



EFFECTO DE LA ASOCIACIÓN DE *Rhizobium etli* - *Phaseolus vulgaris* L. SOBRE EL CRECIMIENTO VEGETAL Y LA PREFERENCIA DE *Bemisia tabaci* †

[EFFECT OF THE ASSOCIATION OF *Rhizobium etli* - *Phaseolus vulgaris* L. ON THE PLANT GROWTH AND THE PREFERENCE OF *Bemisia tabaci*]

R. R. Ruiz-Santiago, H. S. Ballina-Gómez*, E. Ruiz-Sánchez and J. Cristóbal-Alejo

Tecnológico Nacional de México, Instituto Tecnológico de Conkal, Avenida Tecnológico s/n, C.P. 97345, Conkal, Yucatán, México. Tel. 01 (999) 9-12-41-30 Ext. 121. Emails: roberto.ruiz@itconkal.edu.mx, esau.ruiz@itconkal.edu.mx, jairo.cristobal@itconkal.edu.m, horacio.ballina@itconkal.edu.mx

**Corresponding author*

SUMMARY

Background. Cascading effects through tritrophic interactions (microorganisms, plants, herbivores) are basic components in ecosystems that are often influenced by force from bottom up or top down. One of the most important cases is the fixation of nitrogen through growth promoting bacteria of PGPR plants, which can alter the cascading effects in superior trophic interactions, through physical and chemical changes in the plants. Bacteria as growth promoters not only participate in growth, they are also considered the best biological control agents since they have the potential to suppress pathogenic microorganisms and induce systemic resistance against pest insects. **Objective.** This study aims to evaluate the contribution of the inoculation of the *Rhizobium etli* nitrogen fixing bacteria in the growth of *Phaseolus vulgaris* and the oviposition and preference of *Bemisia tabaci*. **Methodology.** Bean plants were established on sterilized soil, two batches of plants were formed: plants inoculated with *R. etli* and non-inoculated (control) plants. In the first experiment, were measured plant growth and characteristics related to defense against phytophages. In the second experiment, the preference and oviposition of *Bemisia tabaci* was evaluated by free choice and non-choice tests. **Results.** Inoculation with *R. etli* favored some specific growth characteristics, such as leaf area and root length. Phytophagous defense variables, as well as adult preference and oviposition of *B. tabaci* were not different between inoculated and non-inoculated plants. **Implications.** The main limitation of the use of PGPR depends on the type of soil and the variety of beans, so this inoculant could also be tested in cases where it has been proven that there is low natural colonization of *Rhizobium* in *Phaseolus lunatus* L. during its growth. **Conclusion.** Inoculation increased some growth variables; however, it did not affect the oviposition and preference of *Bemisia tabaci*. Additional work is required to assess the effects of factors, such as bean variety, synergy among rhizobacteria species, natural resistance of the host plant, environmental conditions and soil types.

Key words: Trophic interactions; Rhizobacteria; Plant growth; Preference.

RESUMEN

Antecedentes. Los efectos en cascada a través de interacciones tritróficas son componentes básicos en los ecosistemas que a menudo, están influenciadas por fuerzas que van de abajo hacia arriba o arriba hacia abajo. Uno de los casos más importantes es la fijación de nitrógeno a través de bacterias promotoras de crecimiento vegetal PGPR, el cual puede alterar los efectos en cascada en las interacciones tróficas superiores, a través de cambios físicos y químicos en las plantas. Las bacterias como promotoras del crecimiento no solo participan en el crecimiento, sino que también se consideran los mejores agentes de control biológico ya que tienen el potencial de suprimir a microorganismos patógenos e inducir la resistencia sistémica contra insectos plaga. **Objetivo.** Evaluar el aporte de la inoculación de la bacteria fijadora de nitrógeno *Rhizobium etli* en el crecimiento de *Phaseolus vulgaris* y la oviposición y preferencia de *Bemisia tabaci*. **Metodología.** Se establecieron las plantas de frijol en suelo esterilizado, se formaron dos lotes de plantas: plantas inoculadas con *R. etli* y plantas no inoculadas (control). En el primer experimento, se midió el crecimiento vegetal y características relacionadas a defensa contra fitófagos. En el segundo experimento, se evaluó la preferencia y oviposición de *Bemisia tabaci* mediante pruebas de libre elección y no elección. **Resultados.** La inoculación con *R. etli* favoreció algunas características específicas

† Submitted May 18, 2019 – Accepted January 8, 2020. This work is licensed under a CC-BY 4.0 International License. ISSN: 1870-0462.

de crecimiento, como área foliar y longitud de la raíz. Las variables de defensa contra fitófagos, así como la preferencia de adultos y la oviposición de *B. tabaci* no fueron diferentes entre plantas inoculadas y no inoculadas. **Implicaciones.** La principal limitación del uso de las PGPR depende del tipo de suelo y la variedad de frijol, así también este inoculante podría probarse en los casos donde se haya comprobado que existe baja colonización natural de *Rhizobium* en *Phaseolus lunatus* L. durante su crecimiento. **Conclusión.** La inoculación incrementó algunas variables de crecimiento; Sin embargo, no afectó la oviposición y preferencia de *Bemisia tabaci*. Se requiere trabajos adicionales para evaluar los efectos de factores, como la variedad de frijol, sinergia entre las especies de rizobacterias, resistencia natural de la planta hospedera, condiciones del ambiente y tipos de suelo.

Palabras clave: Interacciones tróficas; Rizobacteria; crecimiento vegetal; Preferencia; Oviposición.

INTRODUCCIÓN

En la naturaleza, las interacciones tróficas son componentes básicos de casi todos los ecosistemas y a menudo están fuertemente influenciadas por fuerzas dadas de abajo hacia arriba y de arriba hacia abajo del suelo (McNeill y Southwood, 1978). Las interacciones entre las plantas y microorganismos de la rizósfera pueden afectar a manera de cascada a los insectos fitófagos en el follaje (Thamer *et al.* 2011; Dean *et al.* 2014). En la familia Fabaceae, la interacción con bacterias de la familia Rhizobiaceae, capaces de aprovechar una gran proporción del nitrógeno atmosférico, resulta de gran importancia para el desarrollo de las plantas (FAO, 1984). Estas bacterias no solo participan en la promoción del crecimiento vegetal, sino que también pueden tener profundos impactos en la ecología de las plantas a través de influenciar las defensas en contra de insectos fitófagos, (Bennett y Beyer, 2007; Laguerre *et al.* 2007). La especie *Rhizobium etli* tiene una gran afinidad con varias especies de leguminosas y se ha utilizado comúnmente para mejorar los cultivos, como el frijol común, ya que es capaz de inducir la formación de nódulos fijadores de nitrógeno que estimulan el crecimiento y rendimiento (Pirlak, 2006; Shaharouna *et al.* 2006; Tilak *et al.* 2006). Los mecanismos detrás del efecto sobre el crecimiento vegetal a través de PGPR, se han relacionado con el aumento en la captación de nitrógeno, la síntesis de fitohormonas (auxina, citoquinina) y la solubilización de minerales (Adesemoyea *et al.* 2010; Collavino *et al.* 2010; Robin *et al.* 2008). Estos cambios pueden tener profundos impactos en la actividad de insectos del follaje al alterar positiva o negativamente el performance de los insectos (Yunus *et al.* 2016; Dean *et al.* 2009; Kempel *et al.* 2009; Katayama *et al.* 2010). Una de las principales plagas del frijol es el caso de la mosquita blanca *Bemisia tabaci*. Los daños directos causados por este insecto se deben a su alimentación a través de la succión de savia a expensas de los nutrientes de la planta y a desórdenes fisiológicos, mientras que los indirectos se deben al crecimiento de hongos sobre la excreción de melaza por la mosca blanca y a la habilidad de transmitir virus

(Byrne *et al.* 1990; Perring 2001). El uso de microorganismos benéficos ha venido a presentarse como una alternativa para el manejo de plagas como es el caso de las PGPR, Debido al tipo de alimentación y al daño económico que ocasiona la mosquita blanca la hace un modelo interesante para estudiar los mecanismos por los que *Rhizobium* podría inducir ciertos rasgos de resistencia contra de este fitófago. Es por lo anterior que en este estudio se abordará el efecto de la inoculación de la bacteria *Rhizobium etli* en el crecimiento de *Phaseolus vulgaris* L., así como en la oviposición y preferencia de *Bemisia tabaci*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los experimentos se realizaron en el Instituto Tecnológico de Conkal, ubicado en Conkal, Yucatán, México, (21° 05' N y 89° 32' O). Como planta hospedera se usó la especie de frijol común *P. vulgaris* L. de la variedad Xmejen bu'ul, la cual forma una estrecha asociación con las bacterias del suelo fijadoras de N₂. La cepa bacteriana que se utilizó en el estudio se obtuvo del producto comercial Biofábrica Siglo XXI S.A. de C.V. RHIZOFER, cuyo ingrediente activo es la rizobacteria *R. etli* (específica para leguminosas cultivadas). Para llevar a cabo los experimentos se utilizó suelo de la región el cual se esterilizó a 121°C a 1 atm de presión por 20 minutos. En suelo esterilizado se establecieron dos grupos de plantas: grupo de plantas inoculadas y grupo de plantas no inoculadas (control).

Inoculación de *Rhizobium etli*

Para la inoculación de la bacteria se siguió la recomendación indicada en la etiqueta del producto comercial. El producto comercial contiene una concentración de *R. etli* de 12.7×10^6 UFCg⁻¹. Para la aplicación, se diluyó 2.3 g en 1 L de agua. Con la mezcla se procedió a humedecer las semillas de frijol. El procedimiento anterior permitió adherir 1.76×10^5 UFC g⁻¹ por semilla de *P. vulgaris*. Una vez inoculadas, las semillas se dejaron reposar por 2 horas en una manta extendida bajo condiciones

de laboratorio. Con las semillas inoculadas se procedió con la siembra en charolas germinadoras. Se sembró además un lote de semillas sin inocular (control). Las plantas de 8 días de siembra, se trasplantaron en macetas de volumen 20 kg.

Evaluación de crecimiento vegetal

Para la evaluación de crecimiento vegetal, se establecieron 160 plántulas de *P. vulgaris* en un diseño factorial de 2×2 (Tratamiento/Días de crecimiento) con un arreglo completamente al azar, cada planta se consideró como unidad experimental, con 10 repeticiones por tratamiento. El estudio se llevó a cabo durante los meses de mayo–julio. Las plantas se mantuvieron en exclusorios de malla antiáfidos. Se midió el crecimiento del frijol, así como características foliares relacionadas a defensas física en contra de insectos fitófagos. El experimento finalizó a los 60 días después del trasplante. Se midieron las variables de crecimiento aéreo: longitud del tallo (cm), número de hojas por planta, diámetro basal del tallo (mm), área foliar (cm²), área foliar específica (SLA) (gcm⁻²); las variables de crecimiento de raíz: longitud de raíz (cm) y biomasa de raíz (g). Además, se evaluó el número de nódulos de la raíz. Como variables de defensa contra fitófagos Para medir la dureza o tensión foliar(N/mm²), se tomó un fragmento de cada hoja, y se colocaron en un penetrómetro dinámico (Hendry y Grime, 1993) para medir la fuerza (N) necesaria para romper el limbo de la hoja. Se excluyeron al momento de medir las hojas la nervadura central, ya que, debido a la alta concentración de fibras de sustentación y vasos conductores, estas áreas son más resistentes que el limbo foliar, para el grosor se registraron los datos de las hojas con ayuda de un micrómetro digital el cual permite medir dimensiones de diferentes objetos con alta precisión, del orden de centésimas de milímetros (0.01 mm) y de milésimas de milímetros (0.001 mm) en el cual se colocan las hojas dentro de la superficie de medición excluyendo también las nervaduras de las hojas para evitar sobre estimar el grosor de las hojas. Las mediciones se realizaron cada 15 días. Durante el proceso experimental las condiciones ambientales fueron: temperatura promedio de 38.5°C con máxima 45.5°C y mínima de 28.°C, humedad relativa promedio de 60.8 % e intensidad de luz promedio de 1870 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a las 12 del día.

Evaluación de preferencia y oviposición de *Bemisia tabaci*

En el experimento de interacción plantas hospedera – *B. tabaci*, se evaluó la preferencia y

oviposición de *B. tabaci* sobre las plantas de frijol, a través de pruebas de libre elección (jaulas entomológicas) y no elección (jaulas clip) como lo describen Mouttet *et al.* (2011), en un diseño experimental factorial 2×2 (Tratamiento/Días de crecimiento) con un arreglo completamente al azar en este experimento se consideró como unidad experimental cada hoja y se registró la actividad de los insectos para cada prueba por separado. Para esto las plantas se mantuvieron en crecimiento dentro de un invernadero con una temperatura promedio de 48.2°C con una máxima de 50.5°C y una mínima de 21.1°C humedad relativa de 78.8% e intensidad de luz promedio de 899 $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Para la prueba de libre elección, se preparó una cámara cúbica (40 × 40 × 35 cm) de metacrilato transparente, la cual en la parte superior contaba con agujeros circulares de 3.5 cm de diámetro. Todos los agujeros se ubicaron a una distancia 5.5 cm. En los agujeros se colocaron hojas de plantas de *P. vulgaris* inoculadas y no inoculadas, con la superficie abaxial hacia el interior de la cámara cúbica, donde se liberaron adultos de *B. tabaci* sin sexar, en promedio de 80 individuos por hoja. A las 72 h de la liberación de los adultos, se contabilizó el número de huevos y número de adultos en cada hoja. Este ensayo se llevó a cabo al día 30 y 60 después del trasplante.

Para la prueba de no elección, se usó la técnica de jaulas clip de acuerdo a Mouttet *et al.* (2011). Se establecieron jaulas clip cilíndricas de 3.5 cm de diámetro y 4 cm altura, hechas de vasos plásticos con clip metálico para sostener la jaula en la superficie de la hoja de abaxial. Las jaulas clip contaban con una abertura circular de 2.5 cm de diámetro en extremo que no estaba en contacto con la hoja. Mediante esa abertura circular se introdujeron los adultos de *B. tabaci* y se cubrió con una malla de nylon para la ventilación. En cada jaula clip se introdujeron 30 adultos de mosquita blanca sin sexar. Después de 72 horas de la introducción de los adultos a las jaulas, se contabilizó número de huevos en las hojas. El experimento se llevó a cabo al día 30 y 60 después del trasplante.

Análisis estadísticos

Para la prueba de crecimiento vegetal los datos fueron analizados a través de un modelo lineal generalizado mixto (MLGM, McCullagh y Nelder, 1989), bajo una estructura factorial (tratamiento/tiempo) en un arreglo completamente al azar, los datos se analizaron bajo una distribución normal con una función de enlace de tipo identidad y posteriormente se

realizó una comparación de medias marginales el cual permite ver las medias para los niveles de factores con un método Benjamini & Hochberg el cual corrige el nivel de significancia ajustada al tamaño de muestras. Los datos de densidad de huevos y adultos en las hojas en las pruebas de preferencia fueron analizados por medio de un análisis de varianza considerando una estructura factorial (tratamiento/tiempo); de igual forma se realizó una comparación de medias pareadas de Bonferroni. Estos análisis se realizaron mediante el paquete estadístico Infostat/E para Windows. Todas las gráficas se realizaron con el software Sigmaplot versión 12.0.

RESULTADOS

Crecimiento vegetal

El crecimiento de las plantas inoculadas y no inoculadas fue similar en la mayoría de las variables. En las evaluaciones a los 1 y 15 días después del trasplante (DDT) no se observó diferencia significativa. Sin embargo, a partir del día 30 DDT se observó un aumento en el crecimiento vegetal en las plantas inoculadas (Figura 1). Las plantas inoculadas mostraron mayor biomasa aérea ($P < 0.0001$, χ^2 Wald= 73.19) y área foliar ($P < 0.0001$, χ^2 Wald= 719.03) que las plantas no inoculadas en las evaluaciones 30, 45 y 60 DDT. Para las variables longitud tallo ($P < 0.0004$, χ^2 Wald= 14.48) y número de ramificaciones ($P < 0.0001$, χ^2 Wald= 49.03) se observó diferencia significativa entre plantas inoculadas y no inoculadas sólo en las evaluaciones a los 45 y 60 DDT. El número de hojas aumentó en el grupo de plantas inoculadas al día 30; sin embargo, el número de hojas disminuyó en las fechas posteriores y se mantuvo por debajo del grupo control hasta el fin del experimento ($P < 0.0001$, χ^2 = 6.83). El diámetro del tallo no mostró diferencias significativas entre el grupo de plantas inoculadas y no inoculadas ($P > 0.05$, χ^2 = 8.34). En el caso de características morfológicas de defensa foliar, éstas no mostraron diferencias significativas para el grosor ($P < 0.0489$, χ^2 = 2.31) y dureza foliar ($P < 0.2167$, χ^2 = 1.45), únicamente se encontró variación en el factor tiempo en relación a la variable grosor de la hoja ($P < 0.0001$, χ^2 = 7.29).

En las variables de crecimiento de raíz, las plantas inoculadas mostraron aumento en la biomasa de raíz en las evaluaciones a los 45 y 60 DDT ($P < 0.0001$, χ^2 Wald= 15.81). Sin embargo, la longitud de la raíz no mostró diferencias

significativas entre el tratamiento inoculado y el no inoculado ($P < 0.0044$, χ^2 Wald= 8.95). En el caso del número de nódulos, esta variable mostró un incremento significativo a los 45 y 60 DDT (Figuras 2 y 3).

Preferencia y oviposición de *Bemisia tabaci*

La oviposición de *B. tabaci* en las plantas de *P. vulgaris* fue similar en plantas inoculadas y no inoculadas, tanto en las evaluaciones de libre elección como de no elección. De igual forma la preferencia de adultos no mostró diferencias significativas entre plantas inoculadas y no inoculadas en la prueba de libre elección (Figuras 4 y 5).

DISCUSIÓN

El propósito de este estudio fue evaluar el aporte de *Rhizobium etli* en el crecimiento de *Phaseolus vulgaris* y su impacto en la preferencia y oviposición de *Bemisia tabaci*. Los resultados mostraron que en las plantas inoculadas aumentó la biomasa aérea en fechas avanzadas después del trasplante, en algunas variables a partir de los 30 DDT y en otros a partir de los 45 DDT. Estos datos coinciden con los efectos beneficiosos del uso de cepas de *Rhizobium* spp. en diferentes especies de leguminosas reportado en otros estudios (Mostasso *et al.* 2002; Asadi *et al.* 2005; Mnasri *et al.* 2007). En el presente trabajo, el aumento dado por la asociación de *R. etli* específicamente en las variables de biomasa aérea, área foliar, número de ramificaciones, longitud de tallo, fue similar a lo reportado en otros estudios que utilizan cepas de *Rhizobium* spp. (Thamer *et al.* 2011; Dean *et al.* 2014; Yadegari *et al.* 2010).

Así mismo, en este estudio se observó que la asociación de *R. etli* - *P. vulgaris*, aumentó el crecimiento de la raíz en plantas de *P. vulgaris*. Esto concuerda con lo reportado por Yadegari *et al.* (2010), quienes observaron un aumento en la biomasa de raíz y una mejora en la nodulación de los grupos inoculados con *Rhizobium* spp. Como se sabe, un factor determinante en el efecto positivo del crecimiento vegetal por la inoculación de *Rhizobium* es la formación de nódulos (Heath y Lau, 2011). En el presente estudio, el efecto de la inoculación en la formación de nódulos en la raíz de *P. vulgaris* se pudo observar claramente en los muestreos a los 45 y 60 DDT, lo cual comprueba la asociación entre esta leguminosa y *R. etli*.

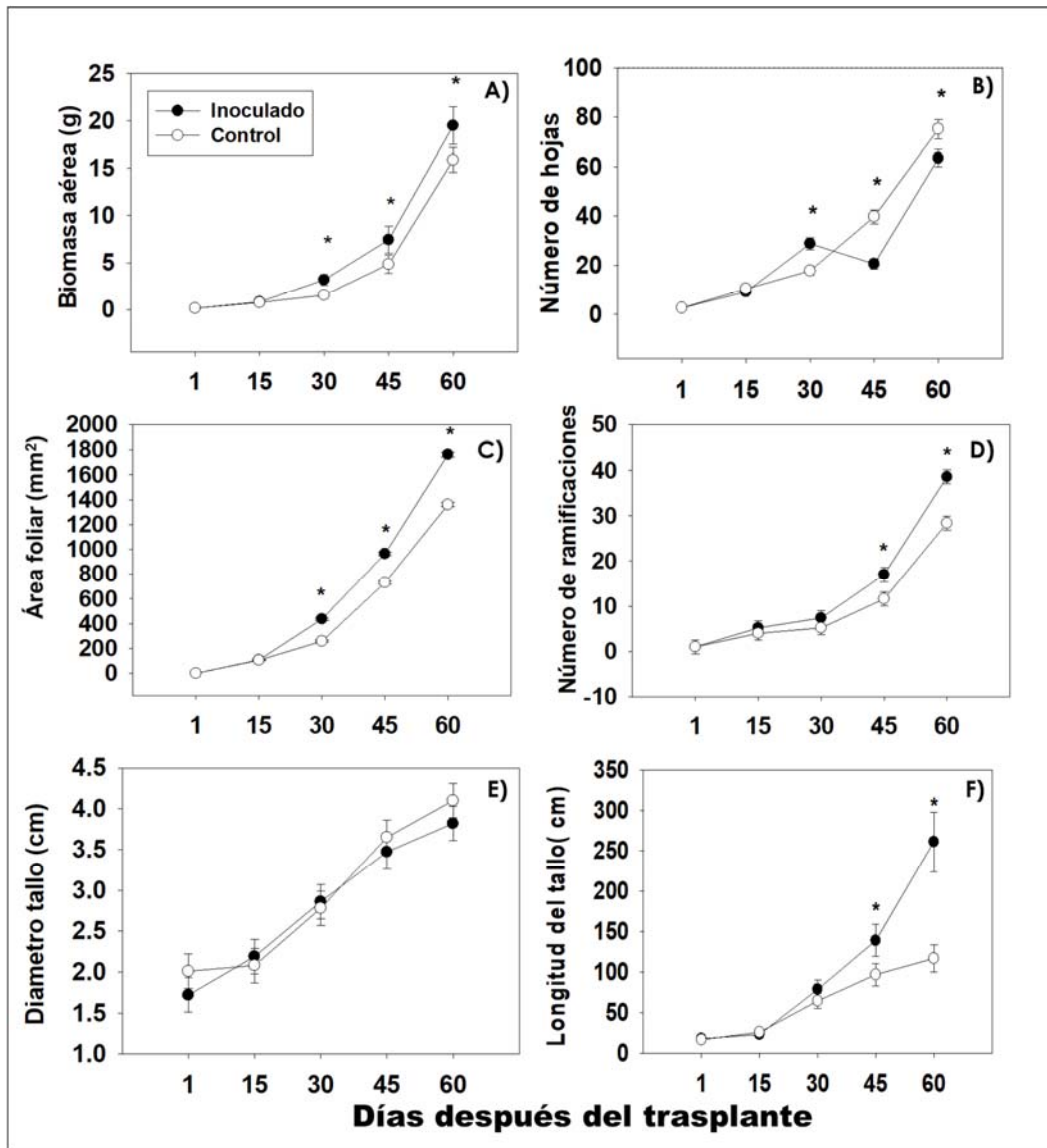


Figura 1. Efecto de la inoculación de *R. etli* sobre el crecimiento vegetal en *P. vulgaris* L: A) Biomasa aérea, B) Número de hojas, C) Área foliar, D) Número de ramificaciones, E) Diámetro del tallo F) Longitud del tallo. $n=6$ (Benjamini & Hochberg <0.005) (*) indica diferencias significativas.

En este trabajo se evaluaron también los efectos de la asociación *R. etli* - *P. vulgaris* sobre la preferencia y oviposición del insecto fitófago *B. tabaci*. A pesar de que se observó un aumento en el crecimiento vegetal en plantas inoculadas con *R. etli*, hubo un efecto nulo en la preferencia y oviposición de *B. tabaci*. Si bien varios estudios han demostrado los efectos de la inoculación con *Rhizobium* en la respuesta de las plantas a insectos fitófagos (Thamer *et al.* 2010; Gadhave *et al.* 2015; Yadegari *et al.* 2010; Lau *et al.* 2008), en el presente estudio no se detectó una influencia de la inoculación por *R. etli* en la preferencia y oviposición de *B. tabaci*. El efecto de la asociación de *Rhizobium* y leguminosas sobre los insectos del follaje puede depender del

aumento en la producción de compuestos de defensa, como los alcaloides (Johnson y Bentley, 1991) y compuestos cianogénicos (Thamer *et al.* 2011). Además, los mecanismos de defensa dados por una mayor absorción de N como lo indican Bennett *et al.* (2006), pueden permitir que las plantas aumenten tanto la defensa como el crecimiento. Sin embargo, existen casos en los que los insectos fitófagos seleccionan plantas más vigorosas para su alimentación y reproducción (Bolter *et al.* 1997; Hoy *et al.* 2000). A pesar que se conoce en detalle que la fijación de N_2 por la asociación de *Rhizobium* spp. y las leguminosas aumenta el contenido de N en las plantas (Sprent y Sprent, 1990), y que dicho N es un factor crucial que determina la

calidad de la planta para los insectos fitófagos (Schave *et al.* 2007; Chen *et al.* 2008), el conocimiento de las interacciones planta-*Rhizobium* sigue siendo ampliamente críptica.

CONCLUSIONES

La inoculación de *R. etli* en el cultivo de frijol *P. vulgaris* produce un incremento en algunas

variables de crecimiento vegetal como biomasa aérea, número de ramificaciones, área foliar y longitud de tallo. Sin embargo, la inoculación no afectó la preferencia y oviposición de *B. tabaci*. Se requiere trabajos adicionales para evaluar los efectos de factores, como la variedad de frijol, sinergia entre las especies de rizobacterias, resistencia natural de la planta hospedera, condiciones del ambiente y tipos de suelo.

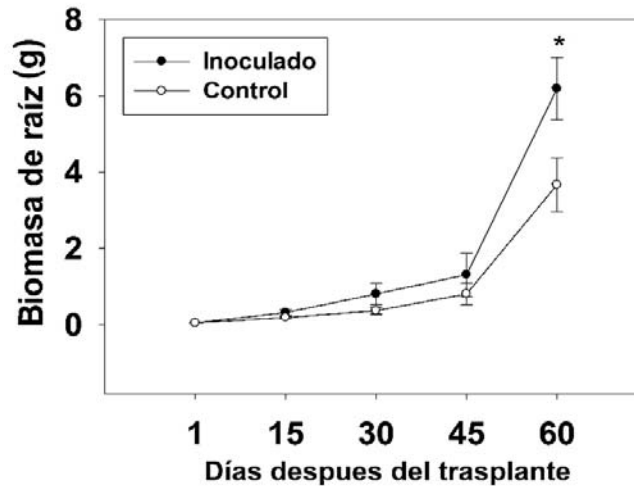


Figura 2. Efecto de la inoculación de *Rhizobium etli* sobre el crecimiento de biomasa de raíz en *Phaseolus vulgaris* L. $n=6$ (Benjamini & Hochberg <0.005) (*) indica diferencias significativas.

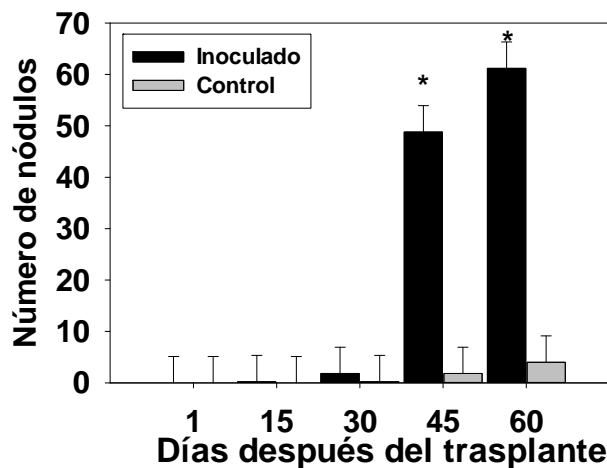


Figura 3. Efecto de la inoculación de *R. etli* sobre el número de nódulos en *Phaseolus vulgaris* L. $n=6$ (Benjamini & Hochberg <0.005) (*) indica diferencias significativas.

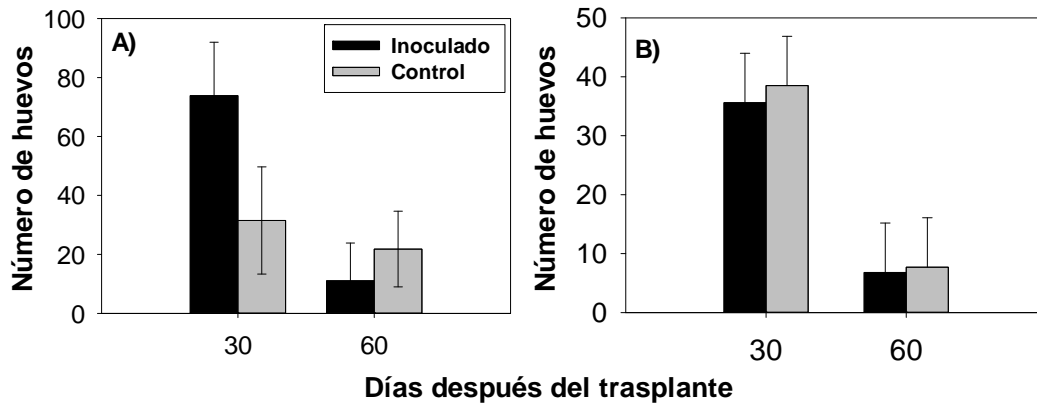


Figura 4. Efecto de la inoculación de *Rhizobium etli* sobre la oviposición de *Bemisia tabaci* en *Phaseolus vulgaris* L. A) prueba de no elección $n=30$ B) prueba de libre elección $n=80$. (Bonferroni <0.005) (*) indica diferencias significativas.

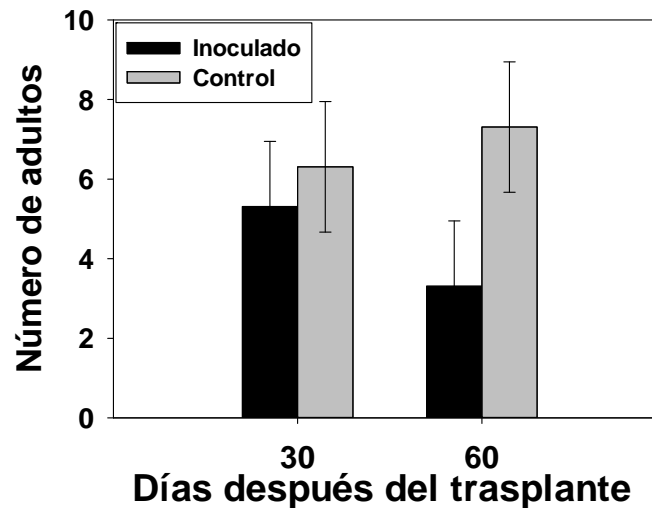


Figura 5. Efecto de la inoculación de *Rhizobium etli* sobre la preferencia de los adultos de *Bemisia tabaci* en *Phaseolus vulgaris* L. prueba de libre elección $n=80$ (Bonferroni <0.005) (*) indica diferencias significativas.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por brindar la beca para estudios de Maestría a Roberto R. Ruiz Santiago. A San German Bautista por brindar una parte de las semillas utilizadas en los experimentos.

Financiamiento. El presente trabajo fue financiado por el proyecto del Tecnológico Nacional de México (Referencia: 5260.19-P) titulado: “Sinergismo entre las características de resistencia y tolerancia vegetal: Más allá de un soliloquio foliar defensivo”.

Declaración de conflicto de interés. Los autores declaran que no existe algún tipo de conflicto de interés.

Cumplimiento de normas de ética. Los autores declaran que se cumplieron todas las normas de ética.

REFERENCIAS

- Adesemoyea, A.O., Torbert H.A., Kloeppera, J.W., 2010. Increased plant uptake of nitrogen from ^{15}N -depleted fertilizer using plant growth-promoting rhizobacteria. *Applied Soil Ecology* 46:54–58.
- Asadi, R. H.M., Afshari, M. K., Nour gholipour F., y Otadi, A. 2005. Effects of common bean nodulating rhizobia native to Iranian soils on the yield and quality of

- bean. *Iranian Journal of Soil and Water Sciences* 19: 215–225.
- Bais, H.P., Tiffany, L., Perry, G., Simon, G., y Vivanco, J. M. 2006. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Plant Biology* 57: 233–266.
- Ballhorn D.J., Kautz S., Rakotoarivelo F.P. 2009. Quantitative variability of cyanogenesis in *Cathariostachys madagascariensis*—the main food plant of bamboo lemurs in southeastern Madagascar. *American Journal. Primatology*. 71:305–315.
- Bennett, A.E., Bever, J.D. 2007. Mycorrhizal species differentially alter plant growth and response to herbivory. *Ecology* 88:210–218.
- Collavino, P.A. Sansberro, L.A. Mroginski, O.M. Aguilar. 2010. Comparison of in vitro solubilization activity of diverse phosphate-solubilizing bacteria native to acid soil and their ability to promote *Phaseolus vulgaris* growth. *Biology and Fertility of Soils*, 46 (7):727-738.
- Dean, J.M., Mescher, M.C., De Moraes, C.M. 2014. Plant dependence on rhizobia for nitrogen influences induced plant defenses and herbivore performance. *International Journal of Molecular Sciences* 15:1466–1480.
- Dean, J.M., Mescher, M.C., De Moraes, C.M. 2009. Plant-rhizobia mutualism influences aphid abundance on soybean. *Plant Soil*, 323:187–196.
- Egamberdieva, G., Berg, K. Lindström, L.A. Räsänen. 2010. Co-inoculation of *Pseudomonas* spp. with *Rhizobium* improves growth and symbiotic performance of fodder galega (*Galega orientalis* Lam.). *European Journal of Soil Biology*. 46: 269-272.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 1984. Legume inoculants and their use. Rome, Italy: FAO. 1-32 pp.
- Gadhav, K. R., Finch, P., Gibson, T. M., Gang, A. C., 2015. Plant growth-promoting *Bacillus* suppress *Brevicoryne brassicae* field infestation and trigger density-dependent and density independent natural enemy responses. *Journal Pest Sciences*. 89: 985–992
- Heath K.D. y Lau J. A. 2011. Herbivores alter the fitness benefits of a plant-rhizobium mutualism. *Acta Oecologica*. 37: 87-92.
- Hendry, G.A.F. y J.P. Grime. *Methods in comparative plant ecology: a laboratory manual*. Chapman y Hall, Londres; 1993
- Heath, K.D., 2010. Intergenic epistasis and coevolutionary constraint in plants and rhizobia. *Evolution*. 64:1446-1458.
- Perring, T. M. 2001. The Bemisia tabaci species complex. *Crop Protection* 20: 725- 737.
- Byrne, D.; Miller, W.B. 1990. Carbohydrate and amino acid composition of phloem sap and honeydew produced by Bemisia tabaci. *Journal of Insect Physiology* 36: 433-439.
- Katayama, N., Nishida, T., Zhang, Z., Ohgushi, T. 2010. Belowground microbial symbiont enhances plant susceptibility to a spider mite through change in soybean leaf quality. *Population Ecology*. 52: 499–506.
- Kempel, A., Brandl, R., Schadler, M. 2009. Symbiotic soil microorganisms as players in aboveground plant-herbivore interactions—The role of rhizobia. *Oikos*. 118: 634–640.
- Laguerre, G., Depret, G., Bourion, V., Duc, G. 2007. *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* genotypes interact with pea plants in developmental responses of nodules, roots and shoots. *The New Phytologist*. 176, 680–690.
- Lau, J.A., 2008. Beyond the ecological: biological invasions alter natural selection on a native plant species. *Ecology* 89, 1023-1031.
- Lau, J.A., McCall, A.C., Davies, K.F., McKay, J.K., Wright, J.W., 2008. Herbivores and edaphic factors constrain the realized niche of a native plant. *Ecology* 89, 754-762.
- Lifshitz, R., Simanson, C., Scher, F.M., Kloepper, J.W., Rodricksekple, C. and Zaleska, I. 1986. Effect of rhizobacteria on the severity of phytophthora root rot of soybean. *Canadian Journal of Plant Pathology* 8: 102–106.
- McCullagh, P. y Nelder J. A. 1989. Generalized linear models. *Monographs on Statistics and Applied Probability*. 532: 21-30.
- McNeill S., Southwood. 1978. The role of nitrogen in the development of

- insect/plant relationships. In: Harborne JS (ed) Aspects of plant and animal coevolution. Academic Press, London, 77–98
- Mnasri, B., Tajini, F., Trablesi, M., Aouani, M. E. y Mhamdi, R. 2007. *Rhizobium gallicum* as an efficient symbiont for bean cultivation. *Agronomy and Sustainable Development* 27: 331–336.
- Mostasso, L., F. L. Mostasso, B. G. Dias, M.A.T. Vargas, and M. Hungria. 2002. Selection of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) rhizobial strains for Brazilian Cerrados. *Field Crops Research* 73: 121–132.
- Mouttet, R., Bearez, P., Thomas, C., Desneux, N. 2011. Phytophagous arthropods and apathogen sharing a host plant: Evidence for indirect plant-mediated interactions. *Plant-Mediated Indirect Interactions among Pests* 6:(5)1840.
- Parmar N. y Dadarwal K.R. 1999. Stimulation of nitrogen fixation and induction of flavonoidlike compounds by rhizobacteria. *Journal of Applied Microbiology* 1999, 86, 36–44.
- Pirlak, L.A., Köse, M.B. 2009. Effects of plant growth promoting rhizobacteria on yield and some fruit properties of strawberry, *Journal of Plant Nutrition*, 32 (7), 1173-1184.
- Robin, G.A., Vansuyt, P., Hinsinger, J.M., Meyer, J.F., Briat, P., Lemanceau. 2008. Iron dynamics in the rhizosphere: consequences for plant health and nutrition. *Advances in Agronomy*. 99: 183-225.
- Shaharoon, B., Arshad, M., Zahir, Z.A. 2006. Effect of plant growth promoting rhizobacteria containing ACC-deaminase on maize (*Zea mays* L.) growth under axenic conditions and on nodulation in mung bean (*Vigna radiata* L.). *Letters in Applied Microbiology*., 42 (2), 155-159.
- Thamer, S., Schadler, M., Bonte, D., Ballhorn, D.J. 2011. Dual benefit from a belowground symbiosis: nitrogen fixing rhizobia promote growth and defense against a specialist herbivore in a cyanogenic plant. *Plant and Soil* 341:209–219.
- Tilak, K.V.B.R., Ranganayaki, N., Manoharachari C. 2006. Synergistic effects of plant-growth promoting rhizobacteria and *Rhizobium* on nodulation and nitrogen fixation by pigeon pea (*Cajanus cajan*). *European Journal of Soil Science*. 57: (1), 67-71.
- Vessey, J. K. 2003. Plant growth-promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant and Soil* 255: 571–586.
- Yadegari M., Asadi R. H., Noormohammadi G., y Ayneban, A. 2010. Plant growth promoting rhizobacteria increase growth, yield and nitrogen fixation in *Phaseolus vulgaris* L. *Journal of Plant Nutrition*. 33:1733–1743.
- Yi, H.S., Heil, M., Adame-Alvarez, R.M., Ballhorn, D.J., Ryu, C.M. 2009. Airborne induction and priming of plant defenses against a bacterial pathogen. *Plant Physiology*., 151:2152–2161.
- Yunus, F.N., Iqbal, M., Jabeen, K., Kanwal, Z., Rashid, F. 2016. Antagonistic activity of *Pseudomonas fluorescens* against fungal plant pathogen *Aspergillus niger*. *Science Letters*. 4:66–70.