

Interrelaciones entre la disponibilidad de fosfato y el ambiente biótico del suelo en el crecimiento y desarrollo de las plantas

Ayala Rodríguez Juan Angel, Beltrán Peña Elda, López Bucio José

Instituto de Investigaciones Químico Biológicas, UMSNH

Resumen

El fosfato (P_i) es un macronutriente esencial para todos los organismos, usualmente se le encuentra en el suelo en combinación con cationes formando fosfato tricálcico o hidroxiapatita, o en algunos compuestos orgánicos como el fitato, que suelen ser inaccesibles para las plantas. En los ecosistemas naturales, como las praderas, bosques y selvas, la concentración de fosfato es muy escasa, por lo que los vegetales han desarrollado varios mecanismos adaptativos para incrementar su solubilidad, captación y distribución en sus tejidos. Al percibirse una deficiencia nutrimental, se inhibe el crecimiento de la raíz primaria y se promueve una mayor ramificación mediante la formación de raíces laterales. Por otra parte, se ha observado que las interacciones simbióticas con rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR), ayudan a convertir el fosfato a ácido fosfórico y a mineralizarlo por medio de fosfatasas, haciéndolo de esta manera asequible. Aunque desde hace tiempo se sabe de la importancia de la nutrición mineral para

la productividad vegetal, ha sido recientemente que han comenzado a dilucidarse los mecanismos moleculares subyacentes. En esta revisión, se discuten las investigaciones más relevantes sobre las interacciones y la influencia del ambiente biótico en la nutrición fosfórica, así como su impacto en el crecimiento y desarrollo de las plantas.

Palabras clave: fósforo, rizobacterias, solubilización, mineralización.

Abstract

Phosphate (Pi) is a macronutrient essential for all organisms. It is found in the soil in combination with cations such as tricalcium phosphate or hydroxyapatite, but also as organic forms such as phytate. These chemical species are sparingly soluble and unavailable for plant acquisition. In natural ecosystems, such as prairie open areas, jungles and forests, the Pi level is low, and thus plants have to improve its nutrition through various mechanisms, including solubilization, acquisition and distribution among tissues. As the root perceives Pi deficiency in soil, growth is inhibited while branching is promoted through the formation of lateral roots, which enables a better exploration of the substrate. On the other hand, it has been observed that the symbiotic interactions with plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) help to solubilize and mineralize Pi to make it free and available to the plant. In this review, we discuss the most relevant research on the molecular mechanisms that plants have developed to adapt to Pi deficiency, as well as the effect of symbiosis between PGPRs and plants on growth and development.

Keywords: phosphate, rhizobacteria, solubilization, mineralization.

Introducción

El fósforo (Pi) es un macronutriente esencial en el crecimiento de las plantas, por lo que sus niveles en el suelo son cruciales para que los cultivos alcancen altos rendimientos (Ham *et al.*, 2018). El Pi es un componente clave de moléculas como el DNA y el RNA, y también participa en la regulación del metabolismo energético, en la fotosíntesis y la respiración (Marchner, 1995; Bowler *et al.*, 2010; Abel, 2017). El Pi es un anión con afinidad por cationes como el calcio, el potasio y el aluminio, con los que forma compuestos insolubles (Holford, 1997), y es gracias a factores como la actividad microbiana, el pH y los exudados de la raíz, que el Pi puede quedar en disolución (Richardson *et al.*, 2001; von Wandrauska, 2006). En este

sentido, varios géneros bacterianos que proliferan en la rizósfera, la región del suelo influenciada por la secreción de sustancias nutritivas por la raíz, contribuyen a la solubilización y mineralización del Pi, mejorando así su disponibilidad y por tanto el crecimiento y desarrollo vegetal (Pii *et al.*, 2015). En este artículo empezaremos describiendo el fenotipo del sistema radicular en condiciones de escasez de fósforo. A continuación se revisarán las investigaciones recientes, donde proponen algunos mecanismos moleculares implicados en dicho proceso y finalmente resaltaremos la función de las bacterias en la adquisición del fósforo.

Modificaciones del desarrollo vegetal en condiciones de escasez de fósforo

Las plantas han desarrollado una amplia gama de respuestas para adaptarse y crecer en suelos donde la disponibilidad de Pi es limitada (Puga *et al.*, 2017). En dichas condiciones, se inhibe el crecimiento en profundidad de la raíz primaria, debido a la diferenciación del meristemo radicular (RAM, por sus siglas en inglés) (Abel, 2017; Gutiérrez-Alanís *et al.*, 2018). En el mantenimiento de la actividad mitótica del RAM, participan varios fitohormonas, incluyendo las auxinas, las citocininas y los brasinosteroides (Puga *et al.*, 2017).

En *Arabidopsis thaliana* con limitación de Pi, se inhibe el crecimiento de la raíz primaria y promueve la formación de las raíces laterales, con la consiguiente expansión del área radicular, debido a que en cada ramificación se forman pelos radicales, que son células epidérmicas que expresan proteínas transportadoras que promueven la internalización del nutrimento (Giehl y von Wiren 2014; Peret *et al.*, 2014; Salazar-Henao *et al.*, 2016) (**Fig. 1**). La estimulación del crecimiento de las raíces laterales, permite la exploración preferente de las capas más superficiales del suelo, en donde se acumulan parches localizados de materia orgánica (Ham *et al.*, 2018).

El análisis de plantas transgénicas que expresan el gen *CYCB1::GUS*, importante en la transición G2/M del ciclo celular, ha permitido observar que la reducción del crecimiento de la raíz primaria, se debe a una disminución en la actividad mitótica (**Fig. 1**). Lo anterior ocurre por una pérdida de la identidad del centro quiescente del meristemo (Sánchez-Calderón *et al.*, 2005). Así, la eventual inhibición de la mitosis, y la transición a la diferenciación, son fundamentales en el proceso adaptativo por el que las plantas incrementan la eficiencia de captación de fósforo (Nacry *et al.*, 2005).

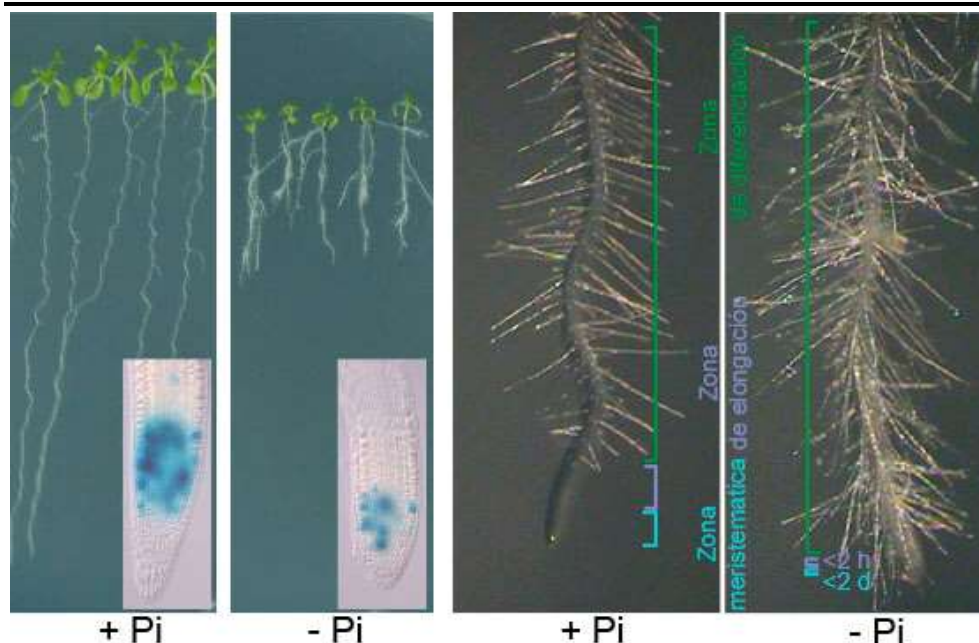


Figura 1. Estrategias del sistema radicular de *A. thaliana* en la búsqueda del Pi. El panel de la izquierda compara las plántulas de *Arabidopsis* de 12 días de edad cultivadas en medios con suficiencia y deficiencia de Pi. En los insertos de la parte inferior se muestra el sistema radicular de las plántulas que expresan *CYCB1::GUS*. Note en las plántulas en deficiencia de Pi, que la tinción histoquímica con GUS en la punta de la raíz primaria es más débil y también presentan un incremento del número de las raíces laterales respecto al control. En el panel de la derecha se comparan las imágenes de microscopía confocal de la punta de la raíz, que muestran una inhibición de la zona de elongación (<2h), seguida de una inhibición de la división celular en la zona meristemática (<2 días) en deficiencia de Pi (Modificada de Abel, 2017).

Mecanismos moleculares de la señalización de fósforo

El transportador codificado por el gen *PHOSPHATE TRANSPORTER 1* (*PHT1*) tiene una función importante en la adquisición de fósforo. Este transportador se expresa principalmente en las células epidérmicas de la zona de maduración de la raíz primaria, así como en los pelos radiculares y en la cofia lateral de la raíz (Shin *et al.*, 2004; Ayadi *et al.*, 2015; Kanno *et al.*, 2016). La caracterización de plantas transgénicas que sobre-expresan 23 residuos del dominio N-terminal de una proteína que enlaza al Ca^{+2} , y se asocia con la membrana plasmática, denominada NR23, carente de pelos radiculares reveló una interacción importante en los procesos del desarrollo y la percepción del fósforo. Por ejemplo, bajo limitación nutrimental, esta línea secreta menos fosfatasa ácida, citrato y malato y manifiesta una mayor inducción de la expresión de *PHT1*, respuestas asociadas al agobio nutricional (Tanaka *et al.*, 2014).

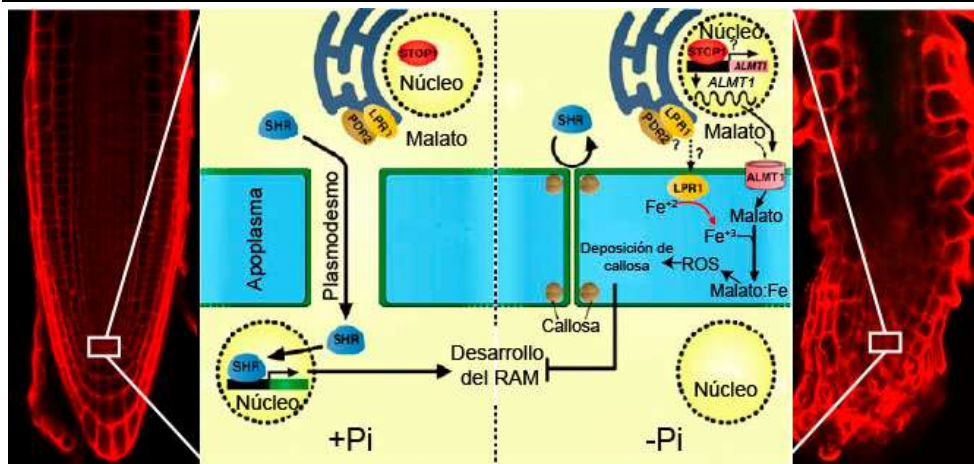


Figura 2. La percepción y señalización local de Pi controla el desarrollo de la raíz primaria. El nicho de células fuente en la raíz primaria requiere para un desarrollo normal del tráfico de factores como SHORT ROOT (SHR) a través del plasmodesmo. En condiciones limitantes de Pi en el suelo, se activan dos vías en el nicho de células fuente: STOP1 que activa la expresión de *ALMT1*, con su subsecuente inserción en la membrana plasmática, lo cual facilita la liberación de malato dentro del apoplasto. En paralelo, en el retículo endoplásmico, se localiza PDR2 unido a la ferredoxina LPR1, al desacoplarse esta interacción, permite el tráfico intracelular de LPR1, el cual oxida el Fe^{2+} a Fe^{3+} , lo que resulta en la acumulación de Fe^{3+} en el apoplasto. En este sitio, Fe^{3+} forma un complejo con el malato que activa la producción de ROS, desencadenando una deposición de callosa en la pared del nicho de células fuente. La callosa bloquea el tráfico del SHR y de otros factores de transcripción a través del plasmodesmo, lo que provoca una disminución de la actividad del RAM. Las vías de señalización STOP1-ALMT1 y PDR2-LPR1 también están involucradas en la rigidez de la pared celular de la zona de transición de la raíz, lo que conduce a la inhibición de la expansión celular, produciendo así una detención del crecimiento de la raíz primaria (Modificado de Ham *et al.*, 2018).

Por otra parte, la proteína PDR2, se une a la ferroxidasa LPR en el retículo endoplásmico. LPR1 al liberarse de PRD2, se transporta al apoplasto donde oxida Fe^{2+} a Fe^{3+} . Más adelante se describirá cómo este hecho influye en la disminución del crecimiento de la raíz primaria bajo condiciones limitantes de fósforo (**Fig. 2**) (Ticconi *et al.*, 2009). Muller *et al.*, (2015), reportaron que LPR1 regula la actividad del meristemo apical de la raíz primaria, al bloquear la comunicación con el nicho de células fuente, proceso en el que está involucrado el factor de transcripción STOP1 codificado por el gen *SENSITIVE TO PROTON RHIZOTOXICITY* (STOP1). STOP1, controla la expresión del transportador de malato ALMT1 localizado en la membrana plasmática. Posteriormente, el malato liberado en el apoplasto forma un complejo con Fe^{3+} , el cual induce la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS por sus siglas en inglés: Reactive Oxygen Species) (Balzergue *et al.*, 2017; Mora-Macias *et al.*, 2017). Esta producción local de ROS incrementa la deposición de callosa en el nicho de células fuente, lo que interfiere con la mitosis y promueve

la diferenciación (**Fig. 3**) (Muller *et al.*, 2015; Hoehenwarter *et al.*, 2016; Mora-Macias *et al.*, 2017). Sin embargo, en este escenario aún quedan preguntas por contestar, por ejemplo cómo y bajo qué mecanismos las células de la punta de la raíz al percibir bajos niveles de fósforo en el suelo, producen cambios que activan la expresión de *ALMT1* a través del módulo de señalización STOP1.

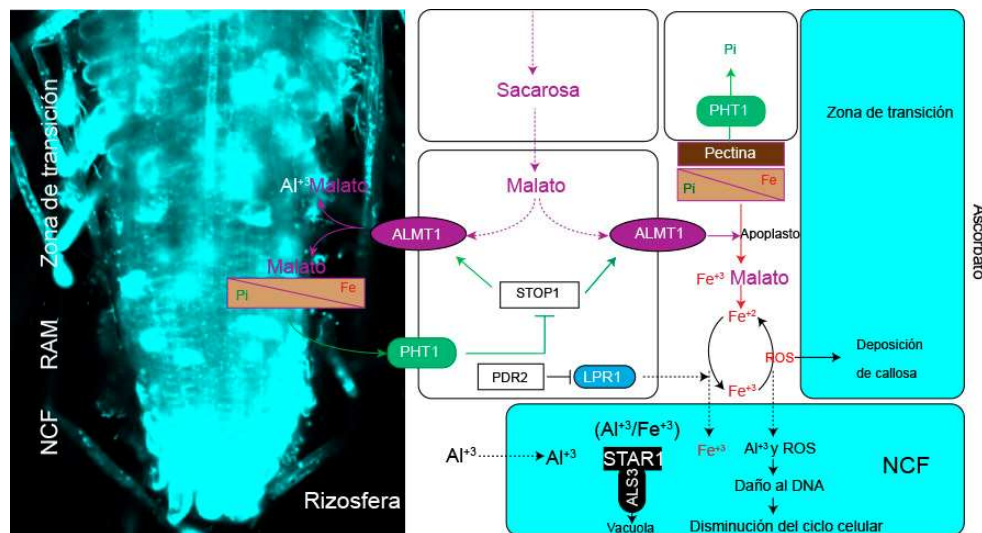


Figura 3. Modelo de la percepción local del Pi en la punta de la raíz de *Arabidopsis*. La deficiencia de Pi activa a la vía dependiente de LPR1 que lleva a la acumulación de Fe^{3+} y a la producción de ROS, lo que ocasiona la deposición de callosa en la pared celular de la zona de transición y del nicho de células fuente (NCF). Lo antes mencionado, provoca una rápida reducción de la elongación celular, seguida de la inhibición de la división celular del RAM (Müller *et al.*, 2015). En la foto de la izquierda se muestra la punta de la raíz de una plántula crecida en condiciones de inanición de Pi, tratada con azul de anilina que tiñe la callosa. La ATPasa PDR2 se encuentra en el retículo endoplasmático, donde restringe a la ferroxidasa LPR1 (Svistonoff *et al.*, 2007; Ticconi *et al.*, 2009). Cuando esta última se localiza en el apoplasto genera a las ROS que inducen la deposición de callosa (Balzergue *et al.*, 2017). La movilización de Pi al interior se lleva a cabo por PHT1, el transportador de Pi, que se expresa en las células de la punta de la raíz. La limitación de Pi es activada por un mecanismo desconocido, que se sabe es independiente del PHT1. STOP1, controla directamente la expresión de *ALMT1*, generando el módulo STOP1-*ALMT1* que regula la deposición de callosa en la zona de transición, pero no en el NCF (Balzergue *et al.*, 2017). El transporte de sacarosa del follaje a la raíz regula la respuesta a la deficiencia de Pi. *ALMT1* también está involucrado en la liberación de malato dentro de la rizósfera como un quelante para la movilización del Pi y la desintoxicación del Al^{3+} (Cordell y White, 2014; Abel, 2017).

Las interacciones planta-microorganismos estimulan el desarrollo vegetal

Hoy en día el suplemento de nutrientes para incrementar la productividad de los cultivos de interés agrícola se basa en la adición de fertilizantes (Zhang *et al.*, 2010). Se ha documentado que el rendimiento de los cultivos no siempre correlaciona con

un alto suministro de insumos, además de que son caros y contaminan el ambiente (Zhang *et al.*, 2010). Por lo tanto, uno de los retos en el campo de la biotecnología agrícola, es el desarrollo de estrategias que permitan que la nutrición vegetal sea sustentable a largo plazo.

En la rizosfera predominan las poblaciones bacterianas que en conjunto componen el microbioma rizosférico (Berg y Smalla 2009; Chaparro *et al.*, 2013). Se han aislado varias especies de PGPR que promueven la salud y el desarrollo de las plantas a través de mecanismos directos e indirectos (Coullero *et al.*, 2009; Richardson *et al.*, 2009). Las interacciones benéficas entre estos organismos y la raíz representan una forma de simbiosis, en las cuales el costo y el beneficio son compartidos por ambos (Odum y Barrett, 2005; Bulgarelli *et al.*, 2013) y pueden ser clasificadas en dos clases (Droge *et al.*, 2012). En la primera, esta interacción conlleva a una relación entre la especie bacteriana y un rango restringido de plantas, que generalmente conduce a la formación de estructuras específicas dedicadas a dicha interacción (Parniske, 2008; Masson-Boivin *et al.*, 2009). La segunda, corresponde a una simbiosis menos específica (Droge *et al.*, 2012). Las PGPR estimulan el desarrollo en muchas más especies hospederas, el cual puede deberse a una supresión de enfermedades (bioprotección), a la adquisición de nutrientes (biofertilización) y a la producción de fitohormonas (bioestimulación) (Lugtenberg y Kamilova, 2009; Saharam y Nehra, 2011; Droge *et al.*, 2012).

Características de las PGPR

Un reto de actualidad consiste en comprender la complejidad de las interacciones entre las poblaciones de bacterias que conforman el microbioma rizosférico y su influencia en los hospederos vegetales (Vacheron *et al.*, 2013). En ese sentido, las PGPR promueven el desarrollo vegetal a través de los procesos descritos a continuación (**Fig. 4**):

1. Fijación del nitrógeno por medio de la reducción del nitrógeno gaseoso a amonio, catalizada por un complejo de nitrogenasas a través de la reacción $(N_2 + 8H^+ + 16ATP \rightarrow 2NH_3 + H_2 + 16ADP + 16Pi)$ (Poly *et al.*, 2001; Dixon y Kahn, 2004; Urquiaga *et al.*, 2012).
2. Solubilización/mineralización de nutrientes mediante la producción de ácidos orgánicos (succinato, citrato y malato) o por fosfatasa que permiten la asimilación del fósforo (Rodríguez *et al.*, 2006).

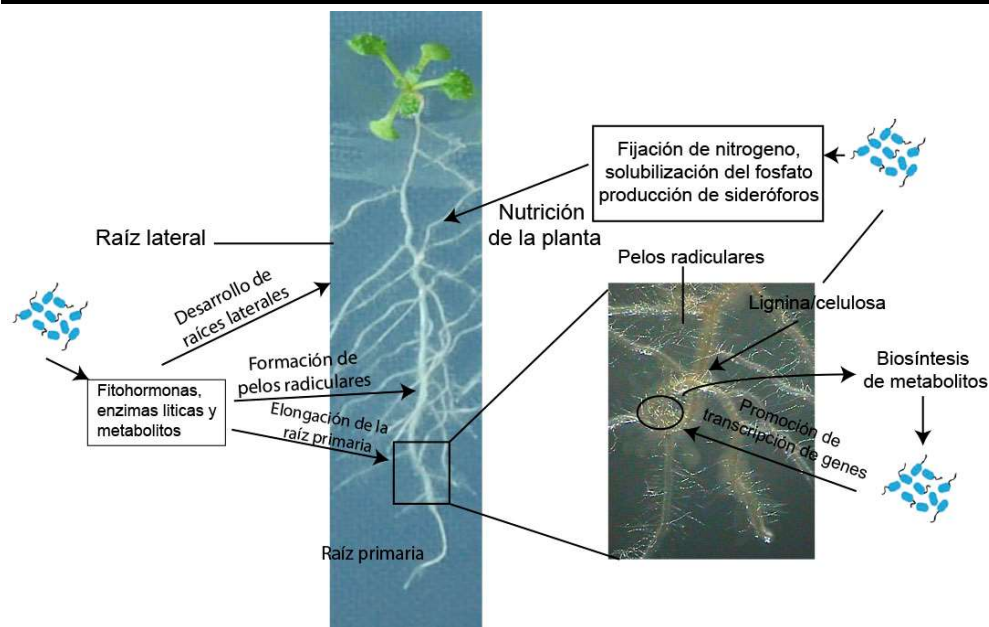


Figura 4. Impacto de la fitoestimulación de las PGPR sobre el desarrollo radicular, la adquisición de nutrientes y las funciones de la raíz. Las PGPR pueden modular el desarrollo y crecimiento de la raíz a través de la producción de fitohormonas, metabolitos secundarios y enzimas. El efecto más común de las PGPR sobre la planta es: la reducción del crecimiento de la raíz primaria y el incremento del número y longitud de los pelos radiculares y de raíces laterales. Las PGPR también influyen en la nutrición de la planta a través de fijación de nitrógeno, solubilización del fósforo, producción de sideróforos y la modificación fisiológica de la raíz por cambios transcripcionales y la biosíntesis de metabolitos en las células vegetales (Modificada de Vacheron *et al.*, 2013).

3. Producción de sideróforos que contribuyen indirectamente en el crecimiento vegetal al restringir la proliferación de patógenos fúngicos presentes en la rizosfera y de esta manera mejoran la salud de la planta (Duijff *et al.*, 1999).
4. Biosíntesis de fitohormonas principalmente auxinas y citocininas (Vacheron *et al.*, 2013). También la interferencia de la biosíntesis del etileno a través de la desaminasa del ACC (acdS) bacteriana, la cual transforma los precursores del ACC a α -cetobutirato y amonio (Glick *et al.*, 2007).
5. Liberación de compuestos volátiles (VOCs por sus siglas en inglés Volatile Organic Compounds) algunos de los cuales presentan capacidad promotora del crecimiento (Ryu *et al.*, 2003).

Además de los factores antes mencionados, las PGPR pueden mejorar el desarrollo y crecimiento de la raíz inhibiendo o compitiendo con fitoparásitos, patógenos, o induciendo la defensa a través de la activación de la resistencia sistémica inducida

(Couillerot *et al.*, 2009; Lugtenberg y Kamilova, 2009), al promover una resistencia al agobio ambiental y a la contaminación por metales pesados (Tak *et al.*, 2013). Lo antes mencionado demuestra que, para mejorar el rendimiento de los cultivos, se pueden utilizar las PGPR para sustituir a los fertilizantes, protegiendo así a los cultivos y al medio ambiente.

Impacto de las PGPR sobre la captación de fósforo

Los microorganismos del suelo funcionan como reguladores importantes de la productividad vegetal y contribuyen en la eficiencia de captación de fósforo, en ambientes ecológicos y de producción agrícola (van der Heijden *et al.*, 2008; Walder *et al.*, 2015). Un ejemplo de lo anterior son los hongos micorrízicos arbusculares, cuyas hifas se extienden más allá del área de exploración de la raíz, acarreando fósforo y otros nutrimentos hacia el interior (Smith *et al.*, 2011). Los hongos micorrízicos producen estrigolactonas, que contribuyen a la ramificación de las hifas y favorecen la colonización (Kretzschmar *et al.*, 2012; Mayzlish-Gati *et al.*, 2012). Por otra parte, las bacterias solubilizadoras de fósforo ayudan a que dicho nutriente esté disponible para la planta (Alori *et al.*, 2017). Esta solubilización, se promueve por la secreción de ácidos orgánicos por las raíces o por sus microorganismos asociados (Khosro, 2012; Bulgarelli *et al.*, 2013). Entre ellas destacan los géneros *Bacillus*, *Rhizobium* y *Pseudomonas* (Saharan y Nehra, 2011).

El fósforo orgánico se presenta comúnmente en forma de fitato (hexafosfato de inositol), el cual puede ser solubilizado mediante la exudación de fitasas que rompen los enlaces del fitato y dejan libre al P_i . Otras formas químicas incluyen a los fosfomonoésteres, fosfodiésteres, fosfolípidos y ácidos nucleicos, la mayoría de estos compuestos son de alto peso molecular y deben ser convertidos a fitato, para su posterior asimilación (Peix *et al.*, 2001). Dicha conversión la pueden llevar a cabo las PGPR, al mineralizar el fitato (Rodríguez y Fraga, 1999). El término mineralización del fósforo, se refiere a la solubilización de P_i orgánico, al degradarse las porciones restantes de la molécula que lo atrapan (Olanrewaju *et al.*, 2017). Las fosfatasa alcalinas presentes en los *phyla* *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Fimicutes* y *Proteobacterias* pueden ser monitoreadas molecularmente mediante la expresión del gen *phoD* (Ragot *et al.*, 2015; Acuña *et al.*, 2016). Las bacterias con la capacidad de mineralización de fósforo son: *Achromobacter*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, y *Serratia* (Sudhaker *et al.*, 2000; Sturz y Nowak, 2000; Mehnaz y Lazarovits, 2006).

Conclusiones

El fósforo es un macronutriente indispensable para el desarrollo de las plantas, cuya concentración en el suelo es baja y además frecuentemente se encuentra en forma insoluble, no disponible para su captación por la raíz. Debido a estas circunstancias, ocurren ajustes en la arquitectura vegetal, tendientes a aumentar la superficie exploratoria. Estudios genéticos y moleculares han demostrado un papel importante del factor de transcripción STOP y del transportador de malato ALMT1 en los mecanismos de adquisición de fósforo. Además, cuando la proteína LPR1 se desacopla del retículo endoplásmico y viaja a la membrana plasmática, participa en la oxidación de Fe^{2+} a Fe^{3+} . Lo anterior implica una interrelación entre la nutrición fosfórica y la férrica, a través de la formación de ROS, la deposición de callosa y la disminución de la actividad del nicho de células fuente del meristemo. Diversas especies bacterianas solubilizan y mineralizan el fósforo como parte de su metabolismo, permitiendo así la adquisición de este macronutriente por la raíz (Pii *et al.*, 2015). Evidencia reciente indica que *Pseudomonas nitroreducens* promueve el crecimiento vegetal, por la captación de nitrato, otro elemento esencial, a través de una mayor expresión de los genes que codifican para los transportadores de nitrato de alta afinidad, como el *NRT2.1* (Trinh *et al.*, 2018). Este hecho abre la posibilidad de que la captación de fósforo pueda también ser estimulada por diferentes géneros de bacterias benéficas. En conjunto, es posible que el microbioma coadyuve a una mejor nutrición de la planta, al mejorar su acceso a los nutrientes presentes en el suelo, de hecho, existen varios microorganismos que se comercializan, como *Azospirillum brasilense* que se ha utilizado extensamente en cultivos de arroz y otros cereales para mejorar su rendimiento (Marks *et al.*, 2013).

Literatura citada

- Abel S (2017) Phosphate scouting by root tips. *Current Opinion in Plant Biology* 39:168-177.
- Acuña JJ, Durán P, Lagos LM, Ogram A, de la Luz Mora M., Jorquera M. A. (2016) Bacterial alkaline phosphomonoesterase in the rhizospheres of plants grown in Chilean extreme environments. *Biology Fertility of Soils* 52:763–773.
- Alori E. T., Glick B. R., Babalola O. O. (2017) Microbial phosphorus solubilization and its potential for use in sustainable agriculture. *Frontiers in Microbiology* 8:971.

- Ayadi A., David P., Arrighi J. F., Chiarenza S., Thibaud M. C., Nussaume L., Marin E. (2015) Reducing the genetic redundancy of *Arabidopsis* PHOSPHATE TRANSPORTER1 transporters to study phosphate uptake and signaling. *Plant Physiology* 167:1511-1526.
- Balzerque C., Darteville T., Godon C., Laugier E., Meisrimler C., Teulon J. M., Creff A., Bissler M., Bouchoud C., Hagege A., Müller J., Chairenza S., Javot H., Becuwe-Linka N., David P., Péret B., Delannoy E., Thibaud M. C., Armengaud J., Abel S., Pelleque J. L., Nussaume L., Desnos T. (2017) Low phosphate activates STOP1-ALMT1 to rapidly inhibit root cell elongation. *Nature Communication* 8:15300.
- Berg G., Smalla K. (2009) Plant species and soil type cooperatively shape the structure and function of microbial communities in the rhizosphere. *FEMS Microbiology Ecology* 68: 1-13.
- Bowler M. W., Cliff M. J., Waltho J. P., Blackburn G. M. (2010) Why did nature select phosphate for its dominant roles in biology? *New Journal of Chemistry* 34:784-794.
- Bulgarelli D., Schlaeppi K., Spaepen S., Ver Loren van Themaat E., Schulze-Lefert P. (2013) Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annual Review of Plant Biology* 64:807-838.
- Chaparro J. M., Badri D. V., Bakker M. G., Sugiyama A., Manter D. K., Vivanco J. M. (2013) Root exudation of phytochemicals in *Arabidopsis* follows specific patterns that are developmentally programmed and correlate with soil microbial functions. *PLOS ONE* 8:e55731.
- Cordell D., White S. (2014) Life's bottleneck: sustaining the world's phosphorus for food secure future. *Annual Review of Environment and Resources* 2014: 39:161-188.
- Couillerot O., Prigent-Combaret C., Caballero-Mellado J., Moënné-Loccoz Y. (2009) *Pseudomonas fluorescens* and closely-related fluorescent pseudomonas as biocontrol agents of soil-borne phytopathogens. *Letters in Applied Microbiology* 48:505-512.
- Dixon R., Kahn D. (2004) Genetic regulation of biological nitrogen fixation. *Nature Reviews Microbiology* 2:621-631
- Droge B., Dore H., Borland S., Wisniewski-Dyé F., Prigent-Combaret C. (2012) Which specificity in cooperation between phytostimulating rhizobacteria and plants? *Research in Microbiology* 163:500-510.
- Duijff B. J., Recorbet G., Bakker PAHM, Loper J. E., Lemanceau P. (1999) Microbial antagonism at the root level is involved in the suppression of *Fusarium* wilt by

- the combination of nonpathogenic *Fusarium oxysporum* Fo47 and *Pseudomonas putida* WCS358. *Phytopathology* 89:1073-1079.
- Giehl R. F., von Wiren N. (2014) Root nutrient foraging. *Plant Physiology* 166:509-517.
- Glick B. R., Todorovic B., Czarny J., Cheng Z., Duan J., McConkey B. (2007) Promoting of plant growth by bacterial ACC deaminase. *Critical Reviews in Plant Sciences* 26:5-6
- Gutiérrez-Alanís D., Ojeda-Rivera J. O., Young-Villalobos L., Cárdenas-Torres L., Herrera-Estrella (2018). Adaptation to phosphate scarcity: tips from *Arabidopsis* roots. *Trends in Plant Science* 23: 721-730.
- Ham B. K., Chen J., Yan Y., Lucas W. J. (2018) Insights into plant phosphate sensing and signaling. *Current Opinion in Biotechnology* 49:1-9.
- Hoehenwarter W., Monchgesang S., Neumann S., Majovsky P., Abel S., Muller J. (2016) Comparative expression profiling reveals a role of the root apoplast in local phosphate response. *BMC Plant Biology* 16:106.
- Holford ICR (1997) Soil phosphorus: its measurement, and its uptake by plants. *Soil Research* 35:227-240.
- Kanno S., Arrighi J. F., Chiarenza S., Bayle V., Berthome R., Peret B., Javot H., Delannoy E., Marin E., Nakanishi T. M., Thibaud M. C., Nussaume L. (2016) A novel role for the root cap in phosphate uptake and homeostasis. *Elife* 5:e14577.
- Khosro M. (2012) Phosphorus solubilizing bacteria: occurrence, mechanisms and their role in crop production. *Resources and Environment* 2:80-85.
- Kretschmar T., Kohlen W., Sasse J., Borghi L., Schlegel M., Bachelier J. B., Reinhardt D., Bours R., Bouwmeester H. J., Martinoia E. (2012) A petunia ABC protein controls strigolactone-dependent symbiotic signalling and branching. *Nature* 483:341-344.
- Lugtenberg B. J., Kamilova F. (2009) Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annual Review of Microbiology* 63:541-556.
- Masson-Boivin C., Giraud E., Perret X., Batut J. (2009) Establishing nitrogen fixing symbiosis with legumes: how many *Rhizobium* recipes? *Trends in Microbiology* 17:458-466.
- Marks B. B, Megías M., Nogueira M. A., Hungria M. (2013) Biotechnological potential of rhizobial metabolites to enhance the performance of *Bradyrhizobium* spp. and *Azospirillum brasilense* inoculants with soybean and maize. *AMB Express*.3:21

- Marschner H. (1995). Mineral nutrition of higher plants. Annual Review of Plant Physiology 76: 681-861.
- Mayzlish-Gati E., De-Cuyper C., Goormachtig S., Beeckman T., Vuylsteke M., Brewer P. B., Beveridge C. A., Yermiyahu U., Kaplan Y., Enzer Y. (2012) Strigolactones are involved in root response to low phosphate conditions in Arabidopsis. Plant Physiology 160:1329-1341.
- Mehnaz S., Lazarovits G. (2006) Inoculation effects of *Pseudomonas putida*, *Gluconacetobacter azotocaptans*, and *Azospirillum lipoferum* on corn plant growth under greenhouse conditions. Microbial Ecology 51:326-335.
- Mora-Macias J., Ojeda-Rivera J. O., Gutierrez-Alanis D., Yong- Villalobos L., Oropeza-Aburto A., Raya-Gonzalez J., Jimenez- Dominguez G., Chavez-Calvillo G., Rellan-Alvarez R., Herrera- Estrella L. (2017) Malate-dependent Fe accumulation is a critical checkpoint in the root developmental response to low phosphate. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 114:E3563-E3572.
- Müller J., Toev T., Heisters M., Teller J., Moore K. L., Hause G., Dinesh D. C., Burstenbinder K., Abel S. (2015) Iron-dependent callose deposition adjusts root meristem maintenance to phosphate availability. Development Cell 33:216-230.
- Nacry P., Canivenc G., Muller B., Azmi A., Van Onckelen H., Rossignol M., Dumas P. (2005) A role for auxin redistribution in the responses of the root system architecture to phosphate starvation in Arabidopsis. Plant Physiology 138:2061-2074.
- Odum E. P., Barrett G. W. (2005). Fundamentals of Ecology, 5th Edn. Belmont, USA: Thomson Brooks/Cole
- Olanrewaju O. S., Glick B. R., Babalola O. O. (2017). Mechanisms of action of plant growth promoting bacteria. World Journal of Microbiology 33:197.
- Parniske M. (2008) Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. Nature Reviews Microbiology 6:763-775.
- Peix A., Mateos P., Rodriguez-Barrueco C., Martinez-Molina E., Velazquez E. (2001) Growth promotion of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by a strain of *Burkholderia cepacia* under growth chamber conditions. Soil Biology and Biochemistry 33:1927-1935.
- Peret B., Desnos T., Jost R., Kanno S., Berkowitz O., Nussaume L. (2014) Root architecture responses: in search of phosphate. Plant Physiology 166:1713-1723.

- Pii Y., Mimmo T., Tomasi N., Terzano R., Cesco S., Crecchio (2015) Microbial interactions in the rhizosphere: beneficial influences of plant growth-promoting rhizobacteria on nutrient acquisition process. *Review Biology and Fertility Soils* 51:403-415.
- Poly F., Jocteur-Monrozier L., Bally R. (2001) Improvement in the RFLP procedure for studying the diversity of *nifH* genes in communities of nitrogen fixers in soil. *Research in Microbiology* 152:95-103.
- Puga M. I., Rojas-Triana M., de Lorenzo L., Leyva A., Rubio V., Paz-Ares J. (2017) Novel signals in the regulation of Pi starvation responses in plants: facts and promises. *Current Opinion in Plant Biology* 39:40-49
- Ragot S. A., Kertesz M. A., Bünemann E. K. (2015) *phoD* alkaline phosphatase gene diversity in soil. *Applied and Environmental Microbiology*. 20:7281-7289
- Richardson A. E., Hasobas P. A., Hayes J. E., O'Hara C. P., Simpson R. J. (2001) Utilization of phosphorus by pasture plants supplied with myo-inositol hexaphosphate is enhanced by the presence of soil micro-organisms. *Plant and Soil* 229:47-56.
- Richardson A. E., Barea J. M., McNeil A. M., Prigent-Combaret C. (2009) Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. *Plant and Soil* 321:305-339.
- Rodríguez H., Fraga R. (1999). Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. *Biotechnology Advances* 17:319-339.
- Rodríguez H., Fraga R., Gonzalez T., Bashan Y. (2006) Genetics of phosphate solubilization and its potential applications for improving plant growth-promoting bacteria. *Plant and Soil* 287:15-21.
- Ryu C. M., Farag M. A., Hu CH., Reddy M. S., Wei H. X., Paré P. W., Kloepper J. W. (2003). Bacterial volatiles promote growth in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100:4927-4932.
- Saharan B. S., Nehra V. (2011) Plant growth promoting rhizobacteria: a critical review. *Life Sciences and Medicine Research, LSMR-21*
- Salazar-Henao J. E., Velez-Bermudez I. C., Schmidt W. (2016) The regulation and plasticity of root hair patterning and morphogenesis. *Development* 143:1848-1858.
- Sánchez-Calderón L., López-Bucio J., Chacón-López A., Cruz-Ramírez A., Nieto-Jacobo F., Dubrovsky J., Herrera-Estrella L. (2005) Phosphate starvation induces a determinate developmental program in the roots of *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology* 46:174-184.

- Shin H., Shin H. S., Dewbre G. R., Harrison M. J. (2004) Phosphate transport in *Arabidopsis*: Pht1;1 and Pht1;4 play a major role in phosphate acquisition from both low- and high-phosphate environments. *The Plant Journal* 39:629-642.
- Smith S. E., Jakobsen I., Gronlund M., Smith F. A. (2011). Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: Interactions between pathway of phosphorous uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant Physiology* 156:150-1057.
- Sturz A. V., Nowak J. (2000) Endophytic communities of rhizobacteria and the strategies required to create yield enhancing associations with crops. *Applied Soil Ecology* 15:183-190.
- Sudhakar P., Chattopadhyay G. N., Gangwar S. K., Ghosh JK (2000) Effect of foliar application of *Azotobacter*, *Azospirillum* and *Beijerinckia* on leaf yield and quality of mulberry (*Morus alba*). *The Journal of Agricultural Science* 134:227-234.
- Svistoonoff S., Creff A., Reymond M., Sigoillot-Claude C., Ricaud L., Blanchet A., Nussaume L., Desnos T. 2007. Root tip contact with low-phosphate media reprograms plant root architecture. *Nature Genetic* 39: 792-796.
- Tak H. I., Ahmad F., Babalola O. O. (2013) Advances in the application of plant growth-promoting rhizobacteria in phytoremediation of heavy metals. *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology*. Ed. Whitacre D. M., editor. (New York: Springer Science Business Media) 223:33-52.
- Tanaka N., Kato M., Tomioka R., Kurata R., Fukao Y., Aoyama T., Maeshima M. (2014) Characteristics of a root hair-less line of *Arabidopsis thaliana* under physiological stresses. *Journal of Experimental Botany* 65:1497-1512.
- Ticconi C. A., Lucero R. D., Sakonwasee S., Adamson A. W., Creff A., Nussaume L., Desnos T., Abel S. (2009) ER-resident proteins PDR2 and LPR1 mediate the developmental response of root meristems to phosphate availability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106:14174-14179
- Trinh C. S., Lee H., Lee W. J., Lee S. J., Chung N., Han J., Kim J., Hong S.W., Lee H. (2018) Evaluation of the plant growth-promoting activity of *Pseudomonas nitroreducens* in *Arabidopsis thaliana* and *Lactuca sativa*. *Plant Cell Reports* 37:873-885.
- Urquiaga S., Xavier R. P., de Moraes R. F., Batista R. B., Schultz N., Leite J. M., e Sá J. M., Barbosa K. P., de Rsende A. D., Alves BJR, Boddey R. M. (2012) Evidence from field nitrogen balance and ¹⁵N natural abundance data for the

- contribution of biological N₂ fixation to Brazilian sugarcane varieties. *Plant and Soil* 356:5-21
- Vacheron J., Desbrosses G., Bouffaud M-L, Touraine B., Moeënné-Loccoz Y., Muller D., Lgendre L., Wisniewski- Dye F., Prigent-Combaret C. (2013) Plant growth-promoting rhizobacteria and root system functioning. *Frontiers in Plant Science* 4: 356:1-19.
- van der Heijden MGA, Bardgett R. D., van Straalen N. M. (2008) The un seen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11:296-310.
- von Wandruszka R. (2006) Phosphorus retention in calcareous soils and the effect of organic matter on its mobility. *Geochemical Transactions* 7: 6
- Walder F., Brule D., Koegel S., Wiemken A., Boller T., Courty P. E. (2015) Plant phosphorus acquisition in a common mycorrhizal network: regulation of phosphate transporter genes of the Pht1 family in sorghum and flax. *New Phytologist* 205:1632-1645.
- Zhang F., Shen J., Zhang J., Zuo Y., Li L., Chen X. (2010) Rhizosphere processes and management for improving nutrient use efficiency and crop productivity: implications for China, 1st ed. *Advances in Agronomy* 107:1–32.