculación de *Pseudomonas* sp. P8 en *Solanum quitoense* cultivado bajo condiciones de estrés hídrico

ARIADNA ISIS CASTILLO RODRÍGUEZ

TRABAJO DE GRADO
Presentado como requisito parcial para optar al título de
BIÓLOGA

TUTORA
Lucia Cristina Lozano Ardila
Microbióloga MSc. PhD.

UNIVERSIDAD DE LA SALLE
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BÁSICAS
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
BOGOTÁ D.C.
SEPTIEMBRE, 2021

TABLA DE CONTENIDO

Resumen -----	1
Abstract -----	1
Introducción -----	2
Objetivos -----	5
General -----	5
Específicos -----	5
Materiales y métodos -----	5
Aislamiento -----	5
Pruebas de germinación en semillas de Lulo -----	6
Pruebas de estrés hídrico en invernadero -----	6
Amplificación, secuenciación y análisis filogenético del gen 16S rDNA -----	7
Análisis -----	7
Resultados y discusión -----	8
Pruebas de germinación en semillas de Lulo -----	8
Pruebas de estrés hídrico en invernadero -----	10
Amplificación, secuenciación y análisis filogenético del gen 16S rDNA -----	14
Conclusiones -----	15
Recomendaciones -----	15
Agradecimientos -----	15
Bibliografía -----	15

TABLA DE FIGURAS

Figura 1. Longitud Tallo-Raíz de las plántulas, medida manualmente de cada una de las plántulas viables de cada tratamiento. -----	7
Figura 2. Porcentaje de germinación de semillas de <i>Solanum quitoense</i> inoculadas con la bacteria <i>Pseudomonas</i> sp. P8 y semillas sin inocular (control). -----	9
Figura 3. Longitud Tallo-Raíz de las plántulas de las semillas inoculadas y semillas control (no inoculadas), bajo condiciones de estrés y no estrés hídrico, al final de 60 días de crecimiento en macetas. -----	11
Figura 4. Árbol filogenético que muestra la interrelación de la cepa <i>Pseudomonas</i> sp. P8 con especies relacionadas de <i>Pseudomonas</i> relacionadas a partir de secuencias del gen rDNA 16S y de bibliografía de <i>Pseudomonas</i> promotoras de crecimiento vegetal. Los valores de bootstrap se expresan como un porcentaje de 1000 repeticiones y se dan en el punto de ramificación. La secuencia de barras muestra una divergencia de secuencia del 0,01%. El número de acceso de cada tipo de cepa se muestra entre paréntesis. -----	14-15

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Datos de significancia de las pruebas de normalidad de los porcentajes de germinación de las semillas inoculadas y las semillas control. -----	8
Tabla 2. Datos de significancia de las pruebas de normalidad de la longitud Tallo-raíz de las plántulas de lulo germinadas después de un seguimiento de 60 días en matera. Los tratamientos evaluados fueron semillas inoculadas (1) bajo estrés hídrico, semillas inoculadas sin estrés hídrico, semillas sin inocular (2) bajo estrés hídrico y semillas sin inocular sin estrés hídrico. -----	10
Tabla 3. Número de plántulas de lulo viables, porcentaje de supervivencia y peso promedio individual de las plántulas en cada uno de los tratamientos analizados. -----	12

RESUMEN

El estrés biótico y abiótico ocasionan afectaciones que limitan el rendimiento de los cultivos, la calidad de los alimentos y la seguridad alimentaria mundial; uno de los principales es el estrés hídrico por déficit de agua denominado sequía, la cual afecta cultivos en todo el mundo y probablemente, siga aumentando debido a los efectos del cambio climático, agregado a esto, el uso excesivo de fertilizantes y pesticidas químicos para controlar factores de estrés, provoca la degradación del suelo y la contaminación ambiental; por tanto es necesario desarrollar métodos más seguros y sostenibles para la producción agrícola. La aplicación de bacterias promotoras de crecimiento vegetal (PGPB, por su sigla en inglés) en las plantas, ofrece formas económicamente viables y eco-amigables para proteger los cultivos contra las condiciones de estrés. Las PGPB pueden promover el crecimiento de las plantas mediante la regulación de las hormonas vegetales, mejorar la adquisición de nutrientes, la producción de sideróforos y mejorar el sistema antioxidante. En este estudio, *Pseudomonas* sp. P8, una cepa productora de Ácido Indol Acético (AIA) aislada de suelo rizosférico de la región de la Orinoquia, fue evaluada respecto a su capacidad para promover la germinación de semillas y crecimiento ante situaciones de estrés hídrico de plántulas de lulo (*Solanum quitoense* Lam.). Los resultados obtenidos mostraron que la cepa *Pseudomonas* sp. P8, no genera una mejora significativa ni en la germinación, ni en el crecimiento de plántulas de lulo (*Solanum quitoense* Lam.) bajo condiciones con y sin estrés hídrico, pero sí genera un mayor porcentaje de supervivencia de plántulas bajo estrés hídrico, comparadas con las plántulas no inoculadas bajo el mismo régimen. De igual manera se hizo la identificación de la cepa y pertenece a la especie *Pseudomonas nitroreducens*, la cual está reportada por ser degradadora de pesticidas e hidrocarburos, y por ser productora de biosurfactantes; sólo ha sido reportada una vez como bacteria promotora de crecimiento vegetal en un trabajo previo. Se concluye que es necesario realizar más experimentos donde se analicen los efectos de la inoculación de *Pseudomonas* sp. P8 en un periodo más largo de tiempo, y otras cepas bacterianas en plantas del lulo (*Solanum quitoense* Lam.) con o sin estrés hídrico, para promover el crecimiento de esta especie, siendo su cultivo importante para los agricultores colombianos, al constituirse como fuente de ingresos, además de ser una alternativa para reemplazar los cultivos ilícitos en el país.

ABSTRACT

Biotic and abiotic stress causes effects that limit crop yields, food quality and world food security; one of the main ones is the water stress due to water deficit called drought, which affects crops all over the world and will probably continue to increase due to the effects of climate change; added to this, the excessive use of chemical fertilizers and pesticides to control factors stress causes soil degradation and environmental pollution, therefore it is necessary to develop safer and more sustainable methods for agricultural production. The application of plant growth promoting bacteria (PGPB) on plants offers economically viable and eco-friendly ways to protect crops against stressful conditions. PGPBs can promote plant growth by regulating plant hormones, improving nutrient acquisition, siderophore production, and enhancing the antioxidant system. In this study, *Pseudomonas* sp. P8, a strain that produces Indole Acetic Acid (IAA) isolated from rhizospheric soil of the Orinoquia region, was evaluated regarding its ability to promote seed germination and growth in situations of water stress in lulo seedlings (*Solanum quitoense* Lam.). Results showed that,

Pseudomonas sp. P8 does not generate a significant improvement in germination or in the growth of lulo (*Solanum quitoense* Lam.) seedlings under conditions with and without water stress, but it does generate a higher percentage of survival of seedlings under water stress, compared to the seedlings not inoculated under the same regime. In the same way, the strain was identified, and it belongs to the *Pseudomonas nitroreducens* species, which is reported to be a degrader of pesticides and hydrocarbons, and as a producer of biosurfactants; it has only been reported once as a plant growth promoting bacterium in previous work. It is concluded that it is necessary to carry out more experiments to analyze the effects of the inoculation of *Pseudomonas* sp. P8 in a longer period, and other bacterial strains in lulo plants (*Solanum quitoense* Lam.) with or without water stress, to promote the growth of this species, being its cultivation important for Colombian farmers, by becoming a source income, in addition to being an alternative to replace illicit crops in the country.

INTRODUCCIÓN

Desde que los seres humanos hicieron la transición a un estilo de vida agrario, los avances tecnológicos han permitido mejorar los procesos agrícolas, lo que ha resultado en una alta diversidad de variedades y mayor rendimiento de los cultivos. Sin embargo, a medida que la sociedad enfrenta los efectos del cambio climático y los desafíos sociales resultantes, la agricultura se encuentra en un punto único en su historia. De acuerdo con la Evaluación Nacional del Clima 2018 del Programa de Investigación de Cambio Global de EE.UU., el cambio climático presenta numerosos desafíos para mantener y mejorar la productividad agrícola, y la vitalidad económica de las comunidades rurales. Varios autores afirman que los rendimientos de los cultivos disminuirán como consecuencia del aumento de las temperaturas, los cambios en la disponibilidad de agua, la erosión del suelo, las enfermedades y los brotes de plagas (Reidmiller et al. 2018; Charania y Li, 2020; Wang et al. 2021).

El estrés por déficit de agua es una de las condiciones más problemáticas que afecta la productividad de los cultivos en el mundo (Cominelli et al. 2013; Shanker et al. 2014). En el contexto del cambio climático, se espera el aumento en la frecuencia de eventos climáticos extremos, de los cuales la sequía prolongada presentará mayores efectos en el desarrollo de las plantas y el rendimiento de las cosechas (Buytaert et al. 2011; Dai, 2013; Rojas, 2020; Lozano-Montaña et al. 2021). El déficit hídrico ocurre cuando no hay suficiente agua disponible para la planta en el suelo, lo que afecta su crecimiento, desarrollo y metabolismo. La respuesta inmediata de las plantas a la escasez de agua es el cierre de estomas, proceso que conduce a la reducción de la pérdida de agua por transpiración, pero a su vez reduce la entrada de CO₂ (Basu et al. 2016). El estrés hídrico tiene un impacto directo en la planta, ya que afecta la tasa de transporte de electrones a través del Fotosistema II (PSII por sus siglas en inglés), el ciclo de Calvin y la entrada de CO₂ (Dubois e Inzé, 2020; Gollidack et al. 2014), lo que reduce la tasa de fotosíntesis, la tasa de transpiración, la conductancia estomática y la eficiencia del uso del agua (Anjum et al. 2011; Kumar et al. 2018; Lozano-Montaña et al. 2021).

Los episodios de sequía se caracterizan por períodos prolongados de precipitaciones por debajo del promedio, que dan como resultado la disminución progresiva de la humedad del suelo y la consiguiente escasez de agua disponible para las especies vegetales (Touchette et

al. 2007). Wilhite y Glantz (1985) encontraron más de 150 definiciones de sequía, las categorizaron en cuatro grupos según la disciplina científica desde la cual se analiza el fenómeno; esta clasificación se puede sintetizar según Valiente (2001) en: sequía meteorológica: basada en datos climáticos, es una expresión de la desviación de la precipitación respecto a la media durante un período de tiempo determinado; sequía agrícola: se produce cuando no hay suficiente humedad en el suelo para permitir el desarrollo de un determinado cultivo en cualquiera de sus fases de crecimiento; sequía hidrológica: hace referencia a una deficiencia en el caudal o volumen de aguas superficiales o subterráneas (ríos, embalses, lagos, etc.) y sequía socioeconómica: se produce cuando la disponibilidad de agua disminuye hasta el punto de producir daños (económicos o personales) a la población de la zona afectada por la escasez de lluvias (Coronel, 2013).

Los períodos de estrés hídrico pueden provocar una gran cantidad de respuestas morfológicas y fisiológicas de las plantas, que generalmente se pueden clasificar como escape de la sequía, evitación de la sequía o tolerancia a la sequía (Witcombe et al. 2008; Lawlor, 2012). El escape de la sequía permite que las plantas completen su ciclo de vida antes del inicio de un estrés hídrico severo (estrés por sequía), típicamente al acelerar la floración y la formación de semillas antes de la senescencia (Verslues et al. 2014). La evitación de la sequía sirve para minimizar la pérdida de agua de las plantas y/o aumentar la absorción de agua, con frecuencia incluye aumentos en la biomasa de las raíces, disminuciones en el área foliar y reducciones en la conductancia estomática (McCann y Huang, 2008). Por otra parte, la tolerancia a la sequía permite mantener la turgencia y la función celular, principalmente a través del ajuste osmótico, en el que las plantas acumulan solutos para retener mejor el agua (Touchette et al., 2007; Lawlor, 2012). Aunque la tolerancia y la evitación de la sequía son respuestas comunes al estrés hídrico, se requieren estudios específicos de especies para identificar los mecanismos subyacentes y en qué medida es probable que se obtengan estas respuestas (Peleg et al., 2011; Moin et al., 2020; Cowie et al. 2020).

En la actualidad, se están utilizando diferentes enfoques para mitigar las enfermedades de las plantas, y para lograr una mayor producción de los cultivos. Los agricultores necesitan aplicar diferentes productos para suplir los requerimientos del manejo integrado de cada cultivo (fertilizantes, fungicidas, insecticidas y herbicidas) y lograr un mejor rendimiento, sin embargo, varios estudios muestran que estos dejan residuos nocivos en el suelo, el agua y la atmósfera, además de inducir resistencia en cepas fitopatógenas (Villarreal-Delgado et al. 2018). Por otro lado, la aplicación de fertilizantes de síntesis química está alcanzando el uso máximo teórico, más allá del cual no habrá más aumento en los rendimientos de los cultivos debido a su mayor uso (Egamberdieva y Teixeira da Silva, 2015). Debido a esto y a que hay una mayor presión política y social para que se disminuya el uso de insumos agrícolas de origen químico, se han buscado alternativas más amigables con el ambiente, una de estas, es la aplicación de bacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPB por sus siglas en inglés) en los cultivos (Sharma et al. 2009; Sultana et al. 2011; Shafique et al. 2016; Bhat, 2019; Moin et al. 2020).

Se ha reportado que, algunas bacterias del suelo asociadas con las raíces o la rizósfera son posibles promotoras de crecimiento en las plantas, y a su vez, dan protección contra plagas y enfermedades (Rammamorthy et al. 2001; Siddiqui et al. 2000; Weller et al. 2002; Weyens et al. 2009; Rahman et al. 2016; Shafique et al. 2016; Solanki et al. 2019). Para que ejerzan

sus beneficios, estas bacterias deben colonizar la rizósfera de manera eficiente y competir con la otra microbiota, para de este modo, mejorar sus rasgos de promoción del crecimiento y/o protección de las plantas (Islam et al. 2015).

Las PGPB, son microorganismos que ejercen efectos beneficiosos sobre las plantas, establecen relaciones benéficas (en ocasiones muy específicas) con diversas especies vegetales, estimulando su crecimiento mediante mecanismos directos e indirectos (Hallmann et al. 1997; Sturz et al. 2000; Hardoim et al. 2008; Ryan et al. 2008; Lugtenberg y Kamilova, 2009; Compant et al. 2010; Bulgarelli et al. 2013; Ullah et al. 2019; Mahmood y Kataoka, 2020), facilitan la adquisición de nutrientes por parte de las plantas, por medio de la fijación biológica de nitrógeno, y la movilización de nutrientes inmovilizados como fósforo y hierro mediante sideróforos (Glick, 2012). Además, ayudan a modular las concentraciones de hormonas, tales como auxinas (ácido indolacético o AIA) y citoquininas en plantas; estas fitohormonas juegan un papel importante en las plantas frente al estrés abiótico (Fahad et al. 2015), ya que, cuando las plantas perciben señales de estrés, se produce un cambio en el estado endógeno de las fitohormonas (Muñoz-Espinoza et al. 2015; Raja et al. 2017; Peleg y Blumwald, 2011; Sarabi y Arjmand-Ghajur, 2021). Otro mecanismo importante de las PGPB, es reducir los niveles de etileno de las plantas, esta es una hormona producida por las plantas bajo ciertas condiciones de estrés como inundaciones, estrés inducido por agua o sal, infección por patógenos, entre otros (Gamalero y Glick, 2015).

Varios géneros bacterianos como *Arthrobacter*, *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Erwinia*, *Flavobacterium*, *Pseudomonas* y *Serratia* presentan cepas que han sido caracterizadas dentro del grupo de las PGPB (Hallman et al. 1997; Siddiqui y Ehteshamul-Haque, 2001; Weller et al. 2002; Podile y Kishore, 2007; Beneduzi et al. 2012; Backer et al. 2018; Korejo et al. 2019; Ek-Ramos et al. 2019). En el género *Pseudomonas*, se pueden destacar algunos ejemplos de promotores del crecimiento vegetal como *P. fluorescens* (Jiménez et al. 2019), *P. stutzeri* (Lami et al. 2020), y *P. putida* (Liffourrena y Lucchesi, 2018; Costa et al. 2020).

El lulo o naranjilla (*Solanum quitoense* Lam.), es un frutal de la familia Solanaceae de origen andino, cuyo centro de diversidad se ubica en Colombia, en donde se cultiva desde los 1300 a los 2500 m.s.n.m, a una temperatura de 14 a 18 °C y con una precipitación entre los 1500 y 2000 mm (Lobo et al. 1983; Álvarez et al. 2016; Ramírez et al. 2018). En el país, se cultivan dos variedades de lulo: *S. quitoense* var. *quitoense*, que es dulce y sin espinas, y *S. quitoense* var. *septentrionale*, que es ácida y con espinas. A la primera se recomienda sembrarla entre 1600 a 2000 m.s.n.m y la segunda se desarrolla mejor entre 1900 y 2500 m.s.n.m. (Ochoa et al. 2016; Morillo et al. 2019).

Por lo general, el cultivo del lulo se da en sistemas de producción menores a 1,2 ha, con niveles tecnológicos limitados (Muñoz et al. 2013; Gallo et al. 2018). Sus frutos se caracterizan por presentar un alto contenido nutricional como fuente importante de vitamina C, hierro, calcio y fósforo; y gran potencial para su procesamiento industrial en la fabricación de jugos, helados, néctares y pulpas congeladas (Franco et al. 2002; Cardona et al. 2016; Gallo et al. 2018). El cultivo de lulo se ha convertido en un renglón importante para los agricultores colombianos, por ser un factor esencial en la economía familiar campesina, al constituirse como fuente de ingresos, al ser una alternativa para reemplazar los cultivos

ilícitos (Múnera, 2002), y por su potencial agroindustrial (Morales et al. 2002; Rueda et al. 2010; Agronet, 2015; Almanza et al. 2016).

Las semillas del lulo demoran alrededor de 15 a 20 días para germinar; en condiciones de campo, las semillas se siembran en bolsas negras con tierra y se dejan allí por dos meses (60 días) antes de sembrarse directamente en suelo, aproximadamente a los ocho meses de siembra en suelo se da la primer cosecha de frutos (Corpoica, 2003; Fontagro, 2017).

Montenegro (1954) afirma que, el lulo es una especie que al cabo de tres semanas de sequía presenta caída de frutos, además, el estrés hídrico generado por una sequía lleva a un reajuste en el rendimiento fisiológico y bioquímico del cultivo, con una serie de fenotipos tales como marchitamiento fisiológico y retraso en el crecimiento de la planta, y una desmejora en la calidad y rendimiento del cultivo (Yang et al. 2009; Timmusk et al. 2014). Las sequías además de la afectación que tienen sobre plantas y cultivos, también traen pérdidas económicas, más relevantes para agricultores minifundistas, como es el caso de los agricultores que siembran lulo en Colombia, y por tanto a problemas de hambruna y desplazamiento interno. Es necesario que las opciones de mitigación de la sequía garanticen que la productividad de los cultivos se mantenga con una disponibilidad limitada de agua (Mancosu et al. 2015; Ngumbi y Kloepper, 2016).

En las bases de datos consultadas, no se encontraron estudios del efecto de la inoculación de bacterias promotoras de crecimiento vegetal en el lulo bajo estrés hídrico, Eke et al. (2019) realizaron un análisis del efecto de la inoculación de bacterias endófitas aisladas de un cactus desértico (*Euphorbia trigonas*), en semillas y plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.), de *E. trigonas* aislaron un total de 191 bacterias que representaban 13 géneros y 18 especies, en los cuales *Bacillus* (58 cepas), *Lysinibacillus* (36 cepas), *Enterobacter* (29 cepas), *Stenotrophomonas* (18 cepas), *Lelliottia* (12 cepas) y *Pseudomonas* (12 cepas) fueron los géneros más representados. Tras la bacterización, los endófitos desencadenaron la germinación y la promoción del crecimiento en el tomate, causando un aumento del 118% y un 52% más de biomasa de raíces en condiciones libres de sequía e inducidas por sequía, respectivamente. *Bacillus amyloliquefaciens* CBa_RA37 y *B. megaterium* RR10 mostraron endofitismo de amplio espectro en tomate.

Fu et al. (2010) evaluaron el efecto de la inoculación de *Pseudomonas* sp. DW1 sobre el crecimiento de la berenjena (*Solanum melongena* L.), la absorción de minerales y las actividades de las enzimas antioxidantes, incluidas la superóxido dismutasa (SOD), la peroxidasa (POD) y la catalasa (CAT) de las hojas de las plantas bajo estrés por salinidad. Como resultados obtuvieron que las plantas inoculadas con *Pseudomonas* sp. DW1 crecieron en un grado significativamente mayor que las plantas que no fueron tratadas con esta bacteria. La salinidad disminuyó significativamente la concentración de K^+ , aumentó la concentración de Na^+ y no disminuyó significativamente el contenido de Ca^{2+} en los brotes de berenjena.

Devi et al. (2018) realizaron estudios con la papa (*Solanum tuberosum* L.), seleccionando seis cepas bacterianas con base en la actividad de biocontrol contra dos cepas de *Fusarium* (*Fusarium oxysporum* F9 y *Fusarium* sp. F15) causantes del complejo de la enfermedad del marchitamiento de la papa, y en atributos de promotores del crecimiento vegetal. Estos aislados se identificaron como *Pseudomonas aeruginosa* (B4, B23, B25 y B35), *Serratia*

marcescens (B8) y *Alcaligenes faecalis* (B16). Obtuvieron con la inoculación del consorcio bacteriano en suelo infestado por *Fusarium* (F9 + F15) una reducción del 94% de la incidencia de marchitez, además de un aumento en la biomasa vegetal de 186.9% en el peso fresco y un 214.75% en el peso seco.

OBJETIVOS

General:

Determinar el potencial de una bacteria rizosférica en la promoción del crecimiento de plántulas de lulo (*Solanum quitoense* Lam.) bajo condiciones de estrés hídrico.

Específicos:

- Caracterizar una bacteria rizosférica con potencial de promoción de crecimiento vegetal.
- Evaluar la influencia de la bacteria rizosférica, en el crecimiento de plántulas de *Solanum quitoense* cultivadas en condiciones de estrés hídrico.

MATERIALES Y MÉTODOS

Aislamiento: La cepa del presente estudio, *Pseudomonas* sp. P8, pertenece a una colección de bacterias aisladas de suelos de palma (*Attalea butyracea*) de la sede Utopía de la Universidad de La Salle ubicada en Yopal, Casanare. Dicha cepa fue seleccionada por tener diferentes características de bacteria PGPB, tales como crecimiento en medio libre de nitrógeno y solubilización de fosfatos, según evaluaciones realizadas anteriormente (Lucía Lozano, comunicación personal) y por ser productoras de Ácido Indol Acético (Murcia y Cruz, 2017).

Pruebas de germinación en semillas de lulo: Se cultivó la cepa en caldo nutritivo a 30 °C por 48 h y posteriormente se centrifugó a 10.000 rpm x 5 minutos y se resuspendió en solución salina (NaCl 0,85%); dicha suspensión se ajustó a una absorbancia de 0,1 a 600 nm. Se desinfectaron las semillas de lulo con una solución 1:10 de hipoclorito de sodio, posteriormente se realizaron tres lavados con agua destilada estéril, para remover el desinfectante y se sumergieron las semillas en la suspensión de bacteria o de solución salina (en el caso del control negativo) por una hora (1 h). Se colocaron con pinzas estériles 20 semillas en cajas de Petri estériles con papel absorbente humedecido, este procedimiento se realizó por triplicado para las semillas inoculadas y para las semillas control (no inoculadas). Todas las cajas se colocaron en una cámara húmeda con un fotoperiodo de 12 h luz y 12 h oscuridad (condiciones naturales) durante 20 días. El número de semillas germinadas se registró diariamente para la tasa de germinación y el porcentaje de germinación final se midió después de los 20 días. La tasa de germinación se calculó utilizando la siguiente fórmula (Maguire, 1962):

$$M = \frac{n_1}{t_1} + \frac{n_2}{t_2} + \dots + \frac{n_{20}}{t_{20}}$$

donde n_1, n_2, \dots, n_{20} son el número de semillas germinadas en los tiempos t_1, t_2, \dots, t_{20} en días.

Pruebas de estrés hídrico en invernadero: Cada semilla germinada, se sembró individualmente aproximadamente a dos cm de profundidad, en materas de 285 mL con un aproximado de 100 g de tierra abonada y fertilizada no estéril. Se manejaron cuatro tratamientos, cada uno con tres réplicas, un tratamiento de semillas inoculadas con sequía progresiva, el siguiente de semillas inoculadas sin sequía, semillas sin inocular con sequía progresiva y semillas sin inocular sin sequía, cada réplica constaba de seis alveolos, dando así un total de 72 materas en total, las materas se distribuyeron al azar y se colocaron en condiciones de invernadero durante ocho semanas (Corpoica, 2003), con un fotoperiodo de 12 h luz: 12 h oscuridad. A los tratamientos sin estrés hídrico se les hizo un riego día de por medio a capacidad de campo, de aproximadamente 30 mL de agua para cada plántula, a los tratamientos con sequía progresiva se les fue disminuyendo la cantidad de agua semanalmente de a 2 mL, llegando así a aproximadamente la mitad de cantidad de agua aplicada inicialmente (16 mL) aplicados la última semana de acuerdo con Su et al (2016). Al finalizar las ocho semanas, se evaluó la longitud de tallo-raíz por medio de medición manual con regla (Figura 1) y el peso fresco.



Figura 1. Longitud Tallo-Raíz de las plántulas, medida manualmente de cada una de las plántulas viables de cada tratamiento.

Amplificación, secuenciación y análisis filogenético del gen 16S rDNA

Para amplificar el gen 16SrDNA se utilizaron los cebadores 27F (AGAGTTTGATCMTGGCTCAG) y 1493R (TACGGYTACCTTGTTACGACTT) (Fox et al. 1995). Para las amplificaciones, se prepararon reacciones de 25 μ M que contenían 100 μ M de cada dNTP, 0,2 μ M de cada cebador, 3 mM de $MgCl_2$, 2U de *Taq* polimerasa (Bioline), 1X de tampón de PCR y 1,5 μ l de extracto crudo de un cultivo ON en caldo nutritivo como fuente de ADN molde. El programa de amplificación consistió en un paso de desnaturalización a 94°C durante 3 min, 25 ciclos de desnaturalización durante 45 s a 94°C, un alineamiento a 50°C durante 45 s, extensión a 72°C durante 45 s y una extensión final de 72°C durante 7 min. Los productos de la PCR se visualizaron en geles de agarosa al 1,0%, luego se purificaron y secuenciaron por Macrogen Inc. (Corea) (Lozano y Dussán, 2013).

Para construir el árbol filogenético, la secuencia resultante se comparó con las secuencias disponibles en la base de datos GenBank usando BLASTn (Altschul et al. 1997) y con secuencias obtenidas en bibliografía de *Pseudomonas* promotoras de crecimiento vegetal (Jiménez et al., 2019; Lami et al. 2020; Liffourrena y Lucchesi, 2018; Costa et al. 2020). Las secuencias se alinearon por el método de alineamiento de ClustalW y se editaron con el programa BioEdit, posteriormente el árbol filogenético se construyó utilizando el método de máxima verosimilitud y el modelo de 2 parámetros de Kimura (Kimura M., 1980) utilizando el software MegaX. La estabilidad de las relaciones se evaluó mediante un Análisis de Bootstrap basado en 1.000 remuestreos para la topología del árbol.

Análisis: Las variables continuas (germinación y longitud tallo-raíz (T-R)), fueron sometidas a un análisis de normalidad con las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Shapiro-Wilk y posteriormente a una prueba de Kruskal-Wallis para determinar una diferencia estadísticamente significativa entre las medianas de los tratamientos. El análisis de normalidad se llevó a cabo en el paquete de software estadístico SPSS 26.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, EE. UU.) y las pruebas de Kruskal-Wallis se realizaron en el Software R Project (<http://www.r-project.org/>).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Pruebas de germinación en semillas de Lulo:

Al realizar la inoculación de las semillas de lulo con la bacteria, se tomaron datos diarios del porcentaje de germinación tanto de las semillas inoculadas como de las semillas sin inocular (control), desde el día posterior a la inoculación hasta 20 días después. Se realizó una prueba de normalidad a los datos de germinación, para determinar si presentaban una distribución normal, obteniendo que los datos de las semillas inoculadas eran paramétricos ($\text{sig} > 0.05$), pero los de las semillas control no lo eran ($\text{sig} \leq 0.05$) (Tabla 1).

Tabla 1. Datos de significancia de las pruebas de normalidad de los porcentajes de germinación de las semillas inoculadas y las semillas control.

Pruebas de Normalidad						
Kolmogorov-Smirnov				Shapiro-Wilk		
	Estadístico	gl	Sig.	Estadístico	gl	Sig.
Inoculadas	0,139	20	0,200	0,911	20	0,067
Control	0,320	20	0,000	0,702	20	0,000

Dados los resultados de las pruebas de normalidad, se realizó una prueba de Kruskal-Wallis para determinar si existía una diferencia estadísticamente significativa entre las medianas de los tratamientos, obteniendo como resultado un valor de p de 0.052, lo cual demuestra una diferencia estadística no significativa entre el porcentaje de germinación de las semillas inoculadas y las semillas no inoculadas (control) (Figura 2).

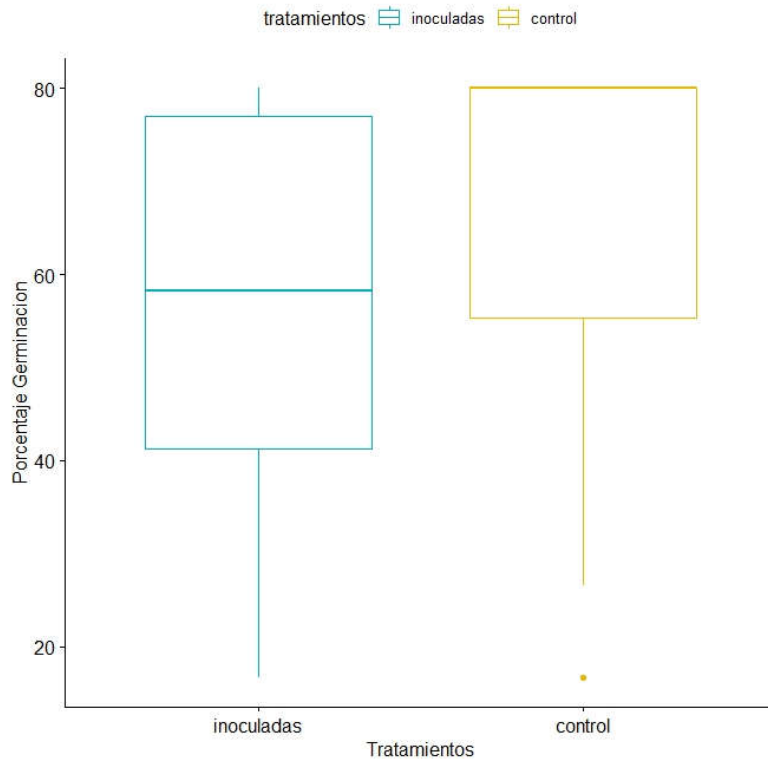


Figura 2. Porcentaje de germinación de semillas de *Solanum quitoense* inoculadas con la bacteria *Pseudomonas* sp. P8 y semillas sin inocular (control).

Al realizar los análisis de tasa de germinación tanto del tratamiento de semillas inoculadas, como del tratamiento de semillas control, se encontró un valor mayor en el tratamiento de las semillas no inoculadas, siendo este 18.59 a comparación de un 17.12 en el tratamiento de semillas inoculadas, los valores altos obtenidos con esta expresión significan más vigor de la plántula de una muestra en relación con otra (Maguire, 1962), por tanto el tratamiento de semillas no inoculadas, presenta plántulas con mayor vigor que las plántulas de las semillas inoculadas. Algunos autores como Sarwar y Kremer (1995) y Barazani y Friedman (1999) indican que microorganismos productores de altas concentraciones de AIA pueden ser deletéreas para el crecimiento de la planta.

Según Castro (2013), para una respuesta positiva de la planta a la cepa aplicada, debe existir cierta afinidad entre los componentes generados por ambos organismos; por otro lado, se podrían generar interacciones que reducen la germinación, crecimiento o desarrollo de la planta. Estos resultados concuerdan con los resultados obtenidos por Soler et al. (2012) en el cual se seleccionaron bacterias, aisladas del interior de la raíz, la rizósfera y la superficie de los tubérculos de un cultivo de papa (*Solanum tuberosum* variedad Diacol Capiro), productoras de diferentes concentraciones de indoles totales/ml, para determinar su efecto promotor o deletéreo en la germinación y el crecimiento vegetal; en sus resultados observaron que existe algunos tipos de interacciones entre la planta y la cepa que no resultan positivas para el correcto estímulo de la germinación.

Pruebas de estrés hídrico en invernadero:

Al culminar la fase de crecimiento en macetas correspondiente a 2 meses (60 días), fueron registrados los datos de longitud de tallo y raíz principal de los cuatro tratamientos (semillas inoculadas con sequía progresiva, semillas inoculadas sin sequía, semillas sin inocular con sequía progresiva y semillas sin inocular sin sequía). A estos resultados se les realizó una prueba de normalidad encontrando que los datos de la longitud de los tratamientos no eran paramétricos (Tabla 2).

Tabla 2. Datos de significancia de las pruebas de normalidad de la longitud Tallo-raíz de las plántulas de lulo germinadas después de un seguimiento de 60 días en maceta. Los tratamientos evaluados fueron semillas inoculadas (1) bajo estrés hídrico, semillas inoculadas sin estrés hídrico, semillas sin inocular (2) bajo estrés hídrico y semillas sin inocular sin estrés hídrico.

Pruebas de Normalidad							
Kolmogorov-Smirnov					Shapiro-Wilk		
	Inoculada/control	Estadístico	gl	Sig.	Estadístico	gl	Sig.
Estrés	1	0,255	18	0,003	0,852	18	0,009
	2	0,296	18	0,000	0,795	18	0,001
Sin Estrés	1	0,418	18	0,000	0,657	18	0,000
	2	0,351	18	0,000	0,720	18	0,000

Al igual que los datos de germinación, a los datos de crecimiento se les realizó una prueba de Kruskal-Wallis para determinar si existía una diferencia estadísticamente significativa entre las medianas de los tratamientos, obteniendo como resultado un valor de p de 0.915, lo cual demuestra una diferencia estadística no significativa entre los 4 tratamientos (Figura 3).

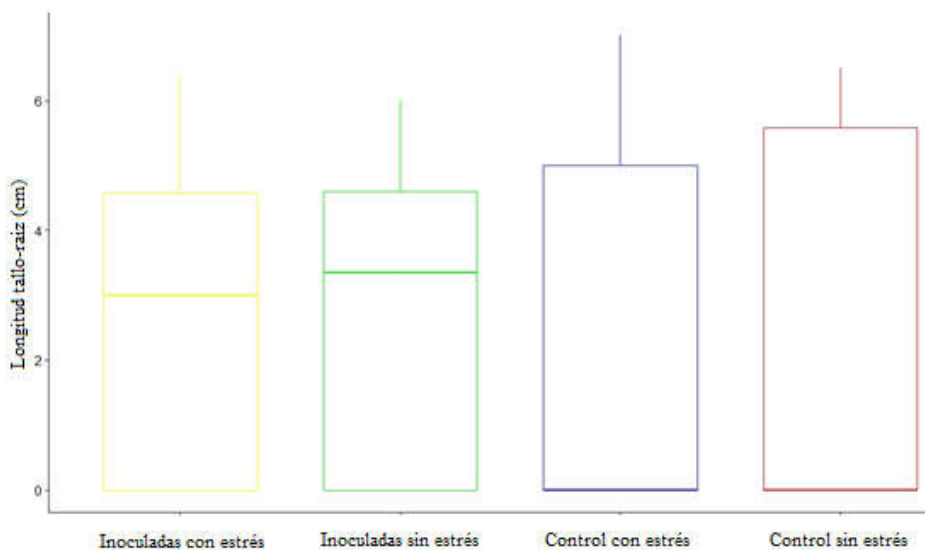


Figura 3. Longitud Tallo-Raíz de las plántulas de las semillas inoculadas y semillas control (no inoculadas), bajo condiciones de estrés y no estrés hídrico, al final de 60 días de crecimiento en macetas.

El peso fresco de las plántulas de lulo de cada tratamiento se determinó después de los 60 días., tuvo que determinarse el peso conjunto por tratamiento, ya que los valores individuales del peso de las plántulas estaban debajo del límite de detección de la balanza, atribuible quizá al tamaño de las muestras (Figura 3) que no llegaron a medir más de 7 cm. Posterior a medir el peso fresco de las plántulas, estas se ingresaron a un horno a 70°C por 48 horas, pero no fue posible medir el peso seco de las plántulas, a pesar que se utilizó una balanza con 3 dígitos decimales.

En la tabla 3 se muestran la cantidad de plántulas viables, el peso promedio por plántula en cada tratamiento y el porcentaje de supervivencia resultante de las tres réplicas de cada tratamiento (18 plántulas por tratamiento) al final de los 60 días. El mayor peso obtenido y el mayor porcentaje de supervivencia de plántulas trasplantadas, fue en las plántulas de las semillas inoculadas bajo estrés hídrico, con un peso promedio de cada plántula de 0.1g y 61.1% respectivamente. Por el contrario, los datos más bajos fueron obtenidos en las semillas no inoculadas bajo estrés hídrico, con un peso promedio de cada plántula inferior a <0.001g y un porcentaje de supervivencia de 33.3%, casi la mitad del porcentaje de supervivencia obtenido en las semillas inoculadas bajo estrés hídrico.

Esto posiblemente podría demostrar que la planta del lulo con ayuda de bacterias promotoras de crecimiento vegetal, dados los beneficios descritos de la inoculación de éstas, toma como respuesta al estrés hídrico el mecanismo de tolerancia a la sequía, la cual busca mantener la turgencia y la función celular, principalmente a través del ajuste osmótico, en el que las plantas acumulan solutos para retener mejor el agua (Touchette et al. 2007; Lawlor, 2012). Lo anterior es preciso corroborarlo con más estudios, ya que, hasta el límite del conocimiento, no hay otros estudios para comparar que expliquen la influencia de la inoculación de PGPB en *S. quitoense* bajo condiciones de estrés hídrico.

Se han reportado los beneficios que lleva la inoculación con cepas del género *Pseudomonas* en distintos tipos de plantas bajo estrés hídrico. Por ejemplo, Murcia y Cruz (2017), evaluaron el impacto de la inoculación de la cepa utilizada en este estudio (*Pseudomonas* sp. P8) en la germinación y crecimiento de plantas de maracuyá y encontraron que la cepa no causó un aumento en la germinación de semillas pero; en las pruebas de invernadero con y sin estrés hídrico, esta cepa causó un aumento la longitud tallo- raíz (T-R) en ambos casos, lo cual demuestra resultados positivos como PGPB, contrarios a los observados en este trabajo. Tiwari et al. (2016) analizaron el efecto que tenía la inoculación de *Pseudomonas putida* MTCC5279 (RA) en *Cicer arietinum* L. bajo condiciones de sequía, y encontraron que ésta promovía la acumulación de osmolitos, mejoraba la capacidad de eliminación de especies reactivas de oxígeno (ROS) y activaba expresiones génicas sensibles al estrés en la planta, ayudándole de este modo a tolerar la sequía. Ma et al. (2016a, 2016b) realizaron una inoculación de las cepas *Pseudomonas libanensis* TR1 y *Pseudomonas reactans* Ph3R3 en *Brassica oxyrrhina* en condiciones de sequía, y encontraron que las cepas promovían el crecimiento de las plantas, aumentaban el contenido relativo de agua y pigmentos en las hojas y disminuían las concentraciones de prolina y malondialdehído igualmente en las hojas, lo que llevaba a una mejor tolerancia de la sequía por parte de la planta.

Tabla 3. Número de plántulas de lulo viables, porcentaje de supervivencia y peso promedio individual de las plántulas en cada uno de los tratamientos analizados.

Tratamiento	Plántulas viables	% Supervivencia	Peso promedio por plántula
Semillas inoculadas bajo estrés hídrico	11	61,1%	0,1g
Semillas inoculadas sin estrés hídrico	10	55,5%	0,003 g
Semillas no inoculadas bajo estrés hídrico	6	33,3%	<0,001g
Semillas no inoculadas sin estrés hídrico	8	44,4%	0,00125 g

Las asociaciones huésped-bacteria pueden involucrar procesos de reconocimiento e interacciones específicas (Benizri et al. 2001). A través de las raíces, las plantas liberan activamente una gran variedad de compuestos orgánicos e inorgánicos llamados rizodepósitos o exudados de las raíces (Uren, 2007), muchos de los cuales tienen actividad biológica sobre otros organismos. Los exudados de las raíces consisten principalmente en compuestos orgánicos de bajo peso molecular como aminoácidos, ácidos orgánicos, azúcares, compuestos fenólicos y compuestos de alto peso molecular como polisacáridos y proteínas (Badri y Vivanco, 2009; Zhalnina et al. 2018). La composición de los exudados de la planta depende del cultivo, la exposición de la planta al estrés, la etapa de crecimiento y también puede mostrar diferencias a lo largo de la estructura de la raíz, lo que da como resultado diferencias en la composición de las diversas comunidades bacterianas (Haichar et al. 2008; Vives-Peris et al. 2020). Aparte de esto, los exudados de las raíces representan una importante fuente de nutrientes para los microorganismos de la rizósfera; por lo tanto, cualquier variación en su concentración y composición puede jugar un papel activo en la configuración del microbioma de la rizósfera, ejerciendo efectos positivos, negativos o neutros sobre el crecimiento microbiano; en general, se piensa que la planta realiza una selección de sus socios microbianos a través de la influencia de sus rizodepósitos, especialmente sus exudados de raíz (Bordenstein y Theis 2015; Canarini et al. 2019; Alzate et al. 2021; Middleton et al. 2021). Se sabe que algunos de los exudados que tienen efectos negativos sobre las cepas bacterianas, afectan la colonización (Bais et al. 2006) y tienen un efecto sobre la expresión de genes bacterianos (Compant et al. 2010). Al analizar esto, se puede asumir que no se dio una interacción tan específica entre *Solanum quitoense* y *Pseudomonas* sp. P8, y por esto no se vieron mejoras tanto en la germinación como en el crecimiento, pero la cepa ayudó a mejorar el porcentaje de supervivencia de las plantas inoculadas, frente a las plántulas no inoculadas bajo estrés hídrico (Tabla 3).

Cada especie de plantas y cultivos generalmente alojan un microbioma básico específico, las asociaciones entre la planta y sus microorganismos forman una unidad coordinada

denominada Holobionte (Vandenkoornhuyse et al. 2015; Yang et al. 2017). Ya que el suelo utilizado en los experimentos no fue esterilizado para poder tener unas condiciones más cercanas a las naturales, seguramente se dio una competencia entre el microbioma básico de la planta y la cepa inoculada, ya que un aislamiento no actúa solo en un espacio vacío, tiene que coexistir con una gran diversidad de microorganismos que pueden contribuir o antagonizar el efecto de la cepa en la planta (Kim et al. 2011; Soler et al. 2012). Se ha observado además que los individuos de una especie de plantas que crecen en diferentes ubicaciones pueden diferir en términos de biodiversidad bacteriana, tales observaciones significan que determinar con precisión el papel de las cepas individuales en cada cultivo, resulta complicado (Yang et al. 2017; Płociniczak et al. 2020).

Con respecto a la diferencia no significativa en la longitud Tallo-Raíz de los tratamientos de control con estrés y sin estrés hídrico, Ximénez-Embún et al. (2015) realizaron un estudio en plantas de tomate (*Solanum lycopersicum*), donde encontraron que una inducción de la sequía al 50%, como se realizó en este estudio, es una sequía leve (36-55% de contenido de agua en el suelo), la cual genera daños en las plantas, pero no tan graves como con una sequía más severa (16-36% de contenido de agua en el suelo); teniendo en cuenta lo anterior, puede que las plantas de lulo necesiten un nivel de sequía más severo para ver un resultado significativo con plantas sin estrés hídrico. Es necesario realizar más estudios de estrés hídrico a diferentes niveles en plantas de *Solanum quitoense*, para poder ver sus efectos y realizar una comparación.

En el mismo estudio mencionado anteriormente de Soler et al. (2012), en sus resultados de crecimiento de la papa en el invernadero, en suelo no estéril y en presencia del patógeno *Spongospora subterranea*, se encontró que 2 de los 10 aislamientos seleccionados por su capacidad para producir indoles totales y quitinasas, presentaron promoción de crecimiento vegetal y posible biocontrol del patógeno, mientras que la mayoría de los aislamientos presentó promoción en la longitud de los brotes del tubérculo, los aislamientos promisorios productores de indoles totales y quitinasas no presentaron efecto en la promoción del crecimiento vegetal, lo que se puede deber a la influencia del patógeno, a la interacción con la planta y/o a la competencia dentro de la planta con otros microorganismos nativos.

En otro estudio, Barazani y Friedman (1999) midieron los efectos fitotóxicos y promotores de crecimiento de fracciones de AIA separadas por cromatografía de capa fina en raíces de plántulas de lechuga; el efecto inhibitorio por bacterias deletéreas (DRB) o promotor por rizobacterias (PGPB) fue mediado por auxinas. El promedio de la concentración de AIA producido por las DRB fue 4,7 veces más alto que el producido por las PGPB. Se observó que cuatro de las cepas de DRB con mayor producción de AIA, suprimieron el crecimiento de las raíces, y en otros aislamientos, no se encontró relación entre la concentración de AIA y el efecto en las raíces. Según ellos y Sarwar y Kremer (1995), se indica que microorganismos productores de altas concentraciones de AIA pueden ser deletéreos para el crecimiento de la planta. Si bien aún no está definido qué concentración de AIA puede llegar a ser deletérea para plantas de lulo, en el estudio realizado por Murcia y Cruz (2017) la cepa de *Pseudomonas* sp. P8, tiene una producción promedio de 7.917 µg/mL; aun así, habría que hacer más estudios donde se corrobore el impacto directo de esta concentración de AIA en semillas de *Solanum quitoense*.

Análisis filogenético del gen 16S rDNA *Pseudomonas* sp. P8:

El análisis BLASTn indicó una similitud del 99.78% y un valor E de 0,0 con la cepa *Pseudomonas nitroreducens*, indicando así que la cepa estudiada *Pseudomonas* sp. P8 pertenecía a esta especie. Estos resultados de identificación también se confirmaron mediante el análisis filogenético.

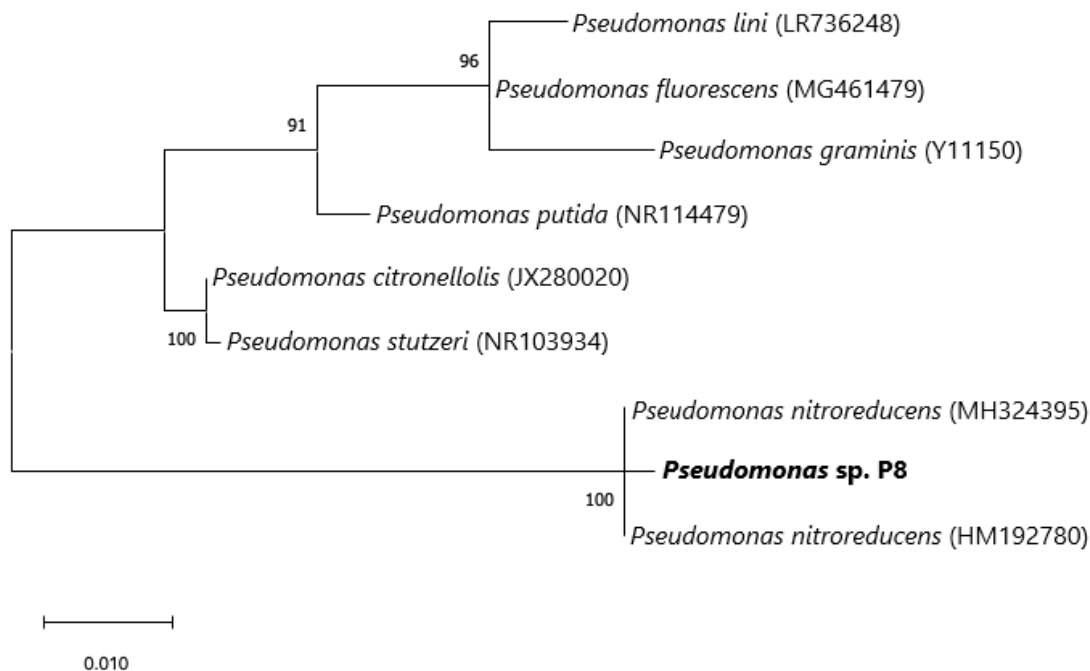


Figura 4. Árbol filogenético que muestra la interrelación de la cepa *Pseudomonas* sp. P8 con especies relacionadas de *Pseudomonas* relacionadas a partir de secuencias del gen rDNA 16S y de bibliografía de *Pseudomonas* promotoras de crecimiento vegetal. Los valores de bootstrap se expresan como un porcentaje de 1000 repeticiones y se dan en el punto de ramificación. La secuencia de barras muestra una divergencia de secuencia del 0,01%. El número de acceso de cada tipo de cepa se muestra entre paréntesis.

Pseudomonas nitroreducens ha sido estudiada y reportada por varios autores como un excelente degradador de pesticidas e hidrocarburos, y como productora de biosurfactantes, de un homopolímero de polihidroxibutirato y de teanina (Iizuka y Komagata, 1964, Abelian et al. 1993, Tachiki et al. 1998, Yao et al. 1999, Chen et al. 2006, Liu et al. 2010, Zhang et al. 2010, de Sousa y Bhosle, 2012, Onwosi y Odibo, 2012). Por ejemplo, la cepa *P. nitroreducens* AR-3, eliminó el 97% de Clorpirifós, un insecticida organofosforado cristalino, en 8 h, lo que la convirtió en el degradador más rápido entre las cepas de *Pseudomonas* evaluadas (Aswathi et al. 2019).

El único artículo en el que se reporta a esta bacteria como promotora de crecimiento vegetal, es el mencionado y descrito anteriormente realizado por Murcia y Cruz (2017).

CONCLUSIONES

Los resultados del presente estudio permitieron evidenciar que la cepa *Pseudomonas* sp. P8, no genera una mejora significativa en la germinación, ni en el crecimiento de plántulas de lulo (*Solanum quitoense* Lam.) bajo condiciones con y sin estrés hídrico.

Pseudomonas sp. P8 genera un mayor porcentaje de supervivencia en plántulas inoculadas bajo estrés hídrico, comparadas con las plántulas no inoculadas bajo el mismo régimen.

RECOMENDACIONES

Es necesario realizar más experimentos donde se analicen los efectos de la inoculación de otras cepas bacterianas en plantas del lulo (*Solanum quitoense* Lam) con o sin estrés hídrico, ya que los estudios sobre la planta son escasos en general, de igual forma, sería adecuado hacer un experimento más largo, o en otra etapa de crecimiento de planta más avanzado, ya que esto permitiría observar el efecto de la inoculación frente al estrés hídrico en periodos, por ejemplo, de cosecha, periodo importante para la economía campesina colombiana.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco inmensamente el apoyo, paciencia y guía de mi profesora y directora Lucía Cristina Lozano en este largo proceso de tesis, a mi familia y amigos por apoyarme siempre en todo y darme ánimos, a todos mis profesores de la Universidad de La Salle por sus enseñanzas, y al universo.

BIBLIOGRAFÍA

Citación basada en la revista Archives of Microbiology.

- Abelian VH, Okubo T, Shamtsian MM, et al (1993) A novel method for production of theanine by immobilized *Pseudomonas nitroreducens* cells. Biosci Biotechnol Biochem, 57:481-483.
- Agronet (2015) El cultivo del Lulo (*Solanum quitoense*) y los efectos del fenómeno del niño en la producción. Boletín mensual Insumos y factores asociados a la producción agropecuaria, 42.
- Almanza P, Velandia D, Tovar I (2016) Propiedades fisicoquímicas durante el crecimiento y desarrollo del lulo. Rev. Colomb. Cienc. Hortic. 10(2):223.
- Altschul SF, Madden TL, Schaffer AA, et al (1997) Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs. Nucleic Acids Res. 25(17):3389–3402.
- Álvarez D, Casanova L, Córdoba K, Osorio O (2016) Evaluación de poscosecha y calidad fisicoquímica de genotipos de lulo (*Solanum quitoense* Lam.) tolerantes a *Meloidogyne* sp. Vitae. 23(1):785-789.
- Alzate MY, Lima KM, Miras-Moreno B, et al (2021) Inoculation with plant growth-promoting bacteria alters the rhizosphere functioning of tomato plants. Appl Soil Ecol.

158:103784.

- Anjum SA, Wang LC, Farooq M, et al (2011) Brassinolide application improves the drought tolerance in maize through modulation of enzymatic antioxidants and leaf gas exchange. *J. Agron. Crop Sci.* 197:177-185.
- Aswathi A, Pandey A, Sukumaran RK (2019) Rapid degradation of the organophosphate pesticide – Chlorpyrifos by a novel strain of *Pseudomonas nitroreducens* AR-3. *Bioresour. Technol.* 292:122025.
- Backer R, Rokem JS, Ilangumaran G, et al (2018) Plant growth-promoting rhizobacteria: context, mechanisms of action, and roadmap to commercialization of biostimulants for sustainable agriculture. *Front. Plant Sci.* 9:1473.
- Badri D, Vivanco JM (2009) Regulation and function of root exudates. *Plant Cell Environ.* 32:666-681.
- Bais HP, Weir TL, Perry LG, et al (2006) The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57:233-266.
- Barazani O, Friedman J (1999) Is IAA the major root growth factor secreted from plant-growth-mediating bacteria?. *J. Chem. Ecol.* 25(10):2397-2406.
- Basu S, Ramegowda V, Kumar A, Pereira A (2016) Plant Adaptation to Drought Stress (Versión 1). *F1000Res.* 0.12688.
- Beneduzi A, Ambrosini A, Passaglia LMP (2012) Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): their potential as antagonists and biocontrol agents. *Genet. Mol. Biol.* 35:1044-1051.
- Benizri E, Baudoin E, Guckert A (2001) Root colonization by inoculated plant growth rhizobacteria. *Biocontrol Sci Technol.* 11:557-574.
- Bhat MA (2019) Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) for sustainable and eco-friendly agriculture. *Acta Sci Agric.* 3:23–25.
- Bordenstein SR, Theis KR (2015) Host biology in light of the microbiome: ten principles of holobionts and hologenomes. *PLoS Biol.* 13:e1002226.
- Bulgarelli D, Schlaeppi K, Spaepen S, et al (2013) Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 64(1):807-838.
- Buytaert W, Cuesta F, Tobón C (2011) Potential impacts of climate change on the environmental services of humid tropical alpine regions. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 10.1111.
- Canarini C, Kaiser A, Merchant A, et al (2019) Root exudation of primary metabolites: mechanisms and their roles in plant responses to environmental stimuli. *Front. Plant Sci.* 10:1-19.
- Cardona W, Bautista L, Flórez N., Fischer G (2016) Desarrollo de la biomasa y raíz en plantas de lulo (*Solanum quitoense* var. septentrionale) en respuesta al sombrío y anegamiento. *Rev. Colomb. Cienc. Hortic.* 10(1):53-65.
- Castro HC (2013) Selección in vitro de cultivos rizobianos que promueven la germinación de semillas de *Lactuca sativa* “lechuga”. Tesis de microbiología y parasitología. Universidad Nacional de Trujillo. Facultad de Ciencias Biológicas. Trujillo, Perú.
- Charania I, Li X (2020) Smart farming: Agriculture's shift from a labor intensive to technology native industry. *Internet of things*, Vol. 9.
- Chen HJ, Guo GL, Tseng DH, et al (2006) Growth factors, kinetics and biodegradation mechanism associated with *Pseudomonas nitroreducens* TX1 grown on octylphenol polyethoxylates. *J Environ Manage.* 80:279-286.
- Cominelli E, Conti L, Tonelli C, Galbiati M (2013) Challenges and perspectives to improve crop drought and salinity tolerance. *New Bioeth.* 30:355-361.

- Compant S, Clément C, Sessitsch A (2010) Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: Their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization. *Soil Biol Biochem.* 42:669–678.
- Coronel A (2013) Sequía: concepto e índices de monitoreo. Propuesta de un nuevo índice. *Revista Agromensajes*, 37(1):1-3.
- Corpoica (2003) Cartilla elaborada por los productores del Lulo, Grupo Comunagro. El cultivo del lulo bien manejado nos saca adelante. Vereda Morelia, Municipio de Salado blanco, Huila, Colombia.
- Costa SB, Raimondo E, Lami M, et al (2020) Inoculation of *Pseudomonas* mutant strains can improve growth of soybean and corn plants in soils under salt stress. *Rhizosphere.* 16:100255.
- Cowie B, Byrne M, Witkowski E, et al (2020) *Parthenium* avoids drought: Understanding the morphological and physiological responses of the invasive herb *Parthenium hysterophorus* to progressive water stress. *Env. Exp. Botany.* 171:103945.
- Dai A (2013) Increasing drought under global warming in observations and models. *Nat. Clim. Chang.* 3:52-58.
- De Souza RSC, Okura VK, Armanhi JSL, et al (2016) Unlocking the bacterial and fungal communities assemblages of sugarcane microbiome. *Sci. Rep.* 6:28774.
- Devi AR, Sharma GD, Majumdar PB, Pandey P (2018) A multispecies consortium of bacteria having plant growth promotion and antifungal activities, for the management of *Fusarium* wilt complex disease in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Biocatal Agric Biotechnol.* 16:614–624.
- Dubois M, Inzé D (2020) Plant growth under suboptimal water conditions: early responses and methods to study them. *J. Exp. Bot.* 71:1706-1722.
- Egamberdieva D, Teixeira da Silva JA (2015) Medicinal plants and PGPR: a new frontier for phytochemicals. *Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) and medicinal plants.* Springer, Berlin. 287–303.
- Ehmann A (1977) The Van Urk-Salkowski reagent-a sensitive and specific chromogenic reagent for silica gel thin-layer chromatographic detection and identification of indole derivatives. *J. Chromatogr. A.* 132:267-276.
- Eke MJ, Gomez R, Orozco AA, et al (2019) Bioactive products from plant-endophytic Gram-positive bacteria. *Front. Microbiol.* 10:463.
- Fahad S, Hussain S, Bano A, et al (2015) Potential role of phytohormones and plant growth-promoting rhizobacteria in abiotic stresses: consequences for changing environment. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 22:4907-4921.
- Fontagro (2017) Cosecha y Postcosecha, procesamiento Agroindustrial del lulo. Obtenido el 7 de Julio en <https://www.fontagro.org/wp-content/uploads/2017/02/Cosecha-y-Postcosecha-Procesamiento-Agroindustrial-del-Lulo.pdf>
- Fox JG, Yan LL, Dewhirst FE, et al (1995) *Helicobacter bilis* sp. nov., a novel *Helicobacter* species isolated from bile, livers, and intestines of aged, inbred mice. *J Clin Microbiol.* 33(2):445–454.
- Franco G, Bernal J, Giraldo MJ, Tamayo PJ (2002) El cultivo del lulo. Manual Técnico. Asohfrucol, Bogotá, Colombia.
- Fu Q, Liu C, Ding N, et al (2010) Ameliorative effects of inoculation with the plant growth-promoting rhizobacterium *Pseudomonas* sp. DW1 on growth of eggplant (*Solanum melongena* L.) seedlings under salt stress. *Agric Water Manag.* 97:1994–2000.
- Gallo Y, Toro LF, Jaramillo H, et al (2018) Identificación y caracterización molecular del

- genoma completo de tres virus en cultivos de lulo (*Solanum quitoense*) de Antioquia (Colombia). *Rev. Colomb. Cienc. Hortic.* 12(2):281-29.
- Gamalero E, Glick BR (2015) Bacterial modulation of plant ethylene levels. *Plant Physiol.* 169:13-22.
- Glick BR (2012) Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications. *Scientifica.* 963401.
- Golldack D, Li C, Mohan H, Probst N (2014) Tolerance to drought and salt stress in plants: unraveling the signaling networks. *Front. Plant Sci.* 10:3389.
- Haichar FZ, Marol C, Berge O, et al (2008) Plant host habitat and root exudates shape soil bacterial community structure. *ISME J.* 2:1221-1230.
- Hallmann J, Quadt A, Mahaffee WF, Klopper JW (1997) Bacterial endophytes in agricultural crops. *Can. J. Microbiol.* 43(10):895-914.
- Hardoim PR, Van Overbeek LS, Berg G, et al (2015) The hidden world within plants: ecological and evolutionary considerations for defining functioning of microbial endophytes. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 79:293-320.
- Hardoim PR, Van Overbeek LS, Van Elsas, JD (2008) Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth. *Trends Microbiol.* 16:463–471.
- Hernández A, Rives N, Caballero A, et al (2004) Caracterización de rizobacterias asociadas al cultivo del maíz en la producción de metabolitos del tipo AIA, sideróforos y ácido salicílico. *Rev. Col. Biotec.* 6(1):6-13.
- Iizuka H, Komagata K (1964) Microbiological studies on petroleum and natural gas. I. Determination of hydrocarbon utilizing bacteria. *J Gen Appl Microbiol.* 10:207-221.
- Islam F, Yasmeen T, Ali S, et al (2015). Priming-induced antioxidative responses in two wheat cultivars under saline stress. *Acta Physiol Plant.* 37(8):1–12.
- Jiménez JA, Novinscak A, Fillion M (2019) *Pseudomonas fluorescens* LBUM677 differentially increases plant biomass, total oil content and lipid composition in three oilseed crops. *J. Appl. Microbiol.* 128(4):1119-1127.
- Kim YC, Leveau J, McSpadden-Gardener BB, et al (2011) The multifactorial basis for plant health promotion by plant-associated bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 77(5):1548-1555.
- Kimura M (1980) A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J. Mol. Evol.* 16:111-120.
- Korejo F, Ali SA, Humayun F, et al (2019) Management of root rotting fungi and root knot nematode with endophytic fluorescent *Pseudomonas* associated with *Salvadora* species. *Pak. J. Bot.* 51:1507-1516.
- Kumar S, Sachdeva S, Bhat KV, Vats S (2018) Plant responses to drought stress: physiological, biochemical and molecular basis. *Biotic and Abiotic Stress Tolerance in Plants*, Springer, Singapore. 1-25.
- Lami MJ, Adler C, Caram-Di Santo MC, et al (2020) *Pseudomonas stutzeri* MJL19, a rhizosphere-colonizing bacterium that promotes plant growth under saline stress. *J. Appl. Microbiol.* 129 (5):1321-1336.
- Lawlor DW (2012) Genetic engineering to improve plant performance under drought: physiological evaluation of achievements, limitations, and possibilities. *J. Exp. Bot.* 64 (1):83-108.
- Liffourrena AS, Lucchesi GI (2018) Alginate-perlite encapsulated *Pseudomonas putida* A (ATCC 12633) cells: preparation, characterization and potential use as plant inoculants. *J. Biotechnol.* 278:28-33.

- Liu B, Li P, Zhang CL, et al (2010) Theanine synthesized by immobilizing *Pseudomonas nitroreducens* LY in nanofibrous membranes. *Process Biochem*, 45:1330-1333.
- Lobo AM, et al (1983) El cultivo de lulo o naranjilla (*Solanum quitoense* Lam.). En: ICA-INFORMA. Vol.XVII. N° 1. P. 10-21.
- Lozano LC, Dussán J (2013) Metal tolerance and larvicidal activity of *Lysinibacillus sphaericus*. *World J Microbiol Biotechnol*. 29:1383–1389.
- Lozano PA, Sarmiento F, Mejía LM., Álvarez F, Melgarejo LM (2021) Physiological, biochemical and transcriptional responses of *Passiflora edulis* Sims f. *edulis* under progressive drought stress. *Sci. Hortic*. 275:109655.
- Lugtenberg BJJ, Kamilova F (2009) Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annu. Rev. Microbiol*. 63:541-556.
- Lugtenberg BJJ, Dekkers L, Bloemberg GV (2001) Molecular determinants of rhizosphere colonization by *Pseudomonas*. *Annu. Rev. Phytopathol*. 39:461-490.
- Ma Y, Rajkumar M, Zhang C, Freitas H (2016a) Inoculation of *Brassica oxyrrhina* with plant growth promoting bacteria for the improvement of heavy metal phytoremediation under drought conditions. *J. Hazard. Mater*. 320:36–44.
- Ma Y, Rajkumar M, Zhang C, Freitas H (2016b) The beneficial role of bacterial endophytes in heavy metal phytoremediation. *J. Environ. Manage*. 174:14–25.
- Maguire J (1962) Speed of germination-aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigour. *Crop Sci*. 2:176-177
- Mahmood A, Kataoka R. (2020) Metabolite profiling reveals a complex response of plants to application of plant growth-promoting endophytic bacteria. *Microbiol. Res*. 234.
- McCann SE, Huang B (2008) Evaluation of drought tolerance and avoidance traits for six creeping bentgrass cultivars. *HortScience*, 43 (2):519-524.
- Middleton H, Yergeau É, Monard C, et al (2021) Rhizospheric Plant–Microbe Interactions: miRNAs as a Key Mediator. *Trends Plant Sci*. 26:132–141.
- Mohite B (2013) Isolation and characterization of indole acetic acid (IAA) producing bacteria from rhizospheric soil and its effect on plant growth. *J Soil sci. Plant nutr*. 13(3):638-649.
- Moin S, Abid S, Ali K, et al (2020) Managing the root rot disease of sunflower with endophytic fluorescent *Pseudomonas* associated with healthy plants. *Crop Protection*. 130:105066.
- Montenegro LG (1954) Los dorados frutos de la naranjilla. *El Agro (Ecuador)*. 1(4):13-16.
- Morales J, López F, Pérez J, et al (2002) Evaluación agronómica del cultivo del lulo (*Solanum quitoense* Lam.) en la región central cafetera de Colombia. pp. 319-325. En: Memorias IV Seminario Nacional de Frutales de Clima Frío Moderado. Corpoica, Universidad Pontificia Bolivariana, Medellín, Colombia.
- Morales LR, Orozco MC, Loeza PD, et al (2021) Plant growth-promoting bacterial endophytes as biocontrol agents of pre and post-harvest diseases: Fundamentals, methods of application and future perspectives. *Microbiol. Res*. 126612.
- Múnera G (2002) Nemátodos asociados con el cultivo del lulo. pp. 135-141. En: Memorias IV Seminario Nacional de Frutales de Clima Frío Moderado. Corpoica, Universidad Pontificia Bolivariana, Medellín, Colombia.
- Muñoz B, Rodríguez C, Bermúdez C (2013) Análisis de competitividad del sistema de producción de lulo (*Solanum quitoense* Lam.) en tres municipios de Nariño. *Rev. Colomb. Cienc. Hortic*. 7(2):173-185.
- Muñoz VA, Lopez MF, Casaretto JA, Gomez A (2015) Water stress responses of tomato

- mutants impaired in hormone biosynthesis reveal abscisic acid, jasmonic acid and salicylic acid interactions. *Front. Plant Sci.* 6:997.
- Murcia A, Cruz SF (2017) Efecto de la inoculación de bacterias promotoras del crecimiento vegetal en Maracuyá y Badea cultivadas en condiciones de estrés hídrico (Tesis de pregrado, Universidad de La Salle). *Ciencia Unisalle – Universidad de La Salle.* <https://ciencia.lasalle.edu.co/biologia/14>
- Ochoa LM, Balaguera HE, Ardila G, et al (2016) Crecimiento y desarrollo del fruto de lulo (*Solanum quitoense* Lam.) en el municipio de San Antonio del Tequendama (Colombia). *Corpoica Cienc. y Tecnol. Agropecu.* 17(3):347-359.
- Onwosi CO, Odibo FJC (1980) Effects of carbon and nitrogen sources on rhamnolipid biosurfactant production by *Pseudomonas nitroreducens* isolated from soil. *World J Microbiol Biotechnol*, 28:937-942.
- Orozco MC, Glick BR, Santoyo G (2020) ACC deaminase in plant growth-promoting bacteria (PGPB): an efficient mechanism to counter salt stress in crops. *Microbiol. Res.* 235:126439.
- Peleg Z, Blumwald E (2011) Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 14:290-295.
- Peleg Z, Reguera M, Tumimbang E, et al (2011) Cytokinin-mediated source/sink modifications improve drought tolerance and increase grain yield in rice under water-stress. *Plant Biotech. J.* 9:747-758
- Płociniczak T, Pacwa-Płociniczak M, Kwaśniewski M, et al (2020) Response of rhizospheric and endophytic bacterial communities of white mustard (*Sinapis alba*) to bioaugmentation of soil with the *Pseudomonas* sp. H15 strain. *Ecotoxicol Environ Saf.* 194.
- Podile AR, Kishore GK (2007) Plant growth-promoting rhizobacteria. S.S. Gnanamanickam (Ed.), *Plant-Associated Bacteria*, Springer, Dordrecht.
- Rahimzadeh S, Pirzad A (2019) *Pseudomonas* and mycorrhizal fungi co-inoculation alter seed quality of flax under various water supply conditions. *Ind Crops Prod.* 129:518–524.
- Rahman A, Sultana V, Ara J, Ehteshamul-Haque S (2016) Induction of systemic resistance in cotton by the neem cake and *Pseudomonas aeruginosa* under salinity stress and *Macrophomina phaseolina* infection. *Pak. J. Bot.* 48:1681-1689.
- Raja V, Majeed U, Kang H, et al (2017) Abiotic stress: interplay between ROS, hormones and MAPKs. *Environ. Exp. Bot.* 137:142-157.
- Ramamoorthy V, Viswanathan R, Raguchander T, et al (2001) Induction of systemic resistance by plant growth promoting rhizobacteria in crop plants against pest and diseases. *Crop Protect.* 20:1-11.
- Ramírez F, Kallarackal J, Davenport T (2018) Lulo (*Solanum quitoense* Lam.) reproductive physiology: A review. *Scient. Horticult.* 238(19):163-176.
- Reidmiller DR, Avery CW, Easterling DR, et al (Eds.) (2018) USGCRP Impacts, risks, and adaptation in the united states: fourth national climate assessment, volume ii. U.S. Global Change Research Program. p 1515.
- Rojas O (2020) Agricultural extreme drought assessment at global level using the FAO-Agricultural Stress Index System (ASIS). *Weather Clim. Extrem.* 27:100184.
- Rueda AF, Calvo LV, Isaza JA (2010) Transformación y comercialización del Lulo en el departamento de Risaralda (Tesis de pregrado, Universidad Católica popular de Risaralda). Repositorio institucional - Universidad Católica popular de Risaralda.

- <https://repositorio.ucp.edu.co/bitstream/10785/1417/4/CDMAE46.pdf>
- Ryan RP, Germaine K, Franks A, et al (2008) Bacterial endophytes: recent developments and applications. *FEMS Microbiol. Lett.* 278(1):1-9.
- Santoyo G, Moreno G, Orozco M, Glick B (2016) Plant growth-promoting bacterial endophytes. *Microbiol. Res.* 183:92-99.
- Sarabi V, Arjmand-Ghajur E (2021) Exogenous plant growth regulators/plant growth promoting bacteria roles in mitigating water-deficit stress on chicory (*Cichorium pumilum* Jacq.) at a physiological level. *Agric. Water Manag.* 245:106439.
- Sarwar M, Kremer RJ (1995) Enhanced suppression of plant growth through production of L-tryptophan-derived compounds by deleterious rhizobacteria. *Plant Soil.* 172:261-269
- Shafique HA, Sultana V, Ehteshamul-Haque S, Athar M (2016) Management of soil-borne diseases of organic vegetables. *J. Plant Prot. Res.* 56 (3).
- Shanker AK, Maheswari M, Yadav SK, et al (2014) Drought stress responses in crops. *Funct. Integr. Genomics.* 10.1007.
- Sharma R, Singh D, Sing R (2009) Biological control of postharvest diseases of fruits and vegetables by microbial antagonists: a review. *Biol. Control.* 50:205–221.
- Siddiqui IA, Ehteshamul-Haque S (2001) Suppression of the root rot-root knot disease complex by *Pseudomonas aeruginosa* in tomato: the influence of inoculum density, nematode population, moisture and other plant associated bacteria. *Plant Soil.* 237:81-89.
- Siddiqui IA, Qureshi SA, Sultana V, et al (2000) Biological control of root rot-root knot disease complex of tomato. *Plant Soil.* 227:163-169.
- Solanki MK, Yandigeri M, Kumar S, Singh RK, Srivastava AK (2019) Co-inoculation of different antagonists can enhance the biocontrol activity against *Rhizoctonia solani* in tomato. *Antonie van Leeuwenhoek.* 112:1-12.
- Soler J, Gilchrist E, Pérez J (2012) Evaluación de microorganismos con potencial de promoción de crecimiento vegetal y biocontrol de *Spongospora subterranea*. *Rev Colomb Biotecnol.* 14:157-170
- Sousa de T, Bhosle S (2012) Isolation and characterization of a lipopeptide bioemulsifier produced by *Pseudomonas nitroreducens* TSB.MJ10 isolated from a mangrove ecosystem. *Bioresour Technol.* 123:256-262.
- Sturz AV, Christie BR, Nowak J (2000) Bacterial endophytes: potential role in developing sustainable systems of crop production. *Crit. Rev. Plant Sci.* 19:1–30.
- Su WH, Wu YY, Wen XY, et al (2016) Different mechanism of photosynthetic response to drought stress in tomato and violet oryctophragmus. *Photosynthetica*, 54:226-233.
- Sultana GN, Baloch J, Ara S, et al (2011) Seaweeds as alternative to chemical pesticides for the management of root diseases of sunflower and tomato. *J. Appl. Bot. Food Qual.* 84:162-168.
- Tachiki T, Yamada T, Mizuno K, et al (1998) γ -Glutamyl transfer reactions by glutaminase from *Pseudomonas nitroreducens* IFO 12694 and their application for the syntheses of theanine and γ -glutamylmethylamide. *Biosci Biotechnol Biochem.* 62:1279-1283.
- Tiwari S, Lata C, Chauhan PS, et al (2016) *Pseudomonas putida* attunes morphophysiological: biochemical and molecular responses in *Cicer arietinum* L. during drought stress and recovery. *Plant Physiol. Biochem.* 99:108–117.
- Touchette BW, Iannacone LR, Turner GE, Frank AR (2007) Drought tolerance versus drought avoidance: a comparison of plant-water relations in herbaceous wetland plants subjected to water withdrawal and repletion. *Wetlands.* 27(3):656-667.

- Ullah A, Nisar M, Ali H, et al (2019) Drought tolerance improvement in plants: an endophytic bacterial approach. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 103:7385-7397.
- Uren NC (2007) Types, amounts, and possible functions of compounds released into the rhizosphere by soil-grown plants. Pinton R, Varanini Z, Nannipieri P (Eds.), *The Rhizosphere: Biochemistry and Organic Substances at the Soil-Plant Interface*, CRC Press, New York. 1-22.
- Valiente ÓM (2001) Sequía: definiciones, tipologías y métodos de cuantificación. *Investigaciones geográficas.* 26:59-80.
- Vandenkoornhuyse P, et al (2015) The importance of the microbiome of the plant holobiont. *New Phytol.* 206:1196–1206.
- Verslues PE, Bhaskara GB, Kesari R, Kumar MN (2014) Drought tolerance mechanisms and their molecular basis. M.A. Jenks, P.M. Hasegawa (Eds.), *Plant Abiotic Stress* (2nd edition), John Wiley & Sons Inc, Oxford, U.K.
- Villarreal MF, Villa ED, Cira LA, et al (2018) The genus *Bacillus* as a biological control agent and its implications in the agricultural biosecurity. *Mex. J. Phytopathol.* 36:95–130.
- Vives V, Ollas de C, Gómez A, Pérez RM (2020) Root exudates: from plant to rhizosphere and beyond. *Plant Cell Rep.* 39:3-17.
- Wang Z, Zhang TQ, Tan CS, et al (2021) Modeling impacts of climate change on crop yield and phosphorus loss in a subsurface drained field of Lake Erie region, Canada. *Agric. Syst.* 190:103110.
- Weller DM, Raaijmakers JM, Gardener BBM, Thomashow LS (2002) Microbial population responsible for specific soil suppressiveness to plant pathogens. *Annu. Rev. Phytopathol.* 40:309-348.
- Weyens N, Van der Lelie D, Taghavi S, Vangronsveld J (2009) Phytoremediation: plant–endophyte partnerships take the challenge. *Curr. Opin. Biotechnol.* 20:248-254.
- Wilhite D, Glantz M (1985) Understanding the drought phenomenon: The role of definitions. *Water Int.*,10:111–120.
- Witcombe JR, Hollington PA, Howarth CJ, et al (2008) Breeding for abiotic stresses for sustainable agriculture. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 363:703-716.
- Ximénez-Embún MG, Ortego F, Castañera P (2015) Drought-stressed tomato plants trigger bottom-up effects on the invasive. *Tetranychus evansi*. *PLoS One.* 11 (1).
- Yang R, Liu P, Ye W (2017) Illumina-based analysis of endophytic bacterial diversity of tree peony (*Paeonia* Sect. *Moutan*) roots and leaves. *Braz. J. Microbiol.* 48:695–705.
- Yao J, Zhang G, Wu Q, et al (1999) Production of polyhydroxyalkanoates by *Pseudomonas nitroreducens*. *Antonie van Leeuwenhoek.* 75:345-349.
- Zhalnina K, Louie KB, Z. Hao Z, et al (2018) Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly. *Nat. Microbiol.* 1–11.
- Zhang H, Wan H, Song L, et al (2010) Development of an autofluorescent *Pseudomonas nitroreducens* with dehydrochlorinase activity for efficient mineralization of γ -hexachlorocyclohexane (γ -HCH). *J Biotechnol.* 146:114-119.