

# Influencia de las rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal en la respuesta hormonal y la arquitectura de la raíz

Kirán Rubí Jiménez Vázquez✉, José López Bucio y Elda Beltrán Peña

Instituto de Investigaciones Químico-Biológicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Edificio B1, C. P. 58030 Morelia, Michoacán, México.

## Plant growth promoting rhizobacteria influence on hormonal response and root architecture

### Abstract

A wide variety of mutualistic relations are established between plants and microorganisms in the different ecosystems. Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) influence many aspects in the development, physiology and productivity of plants because they colonize roots and therefore, improve soil resource acquisition. In this review article, we discuss how the modifications in the root organogenesis program that are influenced by rhizobacteria are related with the response to auxins, a group of growth regulators widely distributed in the plant kingdom. It is also discussed the chemical nature and bioactivity of diverse molecules, which are synthesized and secreted by beneficial bacteria and affect plant growth via an auxin hormonal response or through changes in gene expression, and consequently modify the plant phenotype leading to better adaptive properties such as better fertilizer use and to a higher and more sustainable productivity.

**Keywords:** auxin, rhizobacteria, root architecture.

### Resumen

En los diferentes ecosistemas se establece una amplia variedad de relaciones mutualistas entre las plantas y los microorganismos. Las rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (Plant Growth Promoting Rhizobacteria, PGPR, por sus siglas en inglés) influyen sobre diversos aspectos del desarrollo, fisiología y la productividad vegetal, ya que colonizan la raíz y, por lo tanto, posibilitan un mejor aprovechamiento de los recursos del suelo. En este artículo de revisión se analiza cómo es que las modificaciones en los programas de organogénesis de la raíz que están influenciadas por las rizobacterias se relacionan con la respuesta a las auxinas, un grupo de reguladores del crecimiento distribuidos ampliamente en el reino vegetal. También se discute sobre la naturaleza química y la bioactividad de diversas moléculas de bacterias benéficas que influyen en el desarrollo vegetal a través de una respuesta hormonal auxínica, o porque alteran la expresión genética y el fenotipo de las plantas, alcanzando éstas mejores propiedades adaptativas, incluyendo el uso más eficiente de los fertilizantes que se suministran como fuente de nutrientes y consecuentemente una productividad más sostenible y redituable.

**Palabras clave:** auxinas, rizobacteria, arquitectura radicular.

## Introducción

Las raíces son órganos dinámicos y fascinantes de las plantas que les permiten una mejor adaptación al agobio ambiental, ya que extraen del suelo el agua y los nutrientes minerales requeridos para su desarrollo. Las interacciones de la raíz con los microorganismos contribuyen al aprovechamiento de los recursos disponibles y conllevan a la formación de relaciones simbióticas duraderas y efectivas. Algunos grupos de bacterias estimulan el desarrollo radicular a través de cambios en los niveles endógenos de reguladores del crecimiento, también llamados fitohormonas, incluyendo a las auxinas, por lo que se les considera probióticos con amplio potencial para estimular la producción agrícola (Salwan *et al.*, 2019).

Las auxinas influyen en la embriogénesis, la dominancia apical, la regeneración tisular y los tropismos (Saini *et al.*, 2013; Motte *et al.*, 2019). Cerca del 80% de las bacterias del suelo tienen la capacidad

de producir auxinas, las cuales pueden ser percibidas por receptores de naturaleza proteínica presentes en las membranas de las células de la raíz. En contraparte, las raíces producen y secretan ácidos orgánicos, fitosideróforos, azúcares, vitaminas y aminoácidos que representan una fuente importante de energía para las rizobacterias y las atraen hacia su zona de influencia en el suelo, también conocida como rizósfera (Patten y Glick, 1996; Dakora y Phillips, 2002; Bulgarelli *et al.*, 2013).

## Las auxinas y el desarrollo de la raíz

La raíz es el órgano de las plantas que crece típicamente bajo el suelo y responde a las condiciones fluctuantes del ambiente. Algunas de sus funciones son:

1. Proporciona soporte estructural al tallo y follaje
2. La adquisición de agua y nutrientes
3. La exploración del sustrato

Este órgano puede ser muy complejo, y sus características están sujetas a un control genético que es dependiente de la especie vegetal, la edad de la

✉ Kirán Rubí Jiménez Vázquez, kiran.jimenez@umich.mx

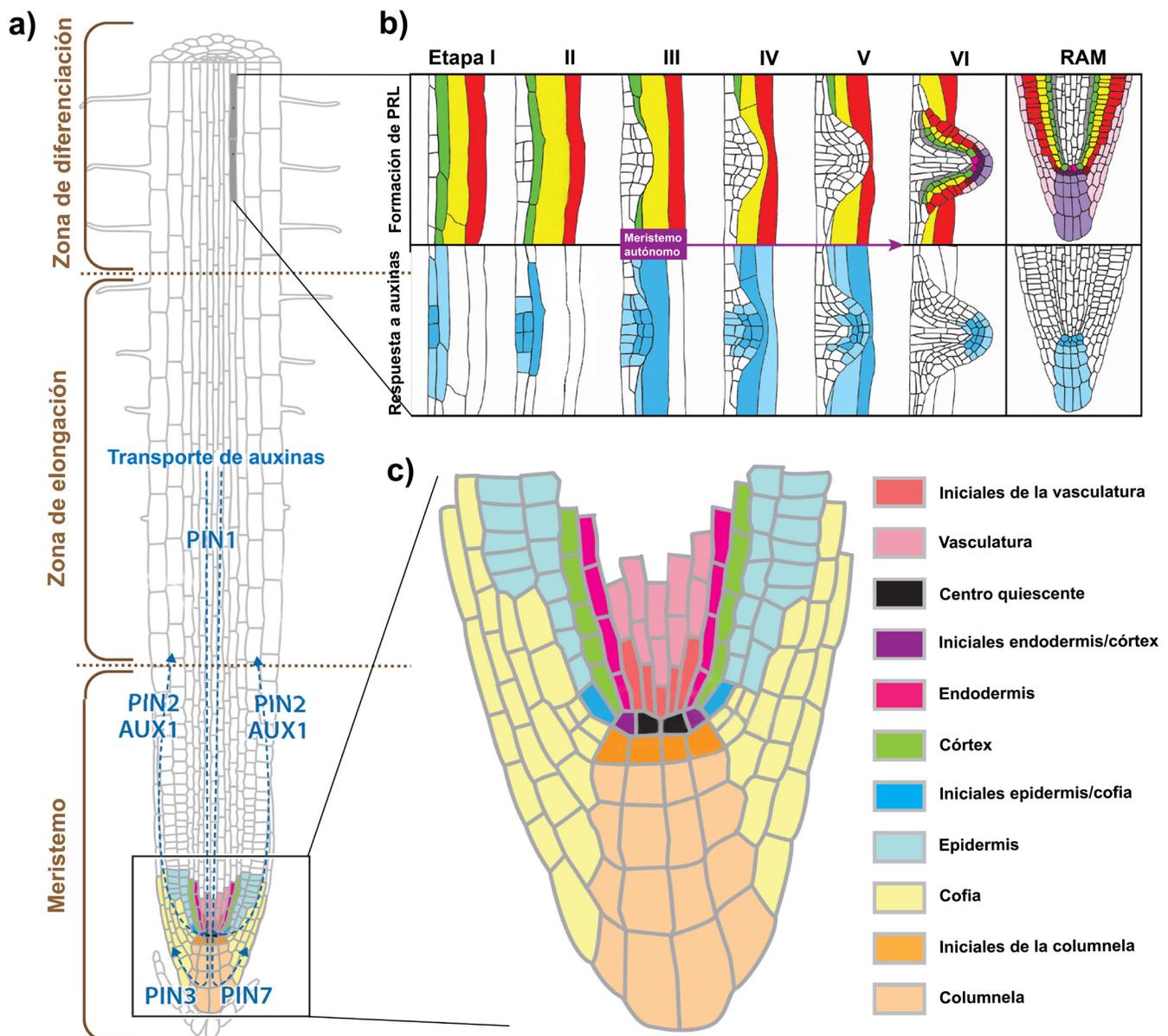
Instituto de Investigaciones Químico-Biológicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Edificio B1, CP 58030 Morelia, Michoacán, México.

planta, y los factores bióticos y abióticos del ambiente.

Desde hace dos décadas, se ha utilizado a la especie *Arabidopsis thaliana* como una planta modelo para el estudio de la organogénesis de la raíz, con tres dominios celulares bien definidos. En el meristemo, las células entran en un programa repetitivo de mitosis, y luego se expanden en la zona de elongación, antes de adquirir sus funciones y características especializadas (Fig. 1a; Motte *et al.*, 2019). El desarrollo del sistema radicular ocurre a partir del embrión, desde donde surge una raíz primaria; las ramificaciones posteriores son derivadas del periciclo, un tejido interno que rodea

al cilindro vascular, y se permite que se aumente la superficie de exploración (Atkinson *et al.*, 2014).

En las plantas dicotiledóneas, de las que *A. thaliana* forma parte, los distintos grados de ramificación dependen de las raíces laterales, en tanto que en las plantas monocotiledóneas como el maíz (*Zea mays* L.) es más frecuente la formación de raíces adventicias (Motte *et al.*, 2019). El proceso de formación de las raíces laterales consta de cuatro etapas: 1) La activación de las células del periciclo, 2) La iniciación de un primordio, 3) El desarrollo del primordio, que conduce a la formación de una estructura en forma de domo, que



**Figura 1. Estructura de la raíz primaria y las etapas de formación del primordio de la raíz lateral.** a) La raíz consta de tres zonas de desarrollo: la meristemática, de elongación y diferenciación, en las cuales el transporte de auxinas desempeña una función fundamental. b) La formación del primordio de la raíz lateral ocurre en la zona de diferenciación, en donde a través de una división celular asimétrica y a través de varias etapas se forma un domo con crecimiento autónomo, culminando con la emergencia de una nueva ramificación. c) El nicho de células iniciales y los tejidos que conforman la raíz dependen del centro quiescente, que comprende un grupo de células con escaso potencial mitótico (Adaptado de Motte *et al.*, 2019; Du y Scheres, 2018).

crece a través de las capas celulares superpuestas en el interior de la raíz primaria, 4) La emergencia de las raíces laterales como estructuras con crecimiento autónomo e independiente de la raíz primaria (**Fig. 1b**; Du y Scheres, 2018). A partir del cilindro vascular, es factible visualizar los tejidos concéntricos del periciclo, endodermis, córtex y epidermis, desde el interior hacia el exterior. Por otra parte, en la zona más distal de la raíz se localiza la cofia, estructura de protección del meristemo (**Fig. 1c**).

En la formación de la raíz participan múltiples fitohormonas (Chaiwanon *et al.*, 2016; Motte *et al.*, 2019). La síntesis de auxinas ocurre en los brotes jóvenes del follaje, sitio desde el cual se distribuyen local y sistémicamente a todos los tejidos (Olatunji *et al.*, 2017; Brumos *et al.*, 2018). Se han descrito dos tipos de transporte, uno pasivo, rápido y directo a través del floema, y otro con gasto de energía, célula a célula a través de transportadores de membrana conocido como transporte polar. En este último, participan dos clases generales de permeasas; las que permiten el paso al interior de la célula e incluyen a las proteínas AUXIN RESISTANT 1/LIKE-AUX1 (AUX1/LAX) y las de flujo, agrupadas en las familias PIN-FORMED (PIN) y ATP-Binding Cassette B/MultiDrugs Resistent/P-GlicoProteínas (ABCB/MDR/PGP) que bombean las auxinas al exterior de la célula (Petrásek y Friml, 2009; Marhavý *et al.*, 2013; Porco *et al.*, 2016).

Las auxinas ejercen su efecto celular a través del complejo receptor SCFTIR1/AFB-Aux/IAA (SCF [(SKP, CULLIN, F-BOX), TIR1/AFB (TRANSPORT INHIBITOR RESPONSE 1/AUXIN-RELATED F-BOX PROTEINS), AUX/IAA (AUXIN/INDOLE-3- ACETIC ACID)]. Su interacción con el receptor promueve la unión de los represores Aux/IAA con el complejo ubiquitina E3-ligasa SCFTIR1/AFB provocando su degradación, lo que resulta en la activación de los factores de transcripción de respuesta a auxinas y el inicio subsecuente de la síntesis de RNA mensajero (Strader y Zhao, 2016; Leyser, 2018). Los genes de respuesta a auxinas se agrupan en tres familias: 1) *AUX/IAA*, 2) *Gretchen Hagen-3 (GH3)* y 3) *Small Auxin-up Regulated RNA (SAURs)*. Las proteínas codificadas por los genes *AUX/IAA* bloquean a los factores de respuesta a auxinas y por lo tanto actúan como inhibidores transcripcionales. Un ejemplo de la función de dichas proteínas en la organogénesis de la raíz, es el módulo SOLITARY ROOT (SLR)/IAA14-ARF7-ARF19, en el cual una mutación que cambia a un aminoácido en la secuencia de la proteína bloquea la degradación de SLR1, lo que causa la inhibición de la formación de las raíces laterales (Kim y Lee, 2013; Lee y Kim, 2013). La familia de genes *GH3* participa en la homeostasis hormonal mediante la conjugación de aminoácidos con las formas libres del ácido indol-3-acético (AIA), ácido jasmónico y ácido salicílico (Park *et al.*, 2007b). Los genes *SAUR* codifican proteínas involucradas en la expansión de las células, como

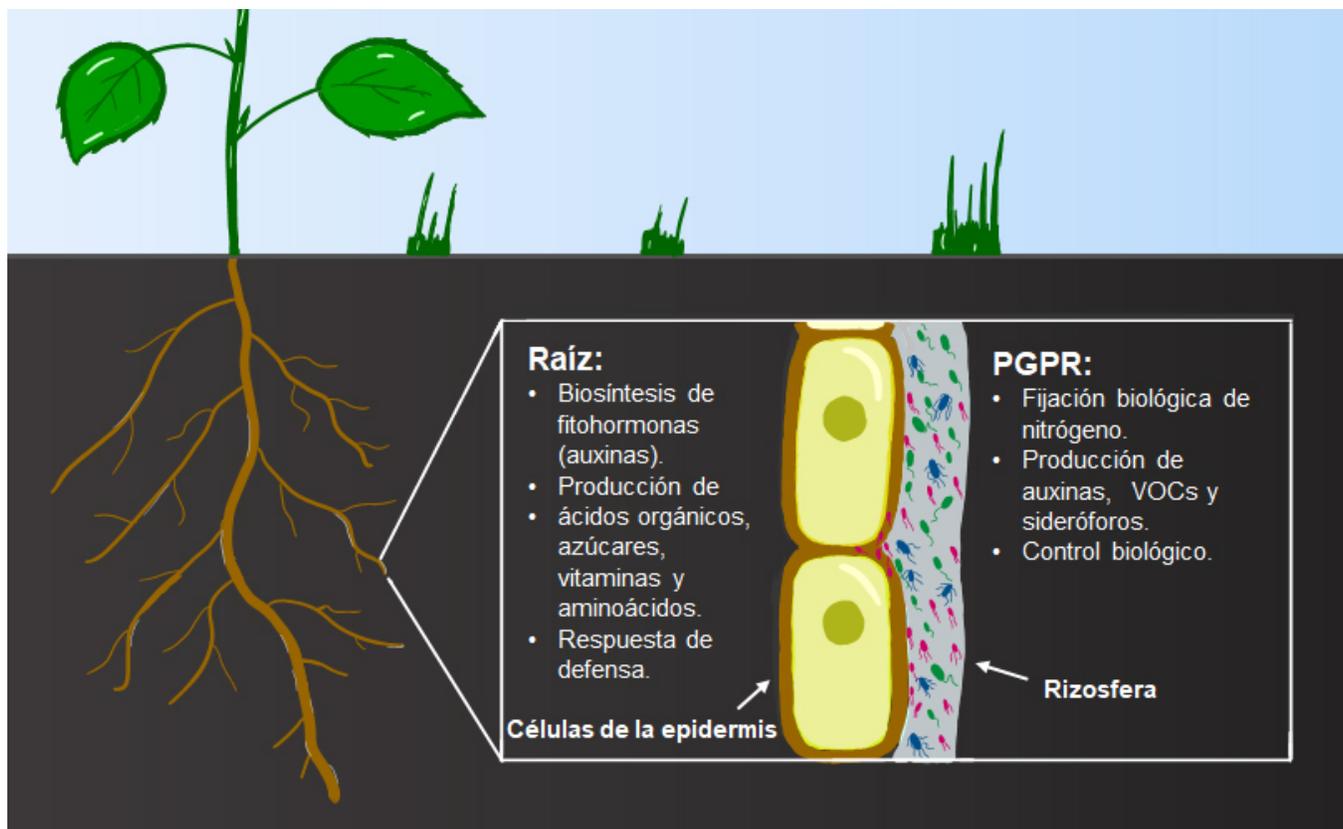
*SAUR41*, que se expresa en el centro quiescente y la célula inicial del córtex/endodermis en el meristemo de la raíz (Kong *et al.*, 2013; Qiu *et al.*, 2013).

### **Influencia de las rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR) en el desarrollo del sistema radicular**

La necesidad de optimizar el rendimiento de los cultivos ha intensificado el estudio de las interacciones planta-microorganismo, enfatizándose en la identificación de bacterias con función probiótica y en las diversas facetas de los microbiomas sobre la productividad (Barrett *et al.*, 2011; Bulgarelli *et al.*, 2013). Diversas bacterias tienen la capacidad de colonizar la raíz, ya que cuentan con flagelos móviles, y los exudados vegetales ejercen un efecto atrayente (**Fig. 2**; Barea *et al.*, 2005; Vacheron *et al.*, 2013). Hasta ahora, la mayoría de los aislados estudiados afectan el crecimiento de la raíz primaria, incrementan el número y la longitud de las raíces laterales, y estimulan la elongación de los pelos radiculares (Chamam *et al.*, 2013; Sukumar *et al.*, 2013). Estas modificaciones mejoran la absorción de agua y nutrientes, por lo que el uso de las rizobacterias contribuye en prácticas agrícolas más sostenibles.

Entre las rizobacterias con actividad sobre el crecimiento vegetal se encuentran diversos géneros de bacterias Gram-negativas como *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Gluconacetobacter* y *Rhizobium*, además de algunos géneros de bacterias Gram-positivas, como *Bacillus* y *Paenibacillus* (Bulgarrelli *et al.*, 2013). Las raíces ejercen una presión de selección sobre los microorganismos y éstos les proveen ventajas competitivas. Por ejemplo, uno de los factores clave para la colonización exitosa es la motilidad flagelar, característica fundamental para el movimiento hacia la raíz y la fase de adhesión inicial; como es de esperarse, ésta se modifica por moléculas presentes en los exudados radicales. Consecuentemente, bacterias mutantes de *Pseudomonas fluorescens*, *Pseudomonas putida* y *Azospirillum brasilense* que carecen de flagelos, se ven afectadas o incluso pierden la capacidad de colonizar las raíces de *A. thaliana* (De Weger *et al.*, 1987; Vande-Broek, 1988).

Las rizobacterias promueven el crecimiento a través de la fijación biológica del nitrógeno, proceso por el cual se reduce el nitrógeno gaseoso a nitrato y amonio, iones precursores de aminoácidos y otras moléculas orgánicas (Urquiaga *et al.*, 2012). Durante la interacción también se producen auxinas, propiedad fisiológica aparentemente presente en diversos microorganismos (**Fig. 2**; Patten y Glick, 1996). Los experimentos realizados con bacterias mutantes afectadas en la producción de ácido indol-3-acético (AIA) han demostrado su participación en la fitoestimulación (Spaepen *et al.*, 2007a; Vokou *et al.*, 2012), como lo es en la adaptación de las plantas para sobrevivir en suelos carentes de hierro, un micronutriente importante para la



**Figura 2. La comunicación entre plantas y bacterias modula el desarrollo del sistema radicular.** Las raíces liberan diversas fuentes de carbono y moléculas con funciones en la señalización para el reconocimiento de las especies microbianas con las que interactúan, ejerciendo un efecto atrayente para las bacterias, estas últimas, mediante diferentes mecanismos influyen sobre el crecimiento, la nutrición y la salud vegetal. La producción de auxinas, tanto en la raíz como por las rizobacterias (PGPR) contribuye en el establecimiento de la interacción y las modificaciones en la arquitectura radicular.

fotosíntesis (Lemanceau *et al.*, 2009; Marschner *et al.*, 2011). En estos procesos, ocurre una comunicación química entre los simbioses en la que participan compuestos orgánicos volátiles (Ryu *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2007).

### Las auxinas y la señalización entre plantas y bacterias

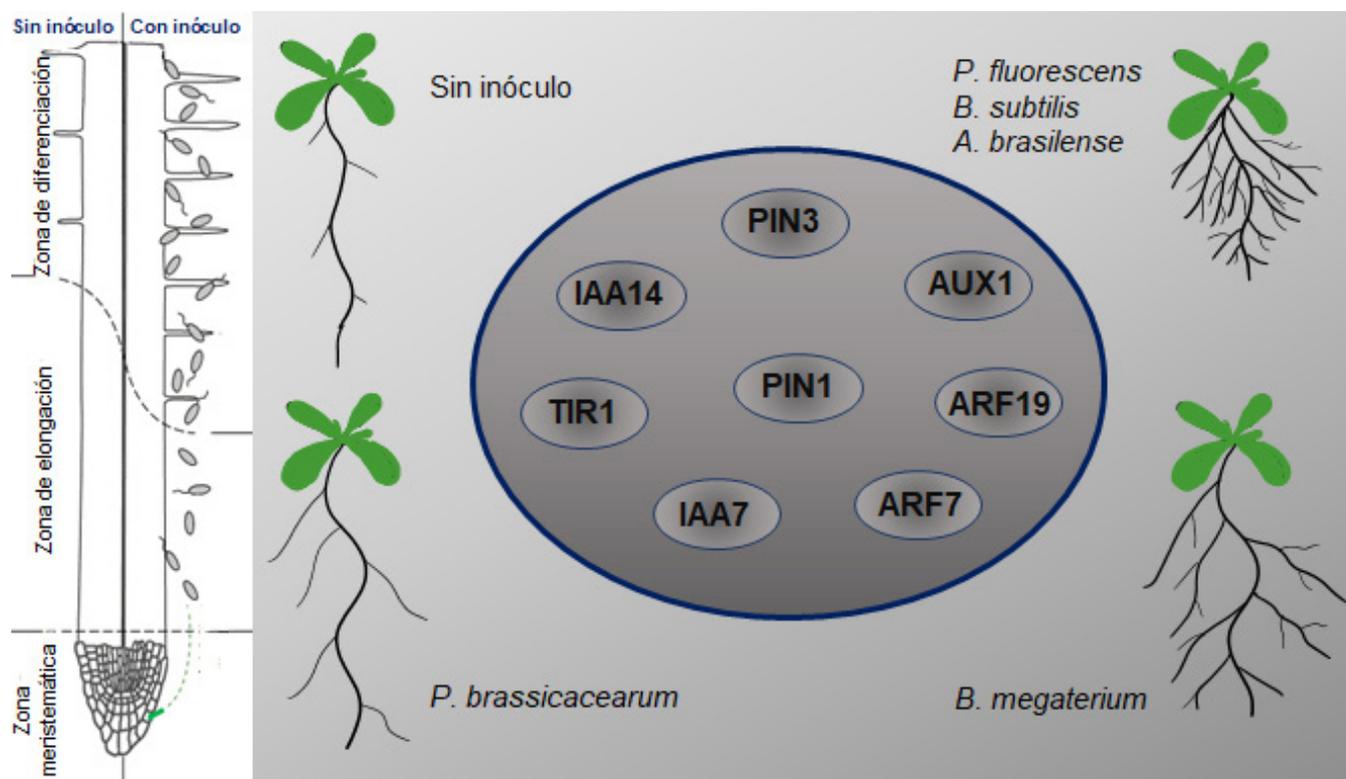
Las bacterias utilizan una amplia variedad de moléculas para adaptarse y sobrevivir en diversos nichos ambientales (Waters y Bassler, 2005; Ortiz-Castro y López Bucio, 2019). Entre ellas, la producción de compuestos como los sideróforos, antibióticos, péptidos, y lípidos, que se relacionan con la virulencia, la formación de biopelículas y por lo tanto llegan a afectar sus relaciones con las plantas (Waters y Bassler, 2005; Vega *et al.*, 2013). El indol modula la virulencia, confiere resistencia a ácidos y fármacos, además de participar en la formación de biopelículas en las bacterias Gram-negativas (Lee y Lee, 2010). En las células epiteliales de humanos, contribuye en el funcionamiento del sistema inmune (Bansal *et al.*, 2010) y derivados del indol, como el ácido indol-3-acético y el indol-3-acetonitrilo desempeñan una función relevante en las interacciones planta-microorganismo (Lee *et al.*, 2011; Spaepen y Vanderleyden, 2011). Spaepen y col. (2007),

cuantificaron las fitohormonas secretadas por diversas especies de *Azospirillum* y encontraron que las auxinas eran las más abundantes, lo que se correlacionaba con un mejor desarrollo del sistema radicular y una mayor producción de biomasa. Un posible blanco fisiológico de las auxinas es la respuesta de defensa, que protege a las plantas o prepara sus tejidos para reaccionar eficientemente ante una posible infección, en cuyo caso podría ocurrir un reajuste del crecimiento (Bais *et al.*, 2004; Gourion *et al.*, 2015; Lebeis *et al.*, 2012).

Una vez que una planta reconoce propiedades bioquímicas de las bacterias, se activan cascadas de señalización que afectan el fenotipo. Cada interacción es diferente, debido a que no todas las bacterias producen la misma cantidad y tipo de auxinas y la planta responde de manera distinta a cada microorganismo, sin olvidar que factores como la luz, pH, temperatura, humedad, entre otros, también influyen en el establecimiento de una posible simbiosis (Bulgarelli *et al.*, 2013).

### Influencia de las bacterias sobre la respuesta auxínica

Algunas rizobacterias alteran el desarrollo de la raíz, cambiando su estructura, su longitud y el grado de ramificación (**Fig. 3**; Zhang *et al.*, 2007; López-Bucio



**Figura 3. Las rizobacterias modifican la arquitectura radicular mediante la activación de elementos auxínicos.** En la izquierda se ilustra el cambio ocurrido en las tres zonas principales de la raíz primaria en condiciones axénicas o ante la influencia de rizobacterias. Los esquemas de la derecha muestran las principales modificaciones de la arquitectura radicular en plántulas de *Arabidopsis* inoculadas, así como los elementos de la respuesta a auxinas involucrados. Las proteínas PIN y AUX participan en el transporte de auxinas, en tanto que las proteínas denominadas TIR1, IAA y ARF están involucrados en la regulación de la transcripción (Modificada de Verbon y Liberman, 2016).

*et al.*, 2007; Ortiz-Castro *et al.*, 2009; Contesto *et al.*, 2010; Zamioudis *et al.*, 2013; Spaepen *et al.*, 2014). *Bacillus megaterium* incrementa el número y la longitud de las raíces laterales (López-Bucio *et al.*, 2007); los compuestos orgánicos volátiles liberados por *Bacillus subtilis* GB03 (Zhang *et al.*, 2007) y *Pseudomonas fluorescens* WCS417 reprimen el crecimiento de la raíz primaria y estimulan el desarrollo de las raíces laterales (Zamioudis *et al.*, 2013); y, *Azospirillum brasilense* y *Serratia marcescens* incrementan la formación de raíces laterales (Spaepen *et al.*, 2007; Shi *et al.*, 2010). *Phyllobacterium brassicacearum* no afecta la longitud de la raíz primaria ni el número de raíces laterales, sin embargo, la velocidad de ramificación incrementa notablemente (Contesto *et al.*, 2010).

*Phyllobacterium brassicacearum* STM196 induce la expresión del marcador *DR5::GUS* en el haz vascular y en la punta de la raíz (Casimiro *et al.*, 2001; Contesto *et al.*, 2010). Experimentos con una bacteria mutante de *Azospirillum brasilense* designada como FAJ0009, la cual está afectada en la capacidad de producir auxinas (Costacurta *et al.*, 1994), demostraron que *A. brasilense* altera el sistema radicular a través de la producción de dichas fitohormonas (Spaepen *et al.*, 2014).

*Pseudomonas fluorescens* WCS417 induce la

división celular en el meristemo como consecuencia de un incremento en la expresión de genes de respuesta a auxinas, como se observó con los genes reporteros *DR5::vYFP* (Laskowski *et al.*, 2008) y *pAUX1::AUX1-YFP* (Swarup *et al.*, 2001). Las plantas inoculadas con WCS417 manifiestan una fuerte respuesta a auxinas en las células de la cofia lateral de la raíz y en la zona meristemática (Zamioudis *et al.*, 2013). *P. fluorescens* aparentemente no produce auxinas, por lo que probablemente, podría producir compuestos con afinidad a los receptores de la familia TIR1, como en *P. aeruginosa*, cuya producción de ciclodipeptidos promueve la ramificación de la raíz (Zamioudis *et al.*, 2013; Ortiz-Castro *et al.*, 2011).

*Bacillus megaterium* UMCV1 reduce la división celular en la raíz primaria, al disminuir la respuesta a auxinas, lo cual fue evidenciado en plantas que expresan *DR5::GUS*, sin embargo, se incrementó la expresión de este marcador en los primordios de las raíces laterales, lo que sugiere que la estimulación en el crecimiento de las raíces laterales podría estar mediada por una redistribución hormonal (López-Bucio *et al.*, 2007). Por otra parte, los compuestos volátiles emitidos por *Bacillus subtilis* GB03 incrementan la acumulación de auxinas en las raíces y en el follaje, contribuyendo de esta manera con el aumento en la producción de

biomasa foliar y radical (Zhang *et al.*, 2007).

*Phyllobacterium brassicacearum* STM196 estimula la expresión de varias enzimas de la vía de biosíntesis de auxinas en el follaje con el consecuente aumento en el crecimiento de las raíces laterales (Contesto *et al.*, 2010). Spaepen y col. (2014), mediante estudios de expresión global de genes en plantas de *Arabidopsis* inoculadas con una cepa silvestre (Sp245) y una mutante (FAJ0009) de *Azospirillum brasilense* que no produce auxinas, observaron que el número de genes expresados aumenta con el tiempo y que la bacteria silvestre produce una respuesta mayor que la mutante.

## Conclusiones

La información recabada en años recientes sugiere que tanto la producción local de auxinas en el meristemo como su transporte son esenciales para la simbiosis planta-bacteria. Los compuestos orgánicos volátiles liberados por *Bacillus subtilis* GB03, incrementaron la expresión de enzimas que participan en la biosíntesis de auxinas en *Arabidopsis* y el uso de un inhibidor del transporte reveló que la mayor producción de biomasa vegetal por la inoculación con GB03 depende de una redistribución hormonal en los tejidos (Zhang *et al.*, 2007). Aunque la inoculación de *Arabidopsis* con *Bacillus megaterium* UMCV1 modificó la concentración de auxinas tanto en la raíz primaria como en los primordios de la raíz lateral, de acuerdo con un reporte por López-Bucio y col. (2007), la promoción del crecimiento es independiente de la vía de señalización de auxinas, por lo que se plantean varios y diversos posibles mecanismos de fitoestimulación por las rizobacterias. En este escenario, se han identificado ciclodipéptidos en extractos de cultivos de *Pseudomonas aeruginosa* que son similares a las auxinas producidas por las plantas y que modulan la arquitectura de la raíz involucrando los mismos mecanismos de señalización (Ortiz-Castro *et al.*, 2011).

Las auxinas modulan la organogénesis vegetal y coordinan las transiciones del desarrollo como la floración y la fructificación, aspectos que dependen de un suministro adecuado de nutrientes. En el ápice de la raíz se concentra el ácido indol-3-acético, principal auxina natural, debido a los flujos provenientes del follaje y por su producción local en la cofia y en el meristemo. El desarrollo de las raíces depende de las auxinas producidas por bacterias benéficas, como se comprobó con el uso de plantas transgénicas que emplean genes de respuesta a auxinas y mutantes afectadas en la vía de biosíntesis, transporte y señalización de estas fitohormonas. Resulta evidente su participación como una señal clave en las interacciones planta-bacteria y en el establecimiento de simbiosis efectivas y perdurables en el reino vegetal.

## Referencias

Atkinson JA, Rasmussen A, Traini R, Voß U, *et al.* (2014)

Branching out in roots: uncovering form, function, and regulation. *Plant Physiology*. 166: 538-550.

Bais HP, Park SW, Weir TL, Callaway RM, Vivanco JM (2004) How plants communicate using the underground information superhighway. *Trends in Plant Science*. 9: 26-32.

Bansal T, Alaniz RC, Wood TK, Jayaraman A (2010) The bacterial signal indole increases epithelial-cell tight-junction resistance and attenuates indicators of inflammation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 107: 228-233.

Barea JM, Pozo MJ, Azcón R, Azcón-Aguilar C (2005) Microbial cooperation in the rhizosphere. *Journal of Experimental Botany*. 56: 1761-1778.

Barret M, Morrissey JP, O’Gara F (2011) Functional genomics analysis of plant growth-promoting rhizobacterial traits involved in rhizosphere competence. *Biology and Fertility of Soils*. 47: 729-43.

Brumos J, Robles LM, Yun J, Vu TC, *et al.* (2018) local auxin biosynthesis is a key regulator of plant development. *Developmental Cell*. 47: 306-318.

Bulgarelli D, Schlaeppi K, Spaepen S, van Themaat EVL, Schulze-Lefert P (2013) Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annual Review of Plant Biology*. 64: 807-838.

Chamam A, Sanguin H, Bel-Ivert F, Meiffren G, Comte G, Wisniewski-Dyé F, *et al.* (2013) Plant secondary metabolite profiling evidences strain-dependent effect in the *Azospirillum-Oryzasativa* association. *Phytochemistry*. 87: 65-77.

Casimiro I, Marchant A, Bhalerao RP, Beeckman T, *et al.* (2001) Auxin transport promotes *Arabidopsis* lateral root initiation. *Plant Cell*. 13: 843-852.

Chaiwanon J, Wang W, Zhu J-Y, Oh E, Wang Z-Y (2016) Information integration and communication in plant growth regulation. *Cell*. 164: 1257-68.

Contesto C, Milesi S, Mantelin S, Zancarini A, Desbrosses G, Varoquaux F, Bellini C, Kowalczyk M, Touraine B (2010) The auxin-signaling pathway is required for the lateral root response of *Arabidopsis* to the rhizobacterium *Phyllobacterium brassicacearum*. *Planta*. 232: 1455-1470.

Costacurta A, Keijers V, Vanderleyden J (1994) Molecular cloning and sequence analysis of an *Azospirillum brasilense* indole-3-pyruvate decarboxylase gene. *Molecular and General Genetics*. 243: 463-472.

Dakora FD, Phillips DA (2002) Root exudates as mediators of mineral acquisition in low nutrient environments. *Plant and Soil*. 245: 35-47.

De Weger LA, Van der Vlugt CI, Wijffjes AH, Bakker PA, *et al.* (1987) Flagella of a plant-growth-stimulating *Pseudomonas fluorescens* strain are required for colonization of potato roots. *Journal of Bacteriology*. 169: 2769-73.

Du Y, Scheres B (2018) Lateral root formation and the multiple roles of auxin. *Journal of Experimental Botany*. 69: 155-167.

Gourion B, Berrabah F, Ratet P, Stacey G (2015) Rhizobium-legume symbioses: the crucial role of plant immunity. *Trends in Plant Science*. 20: 186-194.

Kim J, Lee HW (2013) Direct activation of *EXPANSIN14* by LBD18 in the gene regulatory network of lateral root

- formation in *Arabidopsis*. *Plant Signaling & Behavior*. 8: e22979.
- Kong Y, Zhu Y, Gao C, She W, et al.** (2013) Tissue-specific expression of SMALL AUXIN UP RNA41 differentially regulates cell expansion and root meristem patterning in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiology*. 54: 609-621.
- Laskowski M, Grieneisen VA, Hoffhuis H, Hove CA, et al.** (2008) Root system architecture from coupling cell shape to auxin transport. *PLoS Biology*. 6: e307.
- Lebeis SL, Rott M, Dangl JL, Schulze-Lefert P** (2012) Culturing a plant microbiome community at the cross-Rhodes. *New Phytologist*. 196: 341-44.
- Lee JH, Lee J** (2010) Indole as an intercellular signal in microbial community. *FEMS Microbiology Reviews*. 34: 426-444.
- Lee JH, Cho MH, Lee J** (2011) 3-indolylacetonitrile decreases *Escherichia coli* O157:H7 biofilm formation and *Pseudomonas aeruginosa* virulence. *Environmental Microbiology*. 13: 62-73.
- Lee HW, Kim J** (2013) *EXPANSINA17* up-regulated by LBD18/ASL20 promotes lateral root formation during the auxin response. *Plant and Cell Physiology*. 54: 1600-1611.
- Lemanceau P, Bauer P, Kraemer S, Briat JF** (2009) Iron dynamics in the rhizosphere as a case study for analyzing interactions between soils, plants and microbes. *Plant and Soil* 321: 513-35.
- Leyser O** (2018) Auxing signaling. *Plant Physiology*. 176: 465-479.
- López-Bucio J, Campos-Cuevas JC, Hernández-Calderón E, Velásquez-Becerra C, et al.** (2007) *Bacillus megaterium* rhizobacteria promote growth and alter root system architecture through an auxin- and ethylene-independent signaling mechanism in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 20: 207-217.
- Marschner P, Crowley D, Rengel Z** (2011) Rhizosphere interactions between microorganisms and plants govern iron and phosphorus acquisition along the root axis model and research methods. *Soil Biology Biochemistry*. 43: 883-94.
- Marhavý P, Vanstraelen M, De Rybel B, Zhaojun D, et al.** (2013) Auxin reflux between the endodermis and pericycle promotes lateral root initiation. *The EMBO Journal*. 32: 149-158.
- Motte H, Vanneste S, Beckman T** (2019) Molecular and environmental regulation of root development. *Annual Review of Plant Biology*. 70: 465-88.
- Olatunji D, Geelen, Verstraeten I** (2017) Control of Endogenous auxin levels in plant root development. *International Journal of Molecular Sciences*. 18: 2587.
- Ortiz-Castro R, Contreras-Cornejo HA, Macías-Rodríguez L, López-Bucio J** (2009) The role of microbial signals in plant growth and development. *Plant Signaling & Behavior*. 4: 701-712.
- Ortiz-Castro R, Diaz-Perez C, Martinez-Trujillo M, del Rio RE, et al.** (2011) Transkingdom signaling based on bacterial cyclodipeptides with auxin activity in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 108: 7253-7258.
- Ortiz-Castro R, López-Bucio J** (2019) Review: Phytostimulation and root architectural responses to quorum sensing signals and related molecules from rhizobacteria. *Plant Science*. 284: 135-142.
- Park JE, Park JY, Kim YS, Sraswick PE, et al.** (2007b) GH3-mediated auxin homeostasis links growth regulation with stress adaptation response in *Arabidopsis*. *Journal of Biological Chemistry*. 282: 10036-10046.
- Patten CL, Glick BR** (1996) Bacterial biosynthesis of indole-3-acetic acid. *Canadian Journal of Microbiology*. 42: 207-220.
- Petráček J, Friml J** (2009) Auxin transport routes in plant development. *Development*. 136: 2675-2688.
- Porco S, Larrieu A, Du Y, Gaudinier A, et al.** (2016) Lateral root emergence in *Arabidopsis* is dependent on transcription factor LBD29 regulation of auxin influx carrier LAX3. *Development*. 143: 3340-3349.
- Qiu T, Chen Y, Li M, Kong Y, Zhu Y, et al.** (2013) The tissue-specific and developmentally regulated expression patterns of the SAUR41 subfamily of SMALL AUXIN UP RNA genes: potential implications. *Plant Signal & Behavior*. 8: e25283.
- Ryu CM, Farag MA, Hu CH, Reddy MS, et al.** (2004) Bacterial volatiles induce systemic resistance in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*. 134: 1017-26.
- Saini S, Sharma I, Kaur N, Pati PK** (2013) Auxin: a master regulator in plant root development. *Plant Cell Reports*. 32: 741-757.
- Salwan R, Sharma A, Sharma V** (2019) Microbes mediated plant stress tolerance in saline agricultural ecosystem. *Plant and Soil*. 1-2.
- Shi CL, Park HB, Lee JS, Ryu S, Ryu CM** (2010) Inhibition of primary roots and stimulation of lateral root development in *Arabidopsis thaliana* by the rhizobacterium *Serratia marcescens* is through both auxin dependent and independent signaling pathways. *Molecules and Cells*. 29: 251-258.
- Spaepen S, Vanderleyden J, Remans R** (2007a) Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signaling. *FEMS Microbiology Reviews*. 31: 425-448.
- Spaepen S, Vanderleyden J** (2011) Auxin and plant-microbe interactions. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*. 3: a001438.
- Spaepen S, Bossuyt S, Engelen K, Marchal K, Vanderleyden J** (2014) Phenotypical and molecular responses of *Arabidopsis thaliana* roots as a result of inoculation with the auxin-producing bacterium *Azospirillum brasilense*. *New Phytologist*. 201: 850-861.
- Strader L, Zhao Y** (2016) Auxin perception and downstream events. *Current Opinion in Plant Biology*. 33: 8-14.
- Sukumar P, Legue V, Vayssieres A, Martin F, et al.** (2013) Involvement of auxin pathways in modulating root architecture during beneficial plant-microorganism interactions. *Plant Cell and Environment*. 36: 909-919.
- Swarup R, Friml J, Marchant A, Ljung K, et al.** (2001) Localization of the auxin permease AUX1 suggests two functionally distinct hormone transport pathways operate in the *Arabidopsis* root apex. *Genes & Development*. 15: 2648-2653.
- Urquiaga S, Xavier RP, de Moraes RF, Batista RB, et**

- al.* (2012) Evidence from field nitrogen balance and <sup>15</sup>N natural abundance data for the contribution of biological N<sub>2</sub> fixation to Brazilian sugarcane varieties. *Plant and Soil*. 365: 5-21.
- Vacheron J, Desbrosses G, Bouffaud ML, Touraine B, et al.** (2013) Plant growth-promoting rhizobacteria and root system functioning. *Frontiers in Plant Science*. 4, 356.
- Vande-Broek A, Lambrecht M, Vanderleyden J** (1998) Bacterial chemotactic motility is important for the initiation of wheat root colonization by *Azospirillum brasilense*. *Microbiology*. 144: 2599-2606.
- Vega NM, Allison KR, Samuels AN, Klempner MS, Collins JJ** (2013) *Salmonella typhimurium* intercepts *Escherichia coli* signaling to enhance antibiotic tolerance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 110: 14420-14425.
- Verbon EH, Liberman LM** (2016) Beneficial microbes affect endogenous mechanisms controlling root development. *Trends in Plant Science*. 21: 218-229.
- Vokou D, Vareli K, Zarali E, Karamanoli K, et al.** (2012) Exploring biodiversity in the bacterial community of the Mediterranean phyllosphere and its relationship with airborne bacteria. *Molecular Plant Microbe Interactions*. 64: 714-24.
- Waters CM, Bassler BL** (2005) Quorum Sensing: Cell-to-Cell Communication in Bacteria. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*. 21: 319-346.
- Zamioudis C, Mastranesti P, Dhonukshe P, Blilou I, Pieterse CM** (2013) Unraveling root developmental programs initiated by beneficial *Pseudomonas* spp. bacteria. *Plant Physiology*. 162: 304-318.
- Zhang H, Kim MS, Krishna-machair V, Payton P, et al.** (2007) Rhizobacterial volatile emissions regulate auxin homeostasis and cell expansion in *Arabidopsis*. *Planta*. 226: 839-851.