

Rizobacteris Promotors del Creixement Vegetal: Mecanismes d'interacció planta-bacteri i aplicacions

Estudiant: Laura Doncel Cantos

Correu electrònic: lauradoncelc@gmail.com

Grau en Ciències Ambientals

Tutor: Frederic Gich Batlle

Correu electrònic: frederic.gich@gmail.com

Data de dipòsit de la memòria a través de la plataforma de TFG: 07/06/2023

ÍNDEX

I. RESUM	2
II. RESUMEN	3
III. ABSTRACT	4
IV. REFLEXIÓ SOBRE ÈTICA	5
V. REFLEXIÓ SOBRE SOSTENIBILITAT	5
VI. REFLEXIÓ PERSPECTIVA DE GÈNERE	5
1. INTRODUCCIÓ	6
1.1. Importància de la simbiosi a nivell evolutiu	6
1.2. Interaccions entre microorganismes i organismes superiors	7
1.3. Rizobacteris	8
2. OBJECTIVES	10
3. METODOLOGIA	11
4. RESULTATS I DISCUSSIÓ	13
4.1. Mecanismes d'interacció entre PGPR i plantes	13
4.2. Beneficis dels PGPR	18
4.3. Cultius més eficients	23
4.4. PGPR com a fertilitzants	25
5. CONCLUSIONS	27
6. BIBLIOGRAFIA	28

I. RESUM

Els rizobacteris, en particular els PGPR (*Plant Growth-Promoting Rhizobacteria*), són un grup de bacteris que promouen el creixement de les plantes colonitzant les seves arrels. Estableixen diferents tipus de simbiosis amb les plantes i els seus representants inclouen bacteris com *Rhizobium*, *Azospirillum* i *Azotobacter* entre d'altres. Tenen una àmplia gamma d'aplicacions en diferents àmbits com poden ser l'agricultura, la silvicultura, l'horticultura i la jardineria.

L'objectiu d'aquesta revisió sistemàtica és investigar els mecanismes pels quals es produeix aquestes interaccions i quines són les funcions i els beneficis de la simbiosi entre rizobacteris i plantes. S'ha determinat quins són els cultius agrícoles que obtenen un major benefici d'aquesta unió i la importància d'utilitzar PGPR com a biofertilitzants.

S'ha observat que, depenent de si la simbiosi és rizosfèrica, endofítica o associativa, la colonització és superficial en les arrels o s'envaeixen els teixits interns de les plantes. Gràcies a aquestes interaccions on es fixa el nitrogen, se solubilitza el fosfat i on es produeixen sideròfors i fitohormones, es millora l'absorció de nutrients, la resistència als patògens, s'augmenta la resistència a l'estrès ambiental, la quantitat de matèria orgànica i una microbiota més diversa al sòl.

Els PGPR necessiten sòls que estiguin ben drenats i que tinguin una gran quantitat de matèria orgànica. Els cultius on aquests bacteris són més efectius són els de blat, blat de moro o arròs, fruites, hortalisses i de plantes ornamentals. L'ús dels PGPR com a biofertilitzants pot reduir la necessitat de fertilitzants químics sent una alternativa ecològica a causa de l'augment de la demanda agrícola en les darreres dècades. No només promouen un millor creixement més resistent a l'estrès ambiental sinó que això pot comportar a una agricultura més sostenible i productiva disminuint l'impacte ambiental.

Gràcies a tots els beneficis que poden proporcionar els PGPR en diferents camps, és necessari continuar investigant aquests microorganismes per maximitzar els seus beneficis no només per la promoció del seu creixement sinó per la millora de la sostenibilitat i la producció agrícola i la reducció de la contaminació per una millora significativa del medi ambient.

II. RESUMEN

Las rizobacterias, en particular las PGPR (*Plante Growth-Promoting Rhizobacteria*), son un grupo de bacterias que promueven el crecimiento de las plantas colonizando sus raíces. Establecen distintos tipos de simbiosis con las plantas y sus representantes incluyen bacterias como *Rhizobium*, *Azospirillum* y *Azotobacter* entre otras. Tienen una amplia gama de aplicaciones en diferentes ámbitos como pueden ser la agricultura, la silvicultura, la horticultura y la jardinería.

El objetivo de esta revisión sistemática es investigar los mecanismos por los que se produce estas interacciones y cuáles son las funciones y beneficios de la simbiosis entre rizobacterias y plantas. Se ha determinado cuáles son los cultivos agrícolas que obtienen un mayor beneficio de esta unión y la importancia de utilizar PGPR como biofertilizantes.

Se ha observado que, dependiendo de si la simbiosis es rizosférica, endofítica o asociativa, la colonización es superficial en las raíces o invaden los tejidos internos de las plantas. Gracias a estas interacciones donde se fija el nitrógeno, se solubiliza el fosfato y donde se producen sideróforos y fitohormonas, se mejora la absorción de nutrientes, la resistencia a los patógenos, se aumenta la resistencia al estrés ambiental, la cantidad de materia orgánica y una microbiota más diversa en el suelo.

Los PGPR necesitan suelos que estén bien drenados y que tengan una gran cantidad de materia orgánica. Los cultivos donde estas bacterias son más efectivas son los de trigo, maíz o arroz, frutas, hortalizas y plantas ornamentales. El uso de los PGPR como biofertilizantes puede reducir la necesidad de fertilizantes químicos siendo una alternativa ecológica debido al aumento de la demanda agrícola en las últimas décadas. No sólo promueven un mejor crecimiento más resistente al estrés ambiental, sino que esto puede conllevar a una agricultura más sostenible y productiva disminuyendo el impacto ambiental.

Gracias a todos los beneficios que pueden proporcionar los PGPR en distintos campos, es necesario continuar investigando estos microorganismos para maximizar sus beneficios no sólo por la promoción de su crecimiento sino por la mejora de la sostenibilidad y la producción agrícola y la reducción de la contaminación por una mejora significativa del medio ambiente.

III. ABSTRACT

Rhizobacteria, in particular PGPR (*Plant Growth-Promoting Rhizobacteria*), are a group of bacteria that promote plant growth by colonizing their roots. They establish different types of symbioses with plants that include bacterial genera such as *Rhizobium*, *Azospirillum* and *Azotobacter*. They have a wide range of applications in different fields such as agriculture, forestry, horticulture and gardening.

The aim of this systematic review is to investigate the mechanisms by which these interactions occur and what are the functions and benefits of the symbiosis between rhizobacteria and plants. It has been determined which agricultural crops benefit most from this union and the importance of using PGPR as biofertilizers.

It has been observed that, depending on whether the symbiosis is rhizospheric, endophytic or associative, the colonization is superficial in the roots or the internal tissues of the plants are invaded. Thanks to these interactions where nitrogen is fixed, phosphate is solubilized and where siderophores and phytohormones are produced, there is an increase in the absorption of nutrients, resistance to pathogens, resistance to environmental stress, organic matter soil content and a more diverse soil microbiota.

PGPR need soils that are well drained and have a high amount of organic matter. The crops where these bacteria are most effective are wheat, corn or rice, fruit, vegetables and ornamental plants. The use of PGPR as biofertilizers can reduce the need for chemical fertilizers being an ecological alternative due to the increase in agricultural demand in recent decades. Not only do they promote stronger and more resilient growth, but this can lead to more sustainable and productive agriculture, reducing the environmental impact.

Given all these benefits that PGPR can provide in different fields, it is necessary to continue researching these microorganisms to maximize their benefits not only for the promotion of their growth but for the improvement of sustainability and agricultural production and the reduction of pollution for significant improvement of the environment.

IV. REFLEXIÓ SOBRE ÈTICA

El plagi, que implica apropiar-se dels treballs d'altres sense atribuir l'autoria, és una violació legal i ètica greu. En el cas d'una revisió sistemàtica, s'ha de citar correctament als autors originals per donar crèdit als seus treballs i respectar els drets d'autor i la propietat intel·lectual. En entorns acadèmics, fer plagi pot ser fomentat per la necessitat de treure bones qualificacions i comporta que hi hagi avaluacions esbiaixades i que es menyspreïn esforços d'alumnes i professors. També ho incentiva la manca de conèixer les repercussions sobre el fet de no citar les fonts d'on es treu informació. És fonamental implementar mesures educatives per prevenir el plagi, com ara l'ensenyament de tècniques adequades de citació i la conscienciació ètica.

V. REFLEXIÓ SOBRE SOSTENIBILITAT

Tot i que l'ús d'agroquímics sintètics proporciona certs avantatges per a la productivitat dels cultius en l'agricultura, provoca greus problemes ambientals. Aquests productes redueixen biodiversitat, contaminen els ecosistemes i tenen efectes negatius en la salut humana. Són perjudicials per al medi ambient i contribueixen als gasos d'efecte hivernacle i a la petjada de carboni. Per això és interessant l'estudi sobre utilitzar els PGPR com a biofertilitzants gràcies a tots els beneficis que proporcionen tant pel creixement de les plantes com per a la reducció de l'impacte ambiental, fomentant les pràctiques agrícoles sostenibles.

VI. REFLEXIÓ PERSPECTIVA DE GÈNERE

Amb el pas dels anys, les dones han anat aportant contribucions significatives en la ciència i la tecnologia, però a causa del seu gènere han sigut menyspreades. Avui en dia la participació femenina en la investigació científica continua sent baixa i un dels motius és l'alta càrrega familiar que tenen. Duent a terme aquesta revisió sistemàtica s'ha observat que la majoria dels autors de correspondència en articles de revistes científiques són homes. Tot i que s'ha progressat i cada vegada les dones tenen més accés a l'educació superior, en molts països la investigació dels estudis de doctorat és dominada per homes. Encara queda molt per aconseguir una igualtat de gènere, i per això és molt important promoure la participació i el lideratge de les dones en la ciència.

1. INTRODUCCIÓ

1.1. IMPORTÀNCIA DE LA SIMBIOSI A NIVELL EVOLUTIU

La novetat biològica apareix quan un organisme adquireix noves característiques i aquestes són heretades pels seus descendents. Aquesta novetat biològica pot ser una mutació, duplicació o recombinació genètica i transferència horitzontal de gens. La simbiosi és un mecanisme evolutiu que crea aquesta novetat biològica fent que sigui un dels principals orígens de la innovació (Charlesworth, 1991). Aquestes interaccions entre espècies, on hi ha combinacions genètiques particulars i es produeixen trets emergents, generen la notable diversitat de vida i augmenten la complexitat cel·lular. Les espècies simbiòtiques evolucionen conjuntament fent que hi hagi una major especialització i eficiència en les seves interaccions (Carscadden et al., 2023).

Les interaccions simbiòtiques es poden dividir en diversos tipus com facultatives on un exemple és el peix pallasso i la anèmone de mar (Émie et al., 2021) o obligades com és el cas dels líquens (Favero-Longo i Piervittori, 2010). Les simbiosis són aquelles en què tots dos organismes se'n beneficien, i adquireixen noves característiques, la capacitat d'adaptar-se a nous ambients o aprofitar nous recursos. A mesura que passa el temps, poden evolucionar junts, tornant-se cada cop més adaptables entre si (Uchiumi i Sasaki, 2020).

Inicialment els bacteris van evolucionar com a organismes de vida lliure fins que van desenvolupar mecanismes que els hi va permetre proliferar als teixits (com l'epidermis i els teixits interns com el parènquima, el colènquima o l'esclerènquima) i cèl·lules dels eucariotes creant aquestes associacions persistents (Medina i Sachs, 2010). Els bacteris mutualistes proporcionen diversos avantatges com poden ser nutrients, bioluminescència i producció d'antibiòtics, d'entre altres, i per això hi ha molt poques evidències de transicions del mutualisme al parasitisme, ja que el primer té molts beneficis (Sachs et al., 2011).

Per aquesta raó, les simbiosis microbianes mutualistes són una de les innovacions clau en l'evolució de la diversitat biològica. Gràcies a aquestes interaccions, es pot mantenir la biodiversitat i millorar els cicles de nutrients dels ecosistemes. També afavoreix l'expansió dels nínxols de les espècies, ja que permet als organismes colonitzar i adaptar-se a nous nínxols ecològics (Peay, 2016).

1.2. INTERACCIONS ENTRE MICROORGANISMES I ORGANISMES SUPERIORS

Hi ha una gran varietat d'interaccions entre microorganismes i organismes superiors beneficioses per ambdós on es contribueix a la supervivència i al benestar de cadascun. Per exemple existeixen les associacions simbiòtiques dels fongs micorrízics amb les arrels de les plantes facilitant l'absorció de nutrients i aigua per part d'aquestes mentre els fongs obtenen carbohidrats de les plantes (Brundrett, 2002) o bé els líquens on les algues realitzen la fotosíntesi i proporcionen nutrients als fongs mentre que aquests ofereixen un entorn humit i protegit (Spribille et al., 2022).

Els bacteris bioluminescents com *Vibrio fischeri* que viuen en un òrgan especial del calamar proporciona llum i utilitza nutrients mentre que el calamar utilitza la llum per camuflar-se i caçar (Bongrand et al., 2020). En el cas dels organismes superiors també hi ha bacteris del gènere *Bacteroides* i del fílum Firmicutes que ajuden a la digestió d'aliments, la producció de vitamines i a la protecció contra patògens (Sun et al., 2023).

Existeix un gran nombre d'associacions entre bacteris i plantes involucrades en l'estabilitat i en la productivitat dels ecosistemes. Moltes d'aquestes interaccions tenen aplicacions pràctiques en la restauració dels ecosistemes (Lebreton i Keller, 2024). Alguns exemples es poden veure a la **Taula 1**. Entre ells es troben els endòfits bacterians on els bacteris viuen dins els teixits de les arrels de les plantes (Monteiro et al., 2012), la fixació de nitrogen en lleguminoses on es creen nòduls a les arrels de les plantes (Hidalgo-Castellanos et al., 2022) i els bacteris metanotròfics que oxiden el metà utilitzant-lo com a font d'energia i carboni (Hanson i Hanson, 1996).

Existeixen també les simbiosis amb cianobacteris on les plantes formen nòduls i cavitats foliars perquè puguin residir i multiplicar-se (Adams i Duggan, 2008). Una altra simbiosi és on els bacteris degraden compostos orgànics fent que es reciclin nutrients i tinguin accés a aquests i al mateix temps estiguin protegits contra patògens (Segura i Ramons, 2013) i els bacteris presents en la rizosfera de plantes no lleguminoses on es promou el creixement de les plantes i es millora la resistència als patògens (Naqqash et al., 2024).

Taula 1: Exemples de relacions mutualistes entre bacteris i diverses espècies de plantes.

Tipus de simbiosi	Bacteris involucrats	Plantes involucrades	Beneficis per als bacteris	Beneficis per les plantes	Font
Endòfits bacterians	<i>Azospirillum</i> <i>Herbaspirillum</i>	Plantes diverses (blat de moro, tomàquet, soja)	Accés a nutrients i un entorn protegit	Millor absorció de nutrients i producció de fitohormones	Monteiro et al. (2012)
Fixació de nitrogen en lleguminoses	<i>Rhizobium</i>	Lleguminoses (fesols, pèsols)	Obtenció carbohidrats i un entorn protegit	Fixació del nitrogen atmosfèric	Hidalgo-Castellanos et al. (2022)
Bacteris metanotròfics	<i>Methylobacterium</i> <i>Methylosinus</i> <i>Methylomonas</i>	Aquàtiques i d'aiguamolls, (joncs, papirs, i arròs)	Accés a metà i un entorn protegit	Reducció del metà en la rizosfera i promoció del creixement	Hanson i Hanson (1996)
Simbiosis amb cianobacteris	<i>Anabaena</i> <i>Nostoc</i>	Aquàtiques i falgueres (<i>Azolla</i>)	Accés a nutrients i un entorn protegit	Fixació del nitrogen atmosfèric	Adams i Duggan (2008)
Bacteris que degraden compostos orgànics	<i>Pseudomonas fluorescens</i> <i>Bacillus subtilis</i>	Plantes diverses (canya de sucre, blat de moro, blat, girasol)	Accés a nutrients de compostos orgànics	Protecció contra patògens i degradació de compostos tòxics	Segura i Ramons (2013)
Bacteris a la rizosfera de plantes no lleguminoses	<i>Frankia</i>	Plantes actinorríctiques (verns, oliveres)	Obtenció de carbohidrats i un entorn protegit	Fixació del nitrogen atmosfèric	Naqqash et al. (2024)

1.3. BACTERIS BENEFICIOSOS PER AL CREIXEMENT VEGETAL

Els rizobacteris són un grup de bacteris que viuen al sol que envolta les arrels de les plantes, és a dir la rizosfera. Aquesta regió és de gran importància per a les plantes i la fertilitat del sòl, ja que és on hi ha l'activitat de les arrels, la colonització microbiana, les interaccions entre microorganismes i plantes i té lloc els cicles de nutrients.

És una zona rica en nutrients degut als exsudats radiculars de les plantes que són secretats per les arrels i expulsats al sòl. Aquests inclouen carbohidrats, aminoàcids, vitamines, compostos fenòlics, enzims, d'entre altres (El-Shatnawi i Makhadmeh, 2001).

Durant el creixement en condicions naturals, les plantes interactuen contínuament amb els microorganismes del sòl. Els rizobacteris promotors del creixement vegetal (les seves sigles en anglès són PGPR (*Plant Growth-Promoting Rhizobacteria*) són un grup de bacteris que el que fan és colonitzar les arrels de les plantes per obtenir tots els nutrients mentre que promocionen el creixement d'aquestes (Bashan i Holguin, 1998).

Aquest grup està representat per diferents gèneres de bacteris com poden ser els *Rhizobium* que són importants en el cicle del nitrogen, ja que fixen el nitrogen atmosfèric per mentre aquestes proporcionen als bacteris una font de carboni i un ambient estable amb protecció enfront dels patògens (Mehboob et al., 2009). El gènere *Azospirillum*, a part de també fixar el nitrogen atmosfèric, produeix fitohormones que estimulen el creixement i desenvolupament de les arrels fent que la planta tingui més capacitat per absorbir aigua i nutrients del sòl. A més també pot formar biofilms a les arrels fent que els bacteris tinguin un entorn més protegit (Pereg et al., 2016). Un altre gènere és *Azotobacter*, els representants del qual milloren l'estat del sòl i ajuden a fer que els sistemes agrícoles i ecològics siguin més sostenibles (Gauri et al., 2012). Altres gèneres de rizobacteris són *Enterobacter*, *Achromobacter*, *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Streptomyces*, *Sinorhizobium*, *Frankia*... (Rosier et al., 2018).

Els rizobacteris tenen una àmplia gamma d'aplicacions en diferents camps. Es poden utilitzar en l'agricultura per a promoure el creixement dels cultius i reduir l'ús de fertilitzants químics i pesticides a més de controlar malalties (Malik et al., 2022). En la silvicultura ajuden a millorar el creixement i la supervivència dels arbres tant en zones forestals com en zones desforestades. En l'horticultura i la jardineria s'utilitzen per millorar tant la qualitat com el rendiment de les fruites, verdures, flors i plantes. A més que s'utilitzen per entendre com funciona la interacció microorganisme-planta per tal de poder desenvolupar nous mètodes d'agricultura sostenible (Gowtham et al., 2022).

Veient la importància dels rizobacteris és interessant dur a terme estudis per entendre els mecanismes d'interacció i tots els beneficis que pot aportar utilitzar rizobacteris com a promotors del creixement de les plantes. És significatiu estudiar aquests microorganismes i les simbiosis que poden fer, ja que aporta molts beneficis en diferents camps.

2. OBJECTIVES

As has been mentioned, rhizobacteria have a wide variety of benefits on plants and their growth, and therefore it is of great interest to know all the advantages they provide. For this reason, the main objective of this work is to carry out a systematic review of the rhizobacteria that promote plant growth in order to:

1. Understand the molecular and biochemical mechanisms by which they manage to promote growth.
2. Know all the functions that PGPR can provide to plants.

The secondary objectives of this systematic review are:

- 2.1. Determine in which types of agricultural crops PGPRs are most effective.
- 2.2. Know the importance of using PGPR as biofertilizers.

3. METODOLOGIA

Per a la realització d'aquest treball, primer s'han definit els objectius mencionats anteriorment per tal d'afinar la cerca bibliogràfica i tenir un marc de treball. Un cop aquests objectius han sigut fixats, s'ha pogut determinar unes paraules claus per tal de poder filtrar la informació i evitar la que no sigui rellevant per aquest estudi, per poder abastar tots els estudis importants que s'han fet sobre aquest tema i poder fer una cerca acurada i organitzada per tal que el treball estigui ben estructurat. Algunes paraules clau en aquest treball han sigut “rizobacteris”, “PGPR”, “interaccions planta-microorganismes”, “cultius PGPR” i “biofertilitzants”.

Per tal d'aconseguir la informació, s'han utilitzat diferents bases de dades bibliogràfiques per tal de tenir a l'abast una àmplia gamma de revistes científiques. Les que s'han utilitzat han estat principalment Web of Science, Google Scholar, ScienceDirect, Scopus i PubMed i s'ha seguit uns criteris per tal d'escollir les millors fonts d'informació els quals s'expliquen a continuació.

Per començar, la informació s'ha buscat en diferents camps d'estudi per tal de poder respondre a totes les qüestions plantejades. Per tal d'obtenir més informació sobre la simbiosi s'ha anat a cercar en revistes del camp de la Biologia com *Plant Science*. Per saber les diferents poblacions de rizobacteris que hi ha en el sòl, saber com són els cicles de nutrients i els impactes al sòl s'ha anat a revistes científiques de l'àmbit d'Ecologia Microbiana i Biogeoquímica com per exemple en *Soil Biology & Biochemistry*. Per entendre els mecanismes d'interacció s'han consultat camps de Fisiologia Vegetal i per saber els seus beneficis s'han llegit articles de revistes d'Ecologia i Microbiologia com *mBio* i *Microbiological Research*. Per poder saber quins són els cultius més eficients s'ha anat a camps d'Agronomia i Ciències Ambientals com per exemple *Plant and Soil* o *Chemical and Biological Technologies in Agriculture* i per poder trobar quins són els millors fertilitzants s'ha analitzat informació de camps de biotecnologia com *New Biotechnology*.

Un cop s'ha anat trobant informació en diferents camps, només s'han escollit revistes que estiguin dins del quartil 1 per tal que siguin les revistes més influents i prestigioses, que tinguin més impacte i que siguin més citades. Per tal de saber la importància de la revista s'ha mirat el factor d'impacte. S'han escollit revistes que van des d'un factor d'impacte de 3.5 fins a 60.9.

S'ha intentat que la informació extreta per a la realització d'aquest treball fos tan actualitzada com fos possible. No obstant això, també s'han consultat alguns estudis de fa uns anys perquè són de gran interès.

La informació que s'ha seleccionat prové d'articles de treballs experimentals, articles de revisió, i de llibres, els quals han estat molt útils per poder entendre i conèixer els diferents temes que es tracten en aquest treball de manera clara. Tanmateix, la informació s'ha anat contrastant entre les diferents fonts d'informació per tal que sigui precisa i fiable.

Finalment, tota aquesta informació que s'ha anat recopilant s'ha organitzat en el gestor bibliogràfic Zotero. S'ha anat guardant tota la informació en una biblioteca personal per tal de tenir una organització el més eficient possible. També ha estat molt útil pel fet que es poden anar subratllant frases i redactant notes, la qual cosa ha ajudat moltíssim a poder anar cercant la informació més rellevant de cada referència i que sigui molt més fàcil anar accedint a diferents articles sense perdre informació. A més que, tot i que s'han hagut de revisar manualment perquè no hi hagi cap error, ha ajudat a realitzar la bibliografia automàticament.

4. RESULTATS I DISCUSSIÓ

4.1. MECANISMES D'INTERACCIÓ ENTRE PGPR I PLANTES

Els PGPR poden establir diferents tipus d'interaccions simbiòtiques. En la simbiosi rizosfèrica els PGPR colonitzen la superfície de les arrels, és a dir la rizosfera, però no penetren les cèl·lules de la planta. Contràriament, en la simbiosi endofítica colonitzen l'interior de les arrels i viuen dins els teixits de la planta incloent les arrels, les tiges, fulles i llavors, i en la simbiosi associativa viuen en una associació propera amb les arrels de les plantes o en el teixit cortical extern sense penetrar els teixits interns. La ubicació de les tres diferents simbiosis en l'estela de l'arrel es pot veure en la **Figura 1** (Carvalho et al., 2014).

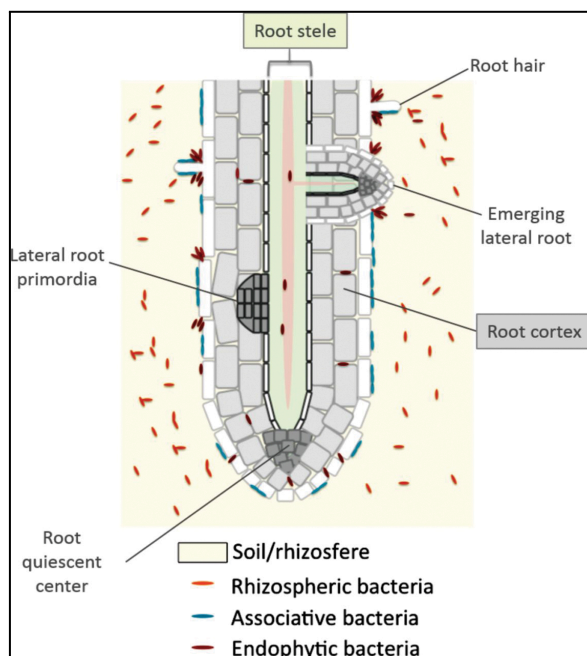


Figura 1. Ubicació en l'estela d'una arrel en la rizosfera dels diferents tipus de bacteris en simbiosi amb les plantes. Imatge extreta de Carvalho et al. (2014).

Els tres tipus de simbiosi es diferencien en el fet que la simbiosi rizosfèrica té una dependència dels exsudats de les arrels i a part de promoure el creixement de les plantes també les protegeix contra els patògens. La simbiosi endofítica obté els nutrients directament dels teixits interns i també a part de promoure el creixement de les plantes des de l'interior, millora la resistència a l'estrès, mentre que la simbiosi associativa té igual que la rizosfèrica una dependència als exsudats de les arrels i a vegades també de la mateixa planta i millora la disponibilitat de nutrients a més de protegir contra patògens (Vessey, 2003).

4.1.1. SIMBIOSI RIZOSFÈRICA

La simbiosi rizosfèrica es basa en diferents etapes que permeten la colonització de les arrels per part dels bacteris. En el procés de simbiosi les arrels de les plantes alliberen exsudats radiculars que atrauen els PGPR cap a la rizosfera que serveixen com a senyal químic. Llavors els bacteris detecten aquests senyals i es mouen cap a les arrels a través de la quimiotaxi (Zhang et al., 2014).

Els PGPR produeixen exopolisacàrids, fimbries o flagels per poder adherir-se a la superfície de les arrels i comencen a colonitzar-la produint microcolònies. Aquestes poden acabar generant biofilms per tenir més estabilitat i protecció produint una matriu de polisacàrids extracel·lulars. D'aquesta manera si hi ha condicions adverses en el sòl, com la dessecació o la competència amb altres microorganismes, els PGPR poden resistir.

Per poder-se comunicar i reconèixer-se mútuament, les plantes i els bacteris intercanvien senyals químics com poden ser les fitohormones produïdes per les PGPR i molècules senyal per part de les plantes que els bacteris detecten. Llavors quan això succeeix, les plantes responen modificant l'expressió de gens específics que són els encarregats de promoure el creixement, la defensa i la resposta a l'estrès de les plantes (Kumawat et al., 2022).

Els PGPR utilitzen molècules de senyalització per dur a terme diferents funcions com pot ser coordinar la resposta cel·lular de la població, regular la producció de biofilms o l'expressió de gens. Aquests processos estan regulats pel mecanisme de quòrum sensing que s'activa quan hi ha un augment de la densitat bacteriana i així aquests sincronitzen l'expressió dels gens específics. Això el que els hi permet és dur a terme comportaments col·lectius (Abisado et al., 2018).

Una espècie important d'aquesta simbiosi és *Pseudomonas fluorescens*, gramnegatiu i aeròbic estricte. Té la capacitat de promoure el creixement de les plantes i en el biocontrol de patògens (Hol et al., 2013). Per tant, aquesta interacció entre plantes i bacteris rizosfèrics aconsegueix l'equilibri a través de la producció d'exsudats i senyals químiques que són identificats pels bacteris. Els dos organismes es van adaptant a les condicions del sòl i ho fan ajustant els metabolismes i l'activitat.

4.1.2. SIMBIOSI ENDOFÍTICA

En el cas del procés de la simbiosi endofítica, tot i tenir algunes etapes en comú amb la simbiosi rizosfèrica, es diferencia a la fase final. Igual que en el cas anterior, les arrels alliberen els exsudats radiculars per atraure els bacteris i a partir del procés de quimiotaxis es poden moure quedant-se adherits a la superfície de les arrels i formar microcolònies. Però a partir d'aquí, els bacteris produeixen enzims com poden ser la cel·lulasa i la pectinasa. Aquests enzims el que fan és hidrolitzar la cel·lulosa i la pectina, les quals es troben a les parets cel·lulars de les plantes i actuen com un ciment per donar rigidesa i cohesió als teixits vegetals (Bhat, 2000). D'aquesta manera els bacteris poden entrar als teixits interns de la planta. Tanmateix, els bacteris també poden entrar a la planta a través de cabells radiculars o les esquerdes de l'arrel. Un cop estan dins dels teixits vegetals, els bacteris colonitzen els espais intracel·lulars col·locant-se en les cavitats entre cèl·lules (James, 2000). Hi ha casos en què els bacteris el que poden arribar a fer és envair cèl·lules vegetals i viure dins d'elles creant una simbiosi intracel·lular. D'aquesta manera els bacteris es poden adaptar en un ambient molt estable, ja que se'ls hi permet adquirir funcions que si no hi hagués aquesta simbiosi, no podrien fer com per exemple dispersar-se a noves àrees on no podrien arribar per ells mateixos si no estiguessin en simbiosi (Rich et al., 2014).

I a partir d'aquí, el procés torna a ser el mateix que en la simbiosi rizosfèrica. Els bacteris creen la matriu de polisacàrids per formar un biofilm que recobreix les cèl·lules colonitzades amb la finalitat de poder proporcionar un entorn protegit i els dos organismes es comuniquen a través de l'intercanvi de senyals moleculars. Per part dels bacteris alguns senyals poden ser exopolisacàrids o molècules senyalitzadores de N-acil-homoserina lactona que s'utilitza en el quòrum sensing i per part de les plantes, aquestes alliberen flavonoides, senyals de pèptids i àcids grassos (Bhadra i Helms, 2021). Per tant, aquesta simbiosi també es va mantenint a través d'anar produint senyals químiques per aconseguir millorar l'absorció de nutrients, promoure el creixement de la planta i la protecció contra patògens.

Un dels gèneres bacterians endòfits representants d'aquesta simbiosi és *Burkholderia*. Són bacteris gramnegatius que poden colonitzar diferents nínxols ecològics. Aquest gènere inclou patògens per als humans i animals, però també hi ha espècies que es troben en diversos teixits vegetals i els colonitzen. Tenen molts beneficis a part de promoure el creixement vegetal com afavorir la tolerància de les plantes a l'estrès abiòtic i la protecció contra patògens, per això són utilitzats en agricultura (Pal et al., 2022).

4.1.2. SIMBIOSI ASSOCIATIVA

Les simbiosis associatives milloren la disponibilitat de nutrients com el nitrogen i el fòsfor per part de les plantes i poden afavorir la formació de nòduls radiculars com és el cas dels rizobis, bacteris facultatius aeròbics gramnegatius. Són capaços de convertir el nitrogen atmosfèric en amoníac (Graham et al., 1991). Aquests tenen la capacitat de poder establir un tipus de simbiosi en la qual es fixa el nitrogen amb diferents tipus de plantes lleguminoses. Quan aquesta simbiosi es produeix, el que succeeix és que es forma un nou òrgan vegetal anomenat nòdul a les arrels de les plantes que és on té lloc aquesta fixació de nitrogen (Hungria i Stacey, 1997).

Perquè es pugui establir aquesta simbiosi, és necessari que entre els bacteris i les plantes hi hagi una coordinació de l'expressió gènica. Això es fa a través d'un intercanvi mutu de molècules de senyal difusibles, ja que el que fan és actuar com a missatgers i que són detectades per receptors específics i d'aquesta manera es desencadena una resposta biològica (Huidobro et al., 2022).

El procés es basa en diferents etapes. En la primera etapa les arrels de les plantes alliberen compostos químics com poden ser els flavonoides. Aquests són un grup de compostos polifenòlics que actuen com a senyals químics per als rizobacteris i activen els gens Nod que codifiquen els enzims necessaris per a la síntesi dels factors Nod (Badshah et al., 2021).

Els bacteris reconeixen aquests compostos i produeixen unes molècules senyal que es diuen factors Nod, és a dir factors de nodulació. D'aquesta manera aquests es poden unir als flavonoides específics. Els gens Nod els sintetitzen les proteïnes Nod (Heidstra i Bisseling, 1996). El següent pas és que els bacteris s'adhereixen a les arrels i el que fan és envair les cèl·lules epidèrmiques que es troben allà. Per tal que els bacteris es puguin adherir els factors Nod deformen el cabell de l'arrel perquè es corbi i s'enrotlli i així els bacteris queden atrapats.

Per tal que els bacteris puguin moure's cap a l'interior de les arrels, les plantes formen uns tubs d'infecció amb les cèl·lules dels cabells radiculars. Per fer-ho, la membrana plasmàtica i la paret cel·lular del cabell radicular s'invaginen formant així el tub (Gualtieri i Bisseling, 2000). Els bacteris es van multiplicant a mesura que van avançant dins del tub d'infecció cap al còrtex.

Llavors comença la divisió i diferenciació de les cèl·lules corticals de l'arrel, fent així que es formi el primordi del nòdul. Un cop format aquest, les cèl·lules del primordi del nòdul es van diferenciant fins a formar un nòdul madur que fixa el nitrogen (Yang et al., 1994). Tot aquest procés es pot observar a la **Figura 2**.

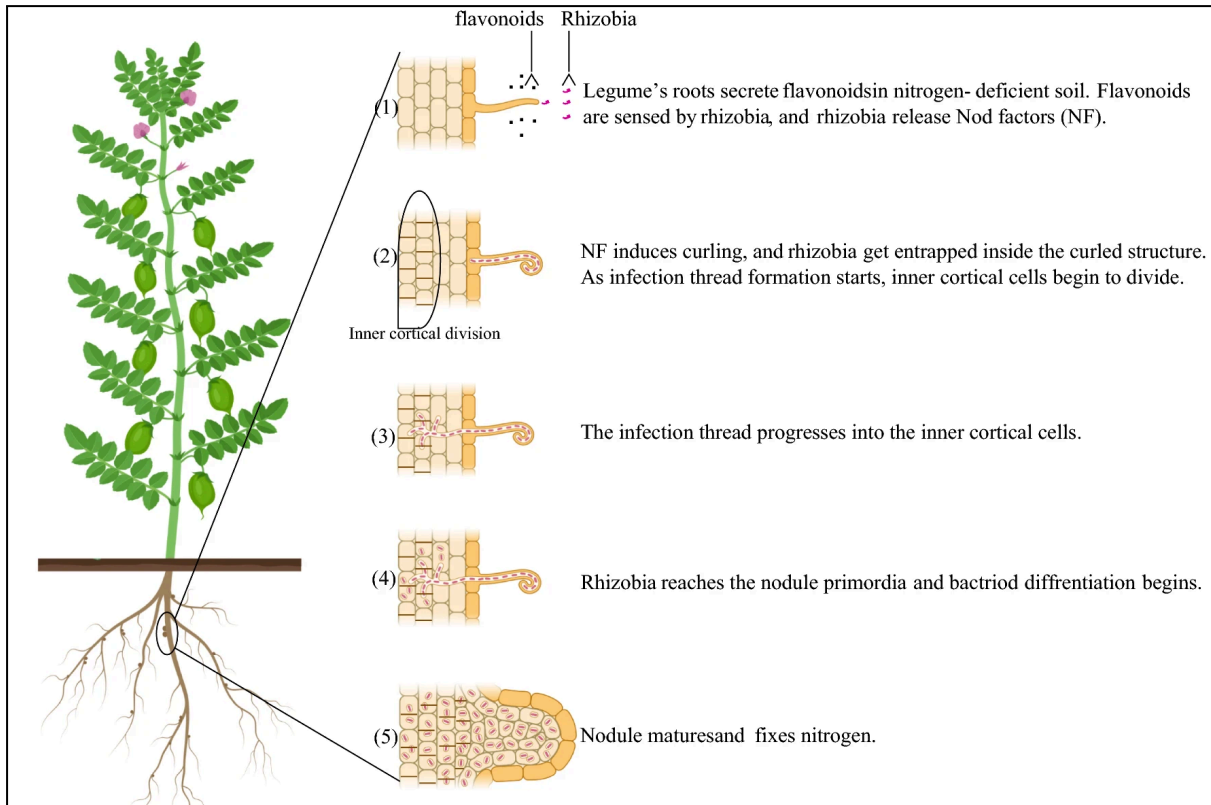


Figura 2. Diferents passos implicats en la senyalització dels factors Nod (NF) amb llegums. Imatge extreta de Singh i Verma (2023).

Dins les cèl·lules del nòdul, els bacteris es diferencien en formes especialitzades que són els bacteroides, cèl·lules actives en la fixació de nitrogen. Converteixen el nitrogen atmosfèric (N_2) en amoníac (NH_3) amb l'ajut de l'enzim nitrogenasa (Fixen et al., 2016). Aquest amoníac és convertit en aminoàcids i altres compostos nitrogenats per tal que la planta pugui fer-los servir. A canvi, la planta el que fa és proporcionar als bacteris carbohidrats i altres nutrients. Gràcies a aquest procés, els rizobacteris i les plantes es poden coordinar per poder anar regulant l'expressió dels gens i anar intercanviant senyals.

4.2. BENEFICIS DELS PGPR

Els PGPR tenen diferents beneficis que ajuden a millorar tant el creixement com la salut de la planta en resposta a factors ambientals estressants i amenaces abiòtiques. Per una banda, hi ha l'estimulació del creixement vegetal on es fixa el nitrogen, se solubilitza el fosfat i es produeixen sideròfors. Les fitohormones també promouen el creixement amb hormones com l'auxina que forma àcid indol2-3-acètic (IAA), la citoquinina, la gibberel·lina, l'àcid abscísic (ABA) o l'etilè que és el precursor de l'àcid 1-aminociclopropà-1-carboxílic (ACC). Els compostos orgànics volàtils (VOCs) també ajuden a promoure aquest creixement, ja que estimulen el creixement de microorganismes beneficiosos del sol que ajuden a absorbir els nutrients. Aquests microorganismes formen biofilms amb exopolisacàrids (EPS) i es controla el creixement dels patògens amb la producció de cianur d'hidrogen. Tot això es pot observar a la **Figura 3** i s'explica en detall en els següents apartats.

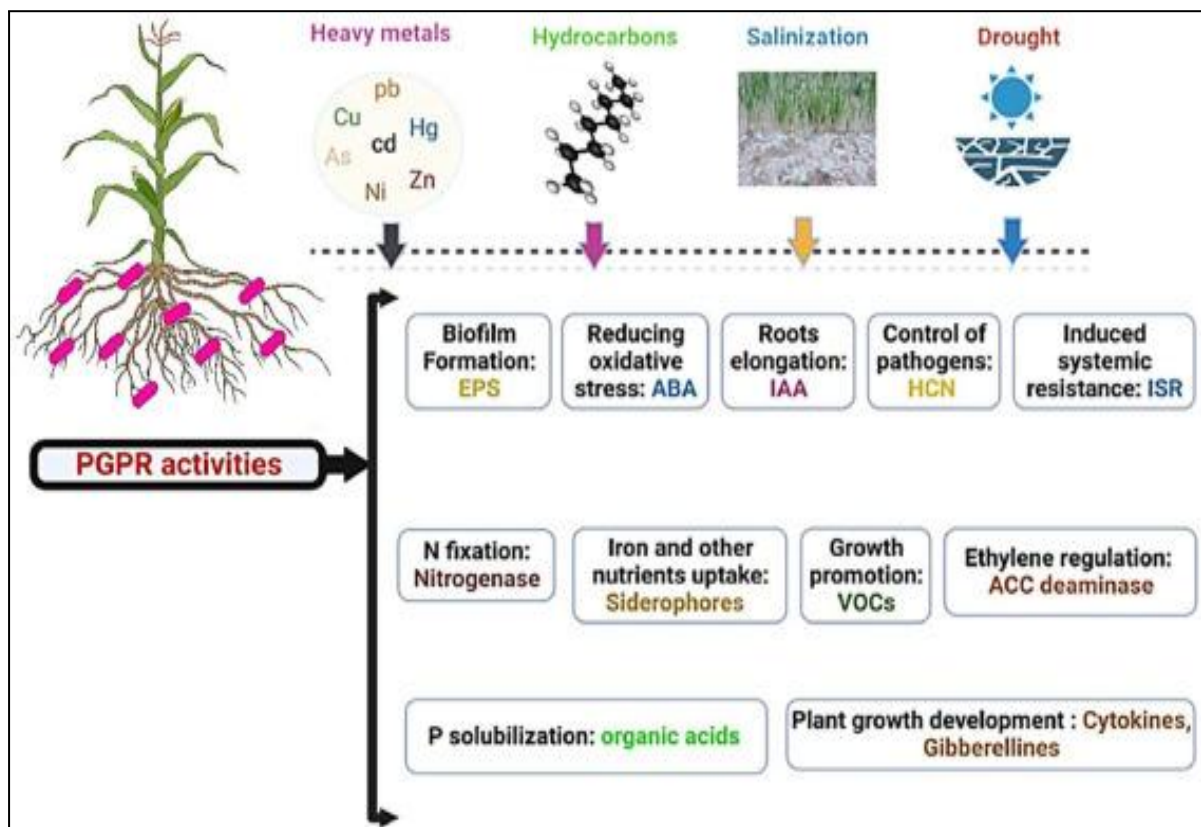


Figura 3. Activitats dels PGPR en les plantes. Imatge extreta de Khoso et al. (2024).

4.2.1. ESTIMULACIÓ DEL CREIXEMENT VEGETAL

En primer lloc, aquests bacteris milloren l'absorció de nitrogen i fòsfor. Per això hi ha tres tipus diferents; per una banda, té lloc la fixació de nitrogen, també es dona la solubilització de fosfat i per acabar la producció de sideròfors. En el cas de la fixació de nitrogen, algunes espècies tenen aquesta capacitat de formar associacions i amb l'ajut de l'enzim nitrogenasa, catalitzen la conversió de nitrogen atmosfèric a amoníac. Aquest procés necessita energia ATP i és necessari que la nitrogenasa es protegeixi de l'oxigen perquè és sensible. L'amoníac resultant s'incorpora al cicle del nitrogen del sòl (Graham et al., 1991).

Per millorar l'absorció dels nutrients, té lloc el procés de solubilització del fosfat. El fòsfor és un nutrient que tot i ser essencial pel creixement de les plantes, a vegades està present, però en formes que les plantes no poden assimilar. Per això els PGPR converteixen aquests fosfats que estan en formes insolubles a formes solubles. Per dur a terme això, primer produeixen i alliberen àcids orgànics que el que fan és disminuir el pH de l'entorn i així els fosfats inorgànics es poden dissoldre més fàcilment. Després secreten uns enzims anomenats fosfatases que descomponen els compostos orgànics fosforats i alliberen fosfat inorgànic per tal que les plantes els puguin absorbir. A més, produeixen compostos quelants que retenen cations i així es redueix la capacitat de formar compostos fosfatats insolubles. En haver-hi més disponibilitat de fòsfor es forma més ATP, àcids nucleics i membranes cel·lulars que ajuden al creixement de les plantes (Zeng et al., 2022).

Els bacteris també produeixen sideròfors per poder millorar la disponibilitat de ferro en el sòl, ja que són compostos de baix pes molecular i així els bacteris poden retenir ferro de l'entorn donat que és un oligoelement a baixes concentracions en el sòl. Quan els sideròfors són sintetitzats, tenen elevada afinitat pel ferro en estat fèrric que és el més comú en tipus de sòls amb un estat d'oxidació alt, però és molt insoluble. Els sideròfors s'uneixen a aquest ferro en estat fèrric i formen uns complexos anomenats fe-sideròfors solubles que són absorbits pels bacteris i les plantes amb l'ajut d'uns receptors específics ubicats a les membranes. Finalment, el ferro s'allibera del sideròfor i ja es pot utilitzar per als processos metabòlics. En millorar l'absorció de ferro, es millora la capacitat de la fotosíntesi, de la respiració i de la síntesi de clorofil·la, ja que és un macronutrient essencial i a més, les plantes poden desenvolupar un millor sistema radicular i així pot créixer millor (Ali i Khan, 2021).

4.2.2. PRODUCCIÓ DE FITOHORMONES

Un altre benefici dels PGPR és la producció de fitohormones, són uns compostos orgànics que a concentracions molt baixes poden regular diferents processos fisiològics en les plantes. Hi ha diferents tipus de fitohormones i cadascuna té una funció diferent. En el cas de les auxines el que fan és promoure l'elongació cel·lular especialment en les arrels a partir de formar arrels adventícies. Bàsicament, regulen el creixement del brot principal inhibint el desenvolupament dels brots laterals i així d'aquesta manera s'influeix en la forma de la planta. A més també formen pèls radiculars i gràcies a això es millora l'absorció d'aigua i de nutrients. Les gibberel·lines estimulen l'elongació de les tiges, el creixement de les fulles i promouen la germinació fent que s'incrementi la mida de la planta.

Una fitohormona que promou la divisió cel·lular i el creixement de teixits és la citoquinina. En retarda la senescència de les fulles i d'altres òrgans vegetals i així es manté més temps la seva funcionalitat. A més, també estimulen el creixement de brots laterals i milloren la resistència a l'estrès. La producció d'àcid abscísic (ABA) tanca els estomes per tal de poder reduir la pèrdua d'aigua i d'aquesta manera ajuda la planta a afrontar condicions d'estrès com podria ser la sequera. A més que també indueixen el repòs vegetatiu en reduir la seva activitat metabòlica i el creixement, es protegeix a la planta de condicions desfavorables. La producció d'etilè que regula la maduració dels fruits i la caiguda de les fulles i les flors. Els PGPR produeixen l'enzim ACC deaminasa (ACCD) que catalitza la conversió d'1-aminociclopropà-1-carboxilat(ACC) que és el precursor de l'etilè. També participa a protegir a la planta contra patògens (Stamm i Kumar, 2010).

4.2.3. PROTECCIÓ CONTRA PATOGÈNS

Un dels beneficis més significatius de les simbiosis entre plantes i PGPRs és el de protecció contra patògens. Per una banda, aquests tenen la capacitat de produir antibiòtics. En produir antibiòtics naturals s'inhibeix el creixement de patògens en el sol. En produir enzims lítics que degraden components de la paret cel·lular dels bacteris, també s'eliminen patògens (Persello-Cartieaux et al., 2003). Com s'ha esmentat anteriorment, aquests bacteris també produeixen sideròfors i a part de tots els beneficis que s'han comentat que tenien, també ajuden a la defensa contra patògens. Com el que fan és segrestar ferro de l'entorn, limiten la disponibilitat d'aquest nutrient essencial i així els microorganismes patògens no el poden obtenir per viure (Ali i Khan, 2021). També s'ha de tenir en compte que com els PGPR colonitzen les arrels de les plantes, també estan competint amb els patògens per obtenir espai i nutrients i indirectament estan reduint possibles infeccions.

S'ha de tenir present que quan les PGPR colonitzen les arrels de les plantes, aquestes activen la inducció de resistència sistemàtica (ISR), un procés on les plantes augmenten la seva resistència a diferents patògens i plagues. El que succeeix és que la planta detecta molècules específiques com poden ser les fitohormones o exsudats bacterians i això provoca que la planta activi senyals hormonals on es produeixen metabòlits secundaris i proteïnes de defensa. La ISR no només actua en la zona d'infecció, sinó que els senyals dels PGPR es transmeten per tota la planta i d'aquesta manera es prepara a tota la planta perquè doni una resposta més ràpida i eficaç contra els patògens (Choudhary i Johri, 2009).

4.2.4. MILLORA DE LES QUALITATS DEL SÒL

Gràcies als PGPR, hi ha una millora del sòl significativa per diverses raons. En primer lloc, hi ha un augment de la fertilitat del sòl, ja que en fixar-se nitrogen i solubilitzar-se fòsfor, hi ha més disponibilitat de nutrients al sòl fent que sigui més fèrtil. En haver-hi activitat microbiana, es millora l'agregació del sòl. Gràcies a això es millora la salut i la qualitat del sòl, perquè s'augmenta la porositat i la capacitat de retenció d'aigua i indirectament es preveu l'erosió. Els compostos de nitrit que es troben en el sòl són molt tòxics i tenen molts perills ecològics. S'ha comprovat que els PGPR tenen una certa capacitat per reduir el nitrit a nitrat, i per això ajuden a la millora del sòl (Vaishnav et al., 2022).

D'altra banda, hi ha un increment de la matèria orgànica, ja que els PGPR contribueixen a la descomposició de matèria orgànica i així es millora l'estructura del terra. Un exemple de bacteri que pot ser un PGPR, *Pseudomonas putida*, degrada una varietat de compostos orgànics que també inclouen contaminants ambientals i compostos tòxics. Per aquesta raó, aquests tipus de bacteris s'utilitzen en la bioremediació per a poder degradar i transformar contaminants en formes menys tòxiques o directament que no siguin tòxiques. Es pot aconseguir augmentar la diversitat i l'abundància de la microbiota de la rizosfera amb els bacteris promotors del creixement de les plantes per diverses raons. Com en el procés d'aquesta simbiosi es produeixen exsudats radiculars i aquests produeixen una varietat de compostos orgànics volàtils, serveixen de font d'aliment per a diferents microorganismes. I com s'ha esmentat, amb l'absorció de nutrients s'augmenta la disponibilitat d'aquests per a altres microorganismes. A més alguns PGPR produeixen fitohormones i altres compostos que promouen el creixement de microorganismes beneficiosos en el sòl. I com els PGPR poden modificar l'entorn al voltant de les arrels de les plantes, es poden crear condicions que siguin més favorables per al creixement de microorganismes beneficiosos (Molina et al., 2020).

4.2.5. MILLORA L'ESTRÈS ABIÒTIC

Un altre factor que desfavoreix el creixement i desenvolupament de les plantes és l'estrès abiòtic. Provoca que les plantes mostrin un creixement atrofiat o que aquestes s'alterin fisiològicament (afectació en la fotosíntesi, la respiració, el metabolisme de nutrients...). Això pot conduir a una reducció de la producció de la biomassa. Si hi ha condicions molt extremes, es pot causar danys cel·lulars a, per exemple, a nivell de funcions de les proteïnes, estabilitats dels àcids nucleics i de les membranes cel·lulars... En estar les plantes sota estrès, també són més susceptibles a infeccions per patògens, ja que es debilita el seu sistema de defensa. L'estrès abiòtic es pot produir per diferents factors com pot ser la sequera, la salinitat, les temperatures extremes, sols pobres en nutrients i els PGPR tenen la capacitat de mitigar-lo. Per millorar la tolerància a l'estrès hídric, els rizobacteris produeixen compostos osmoreguladors que ajuden la planta a retenir aigua si es presenten condicions de sequera. En tancar els estomes, es redueix la transpiració i s'estimula el sistema radicular perquè es capti millor l'aigua del sol. També es redueix l'estrès per salinitat amb els compostos osmoreguladors i la producció d'enzims antioxidants que el que fan és eliminar ions tòxics de sal. En millorar l'absorció de nutrients per part de les plantes es regula l'homeòstasi de nutrients. Finalment, amb la producció de fitohormones s'ajuda a superar l'estrès, ja que s'estimula la formació d'arrels més profundes i la producció de biomassa (Karnwal et al., 2023).

Hi ha certs metalls que són tòxics per al desenvolupament i creixement de les plantes com poden ser el cadmi (Cd), el plom (Pb), el mercuri (Hg) i l'arsènic (As). Els PGPR també mitiguen els efectes negatius dels metalls pesants tant al sòl com a les plantes, ja que ajuden a reduir la seva toxicitat mitjançant diversos mecanismes com la producció d'exopolisacàrids, els quals quelen i precipiten els metalls pesants com fan els sideròfors i així queden immobilitzats al sòl (Liu et al., 2022). Els rizobacteris poden absorbir certs metalls pesants a la paret cel·lular i així es disminueix la quantitat d'aquests compostos tòxics en l'entorn. També el que fan és estimular a les plantes perquè produeixin fitoquelatines, uns pèptids la funció dels quals és unir-se als metalls pesants i així els mantenen segurs dins la planta o també estimulen a què produeixin metalotioneïnes que també tenen la funció de quelar metalls pesants. Per altra banda, els PGPR també poden ajudar a les plantes a què s'augmenti la producció d'enzims antioxidants per tal que neutralitzin els radicals lliures generats pels metalls pesants (Manoj et al., 2020).

4.3. CULTIUS MÉS EFICIENTS

Depenent del tipus de cultiu, les condicions del sol i del clima i quines soques bacterianes de PGPR s'utilitzen, el rendiment i l'eficiència pot disminuir. Depenent de quina és la compatibilitat que hi ha entre la soca bacteriana i el cultiu específic, serà més efectiva (una soca de PGPR que sigui molt efectiva en un tipus de planta, no té per què ser-ho en una altra). Depenent de les condicions del sòl també canvia l'eficàcia, ja que hi ha diferents textures pH, composició de nutrients, quantitat de matèria orgànica... I la temperatura i la humitat també afecten l'activitat. Els PGPR són més efectius en sols ben drenats, ja que aquests tenen un flux d'aigua i aire que afavoreix la hidratació i la disponibilitat d'oxigen i, per tant, l'activitat bacteriana. Si el sol té una gran quantitat de matèria orgànica és millor, ja que aquesta proporciona nutrients i substrat per al creixement bacterià i si el pH del sòl és neutre, el creixement dels PGPR és més efectiu. Per aquesta raó, els sòls arenosos són molt aptes perquè els PGPR siguin més efectius, ja que tenen partícules de mida gran que permet la ventilació i el drenatge i retenen gran quantitat de matèria orgànica (Kari et al., 2021).

En cultius de blat, blat de moro, arròs i ordi els PGPR tenen un gran efecte. Els PGPR, com poden millorar l'absorció de nutrients de nitrogen i fòsfor, fa que els cereals creixin i es desenvolupin més ràpidament, ja que són nutrients essencials. El nitrogen és fonamental per construir proteïnes, per la producció de clorofil·la, per al creixement vegetatiu i pel rendiment i qualitat del gra, mentre que el fòsfor és important per l'ATP, per a la síntesi d'àcids nucleics i lípids, per al desenvolupament radicular (facilita la captació d'aigua i nutrients) i per a la maduració del gra. Els rizobacteris també milloren l'estructura del sol (porositat, densitat i estabilitat dels agregats) i augmenten significativament la seva biomassa com és el cas dels cultius d'*Azospirillum brasilense* (Hungria et al., 2010).

Un altre tipus de cultiu on són molt útils els rizobacteris són les hortalisses com poden ser el tomàquet, l'enciam, el pebrot i la pastanaga. Els beneficis que els proporcionen són augmentar el pes fresc fent que la qualitat del producte augmenti, major producció de fruits, promoció d'un millor desenvolupament radicular i resistència a malalties. El que es pot fer és, per una banda, fer un tractament de llavors amb PGPR abans de sembrar per tal d'assegurar que hi hagi una colonització inicial a les arrels.

Per fer-ho primer se seleccionen les soques bacterianes, es fa un cultiu líquid d'aquestes per tenir una concentració adequada de cada soca i es netegen les llavors perquè estiguin lliures de residus i contaminants. Després es poden aplicar els bacteris (cada tipus de soca bacteriana per separat, o combinant-les) en una suspensió líquida on se submergeixin les llavors entre 15 i 30 minuts, amb pols o grànuls (es recobreixen les llavors amb l'inòcul bacterià en un tambor rotatori) o s'utilitzen adhesius naturals (com per exemple solucions de sucre) per afavorir l'adhesió dels bacteris sobre les llavors. A continuació se sembren les llavors tractades en el substrat on hi ha les plàntules en vivers i així es millora el creixement inicial. Opcionalment, es pot incorporar la suspensió de soques bacterianes de PGPR als sistemes de fertirrigació, ja que s'utilitzaria el mètode d'aplicar fertilitzants dissolts en aigua de reg directament a les arrels, i d'aquesta manera es manté constant la població d'aquests bacteris beneficiosos i es garanteix que puguin colonitzar l'ambient. Un clar exemple és *Bacillus subtilis* que millora el creixement i la resistència a malalties del sol dels tomàquets (Zhang et al., 2022).

En els cultius de fruita també hi ha efectes positius com és el cas dels cítrics com taronges i llimones, ja que s'augmenta la qualitat del fruit (augmenta la mida), en el raïm es millora la producció del vi, en les pomes s'aconsegueix arbres més saludables i robustos que ofereixen majors rendiments i en les maduixes es redueix malalties com pot ser la podridura de l'arrel. Per fer-ho es fan tractaments de llavors a arbres fruiters o s'inoculen PGPR al voltant d'aquestes plantes. Un cas en el qual es veu clarament els beneficis dels PGPR és en el cas de la mandarina. Els rizobacteris colonitzen els teixits radiculars i els sòls de la rizosfera de mandarina i promouen el rendiment total de la biomassa. En diferents tipus de plantes ornamentals com poden ser les roses o les orquídies, els PGPR fan que siguin més grans i vistoses gràcies a obtenir un creixement més saludable i una producció més gran de flors. I per les petúnies i els geranis també ajuden al fet que resultin plantes més robustes i atractives fent que augmenta el valor ornamental. Bàsicament, es millora la qualitat estètica de les plantes ornamentals (Thokchom et al., 2017).

S'ha de tenir present que la senescència és un problema en espècies herbàcies perennes ornamentals, ja que es van envellint i les cèl·lules, els teixits i els òrgans es degraden. Això afecta diferents parts de la planta com pot ser la fulla, les flors o els fruits. Com s'ha esmentat, els PGPR tenen la capacitat de produir hormones reguladores com és el cas de l'etilè que és un factor clau en l'activació de la senescència. Tot i no impedir-la completament, sí que s'ha observat que pot ajudar a impedir la resposta caducifòlia, ja que redueix el nivell de necrosis i abscisió de les fulles quan hi ha estrès per séquia (Sharp et al., 2011).

4.4. PGPR COM A FERTILITZANTS

En les darreres dècades hi ha hagut un augment de la demanda agrícola a causa de diferents factors, com és el creixement de la població mundial que fa que hi hagi una major necessitat d'aliments i altres productes agrícoles i que els hàbits alimentaris han canviat comportant que hi hagi un major consum d'aquests productes. Això ha comportat que recentment hi hagi un increment d'ús de biofertilitzants, ja que aquests faciliten el creixement i el rendiment dels cultius d'una manera ecològica i sostenible com a alternativa als plaguicides d'origen sintètic. Per això, els biofertilitzants estan sent una alternativa per evitar els impactes ambientals que s'ocasionen amb els agroquímics sintètics. Aquests compostos s'utilitzen per millorar la producció i protegir els cultius de plagues i malalties, però generen un alt impacte ambiental, ja que contaminen el sòl, l'aigua i els ecosistemes i fan que sigui un risc per a la salut humana. A causa d'aquest augment de producció en els cultius, també hi ha hagut un augment del 200-300% en l'ús de fertilitzants sintètics entre el 1970 i el 2010 (Tubiello et al., 2013).

A més que en utilitzar-los durant un temps prolongat, al final es crea una resistència a plagues i malalties i fan que els sistemes agrícoles es tornin dependents a aquests productes químics que són molt costosos i no sostenibles a llarg termini (Marchand, 2019). En canvi, els biofertilitzants són productes que contenen microorganismes vius com poden ser fongs, bacteris i algues, d'entre altres, i que milloren la fertilitat del sol i promouen el creixement de les plantes a partir de processos biològics naturals (Aloo et al., 2022). S'estima que l'agricultura és responsable de més del 80% de l'emissió antropogènica de N₂O i del 70% de les emissions antropogèniques de NH₃. Això s'origina a causa dels fertilitzants inorgànics i l'aplicació de fems del bestiar com a adobs (Walling i Vaneeckhaute, 2020). A l'utilitzar els PGPR com a biofertilitzants, es redueix l'ús de fertilitzants sintètics fent que es redueixin les emissions de gasos d'efecte hivernacle i es contribueix a pràctiques agrícoles més sostenibles.

Utilitzar biofertilitzants basant-se en PGPR pot ser un mètode eficaç i sostenible en sistemes agrícoles. El procés per elaborar-ho està dividit en diferents etapes com s'observa a la Figura 4. En primer lloc, es recol·lecten les mostres dels sols i d'arrels de plantes que estiguin en bon estat i aquestes mostres s'utilitzen com a inòculs per poder aïllar les soques bacterianes. Un cop obtinguts els aïllats, s'identifiquen amb tècniques microbiològiques i moleculars com pot ser la seqüenciació del marcador taxonòmic 16S rRNA i la presència de gens que codifiquin per activitats enzimàtiques descrites en els PGPR (Ansorge, 2009).

Abans d'utilitzar-los s'ha de comprovar que expressin aquests gens i determinar la seva eficàcia (que fixin el nitrogen, solubilitzin fòsfor, produeixin fitohormones...) cultivant-los en fermentadors sota condicions de temperatura, pH i oxigen controlades i després es comprova la seva puresa perquè estiguin absents de patògens i contaminants. Un cop obtinguts cultius líquids de soques candidates per ser utilitzades, aquestes es barregen amb materials com vermiculita, torba o amb base de cel·lulosa, ja que ajuden a retenir els bacteris perquè són porosos. Això es fa perquè es faciliti l'aplicació i la supervivència al sòl. Finalment, s'afegeixen agents protectors i estabilitzadors amb la finalitat de prolongar la vida útil i la viabilitat dels bacteris (Fasusi et al., 2021). Ja després s'inoculen al camp amb diferents processos com pot ser el recobriment de llavors i la inoculació al sòl com s'ha descrit a l'apartat 4.3.

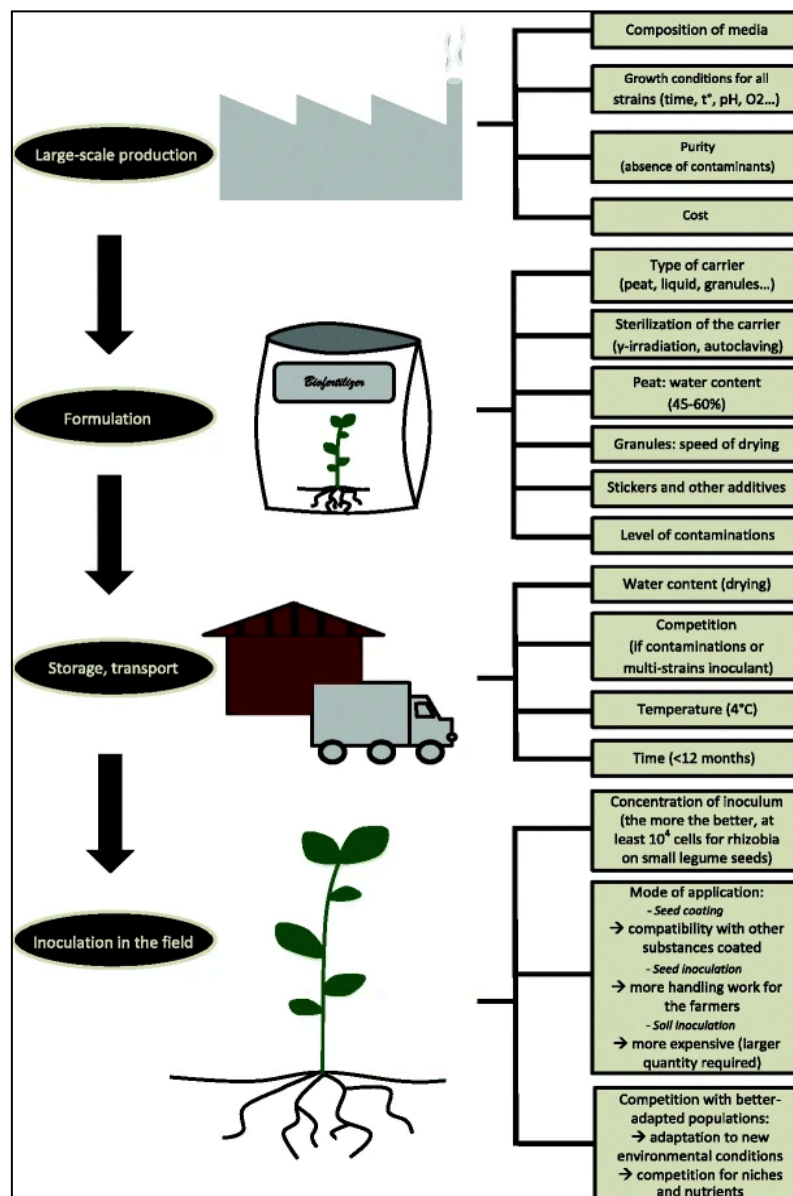


Figura 4. Procés d'elaboració de biofertilitzants. Imatge extreta de Herrmann i Lesueur (2013).

5. CONCLUSIONS

Plant growth-promoting rhizobacteria established different symbiotic relationships with plants by finely regulating plant-bacterial interactions. PGPR have a wide range of benefits for plants such as nutrient uptake, as they solubilize phosphate, fix nitrogen and produce siderophores. They also produce phytohormones such as auxin, cytokinin, gibberellin, abscisic acid and ethylene. In addition to protecting against pathogens, PGPR act by means of activating the induction of systematic resistance, improving the soil quality by providing higher organic matter content and a more diverse soil microbiota.

They also improve abiotic stress by making plants more tolerant to water stress and salinity stress and reducing the amount of heavy metals that are toxic to plants. The crops where the most positive effects have been detected are wheat, maize and rice, fruit and vegetables and plants. The use of PGPR as biofertilizers applied directly on seeds or by irrigation reduce the environmental stress and contribute to a better plant growth.

The study of plant growth promoting rhizobacteria is constantly evolving. It is intended to completely understand all the mechanisms involved of plant-bacterial interactions in order to find the best bacterial strains candidates to be able to maximize the benefits in agricultural crops.

6. BIBLIOGRAFIA

- Abisado, R. G., Benomar, S., Klaus, J. R., Dandekar, A. A., i Chandler, J. R. (2018). Bacterial Quorum Sensing and Microbial Community Interactions. *mBio*, 9(3), 02331-17. <https://doi.org/10.1128/mbio.02331-17>
- Adams, D. G., i Duggan, P. S. (2008). Cyanobacteria–bryophyte symbioses. *Journal of Experimental Botany*, 59(5), 1047-1058. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern005>
- Ali, S., i Khan, N. (2021). Delineation of mechanistic approaches employed by plant growth promoting microorganisms for improving drought stress tolerance in plants. *Microbiological Research*, 249, 126771. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126771>
- Aloo, B. N., Tripathi, V., Makumba, B. A., i Mbega, E. R. (2022). Plant growth-promoting rhizobacterial biofertilizers for crop production: The past, present, and future. *Frontiers in Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1002448>
- Ansorge, W. J. (2009). Next-generation DNA sequencing techniques. *New Biotechnology*, 25(4), 195-203. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2008.12.009>
- Badshah, S. L., Faisal, S., Muhammad, A., Poulson, B. G., Emwas, A. H., i Jaremko, M. (2021). Antiviral activities of flavonoids. *Biomedicine & Pharmacotherapy*, 140, 111596. <https://doi.org/10.1016/j.biopha.2021.111596>
- Bashan, Y., i Holguin, G. (1998). Proposal for the division of plant growth-promoting rhizobacteria into two classifications: Biocontrol-PGPB (plant growth-promoting bacteria) and PGPB. *Soil Biology and Biochemistry*, 30(8), 1225-1228. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(97\)00187-9](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00187-9)
- Bhadra, P., i Helms, V. (2021). Molecular Modeling of Signal Peptide Recognition by Eukaryotic Sec Complexes. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(19), Article 19. <https://doi.org/10.3390/ijms221910705>
- Bhat, M. K. (2000). Cellulases and related enzymes in biotechnology. *Biotechnology advances*, 18(5), 355-383. [https://doi.org/10.1016/S0734-9750\(00\)00041-0](https://doi.org/10.1016/S0734-9750(00)00041-0)
- Bongrand, C., Moriano-Gutierrez, S., Arevalo, P., McFall-Ngai, M., Visick, K. L., Polz, M., i Ruby, E. G. (2020). Using Colonization Assays and Comparative Genomics To Discover Symbiosis Behaviors and Factors in *Vibrio fischeri*. *mbio*, 11(2), e03407-19. <https://doi.org/10.1128/mBio.03407-19>
- Brundrett, M. C. (2002). Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist*, 154(2), 275-304. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00397.x>
- Carscadden, K. A., Batstone, R. T., i Hauser, F. E. (2023). Origins and evolution of biological novelty. *Biological Reviews*, 98(5), 1472-1491. <https://doi.org/10.1111/brv.12963>
- Carvalho, T. L. G., Balsemao-Pires, E., Saraiva, R. M., Ferreira, P. C. G., i Hemerly, A. S. (2014). Nitrogen signalling in plant interactions with associative and endophytic diazotrophic bacteria. *Journal of experimental botany*, 65(19), 5631-5642. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru319>

- Charlesworth, B. (1991). Symbiosis as a Source of Evolutionary Innovation: Speciation and Morphogenesis. *Nature*, 352(6334), 391-391. <https://doi.org/10.1038/352391a0>
- Choudhary, D. K., i Johri, B. N. (2009). Interactions of *Bacillus* spp. And plants—With special reference to induced systemic resistance (ISR). *Microbiological research*, 164(5), 493-513. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2008.08.007>
- El-Shatnawi, M. K. J., i Makhadmeh, I. M. (2001). Ecophysiology of the plant-rhizosphere system. *Journal of agronomy and crop science-zeitshrift fur acker und pflanzenbau*, 187(1), 1-9. <https://doi.org/10.1046/j.1439-037X.2001.00498.x>
- Émie, A.-G., François-Étienne, S., Sidki, B., i Nicolas, D. (2021). Microbiomes of clownfish and their symbiotic host anemone converge before their first physical contact. *Microbiome*, 9(1), 109. <https://doi.org/10.1186/s40168-021-01058-1>
- Fasusi, O. A., Cruz, C., i Babalola, O. O. (2021). Agricultural Sustainability: Microbial Biofertilizers in Rhizosphere Management. *Agriculture*, 11(2), Article 2. <https://doi.org/10.3390/agriculture11020163>
- Favero-Longo, S. E., i Piervittori, R. (2010). Lichen-plant interactions. *Journal of Plant Interactions*, 5(3), 163-177. <https://doi.org/10.1080/17429145.2010.492917>
- Fixen, K. R., Zheng, Y., Harris, D. F., Shaw, S., Yang, Z.-Y., Dean, D. R., Seefeldt, L. C., i Harwood, C. S. (2016). Light-driven carbon dioxide reduction to methane by nitrogenase in a photosynthetic bacterium. *Proceedings of the national academy of sciences of the united states of america*, 113(36), 10163-10167. <https://doi.org/10.1073/pnas.1611043113>
- Gauri, S. S., Mandal, S. M., i Pati, B. R. (2012). Impact of Azotobacter exopolysaccharides on sustainable agriculture. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 95(2), 331-338. <https://doi.org/10.1007/s00253-012-4159-0>
- Graham, P. H., Sadowsky, M. J., Keyser, H. H., Barnet, Y. M., Bradley, R. S., Cooper, J. E., De Ley, D. J., Jarvis, B. D. W., Roslycky, E. B., Strijdom, B. W., i Young, J. P. W. (1991). Proposed Minimal Standards for the Description of New Genera and Species of Root- and Stem-Nodulating Bacteria. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 41(4), 582-587. <https://doi.org/10.1099/00207713-41-4-582>
- Gowtham, H. G., Singh, S. B., Shilpa, N., Aiyaz, M., Nataraj, K., Udayashankar, A. C., Amruthesh, K. N., Murali, M., Poczai, P., Gafur, A., Almalki, W. H., i Sayyed, R. Z. (2022). Insight into Recent Progress and Perspectives in Improvement of Antioxidant Machinery upon PGPR Augmentation in Plants under Drought Stress: A Review. *Antioxidants*, 11(9), 1763. <https://doi.org/10.3390/antiox11091763>
- Gualtieri, G., i Bisseling, T. (2000). The evolution of nodulation. *Plant Molecular Biology*, 42(1), 181-194. <https://doi.org/10.1023/A:1006396525292>
- Hanson, R. S., i Hanson, T. E. (1996). Methanotrophic bacteria. *Microbiological Reviews*, 60(2), 439-471. <https://doi.org/10.1128/mr.60.2.439-471.1996>
- Heidstra, R., i Bisseling, T. (1996). Nod factor-induced host responses and mechanisms of Nod factor perception. *New Phytologist*, 133(1), 25-43. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb04339.x>

- Herrmann, L., i Lesueur, D. (2013). Challenges of formulation and quality of biofertilizers for successful inoculation. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 97(20), 8859-8873. <https://doi.org/10.1007/s00253-013-5228-8>
- Hidalgo-Castellanos, J., Marin-Pena, A. J., Herrera-Cervera, J. A., i Lopez-Gomez, M. (2022). Polyamines: Key elements in the rhizobia-legume symbiosis? *Phytochemistry reviews*, 21(1), 127-140. <https://doi.org/10.1007/s11101-021-09751-7>
- Hol, W. H. G., Bezemer, T. M., i Biere, A. (2013). Getting the ecology into interactions between plants and the plant growth-promoting bacterium *Pseudomonas fluorescens*. *Frontiers in Plant Science*, 4, 81. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00081>
- Huidobro, M. O., Tica, J., Wachter, G. K. A., i Isalan, M. (2022). Synthetic spatial patterning in bacteria: Advances based on novel diffusible signals. *Microbial biotechnology*, 15(6), 1685-1694. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.13979>
- Hungria, M., Campo, R. J., Souza, E. M., i Pedrosa, F. O. (2010). Inoculation with selected strains of *Azospirillum brasilense* and *A. lipoferum* improves yields of maize and wheat in Brazil. *Plant and soil*, 331(1-2), 413-425. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0262-0>
- Hungria, M., i Stacey, G. (1997). Molecular signals exchanged between host plants and rhizobia: Basic aspects and potential application in agriculture. *Soil Biology and Biochemistry*, 29(5), 819-830. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(96\)00239-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(96)00239-8)
- James, E. K. (2000). Nitrogen fixation in endophytic and associative symbiosis. *Field Crops Research*, 65(2), 197-209. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(99\)00087-8](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(99)00087-8)
- Kari, A., Nagymáté, Z., Romsics, C., Vajna, B., Tóth, E., Lazanyi-Kovács, R., Rizó, B., Kutasi, J., Bernhardt, B., Farkas, É., i Márialigeti, K. (2021). Evaluating the combined effect of biochar and PGPR inoculants on the bacterial community in acidic sandy soil. *Applied Soil Ecology*, 160, 103856. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103856>
- Karnwal, A., Shrivastava, S., Al-Tawaha, A. R. M. S., Kumar, G., Kumar, A., i Kumar, A. (2023). PGPR-Mediated Breakthroughs in Plant Stress Tolerance for Sustainable Farming. *Journal of plant growth regulation*. <https://doi.org/10.1007/s00344-023-11013-z>
- Khoso, M. A., Wagan, S., Alam, I., Hussain, A., Ali, Q., Saha, S., Poudel, T. R., Manghwar, H., & Liu, F. (2024). Impact of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) on plant nutrition and root characteristics: Current perspective. *Plant stress*, 11, 100341. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100341>
- Kumawat, K. C., Razdan, N., i Saharan, K. (2022). Rhizospheric microbiome: Bio-based emerging strategies for sustainable agriculture development and future perspectives. *Microbiological research*, 254, 126901. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126901>
- Lebreton, A., i Keller, J. (2024). At the root of plant symbioses: Untangling the genetic mechanisms behind mutualistic associations. *Current opinion in plant biology*, 77, 102448. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2023.102448>

- Liu, A., Wang, W., Chen, X., Zheng, X., Fu, W., Wang, G., Ji, J., i Guan, C. (2022). Phytoremediation of DEHP and heavy metals co-contaminated soil by rice assisted with a PGPR consortium: Insights into the regulation of ion homeostasis, improvement of photosynthesis and enrichment of beneficial bacteria in rhizosphere soil. *Environmental Pollution*, 314, 120303. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.120303>
- Malik, L., Sanaullah, M., Mahmood, F., Hussain, S., Siddique, M. H., Anwar, F., i Shahzad, T. (2022). Unlocking the potential of co-applied biochar and plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) for sustainable agriculture under stress conditions. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture*, 9(1), 58. <https://doi.org/10.1186/s40538-022-00327-x>
- Manoj, S. R., Karthik, C., Kadirvelu, K., Arulselvi, P. I., Shanmugasundaram, T., Bruno, B., i Rajkumar, M. (2020). Understanding the molecular mechanisms for the enhanced phytoremediation of heavy metals through plant growth promoting rhizobacteria: A review. *Journal of Environmental Management*, 254, 109779. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.109779>
- Marchand, P. A. (2019). Synthetic agrochemicals: A necessary clarification about their use exposure and impact in crop protection. *Environmental Science and Pollution Research*, 26(18), 17996-18000. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-05368-8>
- Medina, M., i Sachs, J. L. (2010). Symbiont genomics, our new tangled bank. *Genomics*, 95(3), 129-127. <https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2009.12.004>
- Mehboob, I., Naveed, M., i Zahir, Z. A. (2009). Rhizobial Association with Non-Legumes: Mechanisms and Applications. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 28(6), 432-456. <https://doi.org/10.1080/07352680903187753>
- Molina, L., Segura, A., Duque, E., i Ramos, J.-L. (2020). The versatility of *Pseudomonas putida* in the rhizosphere environment. En G. M. Gadd & S. Sariaslani (Ed.), *Advances in applied microbiology*, 110(110), 149-180. <https://doi.org/10.1016/bs.aambs.2019.12.002>
- Monteiro, R. A., Balsanelli, E., Wasseem, R., Marin, A. M., Brusamarello-Santos, L. C. C., Schmidt, M. A., Tadra-Sfeir, M. Z., Pankievicz, V. C. S., Cruz, L. M., Chubatsu, L. S., Pedrosa, F. O., i Souza, E. M. (2012). Herbaspirillum-plant interactions: Microscopical, histological and molecular aspects. *Plant and Soil*, 356(1), 175-196. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1125-7>
- Naqqash, T., Malik, K. A., Imran, A., Hameed, S., Shahid, M., Hanif, M. K., Majeed, A., Arshad, M., i van Elsas, J. D. (2024). Isolation and characterization of Rhizobium from non-leguminous potato plants: New frontiers in Rhizobium research. *Biology and Fertility of Soils*, 60(3), 307-325. <https://doi.org/10.1007/s00374-024-01800-5>
- Pal, G., Saxena, S., Kumar, K., Verma, A., Sahu, P. K., Pandey, A., White, J. F., i Verma, S. K. (2022). Endophytic Burkholderia: Multifunctional roles in plant growth promotion and stress tolerance. *Microbiological Research*, 265, 127201. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2022.127201>
- Peay, K. G. (2016). The Mutualistic Niche: Mycorrhizal Symbiosis and Community Dynamics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47, 143-164. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-121415-032100>
- Pereg, L., de-Bashan, L. E., i Bashan, Y. (2016). Assessment of affinity and specificity of Azospirillum for plants. *Plant and Soil*, 399(1), 389-414. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2778-9>

Persello-Cartieaux, F., Nussaume, L., i Robaglia, C. (2003). Tales from the underground: Molecular plant-rhizobacteria interactions. *Plant cell and environment*, 26(2), 189-199. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.00956.x>

Rich, M. K., Schorderet, M., i Reinhardt, D. (2014). The role of the cell wall compartment in mutualistic symbioses of plants. *Frontiers in Plant Science*, 5, 238. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00238>

Rosier, A., Medeiros, F. H. V., i Bais, H. P. (2018). Defining plant growth promoting rhizobacteria molecular and biochemical networks in beneficial plant-microbe interactions. *Plant and Soil*, 428(1), 35-55. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3679-5>

Sachs, J. L., Skophammer, R. G., i Regus, J. U. (2011). Evolutionary transitions in bacterial symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(supplement 2), 10800-10807. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100304108>

Segura, A., i Ramos, J. L. (2013). Plant–bacteria interactions in the removal of pollutants. *Current Opinion in Biotechnology*, 24(3), 467-473. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2012.09.011>

Sharp, R. G., Chen, L., i Davies, W. J. (2011). Inoculation of growing media with the rhizobacterium *Variovorax paradoxus* 5C-2 reduces unwanted stress responses in hardy ornamental species. *Scientia Horticulturae*, 129(4), 804-811. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2011.03.016>

Singh, J., i Verma, P. K. (2023). Role of Nod factor receptors and its allies involved in nitrogen fixation. *Planta*, 257(3), 54. <https://doi.org/10.1007/s00425-023-04090-7>

Spribile, T., Resl, P., Stanton, D. E., i Tagirdzhanova, G. (2022). Evolutionary biology of lichen symbioses. *New Phytologist*, 234(5), 1566-1582. <https://doi.org/10.1111/nph.18048>

Stamm, P., i Kumar, P. P. (2010). The phytohormone signal network regulating elongation growth during shade avoidance. *Journal of Experimental Botany*, 61(11), 2889-2903. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq147>

Sun, Y., Zhang, S., Nie, Q., He, H., Tan, H., Geng, F., Ji, H., Hu, J., i Nie, S. (2023). Gut firmicutes: Relationship with dietary fiber and role in host homeostasis. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 63(33), 12073-12088. <https://doi.org/10.1080/10408398.2022.2098249>

Tubiello, F. N., Salvatore, M., Rossi, S., Ferrara, A., Fitton, N., i Smith, P. (2013). The FAOSTAT database of greenhouse gas emissions from agriculture. *Environmental research letters*, 8(1), 015009. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/1/015009>

Thokchom, E., Thakuria, D., Kalita, M. C., Sharma, C. K., i Talukdar, N. C. (2017). Root colonization by host-specific rhizobacteria alters indigenous root endophyte and rhizosphere soil bacterial communities and promotes the growth of mandarin orange. *European Journal of Soil Biology*, 79, 48-56. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2017.02.003>

Uchiumi, Y., i Sasaki, A. (2020). Evolution of division of labour in mutualistic symbiosis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1930), 20200669. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0669>

Vaishnav, A., Kumar, R., Singh, H. B., & Sarma, B. K. (2022). Extending the benefits of PGPR to bioremediation of nitrile pollution in crop lands for enhancing crop productivity. *Science of The Total Environment*, 826, 154170. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.154170>

Vessey, J. K. (2003). Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant and Soil*, 255(2), 571-586. <https://doi.org/10.1023/A:1026037216893>

Walling, E., i Vaneekhaute, C. (2020). Greenhouse gas emissions from inorganic and organic fertilizer production and use: A review of emission factors and their variability. *Journal of environmental management*, 276, 111211. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.111211>

Yang, W., Deblank, C., Meskiene, I., Hirt, H., Bakker, J., Vankammen, A., Franssen, H., i Bisseling, T. (1994). Rhizobium Nod Factors Reactivate the Cell-Cycle During Infection and Nodule Primordium Formation, but the Cycle Is Only Completed in Primordium Formation. *Plant cell*, 6(10), 1415-1426. <https://doi.org/10.1105/tpc.6.10.1415>

Zeng, Q., Ding, X., Wang, J., Han, X., Iqbal, H. M. N., i Bilal, M. (2022). Insight into soil nitrogen and phosphorus availability and agricultural sustainability by plant growth-promoting rhizobacteria. *Environmental Science and Pollution Research*, 29(30), 45089-45106. <https://doi.org/10.1007/s11356-022-20399-4>

Zhang, H., Yang, Q., Zhao, J., Chen, J., Wang, S., Ma, M., Liu, H., Zhang, Q., Zhao, H., Zhou, D., Wang, X., Gao, J., i Zhao, H. (2022). Metabolites from *Bacillus subtilis* J-15 Affect Seedling Growth of *Arabidopsis thaliana* and Cotton Plants. *Plants-basel*, 11(23), 3205. <https://doi.org/10.3390/plants11233205>

Zhang, N., Wang, D., Liu, Y., Li, S., Shen, Q., i Zhang, R. (2014). Effects of different plant root exudates and their organic acid components on chemotaxis, biofilm formation and colonization by beneficial rhizosphere-associated bacterial strains. *Plant and soil*, 374(1-2), 689-700. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1915-6>