

## Ana Pineda

Unidad Asociada IPAB (UA-CSIC), Instituto de Investigación CIBIO, Universidad de Alicante, Alicante, [ana.pineda@ua.es](mailto:ana.pineda@ua.es)

## Ainhoa Martínez-Medina

Grupo de Interacción Planta-Microorganismo, Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Salamanca (IRNASA-CSIC), Salamanca, [ainhoa.martinez@irnasa.csic.es](mailto:ainhoa.martinez@irnasa.csic.es)

## El poder de lo minúsculo: el uso de microorganismos beneficiosos del suelo en el control de plagas

Los microorganismos beneficiosos constituyen uno de los componentes más importantes del suelo. Durante años se ha demostrado el papel primordial de estos en la nutrición vegetal. Estudios más recientes han puesto de manifiesto que estos microorganismos tienen además un papel fundamental en el sistema inmune de las plantas, siendo capaces de estimular los mecanismos de defensa frente a plagas que atacan tanto a las raíces como a las hojas. Sin embargo, a pesar de su gran impacto en el crecimiento y desarrollo vegetal, su papel en la producción agrícola ha sido ignorado en gran medida durante las últimas décadas. La mayoría de las técnicas convencionales de manejo de suelos usadas en agricultura afectan negativamente a la diversidad microbiana del suelo, eliminando muchos de estos microorganismos beneficiosos. Afortunadamente, este panorama está cambiando rápidamente y son muchos los investigadores y los productores que están convencidos de que los microorganismos beneficiosos del suelo serán la base de la próxima revolución agrícola.

Palabras clave: microorganismo-planta-insecto, resistencia sistémica inducida, microbiomas, plagas, manejo de suelos

### La revolución microbiana y la importancia del suelo

En los últimos años estamos viviendo una revolución microbiana, donde gracias a los avances tecnológicos, diversos grupos científicos están descubriendo una sorprendente diversidad de microorganismos en multitud de hábitats (Delgado-Baquerizo y col., 2018; Douglas, 2018). Una de las cosas más fascinantes es que muchos de estos microorganismos tienen un papel esencial en funciones básicas de lo que se creía que era la fisiología humana, de las plantas, o de los insectos. Nuestro tracto intestinal, por ejemplo, alberga la mayor diversidad microbiana de nuestro cuerpo, y esos microorganismos son responsables del correcto funcionamiento del sistema inmune, o incluso de nuestra salud mental (Thaiss y col., 2016). De una forma similar, la mayor diversidad microbiana asociada a las plantas se encuentra en la rizosfera (Pieterse y col., 2016), una fina capa de suelo que está en contacto con las raíces, aunque se han descrito microorganismos beneficiosos colonizando también el interior de las raíces, hojas, flores e incluso semillas. Estos microorganismos juegan un papel fundamental en la absorción de agua y nutrientes por parte de las plantas, así como en el correcto funcionamiento del sistema inmune vegetal (Pineda y col., 2010). La mayoría de los microorganismos que interactúan con las plantas proceden del suelo (Bulgarelli y col., 2013). Dada la importancia de estos microorganismos y el hecho de que la vida de la mayoría de plantas empieza con la germinación de esas plantas en el suelo, podemos afirmar que el suelo es la base de la vida terrestre. La importancia de la biodiversidad presente en los suelos es algo que ha sido ignorado durante décadas, pero en los últimos años su valor está recibiendo más atención. La agricultura es uno de los casos más extremos donde, a pesar de que el suelo es un recurso único y limitado, se ha maltratado con prácticas como la labranza intensiva o el abuso de plaguicidas y de fertilizantes, actividades que son negativas para la diversidad microbiana. En el caso de los cultivos de invernadero, el suelo es a menudo esterilizado o incluso sustituido por otros sustratos inertes. Estas prácticas se

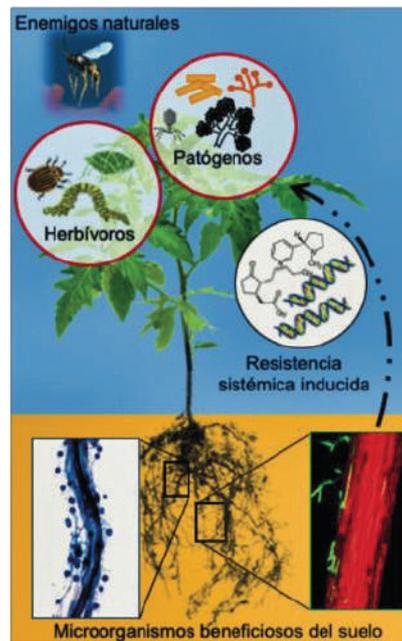


Figura 1. Interacciones entre microorganismos beneficiosos del suelo, plantas, sus plagas y enemigos naturales. La asociación de las plantas con determinados microorganismos beneficiosos del suelo induce una serie de cambios a nivel molecular y químico que proveen a las plantas con un mecanismo de resistencia inducida de forma sistémica. Como consecuencias, las plantas pueden ser más resistentes al ataque de plagas de insectos y patógenos, a la vez que resultar más atrayentes a los enemigos naturales. Cómo, cuándo y por qué son algunas de las preguntas que necesitamos responder para nuestros múltiples sistemas agrícolas.

deben principalmente a la presencia de organismos patógenos en el suelo, organismos cuya abundancia aumenta tras ciclos sucesivos de cultivo. Sin embargo, este manejo del suelo también elimina los microorganismos beneficiosos, de cuya importancia ahora tenemos conocimiento, por lo que urge desarrollar estrategias que mantengan la diversidad de microorganismos beneficiosos del suelo, a la vez que controlen los patógenos (Pineda y col., 2017).

### Efecto de los microorganismos beneficiosos del suelo en los insectos plaga

El primer beneficio que se conoce de microorganismos beneficiosos del suelo es probablemente la actividad como 'bio-fertilizantes' de las bacterias del género *Rhizobium*, que forman nódulos en raíces de las plantas leguminosas. De forma parecida, la mayoría de microorganismos beneficiosos (por ejemplo, las rizobacterias

promotoras del crecimiento vegetal o los hongos formadores de las micorrizas) se empezaron a estudiar por sus propiedades de promoción del crecimiento. Otra propiedad interesante de algunos de estos microorganismos, sobre todo con el objetivo de promover una agricultura más sostenible y capaz de enfrentarse a los futuros escenarios climáticos, es su acción como 'fortificante'. Algunos microorganismos aumentan la tolerancia de las plantas a estreses de tipo abiótico como la sequía, o la deficiencia de nutrientes (Yang y col., 2009). De forma adicional, en los últimos años tanto científicos como agricultores están apreciando la capacidad de estos microorganismos beneficiosos de hacer a las plantas más resistentes a estreses de tipo biótico, ya sea frente al ataque de insectos plaga o de otros microorganismos patógenos, por lo que se conocen como 'bio-plaguicidas' (Busby y col., 2017; Timmusk y col., 2017).

Son varios los métodos de acción de estos microorganismos beneficiosos en el control de insectos plaga. Estos pueden tener un efecto directo en el insecto, causándole enfermedades y conduciéndolos a su muerte en un breve periodo de tiempo. Estos microorganismos se conocen como entomopatógenos, e incluyen entre otros los hongos *Metarhizium* o *Beauveria*, o bacterias como *Bacillus thuringiensis*, todos ellos habitantes comunes del suelo. Algo muy interesante es que se ha descubierto que algunos de estos microorganismos entomopatógenos colonizan las plantas, e incluso pueden tener una función de promoción del crecimiento y proteger frente a patógenos (Quesada, 2013; Jaber & Ownley, 2017). Además de actuar directamente sobre los insectos plaga, los microorganismos beneficiosos del suelo pueden aumentar la resistencia de las plantas a plagas de manera indirecta, mediante la estimulación del sistema de defensa vegetal. Esta estimulación confiere a las plantas una mayor resistencia y/o tolerancia a las plagas, que atacan incluso tejidos distales de donde el microorganismo beneficioso se encuentra. Este mecanismo se conoce como 'resistencia sistémica inducida' (ISR, *induced systemic resistance*) (Jung y col., 2012; Pieterse y col., 2014). Los mecanismos de ISR

# transferencia tecnológica

| control biológico |

han sido ampliamente estudiados para rizobacterias del género *Pseudomonas*, para micorrizas cuya ecología se ha estudiado durante décadas, y en los últimos años nuestro conocimiento está aumentando rápidamente en géneros como *Trichoderma*.

La resistencia sistémica inducida por microorganismos beneficiosos posee características únicas que la diferencian de la resistencia constitutiva que se puede obtener a través del costoso y largo proceso de selección de variedades. La ISR inducida por microorganismos beneficiosos funciona de forma análoga a la inmunización en humanos, donde tras interactuar con los microorganismos beneficiosos del suelo, la planta queda 'entrenada' (*priming*, en inglés), de forma que una vez que sufre el ataque de un organismo plaga, puede generar una respuesta de defensa mayor y/o de forma más rápida que las plantas que no se encuentran en estado de *priming* (Martínez-Medina y col., 2016). El efecto *priming* requiere un menor coste para las plantas comparado con la activación constante de ese sistema inmune, ya que la respuesta de defensa es activada solo en presencia del atacante. Aunque no es el objetivo de este artículo, es fascinante cómo el sistema inmune de las plantas, y en especial las hormonas del ácido jasmónico, salicílico y etileno, controlan todas estas interacciones entre plantas, microorganismos beneficiosos y las plagas (Pieterse y col., 2012; Martínez-Medina y col., 2013; Pangesti y col., 2016).

Desde la primera vez que se demostró la ISR contra los escarabajos del pepino (Zehnder y col., 1997), su efectividad se ha demostrado en varios cultivos, como algodón contra *Spodoptera exigua* (Zebelo y col., 2016), en tomate contra mosca blanca (Valenzuela-Soto y col., 2010) o *Helicoverpa armigera* (Song y col., 2013), o maíz contra *Spodoptera exigua* (A. Martínez-Medina, resultados no publicados). Y, aunque algo más complicado de demostrar debido a la necesidad de utilizar un sistema de compartimentación de raíz (*split-root*), recientemente se ha demostrado en tomate que estos microorganismos pueden, además, inducir resistencia en raíces de forma sistémica contra nematodos (Martínez-Me-



Figura 2. Principales sistemas de investigación en el campo de interacciones microorganismo-planta-insecto de las autoras de este artículo. A la izquierda, imagen de invernaderos de crisantemo, una de los principales cultivos ornamentales, que se cultivan en suelo y cuyas plagas son difíciles de controlar (especialmente trips). El objetivo de la línea de trabajo de A. Pineda es aumentar la sostenibilidad del control de plagas por medio del manejo del microbioma del suelo, basándose en el concepto de retroalimentación planta-suelo. A la derecha, con tomate como principal sistema de estudio, la investigación de A. Martínez-Medina se centra en entender los mecanismos por los que los microorganismos de la rizosfera confieren resistencia las plantas frente a plagas y enfermedades, con la finalidad de implementar su uso en agricultura sostenible.

dina y col., 2017). Sin embargo, la efectividad de los microorganismos beneficiosos depende de varios factores como el grado de especialización y el modo alimenticio de los herbívoros. Basado en trabajos con micorrizas (Koricheva y col., 2009), se propuso un patrón en el que los insectos especialistas no se ven afectados por ISR, mientras que los generalistas sí. Además, el desarrollo de insectos que se alimentan de la savia, como pulgones y mosca blanca, suele mejorar al mejorar la calidad de la planta de la que se alimentan. Al contrario, los microorganismos beneficiosos del suelo suelen ser especialmente efectivos contra herbívoros masticadores o que causan un gran daño celular, como son las orugas, trips o ácaros. Aunque siempre hay excepciones, nuevos estudios están ayudando a redefinir este modelo, el cual ya se acepta haberse extendido a los microorganismos del suelo en general (Pineda y col., 2010).

## Efectos en enemigos naturales

Durante los últimos años se han hecho enormes progresos en el campo de control biológico de plagas, permitiendo establecer un control integrado de plagas en la mayor parte de superficie agrícola de España y Europa, sobre todo en el caso de cultivos de invernadero (van Lenteren, 2000).

Es por lo tanto de crucial importancia que nuevas estrategias agrícolas no interfieran con la actividad de los enemigos naturales y con el control biológico que estos ejercen. Los estudios sobre el impacto de los microorganismos beneficiosos del suelo sobre los enemigos naturales son todavía escasos, y por ahora tanto efectos positivos como no tan positivos se han encontrado (Rasmann y col., 2017). Por ejemplo, se ha observado que plantas colonizadas por microorganismos como los hongos formadores de micorrizas, *Trichoderma* o *Bacillus* son más atractivos a parasitoides y depredadores. Y esto se ha demostrado en varios sistemas, como en tomate con miridos y parasitoides de pulgón (Guerrieri y col., 2004; Battaglia y col., 2013), o en haba con ácaros depredadores (Hoffmann y col., 2011). Otros estudios no mostraron ningún efecto o incluso un efecto negativo en parasitoides, comparado con plantas que no fueron inoculadas (Gange y col., 2003; Pineda y col., 2013). Sin embargo, una menor atracción de los enemigos naturales no siempre se traduce en una menor eficacia del control biológico. Por ejemplo, en el estudio con pulgones y parasitoides (Pineda y col., 2013), en una situación en la que las dos plantas habían sido inoculadas con los microorganismos beneficiosos, los parasitoides eran capaces de localizar las plantas infestadas con

pulgón, lo que sugiere que el control biológico no se vería interrumpido.

### De microorganismos a microbiomas

A raíz del desarrollo de las nuevas tecnologías que están mostrando los miles de cepas microbianas que existen en el suelo, estamos descubriendo que en algunos casos no es una sola cepa la responsable de un determinado efecto, sino una comunidad de microorganismos (Berendsen y col., 2018; Carrión y col., 2018). Esas comunidades a menudo se denominan microbiomas. Por ejemplo, se ha demostrado que las propiedades de suelos supresivos requieren la acción de al menos una parte del microbioma del suelo (Carrión y col., 2018). Los mecanismos que explican por qué en determinadas situaciones los microbiomas logran efectos que las cepas individuales no logran, son prácticamente desconocidos, pero se cree que se basa en que estos microorganismos al interactuar producen compuestos químicos que mejoran aspectos de su establecimiento en el suelo, la colonización de la planta o la supresión de patógenos.

La importancia de los microbiomas para el control de plagas foliares está menos estudiada, pero nuestros resultados recientes sugieren que los microbiomas del suelo también se podrían manejar para inducir resistencia, por ejemplo frente a trips (Pineda y col., 2017). Cómo manipular esos microbiomas es aún un desafío, pero algunos estudios sugieren que estrategias de manejo del suelo basadas en la ecología pueden ser efectivas (Ma y col., 2017), como por ejemplo se hace con las rotaciones de cultivo o los cultivos de cubierta. Otras alternativas son construir microbiomas a partir de cepas conocidas, o estimular por medio de, por ejemplo, enmiendas orgánicas, la abundancia de determinados grupos microbianos con las propiedades deseadas (Busby y col., 2017; Pineda y col., 2017). El campo de los microbiomas en agricultura ha comenzado a expandirse, y esperamos que en los próximos años traiga soluciones para mejorar el manejo de plagas y la efectividad de las ya conocidas cepas de microorganismos beneficiosos.

### La acción COST FA1405

El tema de este artículo queda recogido en la acción COST 'Utilizando interacciones entre plantas, microorganismos y artrópodos para mejorar la protección y producción de cultivos' (FA1405), subvencionada por la Unión Europea. Investigadores de más de 24 países europeos, junto con representantes de varias empresas de interés agrícola, se han reunido en los últimos años de forma periódica, organizando cursos, colaborando en diversas investigaciones y disseminando información sobre la importancia de las interacciones microorganismo-planta-artrópodos. Esta acción COST está constituida por tres grupos de trabajo, cada uno con un objetivo general: 1) impacto de las interacciones microorganismo-planta-artrópodo en la producción de cultivos; 2) mecanismos que explican estas interacciones; 3) utilización de estas interacciones. Para más información se puede consultar la página web <http://www.cost-camo.eu> o contactar a las autoras de este artículo.

### Conclusiones

Con este trabajo pretendemos promover la importancia que los microorganismos beneficiosos del suelo tienen para el control de plagas, no sólo del suelo, sino también de insectos, otros artrópodos y patógenos que atacan hojas y tallos. Para maximizar los beneficios que estos microorganismos nos pueden ofrecer, es necesario reconocer la importancia de la biodiversidad del suelo en nuestros sistemas agrícolas, y tratarlo como una parte esencial de un sistema integrado de plagas. Investigaciones futuras nos proveerán con más información de cómo manejar el suelo, sus organismos patógenos y beneficiosos, de una forma eficaz a la vez que sostenible. Los fertilizantes químicos fueron la base de la primera revolución verde, y somos muchos los científicos que opinamos que el suelo y sus microorganismos serán la base de la siguiente revolución verde que permitirá mantener e incluso aumentar la producción agrícola, de una forma más sostenible y bajo los futuros desafíos climáticos.

El efecto de los organismos beneficiosos puede que no sea tan evi-

dente como el de los organismos patógenos. Mientras que una planta sana es lo que se espera y se considera 'normal', las plantas enfermas que sufren del ataque de patógenos son fácilmente detectadas. Pero no debemos olvidar que los microorganismos del suelo, y en especial los microbiomas que contienen multitud de cepas, pueden tener un efecto holístico en las plantas, promoviendo el crecimiento, la resistencia a múltiples plagas y la tolerancia a estreses abióticos. Estos efectos pueden que sólo se puedan apreciar de forma significativa bajo circunstancias de estrés, o bajo unas condiciones reducidas de fertilizantes y riego. Aunque uno de los grandes desafíos de la aplicación de microorganismos es la consistencia bajo diferentes escenarios, son varios los grupos de investigación que están trabajando hacia ese objetivo.

### Agradecimientos

Estamos sumamente agradecidas a la COST acción FA1405 por ofrecernos la oportunidad y la financiación para discutir el tema de este artículo. La actividad investigadora de A. Pineda está subvencionada por los proyectos 870.15.080 (Netherlands Organisation for Scientific Research) y CGL2016-79054-R (Ministerio de Economía, Industria y Competitividad, España). La actividad investigadora de A. Martínez-Medina está subvencionada por el Programa de Atracción del Talento Científico a Salamanca, de la Fundación Salamanca Ciudad de Cultura y Saberes y el Ayuntamiento de Salamanca. Las autoras además agradecen la financiación del proyecto MC-ITN 765290 (European Union's Horizon 2020).

### Abstract

Beneficial microbes represent one of the most important soil components. The role of beneficial microbes in plant nutrition has been demonstrated in many crops. More recent studies have further shown the important role of beneficial microbes in plant immunity. They are able to induce plant resistance against pests and diseases that attack the roots and the leaves. Despite its huge impact in plant nutrition and development, the function of the beneficial microbes has been greatly neglected in agriculture. Indeed, most of the current agriculture practices affect negatively the soil microbial diversity. Fortunately, this scenario is changing and a multitude of scientists and plant producers are of the opinion that beneficial microbes are the basis of the next green revolution.

### Bibliografía

- ! Battaglia, D., Bossi, S., Cascone, P., Digilio, M.C., Duran Prieto, J., Fanti, P., Guerrieri, E., Iodice, L., Lingua, G., Lorito, M., Maffei, M.E., Massa, N., Ruocco, M., Sasso, R., Trotta, V. 2013. Tomato belowground-aboveground interactions: *Trichoderma longibrachiatum* affects the performance of *Macrosiphum euphorbiae* and its natural antagonists. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 1249–1256.
- Berendsen, R.L., Vismans, G., Yu, K., Song, Y., de Jonge, R., Burgman, W.P., Burmølle, M., Herschend, J., Bakker, P.A.H.M., Pieterse, C.M.J. 2018. Disease-induced assemblage of a plant-beneficial bacterial consortium. *The ISME Journal*, 12, 1496–1507.
- Bulgarelli, D., Schlaeppi, K., Spaepen, S., Ver Loren van Themaat, E., Schulze-Lefert, P. 2013. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annual Review of Plant Biology*, 64: 807-838.
- Busby, P.E., Soman, C., Wagner, M.R., Friesen, M.L., Kremer, J., Bennett, A., Morsy, M., Eisen, J.A., Leach, J.E., Dangl, J.L. 2017. Research priorities for harnessing plant microbiomes in sustainable agriculture. *PLoS Biology*, 15: e2001793.
- Carrión, V.J., Cordovez, V., Tyc, O., Etalo, D.W., de Bruijn, I., de Jager, V.C., Medema, M.H., Eberl, L., Raaijmakers, J.M. 2018. Involvement of Burkholderiaceae and sulfurous volatiles in disease-suppressive soils. *The ISME journal*: doi: 10.1038/s41396-41018-40186-x.
- Delgado-Baquerizo, M., Oliverio, A.M., Brewer, T.E., Benavent-González, A., Eldridge, D.J., Bardgett, R.D., Maestre, F.T., Singh, B.K., Fierer, N. 2018. A global atlas of the dominant bacteria found in soil. *Science*, 359, 320-325.
- Douglas, A.E. 2018. Strategies for enhanced crop resistance to insect pests. *Annual Review of Plant Biology*, 69, 637-660.
- Gange, A.C., Brown, V.K., Aplin, D.M. 2003. Multitrophic links between arbuscular mycorrhizal fungi and insect parasitoids. *Ecology Letters*, 6, 1051-1055.
- Guerrieri, E., Lingua, G., Digilio, M.C., Massa, N., Berta, G. 2004. Do interactions between plant roots and the rhizosphere affect parasitoid behaviour? *Ecological Entomology*, 29, 753-756.
- Hoffmann, D., Vierheilig, H., Schausberger, P. 2011. Arbuscular mycorrhiza enhances preference of ovipositing predatory mites for direct prey-related cues. *Physiological Entomology*, 36, 90-95.
- Jaber, L.R., Ownley, B.H. 2017. Can we use entomopathogenic fungi as endophytes for dual biological control of insect pests and plant pathogens?. *Biological Control*, 107, 50-59.
- Jung, S., Martínez-Medina, A., Lopez-Raez, J., Pozo, M. 2012. Mycorrhiza-induced resistance and priming of plant defenses. *Journal of Chemical Ecology*, 38, 651-664.
- Koricheva, J., Gange, A.C., Jones, T. 2009. Effects of mycorrhizal fungi on insect herbivores: a meta-analysis. *Ecology*, 90, 2088-2097.
- Ma, H-k., Pineda, A., van der Wurff, A.W.G., Raaijmakers, C., Bezemer, T.M. 2017. Plant-soil feedback effects on growth, defense and susceptibility to a soil-borne disease in a cut flower crop: Species and functional group effects. *Frontiers in Plant Science*, 8, 2127.
- Martínez-Medina, A., Fernández, I., Lok, G.B., Pozo, M.J., Pieterse, C.M.J., Van Wees, S.C.M. 2017. Shifting from priming of salicylic acid- to jasmonic acid-regulated defences by *Trichoderma* protects tomato against the root knot nematode *Meloidogyne incognita*. *New Phytologist*, 213, 1363-1377.
- Martínez-Medina, A., Fernández, I., Sánchez-Guzmán, M.J., Jung, S.C., Pascual, J.A., Pozo, M.J. 2013. Deciphering the hormonal signalling network behind the systemic resistance induced by *Trichoderma harzianum* in tomato. *Frontiers in Plant Science* 4:206.
- Martínez-Medina, A., Flors, V., Heil, M., Mauch-Mani, B., Pieterse, C.M., Pozo, M.J., Ton, J., van Dam, N.M., Conrath, U. 2016. Recognizing plant defense priming. *Trends in Plant Science*, 21, 818-822.
- Pangesti, N., Reichelt, M., van de Mortel, J.E., Kapsomenou, E., Gershenzon, J., van Loon, J.J., Dicke, M., Pineda, A. 2016. Jasmonic acid and ethylene signaling pathways regulate glucosinolate levels in plants during rhizobacteria-induced systemic resistance against a leaf-chewing herbivore. *Journal of Chemical Ecology* 42, 1212-1225.
- Pieterse, C.M.J., de Jonge, R., Berendsen, R.L. 2016. The soil-borne supremacy. *Trends in Plant Science*, 21, 171-173.
- Pieterse, C.M.J., van der Does, D., Zamioudis, C., Leon-Reyes, A., van Wees, S.C.M. 2012. Hormonal modulation of plant immunity. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 28, 489-521.
- Pieterse, C.M.J., Zamioudis, C., Berendsen, R.L., Weller, D.M., van Wees, S.C.M., Bakker, P.A.H.M. 2014. Induced systemic resistance by beneficial microbes. *Annual Review of Phytopathology*, 52, 347-375.
- Pineda, A., Kaplan, I., Bezemer, T.M. 2017. Steering soil microbiomes to suppress aboveground insect pests. *Trends in Plant Science*, 22, 770-778.
- Pineda, A., Soler, R., Weldegergis, B.T., Shimwela, M.M., van Loon, J.J.A., Dicke, M. 2013. Non-pathogenic rhizobacteria interfere with the attraction of parasitoids to aphid-induced plant volatiles via jasmonic acid signaling. *Plant, Cell and Environment*, 36, 393-404.
- Pineda, A., Zheng, S-J., van Loon, J.J.A., Pieterse, C.M.J., Dicke, M. 2010. Helping plants to deal with insects: the role of beneficial soil-borne microbes. *Trends in Plant Science*, 15: 507-514.
- Quesada, E. 2013. Nuevas y sorprendentes aplicaciones de los hongos entomopatógenos en Sanidad Vegetal. *Phytoma*, 250, 72-73.
- Rasmann, S., Bennett, A., Biere, A., Karley, A., Guerrieri, E. 2017. Root symbionts: Powerful drivers of plant above- and belowground indirect defences. *Insect Science*: doi: 10.1111/1744-7917.12464.
- Song, Y., Ye, M., Li, C., Wang, R., Wei, X., Luo, S., Zeng, R. 2013. Priming of anti-herbivore defense in tomato by arbuscular mycorrhizal fungus and involvement of the jasmonate pathway. *Journal of Chemical Ecology*, 39, 1036-1044.
- Thaiss, C.A., Zmora, N., Levy, M., Elinav, E. 2016. The microbiome and innate immunity. *Nature*, 535, 65-74.
- Timmusk, S., Behers, L., Muthoni, J., Muraya, A., Aronsson, A-C. 2017. Perspectives and challenges of microbial application for crop improvement. *Frontiers in Plant Science*, 8: 49.
- Valenzuela-Soto, J.H., Estrada-Hernandez, M.G., Ibarra-Laclette, E., Delano-Frier, J.P. 2010. Inoculation of tomato plants (*Solanum lycopersicum*) with growth-promoting *Bacillus subtilis* retards whitefly *Bemisia tabaci* development. *Planta*, 231: 397-410.
- van Lenteren, J.C. 2000. A greenhouse without pesticides: fact or fantasy?. *Crop Protection*, 19, 375-384.
- Yang, J.W., Kloepper, J.W., Ryu, C-M. 2009. Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress. *Trends in Plant Science*, 14, 1-4.
- Zebelo, S., Song, Y., Kloepper, J.W., Fadamiro, H.C.P.C.E.R. 2016. Rhizobacteria activates (+)- $\delta$ -cadinene synthase genes and induces systemic resistance in cotton against beet armyworm (*Spodoptera exigua*). *Plant, Cell and Environment*, 39, 935-943.
- Zehnder, G., Kloepper, J., Tuzun, S., Yao, C.B., Wei, G., Chambliss, O., Shelby, R. 1997. Insect feeding on cucumber mediated by rhizobacteria-induced plant resistance. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 83, 81-85.