

# **Microorganismos del suelo: ¿héroes o villanos?**

**Carlos Lucena León**

**Departamento de Agronomía, Unidad de Fisiología Vegetal  
Universidad de Córdoba**



**UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA**

## Resumen

El hierro (Fe) es un elemento abundante en el suelo pero su absorción por las plantas es problemática debido a su baja solubilidad, sobre todo en suelos calcáreos, abundantes en muchas regiones áridas y semiáridas del Mundo, como la mayor parte de Andalucía y de España. En condiciones de deficiencia de Fe, las plantas sufren un estrés abiótico y desarrollan diversas respuestas morfológicas y fisiológicas, principalmente en sus raíces, para facilitar su adquisición. Su regulación no es totalmente conocida pero en plantas dicotiledóneas se sabe que algunas sustancias, como etileno y óxido nítrico (NO: "Nitric Oxide"), actúan como activadores de las mismas.

Al igual que responden a estreses abióticos, las plantas también desencadenan respuestas defensivas cuando son sometidas a estreses bióticos, provocados por ataques de agentes biológicos, como patógenos o insectos. Algunas de estas respuestas son localizadas, restringidas a la zona atacada, mientras que otras son sistémicas y se manifiestan en la planta entera. Dentro de estas últimas, se encuentra la Respuesta Sistémica Inducida (ISR: "Induced Systemic Resistance"). La ISR está provocada por microorganismos beneficiosos, rizobacterias y hongos, que habitan la rizosfera y que inducen respuestas defensivas en toda la planta, las cuales la protegen de agentes biológicos perjudiciales.

En los últimos años, se ha comprobado que microorganismos que inducen ISR (a partir de ahora "microorganismos ISR") también inducen simultáneamente algunas de las respuestas a la deficiencia de Fe en plantas dicotiledóneas. Esto probablemente se deba a que en la activación de ambos procesos participan sustancias comunes, como el etileno y el NO. Esta interrelación entre ISR y las respuestas a la deficiencia de Fe explicaría algunos resultados experimentales que indican que los microorganismos ISR pueden mejorar la nutrición férrica de las plantas dicotiledóneas.

El objetivo principal de este trabajo de Divulgación Científica es dar a conocer la interrelación entre los microorganismos ISR y las respuestas a la deficiencia de Fe con el fin de evaluar el papel que estos microorganismos pudieran jugar al aplicarlos a suelos calcáreos para mejorar la nutrición férrica de plantas dicotiledóneas, evitando así el uso de quelatos sintéticos, los cuales son caros y pueden originar problemas ambientales.

## Introducción

En las últimas décadas, la producción agrícola mundial ha aumentado considerablemente, debido, en parte, a la utilización de variedades más productivas y al empleo de fertilizantes. Sin embargo, en los últimos años, el uso abusivo o inadecuado de fertilizantes ha dado lugar a la aparición de problemas ambientales, como la contaminación y eutrofización de las aguas subterráneas (Torrent et al 2007). Es por ello, y por la creciente demanda de alimentos para una población humana en constante aumento, por lo que hay que buscar alternativas que permitan una producción mayor y, a la vez, más amigable con el medio ambiente. En relación con la nutrición de las plantas, dos aspectos que pueden contribuir a ello son, por una parte, la obtención de variedades más eficientes en la adquisición de nutrientes y, por otra, un manejo más adecuado de la rizosfera (Shen et al 2012). Hay que señalar que en la rizosfera, la zona del suelo influenciada por la actividad de la raíz, que deposita allí hasta un 40% del carbón fijado en la fotosíntesis, conviven multitud de microorganismos (Pieterse et al 2014). Entre ellos, los hay que son patógenos para las plantas, pero también existen muchos que son beneficiosos, como rizobacterias y hongos, que pueden incrementar la adquisición de nutrientes y promover el crecimiento de las plantas (Pii et al 2015). A su vez, pueden aumentar la capacidad de las plantas para adaptarse a suelos problemáticos y a condiciones estresantes (Yang et al 2008).

Para conseguir el mayor beneficio de los microorganismos rizosféricos en la nutrición vegetal, es necesario conocer en profundidad los mecanismos utilizados por las plantas para adquirir los nutrientes del suelo y, también, los mecanismos implicados en su relación con dichos microorganismos. Los microorganismos pueden mejorar la nutrición de las plantas mediante diferentes mecanismos, como la liberación de compuestos solubilizadores de nutrientes insolubles o la modificación de la arquitectura y fisiología de la raíz a través de cambios hormonales (Zamioudis et al 2014, 2015; Garnica-Vergara et al 2016). En relación a la nutrición férrica, se sabe que la aplicación de algunos microorganismos al suelo puede mejorar el contenido de hierro (Fe) de las plantas (de Santiago et al 2009, 2013) y que la homeostasis del Fe en las plantas está estrechamente relacionada con las respuestas defensivas frente al ataque de patógenos (Verbon et al 2017). También se sabe que algunos microorganismos rizosféricos beneficiosos pueden inducir respuestas como las que se inducen con deficiencia de Fe y, de esta manera, favorecer su adquisición (Martínez-Medina et al 2017). Dentro de este tipo de microorganismos, hay que destacar los que inducen la Resistencia Sistémica Inducida ("ISR: Induced Systemic Resistance"), que también protege a la planta entera contra patógenos e insectos (Pieterse et al 2014; Verbon et al 2017).

De los nutrientes esenciales para las plantas, algunos de los más críticos en la limitación de los rendimientos de los cultivos a nivel mundial son el N, el P y el Fe (Tsai & Schmidt 2017b). De estos tres elementos, tanto Fe como P son bastante problemáticos en suelos calcáreos (el P también lo es en suelos ácidos). La deficiencia de Fe (clorosis férrica) es muy común en suelos calcáreos

(aproximadamente el 30 % de los suelos cultivables del Mundo; Briat et al 2015), los cuales son abundantes en zonas áridas y semiáridas, como la mayor parte de Andalucía y de España. En muchos países, esta deficiencia está asociada con problemas de anemia en la población (Tsai & Schmidt 2017b). Para corregir la clorosis férrica, lo más común es aplicar al suelo quelatos sintéticos de Fe, que suelen ser bastante caros. Además, al ser altamente solubles, son lixiviados fácilmente, pudiendo llegar al subsuelo y contaminar la capa freática (Arizmendi-Galicia et al 2011). Una alternativa a la utilización de quelatos es el uso de material vegetal más eficiente en la adquisición de Fe. Sin embargo, diferentes resultados obtenidos con suelos esterilizados indican que, incluso los genotipos vegetales más eficientes, necesitan la colaboración sinérgica de los microorganismos del suelo para poder adquirir el Fe adecuadamente (Pii et al 2015). Además del Fe, en los suelos calcáreos también suele ser problemática la nutrición del P (Hinsinger 2001) y la de otros elementos, como el Zn (Duffner et al 2012). Dado el papel favorable que pueden tener los microorganismos del suelo en la adquisición de Fe, y de otros nutrientes esenciales para las plantas (García-López et al 2016), creemos que es oportuno y de gran interés profundizar en la relación entre plantas y microorganismos rizosféricos beneficiosos.

### **El Fe en las plantas**

El Fe es un elemento esencial para las plantas, en las que participa en procesos tan importantes como la fotosíntesis, la respiración y la nutrición de N (Marschner 1995). Es muy abundante en suelos, principalmente en forma de  $Fe^{3+}$ , aunque su disponibilidad para las plantas es pobre, sobre todo en los suelos calcáreos, en los que su solubilidad es baja, dado que ésta disminuye al aumentar el pH (Briat et al 2015). En España, los suelos calcáreos son abundantes en Andalucía y en otras regiones del sur y este del país, como La Mancha, Levante o el Valle del Ebro, donde la clorosis férrica afecta a cultivos tan importantes como el melocotonero y los cítricos.

Para adquirir el Fe del suelo, las plantas han desarrollado distintas estrategias. Actualmente, se consideran dos estrategias diferentes: la Estrategia I, presente en plantas no gramíneas (incluyendo dicotiledóneas y monocotiledóneas no gramíneas), y la Estrategia II, presente en gramíneas (Ivanov et al 2012). Este Trabajo de Divulgación Científica se va a centrar en plantas dicotiledóneas (Estrategia I) y, por tanto, no se van a describir detalles de la Estrategia II.

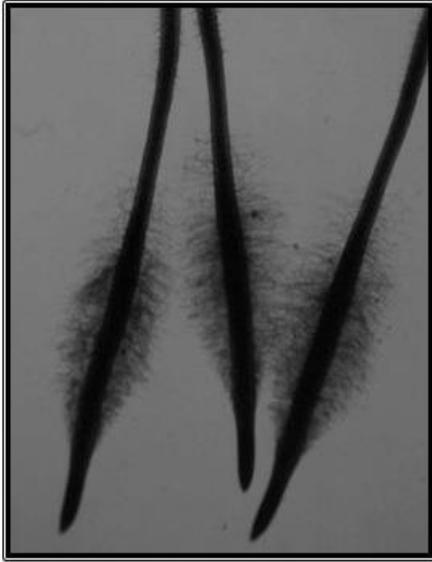


Figure 1. Pelillos radicuales subapicales inducidos por deficiencia de Fe o P

La característica principal de las plantas de Estrategia I es la necesidad de reducir el  $\text{Fe}^{3+}$ , el más abundante en los suelos bien aireados, a  $\text{Fe}^{2+}$ , que es el preferentemente absorbido (Ivanov et al 2012; Brumbarova et al 2015). La reducción del  $\text{Fe}^{3+}$  está mediada por una reductasa férrica mientras que el transporte de  $\text{Fe}^{2+}$  ocurre a través de un transportador específico del  $\text{Fe}^{2+}$ , ambos localizados en la membrana plasmática de células epidérmicas de la raíz (Ivanov et al 2012; Kobayashi & Nishizawa 2012). Los genes que codifican el transportador de  $\text{Fe}^{2+}$  (*IRT1*: “Iron Regulated Transporter”) y la reductasa (*FRO*: “Ferric Reductase Oxidase”) se identificaron primeramente en *Arabidopsis* (*AtIRT1*, *AtFRO2*) y posteriormente se han identificado en otras especies (revisados en Lucena et al 2015 y Brumbarova et al 2015).

Cuando las plantas de Estrategia I sufren deficiencia de Fe, ponen en marcha numerosas respuestas morfológicas (Fig. 1) y fisiológicas (Fig. 2), principalmente en sus raíces, encaminadas a favorecer la adquisición de Fe. Entre las respuestas fisiológicas están las siguientes: incremento de la actividad de la reductasa férrica y de la capacidad para absorber  $\text{Fe}^{2+}$  (debido, fundamentalmente, a una mayor expresión de los genes *FRO* e *IRT1*, respectivamente; Ivanov et al 2012; Kobayashi & Nishizawa 2012; Lucena et al 2015) y acidificación de la rizosfera (debido a una mayor expresión de genes *HA:“H<sup>+</sup>-ATPase”*; Waters et al 2007), entre otras.

Entre las respuestas morfológicas, están el desarrollo de pelos radicuales subapicales (Fig. 1); de raíces proteoides (son raíces en las que existe una gran proliferación de raíces secundarias de pequeño tamaño) y de células transferentes (células con invaginaciones de la pared celular) (Lucena et al 2015). La función de las respuestas morfológicas es aumentar la superficie de contacto de las raíces con el medio (Lucena et al 2015). Tanto las respuestas fisiológicas como las morfológicas se suelen localizar en las zonas subapicales de las raíces (Fig. 1; Lucena et al 2015).

### Regulación de las respuestas a la deficiencia de Fe en plantas dicotiledóneas

Una vez que las plantas adquieren suficiente Fe, las respuestas se reprimen, para evitar toxicidad por exceso de Fe (Brumbarova et al 2015) y también para ahorrar energía, pues son costosas energéticamente. Las respuestas necesitan, pues, estar perfectamente reguladas, de manera que se van induciendo o reprimiendo, dependiendo de las necesidades de la planta. Su regulación no es totalmente conocida, pero ya se han descubierto varios factores de transcripción

(TFs) que participan en la activación de la expresión de los genes implicados en la adquisición de Fe del medio. También se conocen algunas hormonas y sustancias señalizadoras, como el etileno y el óxido nítrico, que participan en la regulación de algunos de esos TFs.

Aunque los TFs se inducen con deficiencia de Fe, no se conoce en detalle cómo perciben las plantas la deficiencia y cómo transmiten esa percepción hasta la puesta en marcha de las respuestas. Hay, sin embargo, distintos resultados que sugieren que en esa regulación están implicadas hormonas y otras sustancias señalizadoras, como etileno, auxina, óxido nítrico (NO: "Nitric Oxide"), glutatión (GSH) y Fe floemático (Graziano & Lamattina 2007; García et al 2013; Lucena et al 2015; Romera et al 2017; Khan et al 2018).

### **Papel del etileno, del óxido nítrico y de otras sustancias señalizadoras en la regulación de las respuestas a la deficiencia de Fe**

La mayoría de las sustancias que se han implicado en la activación de las respuestas a la deficiencia de Fe, como auxina, etileno, NO y GSH, incrementan su concentración en las raíces deficientes en Fe (Lucena et al 2015; Kailasam et al 2018).

En 1994, Romera & Alcántara (miembros de nuestro equipo de investigación) publicaron un trabajo pionero, basado en el uso de inhibidores y precursores de etileno, mostrando que esta hormona podría estar implicada en la activación de respuestas fisiológicas y morfológicas a la deficiencia de Fe en plantas dicotiledóneas. Esta hipótesis se ha visto posteriormente avalada por numerosos resultados experimentales, tanto de nuestro grupo como de otros grupos (revisados en Lucena et al 2015 y Romera et al 2017). Además, en los últimos años, el papel del etileno se ha ido extendiendo a la regulación de respuestas a otras deficiencias, como las de fósforo, potasio y azufre (García et al 2015).

El etileno, la auxina y el NO activan la expresión de genes en plantas que crecen con niveles bajos de Fe pero apenas lo hacen en aquellas que crecen con niveles altos de Fe, lo que sugiere que el Fe actúa como represor de dicha expresión. Trabajos de nuestro grupo y de otros grupos han puesto de manifiesto que el Fe que actúa como represor no es el Fe total en la raíz sino algún compuesto asociado al Fe que se mueve desde las hojas hacia las raíces a través del floema (García et al 2013; Khan et al 2018). Basándose en estos resultados, se ha propuesto un modelo en el cual el etileno, la auxina y el NO actúan como activadores de la expresión de genes de adquisición del Fe mientras que el "Fe floemático" actúa como represor (Lucena et al 2015; Romera et al 2017).

### **La Respuesta Sistémica Inducida**

Al igual que las plantas responden a estreses abióticos, como puede ser la deficiencia de Fe, también responden a estreses bióticos, provocados por ataques de diferentes agentes biológicos, como patógenos e insectos. Algunas de las respuestas al ataque de agentes biológicos son localizadas pero otras son

sistémicas, lo que implica que las respuestas defensivas se inducen en la planta entera, incluso en aquellas partes alejadas de la parte atacada. Entre las respuestas sistémicas se encuentran la Respuesta Sistémica Adquirida, conocida como SAR (“Systemic Acquired Resistance”), y la Respuesta Sistémica Inducida, conocida como ISR (“Induced Systemic Resistance”; Pieterse et al 2014; Verbon et al 2017). En la ISR, a diferencia de la SAR, las respuestas defensivas no se inducen por patógenos sino por microorganismos rizósfericos beneficiosos (rizobacterias y hongos; a partir de ahora, “microorganismos ISR”; Pieterse et al 2014).

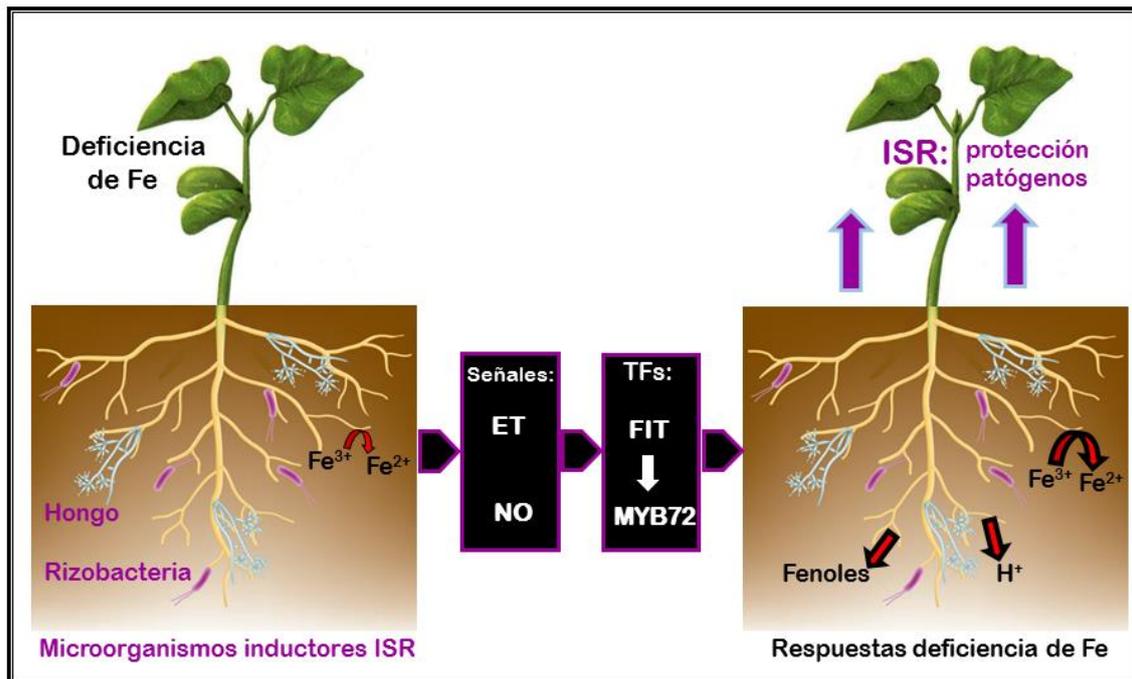
El descubrimiento de la ISR parte de 1991, cuando se descubrió que la colonización de las raíces por determinadas cepas bacterianas promovía la salud de las plantas, mediante la estimulación de su sistema de defensa (Pieterse et al 2014). Aunque los trabajos pioneros se realizaron con bacterias, trabajos posteriores han demostrado que la ISR también se induce por algunos hongos, como razas no patogénicas de *Fusarium oxysporum* (Pieterse et al 2014).

Tras el descubrimiento de la ISR en 1991, numerosos trabajos han profundizado en el modo de acción de la ISR y en su regulación (Knoester et al 1999; Stringlis et al 2018). Con respecto al modo de acción, se han propuesto diferentes sustancias promotoras (elicitores) de ISR, provenientes de los microorganismos beneficiosos, las cuales interaccionarían con receptores de la planta, desencadenando la ISR. Entre esas sustancias, se encuentran compuestos orgánicos volátiles (VCs “Volatile Compounds”; Zamioudis et al 2015; Sharifi & Ryu 2018) y sideróforos, que son compuestos liberados por las bacterias para quelatar el Fe y absorber el Fe-sideróforo posteriormente (Aznar et al 2015). Sin embargo, se ha comprobado que mutantes de bacterias que no producen sideróforos también inducen ISR (Pieterse et al 2014). En la regulación de la ISR también se han implicado hormonas y sustancias señalizadoras, como el ácido jasmónico, el etileno, la auxina y el NO (Knoester et al 1999; Pieterse et al 2014; Nie et al 2017; Stringlis et al 2018), las cuales pueden tener una estrecha relación con los VCs mencionados previamente (Sharifi & Ryu 2018).

### **Relación entre las Respuestas a la deficiencia de Fe en plantas dicotiledóneas y la Respuesta Sistémica Inducida**

En los últimos años se han publicado numerosos trabajos que muestran un papel importante de microorganismos de la rizosfera en la nutrición mineral en general y en la nutrición férrica en particular. En muchos de ellos, el papel favorable de los microorganismos en la nutrición mineral se asocia con su capacidad para liberar H<sup>+</sup> y diferentes compuestos orgánicos al suelo, como fenoles, sideróforos y ácidos orgánicos, que pueden contribuir a la solubilización del Fe y otros nutrientes. También, a su capacidad para producir diferentes hormonas y sustancias señalizadoras, como auxina, etileno, NO y VCs, que pueden modificar la arquitectura y las funciones de la raíz (Orozco-Mosqueda et al 2013; Sharifi & Ryu 2018; Stringlis et al 2018). En el caso del Fe, desde el año 2009 (Zhang et al 2009) se sabe que diversos microorganismos ISR son capaces

de inducir respuestas a la deficiencia de Fe, como el incremento de la actividad de la reductasa férrica, la acidificación y la liberación de fenoles; y la expresión de genes asociados a esas respuestas, Dado que muchas especies de bacterias ISR liberan sideróforos, agentes quelantes del Fe, al medio, dichas bacterias podrían “robar” Fe a la plantas y provocarles deficiencia de este elemento. Ante esta situación, las plantas inducirían respuestas a la deficiencia de Fe (Pieterse et al 2014). Sin embargo, se ha comprobado que mutantes de bacterias ISR que no producen sideróforos también inducen respuestas a la deficiencia de Fe en las plantas (Pieterse et al 2014). Estos resultados implican que las bacterias ISR no inducen las respuestas porque provoquen deficiencia de Fe a las plantas sino, probablemente, porque alteran la fisiología de la raíz mediante los VCs y hormonas descritas previamente.



**Figura 2. Interrelación entre la regulación de las respuestas a la deficiencia de Fe en plantas dicotiledóneas y la resistencia sistémica inducida (ISR) por microorganismos rizosféricos.** Cuando sufren deficiencia de Fe, las plantas dicotiledóneas inducen diferentes respuestas en sus raíces, las cuales favorecen su adquisición. Algunas de esas respuestas, como el incremento de la actividad de la reductasa férrica, la acidificación y la liberación de fenoles, se ha comprobado que se inducen también en presencia de microorganismos ISR. Tanto en la deficiencia de Fe como en la ISR se han implicado sustancias señalizadoras comunes, como el etileno (ET) y el óxido nítrico (NO), y factores de transcripción (TFs) comunes, como el MYB72, cuya expresión depende parcialmente de FIT. Modificado de Pieterse et al (2014).

### Hipótesis propuesta en el Trabajo de Divulgación Científica

La capacidad de los microorganismos ISR (rizobacterias y hongos) de inducir respuestas a deficiencia de Fe (Martínez-Medina et al 2017) y, por tanto, de mejorar la nutrición férrica de las plantas, los sitúa en el centro de atención de futuras investigaciones relacionadas con esta deficiencia. Estos microorganismos podrían ser, por tanto, una alternativa sostenible y ecológica a

la aplicación de quelatos férricos al suelo, la medida más frecuentemente utilizada para corregir la clorosis férrica, ya que su acción es rápida y eficaz. Sin embargo, la corrección suele ser temporal y, además, son costosos y potencialmente contaminantes. Al ser altamente solubles, son fácilmente lixiviados, pudiendo llegar al subsuelo y contaminar la capa freática (Briat et al 2015). Otra medida utilizada y muy recomendable para corregir la clorosis férrica es el uso de material vegetal tolerante, pero incluso ésta presenta limitaciones en ciertos suelos (Pii et al 2015). Es por ello que los microorganismos ISR podrían ser un complemento ideal al uso de material vegetal tolerante, disminuyendo así el uso de quelatos sintéticos y, probablemente, de otros fertilizantes. Hay que tener en cuenta que varias de las respuestas que se inducen con deficiencia de Fe, como la acidificación de la rizosfera, la liberación de ácidos orgánicos y el desarrollo de pelillos radicales, también se inducen con otras deficiencias, como las de P, Zn o Mn, y que en su regulación intervienen elementos comunes, como el etileno (Liu et al 2017a).

El principal objetivo de este Trabajo de Divulgación Científica es el de dar a conocer la importancia que pueden llegar a alcanzar los microorganismos para contribuir al desarrollo de nuevos biofertilizantes, basados en la mezcla de



**Figure 3.** *Fusarium oxysporum* controla *Verticillium* en olivo (FO12) en relación a las plantas no tratadas (véase Varo et al 2016).

microorganismos ISR (consorcios microbianos), que mejoren la nutrición férrica de las plantas dicotiledóneas en suelos calcáreos (también la de otros nutrientes, como P y Zn) y que, a la vez, funcionen como biopesticidas. Hay que tener en cuenta que los microorganismos ISR son también eficaces en el control de enfermedades, como puede ser el caso de algunas razas no patogénicas del hongo *Fusarium oxysporum*, que se han mostrado eficaces en el control de la verticilosis del olivo (Fig. 3; Varo et al 2016) y del que consideramos que, por su adaptación a suelos calcáreos, sería interesante estudiar su potencialidad como biofertilizante. Todo ello, con el fin de minimizar los impactos medioambientales que hoy en día produce el empleo de abonos sintéticos en la agricultura y sirvan, al mismo tiempo, para ajustar los elevados costes que supone actualmente la corrección de alguna deficiencia nutricional en las explotaciones agrícolas.

microorganismos ISR (consorcios microbianos), que mejoren la nutrición férrica de las plantas dicotiledóneas en suelos calcáreos (también la de otros nutrientes, como P y Zn) y que, a la vez, funcionen como biopesticidas. Hay que tener en cuenta que los microorganismos ISR son también eficaces en el control de enfermedades, como puede ser el caso de algunas razas no patogénicas del hongo *Fusarium oxysporum*, que se han mostrado eficaces en el control de la verticilosis del olivo (Fig. 3; Varo et al 2016) y del que consideramos que, por su adaptación a suelos calcáreos, sería interesante estudiar su potencialidad como biofertilizante. Todo ello, con el fin de minimizar los impactos medioambientales que hoy en día produce el empleo de abonos sintéticos en la

## **Bibliografía**

- Arizmendi-Galicia N et al (2011) *Terra Latinoamericana* 29: 231-237.
- Aznar A et al (2015) *Plant Sci.* 240: 90-97.
- Briat JF et al (2015) *Trends Plant Sci.* 20: 33-40.
- Brumbarova T et al (2015) *Trends Plant. Sci.* 20: 124-133.
- Duffner A et al (2012) *Plant Soil* 361:165-175.
- de Santiago A et al (2009) *Soil Biol. Biochem.* 41: 2453-2459.
- de Santiago A et al (2013) *Soil Biol. Biochem.* 57: 598-605.
- García MJ et al (2013) *Planta* 237: 65-75.
- García MJ et al (2015) *Plant Physiol.* 169: 51-60.
- García-López AM et al (2016) *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 179: 454-465.
- Garnica-Vergara A et al (2016) *New Phytol.* 209: 1496-1512.
- Graziano M, Lamattina L (2007) *Plant J.* 52: 949-960.
- Hinsinger P (2001) *Plant Soil* 237: 173-195.
- Ivanov R et al (2012) *Mol. Plant* 5: 27-42.
- Kailasam S et al (2018) *Plant J.* doi: 10.1111/tpj.13850
- Khan MA et al (2018) *Plant Cell Environ.* doi: 10.1111/pce.13192
- Knoester M et al (1999) *Mol. Plant Microbe Interact.* 12: 720-727.
- Kobayashi T, Nishizawa NK (2012) *Annu. Rev. Plant Biol.* 63: 131-152.
- Landsberg EC (1996) *Protoplasma* 194: 69-80.
- Lingam S et al (2011) *Plant Cell* 23: 1815-1829.
- Liu M et al (2017a) *New Phytol.* 213: 1242-1256.
- Liu W et al (2017b) *PLoS ONE* 12(10): e0186580.
- Liu W et al (2017c) *Biochem. Biophys. Research Comm.* doi: 10.1016/j.bbrc.2017.04.014
- Lucena C et al (2015) *Frontiers Plant Sci.* 6:1056.
- Marschner H (1995) *Mineral Nutrition of Higher Plants.* 3rd Edition, Academic Press. London.
- Martínez-Medina A et al (2017) *Plant Cell Environ.* 40: 2691-2705.
- Nie P et al (2017) *Front. Plant Sci.* 8: 238.
- Orozco-Mosqueda MC et al (2013) *Plant Soil* 362: 51-66.
- Pieterse CMJ et al (2014) *Annu. Rev. Phytopathol.* 52: 347-75.
- Pii Y et al (2015) *Biol. Fertil. Soils* 51: 403-415.
- Romera FJ et al (2017) The role of ethylene and other signals in the regulation of Fe deficiency responses by dicot plants. In *Stress Signaling in Plants: Genomics and Proteomics Perspectives*, Vol 2, (Cham, Switzerland: Springer). 277-300.
- Sharifi R, Ryu CM (2018) *Curr. Opin.Plant Biol.* 44: 88-97.
- Shen J et al (2012) *J. Exp. Bot.* doi:10.1093/jxb/ers342
- Stringlis IA et al (2018) *Plant J.* 93: 166-180.
- Torrent J et al (2007) *Soil Use Manage* 23: 25-35.
- Tsai HH, Schmidt W (2017b) *New Phytol.* 214: 500-505.
- Varo A et al (2016) *J. Appl. Microbiol.* 121: 767-777.
- Verbon EH et al (2017) *Annu. Rev. Phytopathol.* 55: 355-375.
- Waters BM et al (2007) *Plant Physiol. Biochem.* 45: 293-301.
- Yang J et al (2008) *Trends Plant Sci.* 14: 1-4.
- Yang Y et al (2014) *Plant J.* 77: 838-851.
- Zamioudis C et al (2014) *New Phytol.* 204: 368-379.
- Zamioudis C et al (2015) *Plant J.* 84: 309-322.
- Zhang H et al (2009) *Plant J.* 58: 568-577.