

# Quorum sensing: Un lenguaje común entre bacterias y plantas con importancia en la producción agrícola

Emiliano Foresto<sup>1</sup> y Pablo Cesar Bogino<sup>2</sup>

## Resumen

Es común que se piense que las bacterias son organismos que no presentan un comportamiento social. En este trabajo se pretende mostrar que los diferentes miembros de la comunidad microbiana tienen la capacidad de comunicarse entre sí por medio de un diálogo molecular denominado *Quorum sensing*, en el cual sucede una regulación de la expresión génica en respuesta a las fluctuaciones en la densidad de la población celular. Las bacterias que detectan el *quorum* producen y liberan moléculas de señal llamadas autoinductores (AIs) que aumentan su concentración en función de la densidad celular. Esta capacidad de comunicación se lleva a cabo entre distintos miembros de una comunidad bacteriana y a su vez estos autoinductores bacterianos provocan respuestas específicas en organismos huéspedes (plantas).

**Introducción: ¿Cómo ocurren interacciones entre organismos tan diferentes? ¿Diálogo molecular?**

En cualquier idioma del mundo, para comunicarnos con otros seres humanos usamos palabras, las cuales son combinaciones de letras que crean variaciones de sonidos y significados diferentes. Lo mismo sucede con distintas sustancias con diferentes composiciones químicas que al ser liberadas al ambiente por un determinado organismo, pueden ser percibidas para permitir la comunicación entre bacterias o entre plantas y bacterias, lo que permite establecer una simbiosis con beneficios mutuos o generarse dinámicas de competencia e incluso situaciones de parasitismo en presencia de escasez de nutrientes. La comunicación de las bacterias está basada en la recepción y emisión de *palabras*, que involucra elementos biológicamente activos (proteínas receptoras) y sustancias difusibles (moléculas señal) que viajan muy rápido y pueden ser recibidas por sus vecinos para reaccionar ante los estímulos y agobios del ambiente, casi siempre a nivel poblacional. Dependiendo de las combinaciones de moléculas que se generen, es la señal que se emite. Las combinaciones son infinitas y pueden generar diferentes reacciones, lo mismo que sucede con el arreglo de letras, sonidos y pronunciaciones en las palabras de los seres humanos. Por eso, la combinación

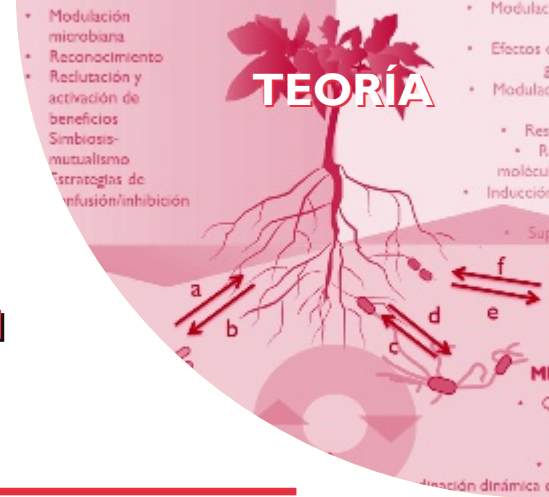
de moléculas puede verse como el abecedario del lenguaje por el que se comunican las bacterias consigo mismas y con otros organismos, mientras que la concentración a la cual la molécula señal se produce podría asemejarse al sonido con el que las palabras se emiten.

Durante millones de años las plantas han convivido con diferentes bacterias que se encuentran en el suelo. Estas se comunican entre sí a través de la producción y percepción de moléculas pequeñas o autoinductores (AIs) bacterianos que regulan su comportamiento colectivo en función de la percepción de la densidad poblacional. Debido a estas características, este proceso de comunicación celular ha sido denominado como *quorum-sensing* (QS) o percepción del *quorum* (Miller y Bassler, 2001). Las bacterias asociadas a las plantas, tanto benéficas como patógenas, utilizan este sistema de QS para poder comunicarse entre ellas como con sus hospedadores (Hussain et al., 2008). Por su parte, las plantas han desarrollado diferentes mecanismos para interpretar el lenguaje de los sistemas de QS bacteriano y de esta manera interactuar en la conversación o interferir en la misma. En este sentido, las plantas se han adaptado para reconocer estos autoinductores bacterianos a los fines de modular su propio crecimiento y desarrollo, que va desde la germinación, formación de raíces laterales, longitud de la raíz primaria, pelos radiculares, estructuras especializadas para la toma de agua y nutrientes (Ortiz-Castro et al., 2008); mientras que también han desarrollado estrategias para silenciar el diálogo de bacterias patógenas o para mimetizarse con el diálogo de las bacterias benéficas. En este contexto, expresiones humanas como libertad de pensamiento, censura y poliglotismo están a la orden del día en el mundo biológico que involucra interacciones entre bacterias y plantas.

**Los microorganismos del suelo: el “barrio” más populoso del planeta**

La comunidad microbiana en la rizósfera es reclutada del suelo circundante que actúa como fuente, mientras que las plantas determinan que miembros de esta reserva del suelo van a prosperar y desarrollarse en la zona de íntimo contacto de sus raíces. Dentro de las interacciones planta-microorganismo que pueden establecerse en la rizósfera, se pueden clasificar como

<sup>1</sup> Emiliano Foresto: Ingeniero Agrónomo y Profesor Auxiliar de la UNRC. Becario Doctoral de CONICET. eforesto@ayv.unrc.edu.ar. <sup>2</sup> Pablo Cesar Bogino: Bioquímico y Dr. en Ciencias Biológicas. Profesor de la UNRC. Investigador Adjunto en el INBIAS-CONICET. pbogino@exa.unrc.edu.ar)



asociativas, simbióticas, neutrales, o parasitarias (patogénicas) (Haldar et al., 2015). Uno de los fenómenos más importantes es la manera mediante la cual los microorganismos favorecen el crecimiento de las plantas. Este proceso dinámico y multifactorial es logrado mediante diversos mecanismos que incluyen la fijación de nitrógeno (N) (Moulin et al., 2001; Garg y Geetanjali, 2007; Laranjo et al., 2014), incremento de la tolerancia al estrés biótico y abiótico por microorganismos endofíticos (Schardl et al., 2004; Iriti et al., 2009; Nongmaithem, Roy y Bhattacharya, 2016) y la acción directa o indirecta de la promoción del crecimiento vegetal por rizobacterias denominadas PGPR (*Plant Growth Promoting Rhizobacteria*) (Gray y Smith, 2005; Glick, 2012). Dentro de los PGPR que habitan en la rizósfera se pueden encontrar diversos microorganismos simbióticos (*Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium*, *Sinorhizobium*, entre otros) y no simbióticos (*Pseudomonas*, *Bacillus*, *Klebsiella*, *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Azomonas*) (Numan et al., 2018).

La colonización de las raíces es un primer paso primordial en el desarrollo del evento de interacción, ya sea para los microorganismos nativos patógenos o para el establecimiento de microorganismos que se asocien positivamente. El evento de colonización es un proceso complejo y multifactorial que involucra señalización y desarrollo de mecanismos fisiológicos bacterianos propios, tales como comunicación (Venturi y Keel, 2016), movilidad (Lugtenberg et al., 2001), formación de biofilm (Bogino et al., 2013), entre otros.

El micronicho edáfico de la rizósfera, es un sitio donde se establecen relaciones tanto microorganismo-microorganismo, como planta-microorganismo. Las raíces de las plantas secretan metabolitos primarios (por ejemplo, ácidos orgánicos, carbohidratos y aminoácidos) y metabolitos secundarios (por ejemplo, alcaloides, terpenoides y compuestos fenólicos) los cuales interfieren o afectan con la composición y actividades de la microflora rizosférica. Esta liberación o exudación en la rizósfera de una gran variedad de productos químicos tiene un costo significativo de carbono y nitrógeno para la planta, cuyo beneficio final es el de atraer y promover el establecimiento de microorganismos beneficiosos al mismo tiempo que se interfiere con el desarrollo de los patógenos (Venturi y Keel, 2016).

La microbiota de la rizósfera tiene la capacidad de las plantas de adaptarse al medio ambiente, y el establecimiento de un miembro particular de la microbiota determina la colonización de este microecosistema. Como se ha mencionado, el impacto del microbioma de la rizósfera (rizomicrobioma) depende en gran medida de la composición química de los exudados radicales, que también median las interacciones a través de moléculas de señalización que son producidas y secretadas tanto por las plantas como por los microbios (Bai et al., 2015; Mendes et al., 2013).

La formación y el reclutamiento del rizomicrobioma por la química de la rizósfera se puede considerar que ocurre a través de dos procesos generales: en primer lugar, a través de la quimioatracción de los exudados de las raíces, que conduce la multiplicación microbiana en

las proximidades de las raíces. Esta es una manera activa y fundamental para reclutar y conformar las comunidades microbianas rizosféricas del reservorio de microorganismos presentes en el suelo. Este importante papel de los compuestos químicos procedentes de los exudados radicales en la determinación de los residentes de la rizósfera no puede considerarse como un mecanismo de señalización. El otro proceso que afecta a la composición y funcionalidad del rizomicrobioma se produce a través de la detección y respuesta a compuestos de bajo peso molecular de plantas o microbios, dando como resultado una respuesta o respuestas celulares que no solo están restringidas al catabolismo, transformación u otros aspectos (por ejemplo, resistencia) del compuesto que se está detectando. Esto implica una respuesta reguladora o cascada que conduce en última instancia a la transcripción de loci en respuesta a un compuesto particular; este proceso se ajusta a la definición de señalización. Existen tres categorías que representan los principales tipos de mecanismos de señalización que ocurren en la rizósfera: a) señalización microbiana intraespecie e interespecies, que se producen principalmente a través de la detección y respuesta a señales de *quorum sensing* y que permiten a las comunidades microbianas formar y sincronizar su comportamiento; b) señalización de las plantas a los microorganismos a través de pequeñas moléculas secretadas por la planta, se destacan los flavonoides implicados en el establecimiento de las relaciones simbióticas especializadas; es muy probable que señalizaciones de este tipo ocurran en otras interacciones planta-microorganismo, y c) señalización de microorganismos a plantas mediante compuestos producidos por los microbios que afectan la expresión génica de las plantas determinando cambios en la arquitectura de las raíces y en las respuestas de defensa o inmunidad vegetal (Venturi y Keel, 2016) (Figura 1).

### Entre microorganismos en la rizósfera: El lenguaje Universal Quorum sensing

Tradicionalmente se ha considerado que los microorganismos se comportan como individuos aislados incapaces de relacionarse entre ellos. Sin embargo, se ha demostrado que las diferentes especies que componen la microbiota en general y en el suelo en particular, presentan habilidad para percibir las condiciones ambientales que les rodean y comunicarse entre ellos a los fines de coordinar una respuesta grupal. La comunicación célula-célula en bacterias, se produce a través de un mecanismo denominado *Quorum Sensing* (QS) basado en el empleo de pequeñas moléculas autoinductoras (AIs) que actúan como mensajeros químicos para sincronizar la expresión génica en respuesta a la densidad celular. Este proceso permite a los microorganismos coordinar su comportamiento ya que, debido a los cambios continuos que se producen en el medio, los mismos necesitan reaccionar de manera rápida para adaptarse a estos cambios y sobrevivir (Bernard et al., 2007; Williams et al., 2007).

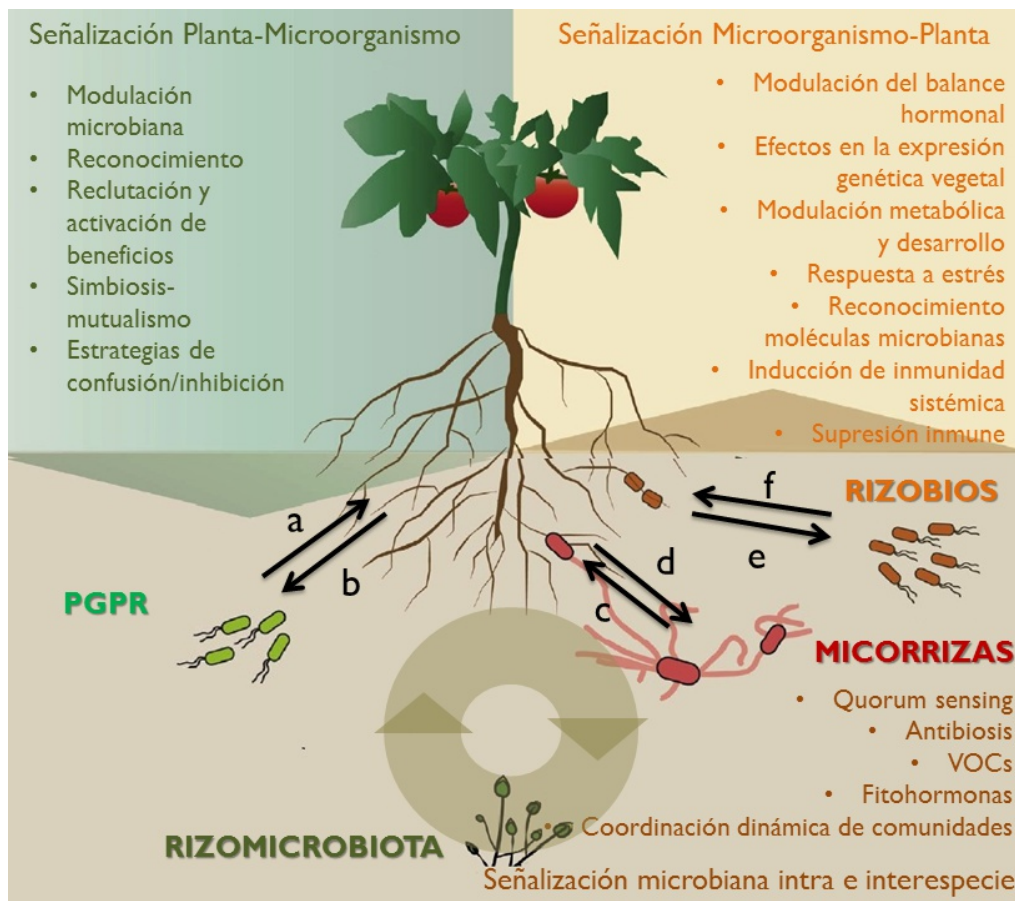


Figura 1. Moléculas y eventos que involucran la señalización entre microorganismos intra e interespecies y señalización entre reinos en la rizósfera. Referencias: PGPR: Plant Growth Promoting Rhizobacteria. a) Movilidad. Colonización. Mecanismo PGPR. B) Exudados. Quimioattractantes. c) Factor Myc. d) Estrigolactonas. e) Flavonoides y f) Factor Nod. Fuente: adaptado a partir de Venturi y Keel, 2016.

En bacterias Gram negativas la principal molécula señal de QS corresponde a las N-acil-homoserín lactonas (acil-HSL o AHL) (Atkinson y Williams, 2009). QS mediado por AHL requiere tres componentes principales para su función: (i) la molécula señal de AHL, (ii) la enzima AHL sintasa (*LuxI*) productora de moléculas señal y (iii) una proteína reguladora (*LuxR*) capaz de unirse a la AHL presente en el medio cuando esta alcanza un determinado umbral de concentración. En este sistema, el complejo sintasa-regulador es responsable de la expresión de genes específicos. La molécula señal es producida por una AHL-sintasa (codificada por un gen *luxI*) a una baja concentración y es distribuida dentro y fuera de la célula. A bajas densidades celulares, el gen *luxI* es expresado constitutivamente a un nivel basal bajo y esas AHLs son acumuladas en el medio. Cuando la densidad de la población bacteriana aumenta hasta alcanzar un determinado nivel (*quorum*), la concentración de la molécula señal se incrementa, se une a su ligando proteico *LuxR* y se forma el complejo señal-receptor (AHL-*LuxR*). Este complejo es activado mediante la formación de dímeros o multímeros con otro complejo AHL-*LuxR*, de manera tal que funciona como un regulador transcripcional controlando la expresión de genes blancos regulados por QS (Figura 2). A cierta densidad celular, también conocida como *tamaño de quorum* la transcripción de genes de QS se activa coordinadamente resultando en la expresión de diversos fenotipos (Grandclément et al., 2015).

Las bacterias experimentan a menudo adaptaciones estructurales y fisiológicas que facilitan su supervivencia particularmente frente a condiciones ambientales adversas. Tales adaptaciones requieren la coordinación

de múltiples sistemas de regulación para controlar la expresión de genes relacionados. Particularmente se ha vinculado al proceso de QS con diferentes mecanismos asociados al desarrollo de eventos de interacción microorganismo-planta controlando características necesarias para la adhesión, crecimiento y supervivencia tales como la maduración de biofilm, movilidad, transferencia de plásmidos, agregación celular y formación de microcolonias. Estas actividades fisiológicas representan algunas de las formas de expresión más ampliamente distribuidas del comportamiento colectivo en bacterias (Rudrappa et al., 2007; Rutherford y Bassler, 2012).

### Moléculas señal o palabras moleculares ¿Qué son? ¿Qué función cumplen?

La producción de señales Als constituye una estrategia finamente regulada. La ecología microbiana actual describe que la síntesis de estas señales se centra en procesos de *pre-evaluación* de diferentes factores fisiológicos y ambientales, los cuales determinarán el desarrollo de determinados comportamientos bacterianos costosos en términos metabólicos. Los principios básicos de este mecanismo se describieron recientemente en el modelo híbrido *push-pull* (Hense y Schuster, 2015), de acuerdo al cual los factores de *empuje* (*push*), tales como densidad celular, difusión o agrupación espacial, y los factores de *demanda* (*pull*), a menudo el estrés, determinan cuando un comportamiento se convierte en eficaz.

La producción de AHLs por bacterias asociadas a plantas, incluyendo rizobios y otras bacterias PGPR, constituye el mecanismo de comunicación por QS más

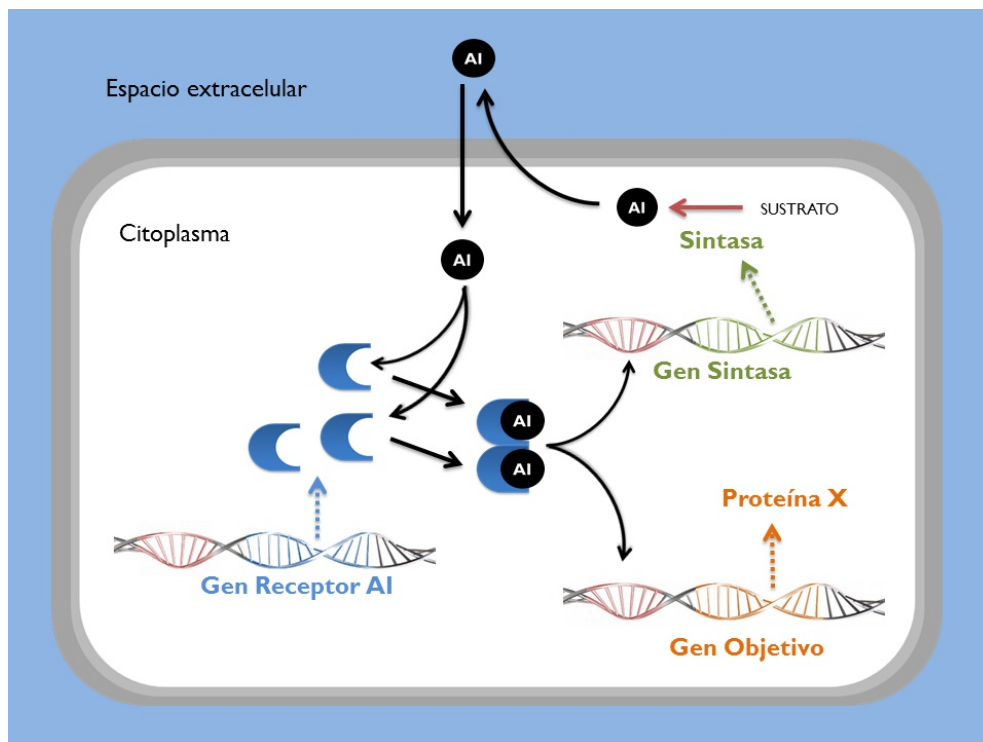


Figura 2. Esquema de quorum sensing en bacterias Gram negativas. La molécula señal autoinductora (AI) se produce constitutivamente y se libera al medio. El aumento en la densidad de bacterias produce un incremento en la concentración de AI que es reconocido por la unión al receptor intracelular (azul). La expresión del gen objetivo (o blanco) depende de la presencia del factor de transcripción formado por la proteína receptora unida a AI. Fuente: modificado a partir de Schuster et al. (2013).

común entre las bacterias Gram negativas de la rizósfera (Venturi et al., 2013). La molécula de AHL (Figura 3) consiste de un anillo lactona hidrofílico y una cadena acilo hidrofóbica de diferentes longitudes (C4 a C18).

Recientemente se han descubierto nuevos tipos de señales (por ejemplo, pironas y dialquilresorcinoles) producidas por bacterias Gram-negativas que son reconocidas por las proteínas LuxR que están estrechamente relacionadas con la familia LuxR sensible a AHL (Brameyer et al., 2015; 2018; Girard, 2019). Otra clase de señales de QS en bacterias Gram-negativas lo constituyen moléculas pertenecientes a la familia DSF (Diffusible Signal Factor), que son ácidos grasos cis-2-insaturados (Zhou et al., 2017). Actualmente se están descubriendo más especies bacterianas que producen

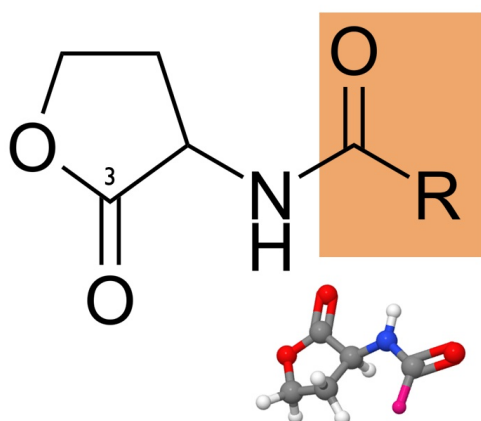


Figura 3. Estructura general de N-acil homoserín lactonas (AHLs). La cadena R-acilo (recuadro naranja) puede variar de 4 a 18 átomos de carbono. Puede haber un grupo hidroxilo o un grupo carbonilo en el átomo de C3 y/o uno o más dobles enlaces en la cadena de acilo. Abajo a la derecha un modelo de AHL confeccionado con el software JMSE Molecular Editor (<http://biomodel.uah.es/en/DIY/JSME/draw.es.htm>), en gris los átomos de carbono, rojos los oxígenos, azul el nitrógeno, blancos los hidrógenos y rosa el radical variable.

DSF, incluyendo especies que habitan en la rizósfera, tales como *Burkholderia spp* y *Stenotrophomonas maltophilia* (Ryan et al., 2015). De esta formas, las señales bacterianas DSF también se han vinculado recientemente a su capacidad para provocar inmunidad innata en las plantas, por lo tanto, actúan también como señales *interkingdom* (Kakkar et al., 2015; Fouhy, 2018). Muchas bacterias Gram positivas en la rizósfera usan péptidos (también conocidos como feromonas) como moléculas de señalización de QS (Monnet et al., 2014). Las AHLs también han evolucionado al actuar como señales *interkingdom*. En este sentido, varios estudios indican que las AHL no solo median la comunicación de célula a célula entre bacterias, sino que también puede ser reconocidas por los huéspedes eucariotas e inducir diversas reacciones en ellos (Schikora, 2016). La reacción de las plantas a las AHL es específica y depende del tipo de AHL y de las especies de plantas; modificando el perfil de expresión de genes y dando lugar a procesos de inducción de resistencia sistémica y afectando el crecimiento y el desarrollo de las mismas (Venturi et al., 2013). A diferencia de la detección de señal procarionta, el anillo de lactona no necesita estar intacto para que las plantas exhiban algunas o todas sus respuestas a las AHL, una característica que podría explotarse para distinguir entre respuestas de plantas y bacterias a las moléculas de señal (Palmer, 2016).

Es sabido que el mecanismo de QS regula comportamientos bacterianos que son cruciales en el resultado de las interacciones microorganismo-huésped. De acuerdo a esto, parece lógico que los eucariotas hayan desarrollado estrategias para interferir con los sistemas de comunicación microbianos. Durante este proceso, conocido como enfriamiento de quorum, el vegetal interrumpe o manipula la vía de señalización de las AHLs. Varios estudios han demostrado que los exudados de las raíces de diferentes plantas contienen compuestos de bajo peso molecular que afectan la regulación de QS en bacterias. Estas moléculas pueden actuar como agonistas o

antagonistas de QS, potenciando o inhibiendo, respectivamente, fenotipos regulados por AHL (Degrassi et al, 2007). La producción de estos imitadores/inhibidores de moléculas señal probablemente modulan la función y composición de las poblaciones bacterianas en la rizósfera, siendo el vegetal quien determina la estructura del rizomicrobioma asociado a sus raíces (Venturi y Keel, 2016).

Finalmente, los AIs en general y las AHLs en particular, sirven como señales de célula a célula tanto en la comunicación intraespecífica, como en la comunicación con miembros de otras especies, dando lugar a procesos de señalización entre especies. Asimismo, en comunidades complejas como las establecidas en los micronichos rizosféricos, los diferentes miembros pueden tomar ventajas de los procesos de diálogo químico tanto por utilizar sistemas de QS no propios como por interferir con estos sistemas de comunicación. Esta situación sugiere que la comunicación mediada por AHLs está involucrada en una señalización compleja y dinámica entre múltiples socios en la rizósfera (Calatrava-Morales et al., 2018).

## Conclusiones

Las bacterias que ocupan diversos nichos han adaptado ampliamente los sistemas de QS para optimizarlos y de esta manera, regular una variedad de actividades. En todos los casos, el QS confiere a las bacterias la capacidad de comunicarse y alterar el

comportamiento en respuesta a la presencia de otras bacterias. La detección de *quorum* permite a una población de individuos coordinar el comportamiento global y, por lo tanto, actuar como una unidad multicelular.

Existen avances importantes en el entendimiento de los mecanismos moleculares mediante los cuales se comunican algunas especies de bacterias; sin embargo, no se conoce tan ampliamente las señales y los mecanismos moleculares involucrados en la comunicación entre los microorganismos que presentan interacciones más complejas que involucran diversas especies bacterianas, como es el caso de los consorcios microbianos. Por otro lado, la comunicación química entre plantas y bacterias, también conocida como señalización de *interkingdom*, puede resultar interesante para permitir el diseño de estrategias específicas para el desarrollo de las condiciones o variantes vegetales que sean resistentes a los microorganismos patógenos y permisivas a los benéficos. Por esta razón es que los estudios vinculados a los sistemas de comunicación de tipo QS podrían tener enormes aplicaciones prácticas, siendo un área de investigación con un gran potencial futuro en el campo de la producción agrícola.

## Glosario

**Agonista:** molécula que potencia o activa el efecto de una sustancia natural del organismo o de otra molécula química o fármaco.

**Antagonista:** molécula que impide o revierte el efecto de una sustancia natural del organismo o de otra molécula química o fármaco.

**Alcaloide:** cada uno de los compuestos orgánicos nitrogenados de carácter básico producidos casi exclusivamente por vegetales. En su mayoría producen acciones fisiológicas características, en que se basa la acción de ciertas drogas, como la morfina, la cocaína y la nicotina. Muchos se obtienen por síntesis química.

**Biofilm:** comunidad microbiana adherida a una superficie e inserta en un material adhesivo, por lo común un polisacárido excretado por las células.

**Endofíticos:** se aplica al parásito que vive en el interior de los tejidos de una planta.

**Fenólicos:** compuesto químico derivado del fenol.

**Flavonoides:** término genérico empleado para identificar a una serie de metabolitos secundarios de las plantas.

**Gram-negativa:** célula procariótica cuya pared celular contiene relativamente poco péptidoglucano y tiene una membrana externa compuesta de lipopolisacáridos, lipoproteínas y otras macromoléculas complejas. Aparece roja después de sometida a la tinción de Gram.

**Gram-positiva:** célula procariótica cuya pared celular consiste principalmente de péptidoglucano y no posee membrana externa. Aparece azul o violeta después de la tinción de Gram.

**Microbiota:** conjunto de microorganismos de un ambiente natural.

**Microcolonias-Colonias:** masa de microorganismos visible sobre un medio sólido, proveniente de una sola célula en la mayoría de los casos.

**PGPR (sigla inglesa):** microorganismos promotores del crecimiento vegetal, principalmente por la síntesis de fitohormonas y antimicrobianos.

**Plásmidos:** elemento genético extracromosómico, capaz de replicación autónoma en el citoplasma de la célula.

**Rizobios:** bacterias fijadoras de nitrógeno gaseoso que mantienen una relación simbiótica con plantas leguminosas.

**Rizósfera:** región del suelo sometida a la influencia de las raíces de las plantas.

**Terpenoide:** metabolito secundario formado a partir de la ruta de la condensación isoprénica o del ácido mevalónico.

## Referencias bibliográficas

- Bai, Y., Müller, D. B., Srinivas, G., Garrido-Oter, R., Potthoff, E., Matthiay, et al. (2015). Functional overlap of the Arabidopsis leaf and root microbiota. *Nature*, 528, 364–369.
- Bogino, P., Nievas, F. & Giordano, W. (2015). A review: Quorum sensing in *Bradyrhizobium*. *Applied Soil Ecology*, 94, 49–58.
- Bogino, P., Oliva, M., Sorroche, F. & Giordano, W. (2013). The role of bacterial biofilms and surface components in plant-bacterial associations. *Int. J. Mol. Sci.*, 14, 15838–15859.
- Calatrava-Morales, N., McIntosh, M. & Soto, M. J. (2018). Regulation Mediated by N-Acyl Homoserine Lactone Quorum Sensing Signals in the Rhizobium-Legume Symbiosis. *Genes*, 9, 263.
- Degrassi, G., Devescovi, G., Solis, R., Steindler, L. & Venturi, V. (2007). *Oryza sativa* rice plants contain molecules that activate different quorum-sensing N-acyl homoserine lactone biosensors and are sensitive to the specific AiiA lactonase. *FEMS Microbiol. Lett.*, 269, 213–220.
- Gray, E. J. & Smith, D. L. (2005). Intracellular and extracellular PGPR: commonalities and distinctions in the plant-bacterium signaling processes. *Soil Biol Biochem.*, 37, 395–410.
- Haldar, S. & Sengupta, S. (2015). Impact of plant development on the rhizobacterial population of *Arachis hypogea*: a multifactorial analysis. *J. Basic Microbiol.*, 55(7), 922–8.
- Hussain, M. B., Zhang, H. B., Xu, J. L., Liu, Q., Jiang, Z. & Zhang, L. H. (2008). The acyl-homoserine lactone-type quorum-sensing system modulates cell motility and virulence of *Erwinia chrysanthemi* pv. *zeae*. *Journal of Bacteriology*, 190(3), 1045–1053.
- Mendes, R., Garbeva, P. & Raaijmakers, J. M. (2013). The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. *FEMS Microbiol. Rev.*, 37, 634–663.
- Miller, M. B., Skorupski, K., Lenz, D. H., Taylor, R. K. & Bassler, B. L. (2002). Parallel quorum sensing systems converge to regulate virulence in *Vibrio cholerae*. *Cell*, 110(3), 303–314.
- Moulin, L., Munive, A., Dreyfus, B. & Boivin-Masson, C. (2001). Nodulation of legumes by members of the beta-subclass of Proteobacteria. *Nature*, 411, 948–50.
- Numan, M., Bashira, S., Khana, Y., Mumtaza, R., Shinwaric, Z. K., Khanb, A. L., et al. (2018) Plant growth promoting bacteria as an alternative strategy for salt tolerance in plants. *Microbiol Res.*, 209, 21–32.
- Ortiz-Castro, R., Martínez-Trujillo, M. & López-Bucio, J. (2008). N-acyl homoserine lactones: a class of bacterial quorum sensing signals alter post-embryonic root development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ.* 31, 1497–1509.
- Palmer, A. G., Mukherjee, A., Stacy, D. M., Lazar, S., Ane, J. M. & Blackwell, H.E. (2016). Interkingdom responses to bacterial quorum sensing signals regulate frequency and rate of nodulation in legume-rhizobia symbiosis. *Chembiochem.* 17, 2199–2205.
- Schikora, A., Schenk, S.T. & Hartmann, A. (2016). Beneficial effects of bacteria-plant communication based on quorum sensing molecules of the N-acyl homoserine lactone group. *Plant Mol. Biol.* 90, 605–612.
- Venturi, V. & Keel, C. (2016). Signaling in the Rhizosphere. *Trends in Plant Science.*, 21(3).

