Las colecciones microbianas y su potencial contribución a la seguridad alimentaria actual y futura

V. Valenzuela-Ruiz[1+], M. Ayala-Zepeda[1+], G. Luis Arellano-Wattenbarger[1], F. I. Parra-Cota[2], J. García-Pereyra[3], G. N. Aviña-Martínez[3] y S. de los Santos-Villalobos[4*]

[1]*Instituto Tecnológico de Sonora, 5 de febrero 818 sur, 85000, Cd. Obregón, Sonora, México.*
[2]*Campo Experimental Norman E. Borlaug, INIFAP, Norman E. Borlaug Km. 12, C.P.85000, Ciudad Obregón, Sonora, México*
[3]*Instituto Tecnológico del Valle del Guadiana, Carretera Durango - México km. 22.5, C.P. 34371, Ejido Villa Montemorelos, Durango.*
[4]*CONACYT-Instituto Tecnológico de Sonora, 5 de febrero 818 sur, 85000, Cd. Obregón, Sonora, México.*

Microbial culture collections and their potential contribution to current and future food security.

Abstract

A great number of interactions between living organisms take place in soil. Among them, microbial communities play an important role in nutrient cycling, their availability and subsequent assimilation by vegetation, and consequently, in the maintenance of soil fertility, and also take part in the provision of numerous ecosystem services by this resource. Such is the case of plant growth promoting microorganisms (PGPM) that, through specific mechanisms, are able to regulate plant growth, to improve plant nutrition, to control pathogens and to provide tolerant characteristics to abiotic and biotic stress. Global food demand of the growing population and the current negative impacts of agriculture on soil make it imperative to develop more sustainable agricultural practices that guarantee food security at affordable costs, obtaining better yields, lower environmental impacts and high nutritional products. One of these alternatives is the use of agro-biotechnological potential PGPM from microbial culture collections, after their metabolic and molecular characterization, and in vitro and field validation, for the development of microbial inoculants. It is necessary to continue increasing the scientific and technological bases that allow us to improve the understanding of microbial interactions and, at the same time, the production of viable and effective bioproducts.

Key words: microbial inoculants, culture collections, plant growth promoting bacteria, PGPB, agriculture

Resumen

En el suelo tienen lugar gran cantidad de interacciones entre seres vivos, entre ellos las comunidades microbianas tienen un papel importante en el ciclaje de nutrientes, su disponibilidad y posterior asimilación por la vegetación y, en consecuencia, en el mantenimiento de la fertilidad de este recurso. Además, participan en la provisión de numerosos servicios ecosistémicos por parte del mismo. Tal es el caso de los Microorganismos Promotores del Crecimiento Vegetal (MPCV) que, mediante mecanismos específicos, son capaces de regular el crecimiento vegetal, ayudar a mejorar la nutrición de la planta, controlar patógenos y brindar características de tolerancia a estrés abiótico y biótico. La demanda de alimento de la creciente población y los impactos negativos actuales de la agricultura en el suelo hacen imperativo el desarrollo de

*Autores de correspondencia
Email: sergio.delossantos@itson.edu.mx
+ Autores que trabajaron de manera equitativa
http://doi.org/10.33154/rlrn.2018.01.004
ISSN 2594-0384 (Electrónica)

prácticas agrícolas sustentables que garanticen la seguridad alimentaria a costos accesibles, obteniendo mejores rendimientos, menores impactos ambientales y productos de alta calidad nutricional. Una de estas alternativas es la utilización de MPCV obtenidas a partir de colecciones microbianas, previa caracterización metabólica y molecular, y validación in vitro y en campo, para el desarrollo de inoculantes microbianos que permitan hacer uso del potencial agro-biotecnológico de estos microorganismos edáficos benéficos, por lo que es necesario continuar incrementando las bases científicas y tecnológicas que permitan mejorar el entendimiento de las interacciones microbianas y, a su vez, la producción de bioproductos viables y efectivos.

Palabras claves: inoculantes microbianos, colecciones microbianas, bacterias promotoras de crecimiento vegetal, BPCV, agricultura.

El suelo y sus funciones

El suelo es un sistema vivo y complejo conformado de materiales parentales (rocas y minerales originarios), y un reservorio biológico del planeta. En este se llevan a cabo gran parte del ciclo de los elementos químicos y la transformación de la materia (Pedraza *et al*., 2010; Porta *et al.,* 2014). Además, su fertilidad resulta de diversas interacciones a lo largo del tiempo, el clima, la topografía y actividades antropogénicas, lo cual impacta la interacción entre una gran diversidad de seres vivos que habitan en él, entre ellos, flora y fauna (macro y micro), incluyendo a las comunidades microbianas.

La gran diversidad de microorganismos edáficos brinda diversos servicios ecosistémicos, tales como: i) sostenibilidad social y ecológica; ii) adaptación y mitigación del cambio climático; iii) desintoxicación de sustancias químicas nocivas; iv) mejora de la capacidad del suelo para responder a las perturbaciones; v) recurso biotecnológico; vi) además de desarrollar un papel vital en el ciclaje, disponibilidad, y la asimilación de nutrientes; vii) aumentar los rendimientos en la producción de alimentos, y viii) actuar como agentes de biocontrol (supresión de organismos indeseables) (Compant *et a*l., 2005; Hayat *et al*., 2010; Van Der Heijden *et al*., 2008; Griffiths y Philippot, 2013). Así, estas comunidades microbianas representan un componente importante involucrado en el mantenimiento de la fertilidad del suelo. Dicha diversidad incluye más de 10^5 por gramo de suelo (Dohrmann *et al*., 2013), las cuales son responsables de llevar a cabo entre 80-90% de los procesos observados en el suelo (Nannipieri *et al*., 2003).

Sin embargo, el suelo modifica las características químicas, físicas y biológicas del mismo, condicionando así la estructura de las comunidades microbianas que lo habitan (Frene *et al.,* 2018), lo que lo hace particularmente vulnerable a las actividades antropogénicas, como las técnicas de agricultura tradicional y el uso excesivo de agroquímicos empleados actualmente para alimentar a la creciente población, que se proyecta aumente a 9,000 millones de personas para el año 2050 (Naciones Unidas, 2015; Godfray *et al*., 2010), lo que incrementará la demanda de alimento entre 70-100% según las proyecciones (World Bank, 2008; FAO, 2016). En este contexto, es neceraria la generación de alternativas para el aprovechamiento sostenible del recurso suelo, donde una de ellas es la utilización de las comunidades microbianas, *i.e*. los Microrganismos Promotores del Crecimiento Vegetal (MPCV), a través de la generación de inoculantes microbianos - productos a base de microorganismos que, aplicados a los cultivos agrícolas, potencian el crecimiento vegetal y aumentan o mantienen su rendimiento, con una dosis reducida o sin fertilización química (INIFAP, 2008). Esto con la finalidad de satisfacer las necesidades alimentarias actuales y futuras, y previniendo a su vez la degradación y pérdida del suelo (Foley, 2011).

Los MPCV destacan por su capacidad de regular el crecimiento vegetativo, generar tolerancia al estrés abiótico y biótico en la planta, facilitar la nutrición vegetal y antagonizar fitopatógenos en plantas hospedadoras (Dohrmann *et al*., 2013; Grover *et al*.,2011) mediante la producción de fitohormonas, solubilización de fosfatos, producción de ACC-deaminasa, producción de sideróforos, enzimas líticas, fijación biológica de nitrógeno, biosíntesis

de lipopéptidos y producción de antibióticos (Barra *et al*., 2015; Berendsen, 2012; Mahmood *et al*., 2014; Sarma, *et al*., 2015; Trabelsi y Mhamdi, 2013). Sin embargo, aun cuando dichos microorganismos se encuentran ampliamente distribuidos en el suelo (Terry *et al.*, 2005), sus poblaciones son bajas (entre 10^3-10^4 células por gramo de suelo) para inducir los efectos benéficos deseado sobre las plantas. Así, el incremento o bioaumentación de la población de éstos (10^6-10^8 células por gramo de suelo) mediante la aplicación de inoculantes microbianos, representa una alternativa promisoria para potenciar su impacto en el cultivo de interés (Dibut y Martínez, 2006), prevenir la erosión del suelo, y prolongar su periodo de fertilidad.

El papel de los inoculantes microbianos y sus mecanismos de acción en la agricultura

Durante las últimas décadas una de las estrategias enfocadas en la sustitución parcial o total de los insumos agrícolas sintéticos ha sido la aplicación de inoculantes microbianos formulados a partir de bacterias promotoras del crecimiento vegetal (BPCV), entre ellas destacan las de los géneros: *Azospirillum*, *Rhizobium*, *Azotobacter*, *Pseudomonas* y *Bacillus*, entre otros, que presentan diversas capacidades metabólicas de interés, a través de distintos mecanismos de acción, los cuales se describen a continuación.

Los mecanismos de promoción del crecimiento vegetal pueden clasificarse mediante dos vías: i) directa, donde interviene la producción o regulación de fitohormonas, así como la capacidad de solubilizar o mineralizar nutrientes como el nitrógeno o el fósforo, o ii) indirecta, que ocurre cuando disminuye o previene el efecto de los patógenos con la producción de antibióticos y sideróforos (Ahmad *et al.,* 2008) (Figura 1).

Por ejemplo, la producción de hormonas es un mecanismo ampliamente distribuido en bacterias asociadas a las plantas (Costacurta y Vanderleyden, 1995). La fitohormona más estudiada es el ácido indolacético (AIA), así diversos estudios para conocer su biosíntesis se han descrito en bacterias del género *Azospirillum* (Aguilar *et al.,* 2008). El AIA induce el alargamiento y la división celular, lo cual se observa en un mayor crecimiento de las raíces de las plantas y con ello es posible una mayor superficie de absorción de nutrientes (Patten y Glick, 2002). La giberelina es otra fitohormona capaz de ser sintetizada por plantas, hongos y bacterias, que en concentración suficiente promueve la elongación, división celular y es parte importante

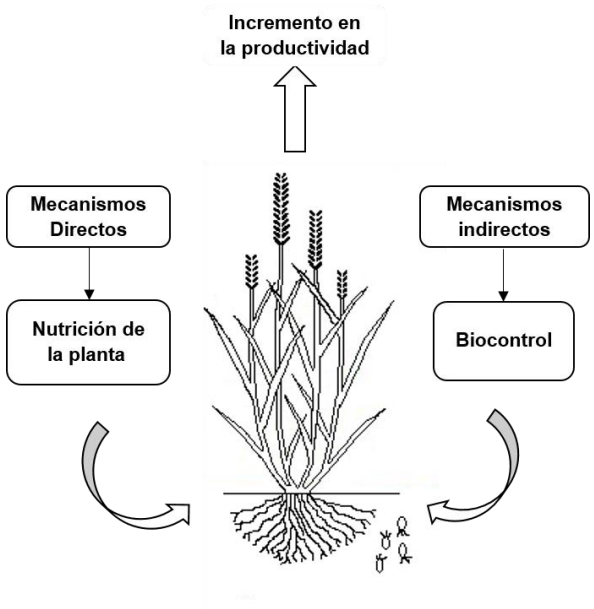


Figura 1. Mecanismos de promoción de crecimiento vegetal por microorganismos.

en la germinación (Méndez, Mercado y Pineda, 2014). El potencial de este tipo de mecanismos es la capacidad de realizar el fenómeno de fitoestimulación con compuestos que influyen al provocar cambios fisiológicos y morfológicos en la planta, directamente en el crecimiento y la formación de raíces, siendo estos cambios proporcionales al rendimiento agrícola del cultivo (Rives, Acebo y Hernández, 2007).

Las plantas están sujetas a cambios bióticos y abióticos que afectan su crecimiento (Lynch y Brown, 1997), *i.e.* los cambios en las condiciones de crecimiento como el clima, el agua disponible, la cantidad de radiación solar o el ataque de patógenos, plagas o animales. Estos cambios generan estrés en las plantas, desencadenando efectos de respuesta de defensa que son mediados por el etileno. Algunas BPCV son capaces de secretar una enzima denominada 1-aminociclopropano-1-carboxilato desaminasa (ACC desaminasa) la cual es capaz de reducir los niveles de etileno producido por las plantas (Bal *et al.,* 2013; Glick *et al.,* 2007; Saleem *et al.,* 2007). El mecanismo de la ACC desaminasa consiste en el rompimiento del precursor del etileno, el ACC, lo cual libera amonio que puede ser usado por las plantas como fuente de nitrógeno y con ello evita la síntesis de etileno (Vivanco *et al.,* 2016).

Por otra parte, el fósforo es un elemento fundamental para el metabolismo de las plantas que se encuentra de manera abundante en el suelo, pero en muy pocas cantidades biodisponible para las plantas (Castagno *et al*., 2011). Algunas BPCV solubilizan fósforo a partir de la excreción de enzimas como fosfatasas, C-P liasas y fitasas (Castagno *et al.,* 2011; Molina-Romero *et al.,* 2015). Otra forma de solubilizar el fósforo es mediante la liberación de ácidos orgánicos; de esta manera, las bacterias podrían ser capaces de hacerlo biodisponible para las plantas (Vyas y Gulati, 2009). Otro elemento fundamental en el metabolismo de las plantas es el nitrógeno el cual no puede ser asimilado directamente, aquí es donde MPCV juegan un papel importante los cuales son capaces de fijar el nitrógeno atmosférico N_2 mediante la fijación biológica de nitrógeno o bien mediante procesos enzimáticos, el nitrógeno no disponible en el suelo para la planta convertirlo en amonio y nitratos, manteniéndolo disponible para la absorción mediante las raíces de la planta (Méndez, Mercado y Pineda, 2014).

Los sideróforos son moléculas secretadas en condiciones de deficiencia de hierro para secuestrarlo de su entorno. Estos compuestos son sintetizados por bacterias, principalmente Gram negativas, hongos, levaduras y algunas plantas (fitosideróforos), particularmente gramíneas como agentes quelantes específicos de Fe^{3+} (Molina-Romero *et al.,* 2015). Estas moléculas poseen la característica de tener una elevada constante de disociación de hierro (*Ka* desde 10^{23} a 10^{52}). Es precisamente a través de la síntesis de sideróforos que algunas bacterias presentes en el suelo influyen de manera positiva en el crecimiento de las plantas y control de enfermedades (Gamalero y Glick, 2011). Otra manera de controlar enfermedades en la planta es la inducción de resistencia sistémica a patógenos algunos MPCV tienen la capacidad de activar los sistemas de defensa de la planta mediante lipopétidos y compuestos volátiles, este sistema de resistencia protege a la planta de la posible infección de hongos, bacterias y virus(Rojas-Solís, Contreras-Pérez y Santoyo, 2013).

Así, las BPCV se caracterizan por su capacidad de solubilizar minerales y nutrimentos (Luna Martínez *et al.,* 2013), por la producción de sustancias reguladoras de crecimiento (Dobbelaere *et al.,* 2003) e incrementar el volumen de la raíz (Jha y Saraf, 2015), la inducción de resistencia sistémica a patógenos, la inhibición del crecimiento de organismos patógenos del suelo y la secreción de sideróforos (Aguado *et al*., 2012).

A través de los mecanismos mencionados, las BPCV son capaces de proveer beneficios a las plantas, por lo que su aplicación representa un paso para una agricultura sustentable y un avance hacia la seguridad alimentaria, revirtiendo así mismo el impacto antropogénico negativo ocasionado por el sector agrícola sobre los suelos y mitigando las afectaciones causadas sobre la fertilidad de estos recursos.

Las colecciones microbianas y su importancia en la seguridad alimentaria

Se estima que existen aproximadamente 30,000 especies de bacterias y 1’500,000 de hongos, de las cuales sólo se han identificado 8% y 1%, respectivamente (Barea, 1998). Avances científicos y tecnológicos han permitido el continuo descubrimiento de nuevas especies microbianas, generando así la necesidad de preservarlas para su

posterior investigación, conservación, y evaluación del aprovechamiento potencial agro-biotecnológico para garantizar la seguridad alimentaria (de los Santos Villalobos *et al.*, 2018). Las colecciones microbianas juegan un papel importante en la conservación y uso sustentable del recurso microbiano, proporcionando material biológico auténticamente puro y estable; útiles para llevar a cabo investigación y enseñanza, facilitando el acceso a cepas de referencia y reactivos para el control de calidad (Sharman y Shouche, 2014).

En México se mantienen alrededor de 9,078 cultivos microbianos en 18 colecciones, lo que representa únicamente el 0.4% del total de microorganismos resguardados a nivel mundial (WFCC, 2014; de los Santos Villalobos *et al.*, 2018). Estos microrganismos representan potenciales consorcios que podrían aprovecharse para la elaboración de inoculantes microbianos, con beneficios prometedores para una agricultura más sustentable.

La producción de inoculantes microbianos es un proceso complejo (Figura 2), desde su elaboración hasta su aplicación, donde se enfrentan retos, como la viabilidad ecológica en el suelo, la integración de los MPCV y la aptitud de los microorganismos para llevar a cabo los mecanismos de promoción esperados bajo las condiciones *in situ*. En ese sentido, el desarrollo de vehículos o excipientes mejorados que puedan consistentemente proveer mayores concentraciones de microorganismos bajo condiciones de campo, y extender la vida de anaquel de los mismos representa otro reto adicional (Nehra y Choudhary, 2015). El tipo de acarreadores utilizados define la forma física del inoculante microbiano; así, los inoculantes secos pueden ser producidos usando diferentes materiales del suelo *(i.e*. turba, carbón, arcillas, suelo inorgánico), materiales orgánicos (*i.e.* composta, harina de soya, salvado de trigo, aserrín), o inertes (*i.e.* vermiculita, perlita, bentonita, silicatos); mientras que los inoculantes líquidos pueden estar basados en medios de cultivo, aceites minerales u orgánicos, y suspensiones 'oil-in-water' (Smith, 1993, citado por Malusá *et al.*, 2012).

Los efectos sinérgicos y/o antagonistas de los inoculantes microbianos dentro de la rizosfera vegetal son una serie de interacciones complejas, combinados con la microflora nativa y los factores de estrés abiótico. Un mejor entendimiento de las interacciones entre los MPCV y su modo de acción permitirá un desarrollo más eficiente de los inoculantes microbianos (Owen *et al.*, 2014).

De acuerdo con Barea (2015), para una aplicación exitosa de los inoculantes microbianos en la agricultura es necesario: i) incrementar las bases científicas y tecnológicas de la producción y aplicación del inóculo; ii) generar normas específicas para cada tipo de inoculante y su aplicación, ya sea en las semillas, en el suelo o en la planta; iii) establecer protocolos de control; iv) minimizar la variabilidad de los resultados en campo y, v) aumentar el conocimiento y diseminación a través de la explicación de sus

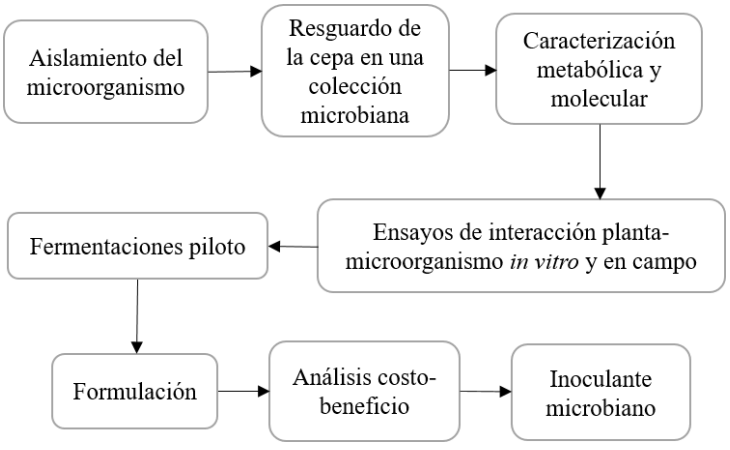


Figura 2. Estrategia generalizada para la elaboración de un inoculante microbiano.

ventajas y limitantes, así como los beneficios para la sociedad. Sin embargo, una vez que estos desafíos son resueltos, se espera que estos nuevos productos lleven a la reducción en el uso de insumos agrícolas sintéticos (Barea *et al.*, 2005), por lo que su eficiencia debe verse reflejada en ganancias económicas, ya sea por la reducción en el uso de estos insumos, debido a la mejora de los rendimientos, o por ambas razones (Owen *et al.*, 2014).

Conclusiones

A través de los años, la producción agrícola en México ha evolucionado hacia la generación de prácticas intensivas (i.e. aplicación excesiva de fertilizantes y plaguicidas sintéticos), lo cual ha permitido mantener o incrementar el rendimiento y la calidad de los cultivos. Sin embargo, estas prácticas agrícolas en combinación con las características edafo-climáticas (impactadas por el cambio climático) están modificando drásticamente las comunidades microbianas nativas en los agro-sistemas, las cuales tienen un papel vital en la productividad agrícola mediante el manteniendo de la estructura del suelo, intercambio de gases con la atmósfera y secuestro del carbono, eliminación de compuestos tóxicos, ciclaje de nutrientes, descomposición de la materia orgánica, control de enfermedades y promoción del crecimiento vegetal.
Durante las últimas décadas, una de las estrategias enfocadas en la sustitución parcial o total de los insumos agrícolas sintéticos ha sido la aplicación de inoculantes microbianos con diversas capacidades metabólicas de interés. Sin embargo, la agricultura mexicana en su mayoría ha optado por el consumo y la aplicación de consorcios microbianos proveniente de otros países, donde las condiciones edafo-climáticas y de cultivos son diferentes a las presentes en nuestro país. Por lo cual, generalmente se han obteniendo resultados poco favorables por el uso de inoculantes microbianos en la productividad agrícola nacional, propiciando así el descontento de los productores hacia el uso de estos microorganismos, sin mencionar los potenciales daños ecológicos por la introducción de cepas microbianas exógenas a nuestros agro-sistemas. Esta estrategia ha sido recurrente en México, no obstante el constante esfuerzo que se ha invertido por los investigadores nacionales en esta área, sin embargo, uno de los principales problemas por el cual nuestros agricultores optan por el uso de estas agro-tecnologías extranjeras, es debido al escaso mantenimiento y difusión de los microorganismos aislados y caracterizados a la largo de años de investigación, donde aquellos promisorios -en el mejor de los casos- terminan publicados en contribuciones científicas, cuando todos los microorganismos aislados deberían estar resguardados en colecciones microbianas certificadas que permitan preservar *ex-situ* tanto la diversidad microbiana nativa asociadas a los cultivos de nuestro país, como el potencial recurso agro-biotecnológico que estos representan para la comunidad científica, productores y sector público/privado, lo cual permitirá explorar aún más su ecología en nuestra agricultura actual y futura.
Así, la aplicación de inoculantes microbianos representa numerosos beneficios para el suelo y las interacciones de la biota presente, favoreciendo la homeostasis y en consecuencia la fertilidad del recurso, la captación de diversos nutrientes, minerales y agua por las plantas, mejorando así su nivel nutricional con ventajas ambientales y económicas. Lo anterior, representa una alternativa sustentable al uso de agroquímicos convencionales en la agricultura, aumentando la producción y reduciendo los insumos (fertilizantes, plaguicidas, fungicidas, pesticidas), lo que disminuye la degradación edáfica. De esta manera, el uso de inoculantes microbianos, constituye una alternativa sostenible para contribuir a la seguridad alimentaria, por lo que es necesario reforzar el entendimiento de los procesos e interacciones llevados a cabo en el suelo y en la planta para formular bioproductos eficaces desde el punto de vista productivo, ambiental, social y económico.

Agradecimientos

Así como al programa Cátedras CONACyT (Proyecto 1774 “Alternativas agrobiotecnológicas para incrementar la competitividad del cultivo de trigo en el Valle del Yaqui: desde su ecología microbiana hasta su adaptabilidad al cambio climático”); el proyecto CONACyT 253663 “Fortalecimiento de la infraestructura del Laboratorio de Biotecnología del Recurso Microbiano del ITSON para la creación de COLMENA: Colección de Microrganismos Edáficos y Endófitos Nativos, para contribuir a la seguridad alimentaria regional y nacional”; y el

proyecto CONACyT 257246 “Interacción trigo x microorganismos promotores del crecimiento vegetal: identificando genes con potencial agro-biotecnológico”.

Referencias

Aguado–Santacruz, G.A., Moreno–Gómez, B., Jiménez–Francisco, B., García–Moya E., Preciado–Ortiz R.E., 2012. Impact of the microbial siderophores and phytosiderophores on the iron assimilation by plants: a synthesis. Revista Fitotecnia Mexicana vol.35 no.1.

Aguilar, J. J., Xiqui, M. L., García, S., y Baca, B. E., 2008. Producción del ácido indol-3-acético en Azospirillum, Revista Latinoamericana de Microbiología, 50: 29–37.

Ahmad, F., Ahmad, I. y Khan, M. S., 2008. Screening of free-living rhizospheric bacteria for their multiple plant growth promoting activities, Microbiological Research, 163: 173–181.

Bal, H. B., Das, S., Dangar, T. K., y Adhya, T. K., 2013. ACC deaminase and IAA producing growth promoting bacteria from the rhizosphere soil of tropical rice plants, Journal of Basic Microbiology, 53: 972–984.

Barea, J. M., 1998. Biología de la rizosfera. Investigación y Ciencia 256.

Barea, J. M., 2015. Future challenges and perspectives for applying microbial biotechnology in sustainable agriculture based on a better understanding of plant-microbiome interactions. Journal of Soil Science and Plant Nutrition 15: 261-282.

Barea, J. M., Pozo, M.J, Azcón, R. y Azcón-Aguilar C., 2005. Microbial co-operation in the rhizosphere. Journal of Experimental Botany 56: 1761–1778.

Barra, F., Roscetto, E., Soriano A. A., Vollaro A., Postiglione I. y Pierantoni G. M., 2015. Photodynamic and antibiotic therapy in combination to fight biofilms and resistant surface bacterial infections. Internal Journal of Molecular Sciences 16: 20417–20430.

Berendsen, R. l., Pieterse C. M., y Bakker P. A, 2012. The rhizosphere microbiome and plant health. Trends in plant science 17: 478-486.

Castagno, L. N., Estrella, M. J., Sannazzaro, A. I., Grassano, A. E., y Ruiz, O. A., 2011. Phosphate-solubilization mechanism and in vitro plant growth promotion activity mediated by Pantoea eucalypti isolated from Lotus tenuis rhizosphere in the Salado River Basin (Argentina), Journal of Applied Microbiology, 110: 1151–1165.

Compant, S., Duffy, B., Nowak, J., Clément, C. y Barka, E.A., 2005. Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects. Applied and environmental microbiology 71: 4951e4959.

Costacurta, A. y Vanderleyden, J., 1995. Synthesis of Phytohormones by Plant-Associated Bacteria, Critical Reviews in Microbiology 21: 1–18.

De Los Santos-Villalobos, S., Parra-Cota, F., Herrea-Sepúlveda A., Valenzuela-Aragón B. y Estrada-Mora, J. C., 2018. Revista mexicana de ciencias agrícolas 9: 191-202.

Dibut, B. y Martínez, R., 2006. Obtención y manejo de biofertilizantes como insumos indispensables de la agricultura sostenible. Memoria Agricultura Orgánica. La Habana: Fundación Produce Sinaloa A.C.

Dobbelaere, S., Vanderleyden, J. y Okon, Y., 2003. Plant growth-promoting effects of diazotrophs in the rhizosphere. Plant Science. 22: 107-149.

Dohrmann, A. B., Ku, M., Ju, S., Jaenicke, S., Schlu, A. y Tebbe, C. C., 2013. Importance of rare taxa for bacterial diversity in the rhizosphere of Bt - and conventional maize varieties. Reino Unido. ISME J. 7:37–49.

Foley, J. A., Ramankutty, N., Brauman, K., Cassidy, E., Gerber, J., Johnston, M., Mueller, N., O'Connell, C., Ray, D., West, P., Balzer, C., Bennett, E., Carpenter, S., Hill, J., Monfreda, C., Polasky, S., Rockström, J., Sheehan, J., Siebert, S. y Zaks, D., 2011. Solutions for a Cultivated Planet. Nature. 478: 337-342.

Frene J. P., Gabbarini L. A. y Wall L. G., 2018. El manejo agrícola como herramienta clave para una agricultura de conservación. Su análisis desde la bioquímica y la microbiología del suelo. Divulgation. Perfiles académicos de posgrado 2: 1-16.

Gamalero, E. y Glick, B. R., 2011. Bacteria in Agrobiology: Plant Nutrient Management.

Glick, B. R., Todorovic, B., Czarny, J., Cheng, Z., Duan, J., y McConkey, B., 2007. Promotion of plant growth by bacterial ACC deaminase, Critical Reviews in Plant Sciences, 26: 227–242.

Godfray, H. C. J., Beddington, J. R., Crute, I. R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J. F., Pretty, J., Robison, S., Thomas, S. M. y Toulmin, C., 2010. Food security: the challenge of feeding 9 billion people. Estados Unidos de América. Science. 327: 812-818.

Griffiths, B. y Philippot, L., 2013. Insights into the resistance and resilience of the soil microbial Community. FEMS microbiology reviews 37.

Grover, M., Ali, S. y Sandhya, V., 2011. Role of microorganisms in adaptation of agriculture crops to abiotic stress. Paises Bajos. World Journal of Microbiology and Biotechnology. 27: 1231-1240.

Hayat, Q., Hayat, S., Irfan, M. y Ahmad, A., 2010: effect of exogenous salicylic acid under changing environment: a review. Environmental and experimental botany, 68: 14–25.

Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecurias (INIFAP), 2008. Uso de Bioinoculantes en la Agricultura. Centro de Investigación Regional del Centro Campo Experimental Bajío. Celaya, Guanajuato, México.

Jha, C. y Saraf, M., 2015. Plant growth promoting Rhizobacteria (PGPR): a review. Journal of Agricultural Research and Development Vol. 5(2): 0108-0119.

Luna Martínez, L., Martínez Peniche, R.A., Hernández Iturriaga, M., Arvizu Medrano, S.M., Pacheco Aguilar, J.R., 2013. Caracterización de rizobacterias aisladas de tomate y su efecto en el crecimiento de tomate y pimiento. Revista Fitotecnia Mexicana 2013;36(1):63 – 69.

Lynch, J. y Brown, K. M., 1997. Ethylene and plant responses to nutritional stress, Physiologia Plantarum, 100: 613–619.

Mahmood, R., Pielke, R. A., Hubbard, K., Niyogi, D., Dirmeyer, P., Mcalpine, C., Carleton, A., Hale, R., Gameda, S., Beltran-Przekurat, A., Baker, B., Mcnider, R., Legates, D. R., Shepherd, M., Du, J., Blanken, P., Frauenfeld, O. W., Nair, U. S. y Fall, S., 2014. Land cover changes and their biogeophysical effects on climate. Papers in natural resources. 440.

Malusá, E., Sas-Paszt, L. y Ciesielska, J., 2012. Technologies for beneficial microorganisms inocula used as biofertilizers. Scientific World Journal 2012: 491206.

Méndez, M., Mercado, E. C., y Pineda, E. G., 2014. Azospirillum una rizobacteria con uso potencial en la agricultura. Biológicas 16: 11–18.

Molina-Romero, D. Bustillos-Cristales, M. del R., Rodríguez-Andrade, O., Morales-García, Y. E., Santiago-Saenz, Y., Castañeda-Lucio, M., y Muñoz-Rojas, J., 2015. Mecanismos de fitoestimulación por rizobacterias, aislamientos en América y potencial biotecnológico, Biológicas 17: 24–34.

Naciones Unidas, 2015. World population prospects, the 2015 revision. Key findings and advance tables. New York. https://esa.un.org/unpd/wpp/Publications/Files/Key_Findings_WPP_2015.pdf (Consultado: noviembre 2018).

Nannipieri, P., Ascher J., Ceccherini, M.T., Landi, L., Pietramellara, G. y Renella G., 2003. Microbial diversity and soil functions. Reino Unido. European Journal of Soil Science 54: 655-670.

Nehra, V. y Choudhary, M., 2015. A review on plant growth promoting rhizobacteria acting as bioinoculants and their biological approach towards the production of sustainable agriculture. Journal of Applied and Natural Science 7: 540–556.

Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO), 2016. Resumen: El estado mundial de la agricultura y la alimentación. Cambio climático, agricultura y seguridad alimentaria.

Owen, D., Williams, A. P., Griffith, G. W. y Withers P. J. A., 2014. Use of commercial bio-inoculants to increase agricultural production through improved phosphrous acquisition. Applied Soil Ecology 86: 41–54.

Patten, C. L. y Glick, B. R., 2002. Role of Pseudomonas putida indoleacetic acid in development of the host plant root system', Applied and environmental microbiology 68: 3795–801.

Pedraza, O. R., Teixeira, K. R., Fernández, S. A., García de Salmone, I., Baca, E. B., Azcón, R., Vera, B. L., y Bonilla, R., 2010. Microorganismos que mejoran el crecimiento de las plantas y la calidad de los suelos. Revisión. Corpoica Cienc. Tecnol. Agropec. 11: 155-164.

Porta, J., López-Acevedo, M. y Poch, R. M., 2014. Edafología: uso y protección de suelos. Madrid: Mundi-Prensa S.

Rives, N., Acebo, Y. y Hernández, A., 2007. Bacterias Promotoras Del Crecimiento Vegetal En El Cultivo Del Arroz (Oryza satiyanelisva L.). Perspectivas De Su Uso En Cuba. Cultivos Tropicales 28: 29–38.

Rojas-Solís, D., Contreras-Pérez, M., & Santoyo, G. (2013). Mecanismos de estimulación del crecimiento vegetal en bacterias del género Bacillus. Biológicas, 15: 36–41.

Saleem, M. Arshad, M., Hussain, S., y Bhatti, A. S., 2007. Perspective of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) containing ACC deaminase in stress agriculture. Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology, 34: 635–648.

Sarma, A., Kashyap, D., Sarmah, P., y Sultana, S., 2015. Evaluation of antioxidant activity and nutraceutical property of Annona squamosa L. fruits found in Brahmaputra Valley agro-cilmatic condition. World journal of pharmacy and pharmaceutical sciences, 3: 1151-1157.

Sharma A. y Shouche Y. 2014. Microbial Culture Collection (MCC) and International Depositary Authority (IDA) at National Centre for Cell Science, Pune. India. Indian Journal of Microbiology, 54: 129–133.

Terry, A. E., Leyva, G. A., y Hernández, A., 2005. Beneficial microorganisms as efficient biofertilizers for tomatoe crops (Lycopersicon esculentum, Mill). Revista Colombiana de Biotecnología 7:47-54.

Trabelsi, D. y Mhamdi, R., 2013. Microbial Inoculants and Their Impact on Soil Microbial Communities: A Review. Journal of Biomedicine and Biotechnology.

Van Der Heijden M. G., Bardgett R. D. y Van Straalen N. M., 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and in terrestrial ecosystems. Ecol lett. 2008 mar; 11: 296-310.

Vivanco, R. Molina, D., Morales, Y., Quintero, V., Munive, A., Baez, A. y Muñoz, J., 2016. Reto agrobiotecnológico: inoculantes bacterianos de segunda generación: 1–8.

Vyas, P. y Gulati, A., 2009. Organic acid production in vitro and plant growth promotion in maize under controlled environment by phosphate-solubilizing fluorescent Pseudomonas, BMC Microbiology, 9.

World Bank, 2008. World Development Report 2008: Agriculture for Development. Washington, DC: World Bank.

World Federation for Culture Collections (WFCC), 2014. http://www.wfcc.info/ccinfo/index.php/home/content (Consultado: noviembre 2018).