

# Mecanismos de inducción de rizobios para reducir el estrés por sequía en las leguminosas

## Rhizobia induction mechanisms to reduce drought stress in legumes

Nery Santillana Villanueva<sup>1</sup>

### Resumen

La sequía es una de las principales limitaciones de la productividad agrícola y de la seguridad alimentaria en las montañas andinas. El uso de rizobios fijadores de nitrógeno atmosférico en simbiosis con leguminosas, y tolerantes a una amplia gama de condiciones adversas, como la sequía, es un gran potencial en la agricultura sustentable. El objetivo de esta revisión bibliográfica fue recopilar información sobre los mecanismos de inducción de los rizobios para disminuir el estrés por sequía en las leguminosas. La búsqueda de la información se realizó de agosto a diciembre de 2020 utilizando términos clave. Se hace conocer el efecto de la sequía en el proceso de la nodulación y fijación del nitrógeno atmosférico, asimismo, se describe la capacidad de los rizobios para sintetizar exopolisacáridos, enzimas, fitohormonas, sideróforos, osmolitos y solubilizar fosfatos, como mecanismos de inducción para mitigar el estrés por sequía en las leguminosas. La presente revisión servirá para plantear investigaciones futuras utilizando rizobios como estrategia para mitigar el efecto de la sequía en el cultivo de leguminosas principalmente en ecosistemas de montañas andinas.

**Palabras clave:** Estrés, sequía, planta, bacteria, nitrógeno.

### Abstract

Drought is one of the main limitations of agricultural productivity and food security, in Andean mountain. The use of atmospheric nitrogen-fixing rhizobia in symbiosis with legumes, and tolerant to a wide range of adverse conditions, such as drought, is a great potential in sustainable agriculture. The aim of this review is to compile studies about drought stress effect on the legume-rhizobia symbiosis and rhizobia mechanisms to induce drought tolerance in legumes. The search for information was conducted from August to December 2020, using key terms. The drought effect on the nodulation and atmospheric nitrogen fixation process is made known, as well as the rhizobia ability to synthesize exopolysaccharides, enzymes, phytohormones, siderophores, osmolytes and solubilize phosphates as induction mechanisms to mitigate drought stress in legumes. This review will serve to propose future research using rhizobia to mitigate the drought effect on the legumes cultivation in environments such as the Andean mountains.

**Keywords:** Stress, drought, plant, bacteria, nitrogen.

**Recibido:** 08/03/2021

**Aceptado:** 28/09/2021

**Publicado:** 31/10/2021

**Sección:** Artículo de Revisión

### Introducción

La sequía es una de las principales limitaciones de la productividad agrícola y de la seguridad alimentaria en todo el mundo (Lamaoui *et al.*, 2018). En condiciones de sequía, varios procesos fisiológicos y bioquímicos de las plantas son afectadas, como la fotosíntesis, la respiración, la absorción de iones, el metabolismo de los nutrientes, la producción de hormonas y los metabolitos secundarios (Gomes *et al.*, 2020; Naseem *et al.*, 2018). Las leguminosas varían en su respuesta a la sequía, pero en todos los casos, el rendimiento final se reduce significativamente, debido al efecto en la germinación, en la actividad fotosintética, en la fijación de carbono, en la floración, en la esterilidad de los granos de polen, en el contenido de proteína y de aceites (Farooq *et al.*, 2018; Nadeem *et al.*, 2019). Existen diferentes estrategias para mejorar la respuesta de las leguminosas a la sequía: mejoramiento de variedades tolerantes, la aplicación exógena de reguladores de crecimiento, el mapeo de genes y clonación mediante marcadores moleculares, la hibridación, el retrocruzamiento, el uso

de microorganismos, entre otros (Naveed *et al.*, 2017; Seleiman *et al.*, 2021; Xiong *et al.*, 2020).

En los últimos años, en el marco de una agricultura sustentable, se está promoviendo el uso de microorganismos para mitigar el estrés por sequía (Enebe y Babalola, 2018; Etesami y Maheshwari, 2018; Kumar Ahirwar *et al.*, 2019). Entre estos microorganismos, algunos rizobios, además de establecer simbiosis con las leguminosas para obtener nitrógeno asimilable, también poseen rasgos de ser promotores del crecimiento de plantas (Flores-Félix *et al.*, 2020). Esta capacidad les permite inducir, en las leguminosas, tolerancia al estrés por sequía (Ojuederie *et al.*, 2019; Yanni *et al.* 2016),

<sup>1</sup>Departamento Académico de Agronomía y Zootecnia, Universidad Nacional de San Cristóbal de Huamanga, Ayacucho, Perú. ORCID: [0000-0002-7470-4524](https://orcid.org/0000-0002-7470-4524) e-mail: [nerysantillana@yahoo.es](mailto:nerysantillana@yahoo.es)

**Como citar:** Santillana, N. (2021). Mecanismos de inducción de rizobios para reducir el estrés por sequía en las leguminosas. *Revista De Investigaciones Altoandinas*, 23(4), 258-265. DOI: [10.18271/ria.2021.263](https://doi.org/10.18271/ria.2021.263)



Attribution 4.0 International (CC BY 4.0) Share - Adapt

a través de diferentes mecanismos como la síntesis de exopolisacáridos, fitohormonas, enzimas, sideróforos, solubilización de fosfatos (Samarakoon y Rajapakse, 2020; Ullah *et al.*, 2017), secuestro de carbono y remediación de suelos áridos y semiáridos (Ayangbenro y Babalola, 2021).

La región montañosa andina se enfrenta a desafíos relacionados con el cambio climático y ambiental, la globalización social, económica y cultural (Haller y Branca, 2020). Dicho contexto afecta de manera primordial el recurso agua (Drenkhan, 2016), la producción de alimentos y la conservación de la biodiversidad que alberga (Escobar *et al.*, 2020), razón de la presente revisión, pues será importante para plantear investigaciones futuras principalmente en leguminosas nativas de ecosistemas de montaña como *Lupinus mutabilis*, *Phaseolus vulgaris*, *Phaseolus lunatus*, *Erythrina edulis*, con la finalidad de contribuir al desarrollo sustentable.

## Materiales y métodos

Se realizó una revisión bibliográfica en buscadores: SCOPUS, SCIENCEDIRECT, WEB OF SCIENCE, ELSEVIER, SCIELO, REFSEEK y GOOGLE ACADÉMICO. Las palabras clave utilizadas fueron: simbiosis leguminosa-rizobio, estrés por sequía, tolerancia, mecanismos de acción, y microorganismos promotores del crecimiento de plantas. Se tuvo en cuenta todos los artículos científicos relevantes publicados entre los años 2014 al 2020, con énfasis en los últimos cinco años. Cada material bibliográfico consultado fue analizado y sintetizado en el contexto del título de la revisión propuesta.

## Resultados y discusión

### La simbiosis leguminosa - rizobio en condiciones de sequía

Las leguminosas, al igual que otros cultivos, son afectadas por la escasez de agua al reducir la productividad y la seguridad alimentaria (Mathobo *et al.*, 2017). Las pérdidas de rendimiento en las leguminosas debido al estrés por sequía oscilan entre el 15% y 71%, según la región geográfica, condición de la zona y duración de la sequía (Farooq *et al.*, 2017; Khan *et al.*, 2019; Rani *et al.*, 2020). Asimismo, la fijación del nitrógeno atmosférico en la simbiosis leguminosa-rizobio es también afectada por la sequía. Entre los principales efectos, se mencionaron la disminución de la actividad nitrogenasa (enzima que participa en la reducción del  $N_2$  a  $NH_3$ ) y la nodulación (Egamberdieva *et al.*, 2017), la modificación de la arquitectura del sistema radicular (Kunert *et al.*, 2016),

la acumulación de ureidos, reducción de la actividad enzimática y tasa de transpiración (Atieno y Lesueur, 2019), y reducciones en la cantidad total de nitrógeno en los tejidos vegetales de las leguminosas (Kunrath *et al.*, 2018).

El nivel alto de tolerancia a la sequía de cepas rizobianas fue demostrado en varias investigaciones, como la de Le Quéré *et al.* (2017), quienes indicaron a *Ensifer aridi* aislada de *Acacia gummifera*, *Acacia raddiana*, *Phaseolus filiformis* y *Acacia gummifera* en desiertos de Asia, Africa y América; asimismo, Choudhury *et al.* (2017) mencionaron cepas de *Ensifer*, *Bradyrhizobium* y *Rhizobium* aisladas de *Vachellia* (*Acacia*) *leucophloea*, en regiones áridas y semiáridas de la India.

Los beneficios de rizobio en la tolerancia al estrés por sequía en leguminosas son indicados por Pereyra *et al.* (2015), quienes investigaron el efecto de la sequía en la biomasa general y en la acumulación de carbono y nitrógeno de *Leucaena leucocephala* inoculadas con *Mesorhizobium loti* o *Rhizobium tropici*. Determinaron que *R. tropici* es una mejor opción como simbionte de plántulas de *Leucaena* para aplicaciones agroforestales en condiciones de sequía. Asimismo, Igiehon *et al.* (2019) señalaron cepas de *Rhizobium* sp., *Rhizobium tropici*, *Rhizobium cellulosilyticum*, *Rhizobium taibaishanense* y *Ensifer meliloti* aisladas de la rizósfera de *Arachis hipogaea*, con capacidad de mejorar la germinación de semillas de *Glycine max* (PAN 1532 R) en condiciones de sequía. Por su parte, Rodiño *et al.* (2020) al evaluar diez genotipos de *Phaseolus vulgaris* inoculados con diferentes cepas de *Rhizobium*, determinaron que la relación genotipo-cepa es específica y que los rizobios logran mayor productividad con algunos genotipos, en condiciones de sequía.

### Mecanismos de rizobio para inducir tolerancia al estrés por sequía, en leguminosas

El papel de los rizobios como fijadores del nitrógeno atmosférico en simbiosis con las leguminosas es bastante conocido, sin embargo, su rol en el manejo del estrés abiótico, como la sequía, ha cobrado importancia recientemente debido a que también poseen atributos de ser promotores del crecimiento de plantas (PGP), tales como producción de exopolisacáridos (EPS), fitohormonas como el ácido indol-3-acético (IAA), 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) desaminasa, sideróforos y solubilización de fosfatos, capacidades que les permite inducir tolerancia a la sequía en leguminosas (Lebrazi *et al.*, 2020; Ojuederie *et al.*, 2019; Olanrewaju *et al.*, 2017; Velázquez *et al.*, 2019) y no leguminosas (Ullah *et al.*, 2017). Estos mecanismos se detallan en los párrafos siguientes.

## Producción de Exopolisacáridos (EPS)

Los exopolisacáridos (EPS) bacterianos son sustancias poliméricas extracelulares de diferente naturaleza (Rossi *et al.*, 2018). En condiciones extremas la producción microbiana de EPS protege no solo a la célula, sino también, al entorno edáfico local (Bérard *et al.*, 2015). Así, en zonas áridas y semiáridas las bacterias productoras de EPS constituyen las costras biológicas del suelo (Biological Soil Crusts), las que influyen en las propiedades fisicoquímicas de los suelos como estabilidad, cohesión, porosidad, capacidad de infiltración y retención de agua, parámetros que tienen un fuerte impacto en la disponibilidad de nutrientes y agua para las plantas (Adessi *et al.*, 2018). En otros estudios también demostraron que los EPS producidos por los géneros *Rhizobium*, *Mesorhizobium*, *Sinorhizobium* y *Bradyrhizobium* en asociación con moléculas quorum-sensing, son vitales para la formación de biopelículas lo que les permite tolerar el estrés hídrico y la limitación de nutrientes (Pérez-Montaña *et al.*, 2014). De igual manera, Deng *et al.* (2015) desarrollaron micromodelos que representaban las características físicas de un suelo franco arenoso fino para observar la retención de agua a escala de poros. Demostraron que los micromodelos rellenos con suspensiones de *Sinorhizobium meliloti* productor de EPS retienen la humedad aproximadamente el doble de tiempo que los micromodelos físicamente idénticos rellenos con suspensiones de *S. meliloti* no productores de EPS. Flores-Félix *et al.* (2020) mencionaron cepas de *Rhizobium laguerreae* aisladas de nódulos de *Phaseolus vulgaris*, productoras de celulosa y celulosa, componentes involucrados en la colonización de plantas y formación de biopelículas en raíces de leguminosas.

Ngumbi y Kloepper (2016) señalaron los exopolisacáridos bacterianos como responsables del incremento del área de la superficie total de la raíz y, en consecuencia, de la mejor absorción de agua y nutrientes, con efectos positivos en el crecimiento de la planta y tolerancia a diferentes tipos de estrés, como la sequía.

## Producción de ácido indol-3-acético (AIA)

El ácido indol-3-acético (AIA) producido por los rizobios es una molécula de señalización recíproca en la simbiosis leguminosas – rizobio y en otras interacciones entre bacterias y plantas (Lebrazi *et al.*, 2020). Participa en muchos procesos de formación de nódulos: infección, diferenciación y número de nódulos (Vieira *et al.*, 2017).

La producción del AIA por rizobios asociados a leguminosas tolerantes a condiciones de sequía fue informada por varios autores como Bouchiba *et al.* (2017), quienes señalaron a *Rhizobium vignae*

SMB23 aislados de nódulos de *Scorpiurus muricatus*, productor de 135 g/mL, del AIA, Defez *et al.* (2017) mencionaron la eficiencia de *Ensifer meliloti* (Ms-RD64) sobreproductora de AIA, en la mejora del estrés hídrico en *Medicago sativa*. Asimismo, Ullah *et al.* (2017), indicaron a *Rhizobium leguminosarum* y *Mesorhizobium ciceri* productores del AIA, con capacidad de inducir tolerancia a la sequía en plantas de trigo.

## Producción de 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) desaminasa

La 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) desaminasa es una enzima que desamina al precursor inmediato del etileno, el ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC), (Belimov *et al.*, 2019). Bajo condiciones de estrés por sequía, la homeostasis de las plantas está regulada por el etileno (C<sub>2</sub>H<sub>4</sub>), la acumulación de este compuesto produce la reducción de crecimiento de brotes, raíces e incluso la germinación de semillas (Igiehon *et al.*, 2019).

Durante el establecimiento de simbiosis entre plantas y microorganismos, ocurre incrementos en la concentración de etileno, por lo que diversas cepas de rizobios poseen la capacidad de disminuir los niveles de etileno por la expresión de la enzima 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) desaminasa (Gamalero y Glick, 2015; Nascimento *et al.*, 2018).

La frecuencia de la actividad de la desaminasa ACC fue estimada en diferentes cepas de rizobios, por ejemplo, Gamalero y Glick (2015) al evaluar 13 cepas de rizobios, observaron cinco cepas capaces de sintetizar ACC desaminasa, mientras que siete no expresaban el gen *acdS* (responsable de la síntesis de ACC desaminasa) fuera de la fase simbiótica. Los genes de la ACC desaminasa (gen estructural *acdS* y el gen regulador *acdR*) están bajo el control transcripcional del promotor regulador positivo de fijación de nitrógeno *nifA2* y se expresan solo dentro de los nódulos radiculares.

Gopalakrishnan *et al.* (2015) señalaron rizobios productores de ACC desaminasa (*R. leguminosarum* bv. *viciae*, *R. hedysari*, *R. japonicum*, *R. gallicum*, *B. japonicum*, *B. elkani*) con capacidad de reducir niveles de etileno en las plantas y aumentar el crecimiento de las raíces, proporcionando ventaja a las plantas para tolerar metales pesados y estrés por sequía. Mientras que, Olanrewaju *et al.* (2017) consideraron que la ACC desaminasa facilita el funcionamiento del ácido indol-3-acético (AIA) tanto vegetal como bacteriana, por lo tanto, las bacterias que producen AIA y ACC desaminasas protegen a las plantas de los efectos inhibidores del estrés hídrico.

## Solubilización de fosfatos

El fósforo (P) disponible para las plantas es relativamente bajo en el suelo debido a que está unido al calcio y magnesio en suelos calcáreos o al hierro y aluminio en suelos ácidos (Liu *et al.*, 2015). Las bacterias solubilizadoras de fósforo, tolerantes a la sequía, pueden ayudar a liberar fósforo en forma soluble y ser absorbido por las plantas (Igiehon *et al.*, 2019). La solubilización de fosfatos por rizobios es considerada como un mecanismo directo para promover el crecimiento de las plantas a través del incremento de la disponibilidad de fosfato inorgánico (Olanrewaju *et al.*, 2017). Igiehon *et al.* (2019) informaron sobre cepas de *Rhizobium tropici*, *Rhizobium cellulosilyticum* y *Rhizobium taibaishanense* con capacidad de solubilizar fósforo e incrementar la germinación de semillas de *Glicine max* en condiciones de sequía, impuestas por 4% de polietileno glicol (PEG). El potencial de solubilización de fosfato de cepas de rizobio se asocia con la producción de ácido 2-cetoglucónico y reducción del pH del medio (Hussain *et al.*, 2018). La disminución del pH en la solubilización de fosfato por rizobios ha sido informada por varios autores, como Dhull *et al.* (2018) quienes mencionaron el potencial de rizobios aislados de *Cyamopsis tetragonoloba* L. para solubilizar fósforo insoluble con eficiencias entre 36 a 79% y reducción del pH.

## Producción de sideróforos

Los sideróforos son compuestos orgánicos de bajo peso molecular, quelante del hierro en condiciones limitantes (Das *et al.*, 2017). En presencia de sequía, las plantas son más propensas al ataque de patógenos, siendo los microorganismos, como los rizobios, productores de sideróforos, importantes para prevenir la multiplicación y colonización de patógenos mediante el secuestro de Fe<sup>3+</sup> de la rizósfera (Ghosh *et al.*, 2020).

Varios estudios han informado sobre el aislamiento de bacterias productoras de sideróforos pertenecientes al género *Bradyrhizobium* y *Rhizobium*. Así por ejemplo, Gopalakrishnan *et al.* (2015) señalaron especies de rizobios, como *R. meliloti*, *R. tropici*, *R. leguminosarum* bv. *viciae*, *R. leguminosarum* bv. *trifolii*, *R. leguminosarum* bv. *phaseoli*, *S. meliloti* y *Bradyrhizobium* sp. conocidas por producir sideróforos.

Asimismo, señalaron cepas de *Rhizobium* aisladas de *Cicer arietinum* (Joshi *et al.*, 2016), de *Cyamopsis tetragonoloba* (Dhull *et al.*, 2018), como productoras de sideróforos. Ullah *et al.* (2017) mencionaron a *Rhizobium leguminosarum* y *Mesorhizobium ciceri* como resistentes a la sequía, además de ser productoras de sideróforos, AIA y ácidos orgánicos.

## Producción de osmolitos

La acumulación de osmolitos, tales como prolina y trehalosa es una de las más frecuentes respuestas de aclimatación observada en plantas afectadas por el déficit de agua (Etesami, 2020). Algunos rizobios también producen osmolitos para combatir condiciones severas de deficiencia de agua, los cuales funcionan sinérgicamente con los osmolitos producidos por las plantas y promueven el crecimiento de las plantas (Goswami y Deka, 2020).

Varios estudios determinaron una correlación positiva entre la acumulación de prolina y la tolerancia a la sequía en las plantas. Así por ejemplo, Staudinger *et al.* (2016) informaron sobre la acumulación de prolina en plantas de *Medicago truncatula* inoculadas con *Sinorhizobium medicae*, asimismo, retraso en la senescencia y abscisión foliar inducida por estrés y mejora en la adquisición de nutrientes durante estrés por sequía.

De la misma forma, consideran que altos niveles de trehalosa tienen un impacto positivo en la supervivencia y el rendimiento de las plantas noduladas por cepas de rizobios después de periodos de sequía severos y prolongados (Goswami y Deka, 2020). Furlan *et al.* (2017), al evaluar dos cultivares de *Arachis hypogaea* con tolerancia contrastante a la sequía, evidenciaron que los nódulos del cultivar tolerante acumulaban trehalosa, prolina y ácido gamma-aminobutírico (GABA), metabolitos con función conocida en la protección contra la sequía. Por su parte, Rodrigo da-Silva *et al.* (2017) señalaron que los genes implicados en la biosíntesis de trehalosa (genes *otsA*) se asocian con la tolerancia de los rizobios a la sequía. Además de su acción como protector del estrés, en rizobios de vida libre, la trehalosa puede usarse como fuente de carbono y energía.

## Conclusiones

Los rizobios son conocidos por producir efectos beneficiosos en las leguminosas mediante la fijación de nitrógeno atmosférico. Pero, también pueden inducir la reducción del estrés por sequía en las leguminosas a través de mecanismos como la síntesis de la enzima 1-aminociclopropano-1-carboxilato desaminasa, producción de exopolisacáridos, solubilización de fósforo, producción de sideróforos, ácido indol acético y osmolitos (trehalosa, prolina), entre otros.

En la actualidad, existe limitada investigación disponible sobre el uso de rizobios para mitigar el estrés por sequía en leguminosas nativas de los andes como *Phaseolus vulgaris*, *Lupinus mutabilis*, *Phaseolus lunatus*, y *Erythrina edulis*, a pesar de la importancia social y económica que representan, por tal razón, la presente



revisión servirá para plantear investigaciones futuras que contribuyan al manejo sustentable de dichas zonas.

### Agradecimiento

Se agradece a la Universidad Nacional de San Cristóbal de Huamanga por el apoyo económico brindado a través de la ayuda financiera a la investigación con recursos ordinarios (ExFEDU) del presupuesto institucional.

### Referencias

- Adessi, A., Cruz de Carvalho, R., De Philippis, R., Branquinho, C. y Marques da Silva, J. (2018). Microbial extracellular polymeric substances improve water retention in dryland biological soil crusts. *Soil Biology and Biochemistry*, 116, 67–69. DOI: [10.1016/j.soilbio.2017.10.002](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.10.002)
- Atieno, M. y Lesueur, D. (2019). Opportunities for improved legume inoculants: enhanced stress tolerance of rhizobia and benefits to agroecosystems. In *Symbiosis* 77(3), 191–205. DOI: [10.1007/s13199-018-0585-9](https://doi.org/10.1007/s13199-018-0585-9)
- Ayangbenro, A. S. y Babalola, O. O. (2021). Reclamation of arid and semi-arid soils: The role of plant growth-promoting archaea and bacteria. *Current Plant Biology*, 25, 100173. DOI: [10.1016/j.cpb.2020.100173](https://doi.org/10.1016/j.cpb.2020.100173)
- Belimov, A. A., Zinovkina, N. Y., Safronova, V. I., Litvinsky, V. A., Nosikov, V. V., Zavalin, A. A. y Tikhonovich, I. A. (2019). Rhizobial ACC deaminase contributes to efficient symbiosis with pea (*Pisum sativum* L.) under single and combined cadmium and water deficit stress. *Environmental and Experimental Botany*, 167, 103859. DOI: [10.1016/j.envexpbot.2019.103859](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103859)
- Bérard, A., Sassi, M. Ben, Kaisermann, A. y Renault, P. (2015). Soil microbial community responses to heat wave components: Drought and high temperature. *Climate Research*, 66(3), 243–264. DOI: [10.3354/cr01343](https://doi.org/10.3354/cr01343)
- Bouchiba, Z., Boukhatem, Z. F., Ighilhariz, Z., Derkaoui, N., Kerdouh, B., Abdelmoumen, H., Abbas, Y., Missbah El Idrissi, M. y Bekki, A. (2017). Diversity of nodular bacteria of *Scorpiurus muricatus* in western Algeria and their impact on plant growth. *Canadian Journal of Microbiology*, 63(5), 450–463. DOI: [10.1139/cjm-2016-0493](https://doi.org/10.1139/cjm-2016-0493)
- Choudhury, F. K., Rivero, R. M., Blumwald, E. y Mittler, R. (2017). Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. *Plant Journal*, 90(5), 856–867. DOI: [10.1111/tpj.13299](https://doi.org/10.1111/tpj.13299)
- Das, K., Prasanna, R. y Saxena, A. K. (2017). Rhizobia: a potential biocontrol agent for soilborne fungal pathogens. *Folia Microbiologica*, 62(5), 425–435. DOI: [10.1007/s12223-017-0513-z](https://doi.org/10.1007/s12223-017-0513-z)
- Defez, R., Andreozzi, A., Dickinson, M., Charlton, A., Tadini, L., Pesaresi, P. y Bianco, C. (2017). Improved drought stress response in alfalfa plants nodulated by an IAA over-producing Rhizobium Strain. *Frontiers in Microbiology*, 8, 1–13. DOI: [10.3389/fmicb.2017.02466](https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02466)
- Deng, J., Orner, E. P., Chau, J. F., Anderson, E. M., Kadilak, A. L., Rubinstein, R. L., Bouchillon, G. M., Goodwin, R. A., Gage, D. J. y Shor, L. M. (2015). Synergistic effects of soil microstructure and bacterial EPS on drying rate in emulated soil micromodels. *Soil Biology and Biochemistry*, 83, 116–124. DOI: [10.1016/j.soilbio.2014.12.006](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.12.006)
- Dhull, S., Gera, R., Sheoran, H. S. y Kakar, R. (2018). Phosphate Solubilization Activity of Rhizobial Strains Isolated From Root Nodule of Cluster Bean Plant Native to Indian Soils. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 7(4), 255–266. DOI: [10.20546/ijcmas.2018.704.029](https://doi.org/10.20546/ijcmas.2018.704.029)
- Drenkhan, F. (2016). En la sombra del Cambio Global: hacia una gestión integrada y adaptativa de recursos hídricos en los Andes del Perú. *Espacio y Desarrollo*, 51(28), 25–51. DOI: [10.18800/espaciodesarrollo.201601.002](https://doi.org/10.18800/espaciodesarrollo.201601.002)
- Egamberdieva, D., Reckling, M. y Wirth, S. (2017). Biochar-based *Bradyrhizobium* inoculum improves growth of lupin (*Lupinus angustifolius* L.) under drought stress. *European Journal of Soil Biology*, 78, 38–42. DOI: [10.1016/j.ejsobi.2016.11.007](https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2016.11.007)
- Enebe, M. C. y Babalola, O. O. (2018). The influence of plant growth-promoting rhizobacteria in plant tolerance to abiotic stress: a survival strategy. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 102(18), 7821–7835. DOI: [10.1007/s00253-018-9214-z](https://doi.org/10.1007/s00253-018-9214-z)
- Escobar-Mamani, F., Branca, D. y Haller, A. (2020). Investigación de montaña sobre y para la región andina. *Revista de Investigaciones Altoandinas - Journal of High Andean Research*, 22(4), 311–312. DOI: [10.18271/ria.2020.191](https://doi.org/10.18271/ria.2020.191)
- Etesami, H. (2020). Plant–microbe interactions in plants and stress tolerance. En D. K. Tripathi, V. P. Singh, D. Chauhan, S. Sharma, S. Prasad, N. Dubey y N. Ramawat (Eds.), *Plant Life Under Changing Environment. Responses and management* (pp. 355–396). Elsevier. DOI: [10.1016/b978-0-12-818204-8.00018-7](https://doi.org/10.1016/b978-0-12-818204-8.00018-7)
- Etesami, H. y Maheshwari, D. K. (2018). Use of plant growth promoting rhizobacteria (PGPRs) with multiple plant growth promoting traits in stress agriculture: Action mechanisms and future prospects. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 156, 225–246. DOI: [10.1016/j.ecoenv.2018.03.013](https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.03.013)
- Farooq, M., Gogoi, N., Barthakur, S., Baroowa, B., Bharadwaj, N., Alghamdi, S. S. y Siddique, K. H. M. (2017). Drought Stress in Grain Legumes during Reproduction and Grain Filling. *Journal*

- of Agronomy and Crop Science*, 203(2), 81–102. DOI: [10.1111/jac.12169](https://doi.org/10.1111/jac.12169)
- Farooq, Muhammad, Hussain, M., Usman, M., Farooq, S., Alghamdi, S. S. y Siddique, K. H. M. (2018). Impact of Abiotic Stresses on Grain Composition and Quality in Food Legumes. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 66(34), 8887–8897. DOI: [10.1021/acs.jafc.8b02924](https://doi.org/10.1021/acs.jafc.8b02924)
- Flores-Félix, J. D., Carro, L., Cerda-Castillo, E., Squartini, A., Rivas, R. y Velázquez, E. (2020). Analysis of the interaction between *Pisum sativum* and *Rhizobium laguerreae* strains nodulating this legume in Northwest Spain. *Plants*, 9(12), 1–16. DOI: [10.3390/plants9121755](https://doi.org/10.3390/plants9121755)
- Furlan, A. L., Bianucci, E., Castro, S., & Dietz, K. J. (2017). Metabolic features involved in drought stress tolerance mechanisms in peanut nodules and their contribution to biological nitrogen fixation. *Plant Science*, 263, 12–22. DOI: [10.1016/j.plantsci.2017.06.009](https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2017.06.009)
- Gamalero, E. y Glick, B. R. (2015). Bacterial modulation of plant ethylene levels. *Plant Physiology*, 169(1), 13–22. DOI: [10.1104/pp.15.00284](https://doi.org/10.1104/pp.15.00284)
- Ghosh, S. K., Bera, T., & Chakrabarty, A. M. (2020). Microbial siderophore – A boon to agricultural sciences. *Biological Control*, 144, 104214. DOI: [10.1016/j.biocontrol.2020.104214](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104214)
- Gomes, A. M. F., Rodrigues, A. P., António, C., Rodrigues, A. M., Leitão, A. E., Batista-Santos, P., Nhandumbo, N., Massinga, R., Ribeiro-Barros, A. I. y Ramalho, J. C. (2020). Drought response of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) landraces at leaf physiological and metabolite profile levels. *Environmental and Experimental Botany*, 175, 104060. DOI: [10.1016/j.envexpbot.2020.104060](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104060)
- Gopalakrishnan, S., Sathya, A., Vijayabharathi, R., Varshney, R. K., Gowda, C. L. L. y Krishnamurthy, L. (2015). Plant growth promoting rhizobia: challenges and opportunities. *3 Biotech*, 5(4), 355–377. DOI: [10.1007/s13205-014-0241-x](https://doi.org/10.1007/s13205-014-0241-x)
- Goswami, M. y Deka, S. (2020). Plant growth-promoting rhizobacteria—alleviators of abiotic stresses in soil: A review. *Pedosphere*, 30(1), 40–61. DOI: [10.1016/S1002-0160\(19\)60839-8](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(19)60839-8)
- Haller, A. y Branca, D. (2020). Montología: una perspectiva de montaña hacia la investigación transdisciplinaria y el desarrollo sustentable. *Revista de Investigaciones Altoandinas - Journal of High Andean Research*, 22(4), 313–332. DOI: [10.18271/ria.2020.193](https://doi.org/10.18271/ria.2020.193)
- Hussain, H. A., Hussain, S., Khaliq, A., Ashraf, U., Anjum, S. A., Men, S. y Wang, L. (2018). Chilling and drought stresses in crop plants: Implications, cross talk, and potential management opportunities. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1–21. DOI: [10.3389/fpls.2018.00393](https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00393)
- Igihon, N. O., Babalola, O. O. y Aremu, B. R. (2019). Genomic insights into plant growth promoting rhizobia capable of enhancing soybean germination under drought stress. *BMC Microbiology*, 19(1), 1–22. DOI: [10.1186/s12866-019-1536-1](https://doi.org/10.1186/s12866-019-1536-1)
- Joshi, R., Wani, S. H., Singh, B., Bohra, A., Dar, Z. A., Lone, A. A., Pareek, A., y Singla-Pareek, S. L. (2016). Transcription factors and plants response to drought stress: Current understanding and future directions. *Frontiers in Plant Science*, 7(2016JULY), 1–15. DOI: [10.3389/fpls.2016.01029](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01029)
- Khan, N., Bano, A., Rahman, M. A., Guo, J., Kang, Z. y Babar, M. A. (2019). Comparative Physiological and Metabolic Analysis Reveals a Complex Mechanism Involved in Drought Tolerance in Chickpea (*Cicer arietinum* L.) Induced by PGPR and PGRs. *Scientific Reports*, 9(1), 1–19. DOI: [10.1038/s41598-019-38702-8](https://doi.org/10.1038/s41598-019-38702-8)
- Kumar Ahirwar, N., Singh, R., Chaurasia, S., Chandra, R., Prajapati, S. y Ramana, S. (2019). Effective Role of Beneficial Microbes in Achieving the Sustainable Agriculture and Eco-Friendly Environment Development Goals: A Review. *Frontiers in Environmental Microbiology*, 5(6), 111. DOI: [10.11648/j.fem.20190506.12](https://doi.org/10.11648/j.fem.20190506.12)
- Kunert, K. J., Vorster, B. J., Fenta, B. A., Kibido, T., Dionisio, G. y Foyer, C. H. (2016). Drought stress responses in soybean roots and nodules. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1–7. DOI: [10.3389/fpls.2016.01015](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01015)
- Kunrath, T. R., Lemaire, G., Sadras, V. O. y Gastal, F. (2018). Water use efficiency in perennial forage species: Interactions between nitrogen nutrition and water deficit. *Field Crops Research*, 222, 1–11. DOI: [10.1016/j.fcr.2018.02.031](https://doi.org/10.1016/j.fcr.2018.02.031)
- Lamaoui, M., Jemo, M., Datla, R. y Bekkaoui, F. (2018). Heat and drought stresses in crops and approaches for their mitigation. *Frontiers in Chemistry*, 6, 1–14. DOI: [10.3389/fchem.2018.00026](https://doi.org/10.3389/fchem.2018.00026)
- Le Quééré, A., Tak, N., Gehlot, H. S., Lavire, C., Meyer, T., Chapulliot, D., Rathi, S., Sakrouhi, I., Rocha, G., Rohmer, M., Severac, D., Filali-Maltouf, A. y Munive, J. A. (2017). Genomic characterization of *Ensifer aridi*, a proposed new species of nitrogen-fixing rhizobium recovered from Asian, African and American deserts. *BMC Genomics*, 18(1), 1–24. DOI: [10.1186/s12864-016-3447-y](https://doi.org/10.1186/s12864-016-3447-y)
- Lebrazi, S., Fadil, M., Chraïbi, M. y Fikri-Benbrahim, K. (2020). Screening and optimization of indole-3-acetic acid production by *Rhizobium* sp. strain using response surface methodology. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, 18(1). DOI: [10.1186/s43141-020-00035-9](https://doi.org/10.1186/s43141-020-00035-9)

- Liu, Z., Li, Y. C., Zhang, S., Fu, Y., Fan, X., Patel, J. S. y Zhang, M. (2015). Characterization of phosphate-solubilizing bacteria isolated from calcareous soils. *Applied Soil Ecology*, 96, 217–224. DOI: [10.1016/j.apsoil.2015.08.003](https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.08.003)
- Mathobo, R., Marais, D. y Steyn, J. M. (2017). The effect of drought stress on yield, leaf gaseous exchange and chlorophyll fluorescence of dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agricultural Water Management*, 180, 118–125. DOI: [10.1016/j.agwat.2016.11.005](https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.11.005)
- Mouradi, M., Bouizgaren, A., Farissi, M., Makoudi, B., Kabbadj, A., Very, A. A., Sentenac, H., Qaddoury, A. y Ghoulam, C. (2016). Osmopriming improves seeds germination, growth, antioxidant responses and membrane stability during early stage of moroccan alfalfa populations under water deficit. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 76(3), 265–272. DOI: [10.4067/S0718-58392016000300002](https://doi.org/10.4067/S0718-58392016000300002)
- Nadeem, M., Li, J., Yahya, M., Sher, A., Ma, C., Wang, X. y Qiu, L. (2019). Research Progress and Perspective on Drought Stress in Legumes: A Review. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(10). DOI: [10.3390/ijms20102541](https://doi.org/10.3390/ijms20102541)
- Nascimento, F. X., Rossi, M. J. y Glick, B. R. (2018). Ethylene and 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) in plant–bacterial interactions. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1–17. DOI: [10.3389/fpls.2018.00114](https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00114)
- Naseem, H., Ahsan, M., Shahid, M. A. y Khan, N. (2018). Exopolysaccharides producing rhizobacteria and their role in plant growth and drought tolerance. *Journal of Basic Microbiology*, 58(12), 1009–1022. DOI: [10.1002/jobm.201800309](https://doi.org/10.1002/jobm.201800309)
- Naveed M., Hussain B., Mehboob I. y Zair A. (2017). Rhizobial amelioration of drought stress in legumes. En, M. J. Zaidi y A. Khan (Eds.), *Microbes for Legume Improvement* (pp. 277–299). Springer. DOI: [10.1007/978-3-319-59174-2](https://doi.org/10.1007/978-3-319-59174-2)
- Ngumbi, E. y Klopper, J. (2016). Bacterial-mediated drought tolerance: Current and future prospects. *Applied Soil Ecology*, 105, 109–125. DOI: [10.1016/j.apsoil.2016.04.009](https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.04.009)
- Ojuederie, O. B., Olanrewaju, O. S. y Babalola, O. O. (2019). Plant growth promoting rhizobacterial mitigation of drought stress in crop plants: Implications for sustainable agriculture. *Agronomy*, 9(11). DOI: [10.3390/agronomy9110712](https://doi.org/10.3390/agronomy9110712)
- Olanrewaju, O. S., Glick, B. R. y Babalola, O. O. (2017). Mechanisms of action of plant growth promoting bacteria. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 33(11), 1–16. DOI: [10.1007/s11274-017-2364-9](https://doi.org/10.1007/s11274-017-2364-9)
- Pereyra, G., Hartmann, H., Michalzik, B., Ziegler, W. y Trumbore, S. (2015). Influence of rhizobia inoculation on biomass gain and tissue nitrogen content of *Leucaena leucocephala* seedlings under drought. *Forests*, 6(10), 3686–3703. DOI: [10.3390/f6103686](https://doi.org/10.3390/f6103686)
- Pérez-Montaño, F., Alías-Villegas, C., Bellogín, R. A., Del Cerro, P., Espuny, M. R., Jiménez-Guerrero, I., López-Baena, F. J., Ollero, F. J. y Cubo, T. (2014). Plant growth promotion in cereal and leguminous agricultural important plants: From microorganism capacities to crop production. *Microbiological Research*, 169(5–6), 325–336. DOI: [10.1016/j.micres.2013.09.011](https://doi.org/10.1016/j.micres.2013.09.011)
- Rani, A., Devi, P., Jha, U. C., Sharma, K. D., Siddique, K. H. M. y Nayyar, H. (2020). Developing Climate-Resilient Chickpea Involving Physiological and Molecular Approaches With a Focus on Temperature and Drought Stresses. *Frontiers in Plant Science*, 10(February), 1–29. DOI: [10.3389/fpls.2019.01759](https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01759)
- Rodiño, A. P., Riveiro, M. y De Ron, A. M. (2020). Implications of the Symbiotic Nitrogen Fixation in Common Bean under Seasonal Water Stress. *Agronomy*, 11(1), 70. DOI: [10.3390/agronomy11010070](https://doi.org/10.3390/agronomy11010070)
- Rodrigo da-Silva, J., Alexandre, A., Brígido, C. y Oliveira, S. (2017). Can stress response genes be used to improve the symbiotic performance of rhizobia? *AIMS Microbiology*, 3(3), 365–382. DOI: [10.3934/microbiol.2017.3.365](https://doi.org/10.3934/microbiol.2017.3.365)
- Rossi, F., Mugnai, G. y De Philippis, R. (2018). Complex role of the polymeric matrix in biological soil crusts. *Plant and Soil*, 429(1–2), 19–34. DOI: [10.1007/s11104-017-3441-4](https://doi.org/10.1007/s11104-017-3441-4)
- Samarakoon, S. M. N. S. y Rajapakse, S. (2020). Identification of stress tolerant rhizobial strains inhabiting *Gliricidia sepium* in Polonnaruwa district, Sri Lanka. *Ceylon Journal of Science*, 49(1), 37. DOI: [10.4038/cjs.v49i1.7704](https://doi.org/10.4038/cjs.v49i1.7704)
- Seleiman, M. F., Al-suhaibani, N., Ali, N., Akmal, M., Alotaibi, M., Refay, Y., Dindaroglu, T., Abdulwajid, H. H. y Battaglia, M. L. (2021). Alleviate Its Adverse Effects. *Plants*, 10(2), 1–25. DOI: [10.3390/plants10020259](https://doi.org/10.3390/plants10020259)
- Staudinger, C., Mehmeti-Tershani, V., Gil-Quintana, E., Gonzalez, E. M., Hofhansl, F., Bachmann, G. y Wienkoop, S. (2016). Evidence for a rhizobia-induced drought stress response strategy in *Medicago truncatula*. *Journal of Proteomics*, 136(February), 202–213. DOI: [10.1016/j.jprot.2016.01.006](https://doi.org/10.1016/j.jprot.2016.01.006)
- Ullah, S., Khan, M. Y., Asghar, H. N., Akhtar, M. J. y Zahir, Z. A. (2017). Differential response of single and co-inoculation of *Rhizobium leguminosarum* and *Mesorhizobium ciceri* for inducing water deficit stress tolerance in wheat. *Annals of Microbiology*, 67(11), 739–749. DOI: [10.1007/s13213-017-1302-2](https://doi.org/10.1007/s13213-017-1302-2)
- Velázquez, E., Carro, L., Flores-Félix, J. D., Menéndez, E., Ramírez-Bahena, M.-H., y Peix, A. (2019).

Bacteria-Inducing Legume Nodules Involved in the Improvement of Plant Growth, Health and Nutrition. *Microbiome in Plant Health and Disease*, 79–104. DOI: [10.1007/978-981-13-8495-0\\_4](https://doi.org/10.1007/978-981-13-8495-0_4)

- Vieira, J. D., Da Silva, P. R. D. y Stefenon, V. M. (2017). In vitro growth and indoleacetic acid production by *Mesorhizobium loti* SEMIA806 and SEMIA816 under the influence of copper ions. *Microbiology Research*, 8(2), 55–58. DOI: [10.4081/mr.2017.7302](https://doi.org/10.4081/mr.2017.7302)
- Xiong, R., Liu, S., Considine, M. J., Siddique, K. H. M., Lam, H. M. y Chen, Y. (2020). Root system

architecture, physiological and transcriptional traits of soybean (*Glycine max* L.) in response to water deficit: A review. *Physiologia Plantarum*, 1–14. DOI: [10.1111/ppl.13201](https://doi.org/10.1111/ppl.13201)

- Yanni, Y., Zidan, M., Dazzo, F., Rizk, R., Mehesen, A., Abdelfattah, F. y Elsadany, A. (2016). Enhanced symbiotic performance and productivity of drought stressed common bean after inoculation with tolerant native rhizobia in extensive fields. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 232, 119–128. DOI: [10.1016/j.agee.2016.07.006](https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.07.006)