

Dr. José de Jesús Caballero Mellado
Lider de la Microbiología de Suelos en México
Dr. José de Jesús Caballero Mellado: Leader of the Soil Microbiology in Mexico

**Lucía López Reyes^{1‡}, Armando Tapia Hernández¹, Teresita Jiménez Salgado¹,
David Espinosa Victoria² y Moisés Carcaño Montiel¹**

¹ Laboratorio de Microbiología de Suelos. Centro de Investigaciones en Ciencias Microbiológicas.
Instituto de Ciencias. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. ‡ lucia.lopez@correo.buap.mx

² Programa de Edafología, Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo.

Ideología

“... mantengo el espíritu de superación académica, aunque le robe un poco de tiempo al sueño. No obstante, no puedo quejarme, alcancé los objetivos académicos que me propuse de joven; mis hijos han terminado sus estudios universitarios y ahora el panorama para ellos parece muy prometedor...”
“...los científicos no podemos conducirnos con falsedad, es un compromiso que tenemos con la sociedad a la que nos debemos...”.

Esas fueron las palabras del Dr. José de Jesús Caballero-Mellado, para quien la falta de circunstancias ideales para realizar su trabajo, no fue un inconveniente para el cometido de sus proyectos. Él escribía, revisaba, organizaba, asesoraba, corregía, dirigía, pasaba en limpio, sembraba, cosechaba, media, retrataba, se comprometía, publicaba, etc. Apelaba a su ideal para proponer salidas sencillas a los problemas con un extraordinario sentido práctico.

Dr. José de Jesús Caballero Mellado
(1953-2010)

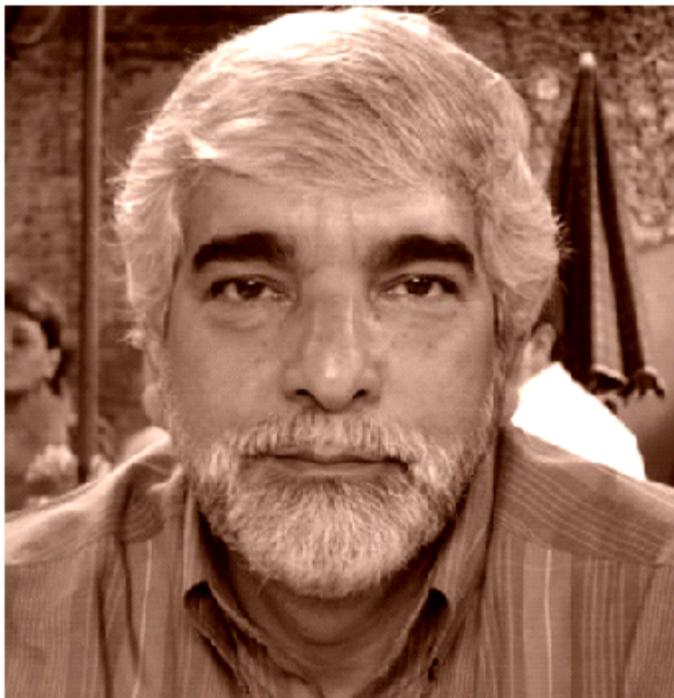


Foto del archivo de la Familia Caballero Abarca

Datos Personales

Nació el 18 de marzo de 1953 en Tampico, Tamaulipas, México. Sus padres fueron la Sra. María Mellado Arteaga y el Sr. Valentín Caballero Pérez. Se casó con la QBP Irma Rafaela Abarca Ocampo, con quien procreó dos hijos: el Arquitecto Eriván Caballero Abarca y la Contadora Vanadis Caballero Abarca. Murió en la Ciudad de Cuernavaca, Morelos, México el día 16 de octubre de 2010 a causa de una afección cardiaca.

Formación Académica

El 23 de noviembre de 1979 obtuvo el título de Químico Bacteriólogo y Parasitólogo en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, del Instituto Politécnico Nacional (ENCB-IPN), donde defendió la tesis intitulada "Aislamiento y cuantificación de *Azospirillum* en algunas gramíneas de la Costa Grande de Guerrero", bajo la dirección de la Dra. María Valdés Ramírez. Posteriormente, el 25 de agosto de 1995 obtuvo su Doctorado en Investigación Biomédica Básica, en la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), bajo la dirección de la Dra. Esperanza Martínez Romero, con la tesis "Diversidad y estructura genética de *Acetobacter diazotrophicus*". Debido a su destacada productividad científica, fue distinguido como miembro del Sistema Nacional de Investigadores Nivel III.

Cargos Desempeñados

El Dr. Caballero-Mellado se desempeñó de 1976 a 1980 como Docente y Jefe de Laboratorio de Microbiología, de la Facultad de Ciencias Químico-Biológicas, de la Universidad Autónoma de Guerrero (Caballero-Mellado, 2010b). Posteriormente, se incorporó a la Universidad Autónoma de Puebla y en 1980 participó como miembro fundador del Departamento de Investigaciones Biomédicas (DIB), del Instituto de Ciencias de la Universidad Autónoma de Puebla, que en 1984 pasó a ser el Departamento de Investigaciones Microbiológicas (DIM), y a partir de 1991, Centro de Investigaciones en Ciencias Microbiológicas (CICM). En 1980, fundó el Laboratorio de Microbiología de Suelos del CICM de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP). De 1984-1986 fungió como coordinador del DIM. En 1986, junto con integrantes del CICM, fundó el Posgrado en

Microbiología, con tres orientaciones: Microbiología Médica, Bioquímica y Genética Microbiana y Microbiología de Suelos. En 1995, se fundó el Laboratorio de Microbiología de Suelos (Ecología Microbiana y Aplicaciones Agrícolas), del Centro de Ciencias Genómicas (Antes Centro de Investigación en la Fijación Biológica de Nitrógeno) donde el Dr. Caballero-Mellado se incorporó como parte de la planta de investigadores.

Contribución Científica

Su contribución científica se publicó en diversas revistas de alto impacto a nivel mundial (Cuadro 1). Su investigación se desarrolló en torno a varias especies bacterianas (Cuadro 2).

Azospirillum brasilense y *Azospirillum lipoferum*

Fue en la revista Turrialba, en el año de 1983, en la que apareció su primera contribución científica la cual consistió en determinar la incidencia de bacterias del género *Azospirillum* en gramíneas del trópico subhúmedo cálido de México. Inició con ello una Colección Microbiana del género *Azospirillum*. Como resultado del muestreo realizado en la Costa Grande del Estado de Guerrero, México aisló *A. brasilense* y *A. lipoferum* en la raíz y la rizósfera de *Zea mays*, *Panicum máximum*, *Hypparrhenia rufa* y *Cynodon dactylon* (Caballero y Valdés, 1983). La Colección Microbiana se enriqueció con aislamientos del estado de Veracruz, México, donde evaluó también la respuesta a la inoculación de maíz con *A. brasilense*. Seleccionó bacterias con base en su potencial para la fijación de nitrógeno, producción de sustancias reguladoras del crecimiento vegetal y la estimulación del crecimiento del cultivo de maíz en invernadero y campo (Paredes-Cardona *et al.*, 1988).

El municipio de Castillo de Teayo, Veracruz, México fue el sitio de sus primeros experimentos en campo. No conforme con demostrar los efectos benéficos de las bacterias en las plantas de maíz, decide realizar investigaciones para conocer la presencia de *Azospirillum* en otros cultivos. Así, dirige su atención a la búsqueda de bacterias benéficas en cactáceas (Mascarúa *et al.*, 1988). Sin embargo, debido a que la presencia de *Azospirillum* en el suelo debía estar relacionada con otros organismos, se involucra en

Cuadro 1. Revistas científicas que publicaron las investigaciones del Dr. José de Jesús Caballero-Mellado.

Revista Científica	Número
Applied and Environmental Microbiology	60, 61, 63, 67, 71, 72, 73, 74, 75, 76
Archive of Microbiology	174
Australian Journal of Plant Physiology	28
Canadian Journal of Microbiology	48
Critical Review Plant Sciences.	15
Environmental Microbiology	9
FEMS Microbiology Ecology	54
FEMS Microbiology Letters	29, 178, 296
International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology	51, 54, 56, 59
Journal of Applied Microbiology	109
Journal of Phytopathology	158
Letters in Applied Microbiology	48
Microbial Ecology	39, 46
Microbiology	154
Microbios	64, 69
Plant and Soil	55, 91, 145, 257
Revista Latinoamericana de Microbiología	30, 48
Soil Biology and Biochemistry.	21
Symbiosis	13, 26
Systematic and Applied Microbiology	21, 28, 33
Turrialba	33

el estudio de características distintivas del género, como la actividad β -lactamasa, en bacterias resistentes a los antibióticos β -lactámicos (López-Reyes *et al.*, 1989), la detección de la producción de bacteriocinas y sustancias con actividad de sideróforos en *Azospirillum* (Tapia-Hernández *et al.*, 1990). Diversifica sus experimentos al inocular semillas de trigo con varias cepas de *Azospirillum*, las cuales causaron incrementos significativos sobre el rendimiento de grano desde 23 a 63% y de 29 a 43% en los años 1986 y 1987, respectivamente. Estos incrementos dependieron de las características distintivas en las fuentes de aislamiento, fijación de nitrógeno y producción de sustancias reguladoras del crecimiento vegetal de las bacterias utilizadas (Caballero-Mellado *et al.*, 1992). Posteriormente, se interesa en conocer las características genéticas de las bacterias de colección e inicia los trabajos de detección de plásmidos en *Azospirillum brasilense* (Vázquez-Cruz *et al.*, 1992).

Al final de los años 80s, realizó la evaluación de la inoculación de maíz con *Azospirillum brasilense* en experimentos de campo, en la región tropical del estado

de Veracruz, México y con trigo en San José Teacalco, una región templada del estado de Tlaxcala, México, los resultados obtenidos indicaban el incremento en rendimiento y contenido de nitrógeno total de semilla de 13 a 32% y de 30 a 55%, respectivamente, en comparación con los tratamientos sin utilización de la bacteria. El trabajo de ocho años de inoculación extensiva en el cultivo de maíz, en varias comunidades de diferentes estados de la República Mexicana como Tlaxcala, Puebla, Morelos y Guerrero, demostró el incremento en rendimientos (5.8, 5.5, 4.0 y 4.0 toneladas por hectárea, respectivamente) con un ahorro del 50% de fertilizante químico nitrogenado (Mascarúa *et al.*, 1994).

Sin dejar de incursionar en investigaciones respecto a las características genéticas de *Azospirillum*, detecta la presencia de cromosomas múltiples en *A. brasilense*, haciendo énfasis en los replicones de tamaño mayor a 1,500 kb (Caballero-Mellado *et al.*, 1999). Colaboró en las modificaciones genéticas de *A. brasilense* para la biosíntesis de trehalosa. Al inocular dichos mutantes en maíz, se demostró que el 85% de las plantas inoculadas

Cuadro 2. Especies bacterianas estudiadas por el Dr. José de Jesús Caballero Mellado.

Bacteria	Referencias
<i>Acetobacter</i>	Caballero <i>et al.</i> , 1995; Caballero-Mellado y Martínez-Romero, 1994; Fuentes <i>et al.</i> , 1993;
<i>diazotrophicus</i> [†]	Fuentes <i>et al.</i> , 1999; Jiménez-Salgado <i>et al.</i> , 1997; Muthukumarasamy <i>et al.</i> , 2005;
<i>peroxydans</i> [‡]	Sievers <i>et al.</i> , 1998;
	Tapia-Hernández <i>et al.</i> , 2000
<i>Azospirillum</i>	Caballero y Valdés, 1983; Caballero-Mellado, 1999; Caballero-Mellado <i>et al.</i> , 1992; Couillerot
<i>brasileense</i>	<i>et al.</i> , 2010; Dobbelaere <i>et al.</i> , 2001; López-Reyes <i>et al.</i> , 1989; Mascarúa <i>et al.</i> , 1994;
<i>lipoferum</i>	Mascarúa-Esparza <i>et al.</i> , 1988; Paredes-Cardona <i>et al.</i> , 1988; Rodríguez-Salazar <i>et al.</i> , 2009;
	Tapia-Hernández <i>et al.</i> , 1990; Vázquez-Cruz <i>et al.</i> , 1992
<i>Burkholderia</i>	Caballero-Mellado <i>et al.</i> , 2004; Caballero-Mellado <i>et al.</i> , 2007; Estrada <i>et al.</i> , 2002; Estrada-de
<i>cepacia</i>	los Santos <i>et al.</i> , 2001; Goris <i>et al.</i> , 2004; Menard <i>et al.</i> , 2007; Onofre-Lemus <i>et al.</i> , 2009; Perin
<i>kururiensis</i>	<i>et al.</i> , 2006; Reis <i>et al.</i> , 2004; Suárez-Moreno <i>et al.</i> , 2008; Martínez-Aguilar <i>et al.</i> , 2008; Talbi
<i>silvatlantica</i> [‡]	<i>et al.</i> , 2010
<i>tropica</i> [‡]	
<i>unamae</i> [‡]	
<i>vietnamiensis</i>	
<i>xenovorans</i>	
<i>phymatum</i>	
<i>Enterobacter cloacae</i>	Martínez <i>et al.</i> , 2003
<i>Frankia</i>	Valdés <i>et al.</i> , 2005
<i>Gluconacetobacter</i>	Fuentes <i>et al.</i> , 2001; Hernández <i>et al.</i> , 2000; Menendez <i>et al.</i> , 2009; Muñoz-Rojas y Caballero-
<i>azotocaptans</i> [‡]	Mellado 2003; Muñoz-Rojas <i>et al.</i> , 2005
<i>diazotrophicus</i>	
<i>johanna</i> [‡]	
<i>Klebsiella</i> spp.	Martínez <i>et al.</i> , 2003
<i>Pantoea citrea</i>	Marín-Cevada <i>et al.</i> , 2006,
<i>Pseudomonas</i>	Couillerot <i>et al.</i> , 2009; Escalante <i>et al.</i> , 2009; Suárez-Moreno <i>et al.</i> , 2008
<i>aeruginosa</i>	
<i>putida</i>	
<i>fluorescens</i>	
<i>cuatrocieneegasensis</i> [‡]	
<i>Rhizobium</i>	Caballero-Mellado y Martínez-Romero, 1999; Herrera-Cervera <i>et al.</i> , 1999; Martínez <i>et al.</i> , 2003
<i>etli</i>	
<i>gallicum</i>	
<i>giardinii</i>	
<i>leguminosarum</i>	
<i>Sinorhizobium fredii</i>	Herrera-Cervera <i>et al.</i> , 1999
<i>Tatumella ptyseos</i>	Marín-Cevada <i>et al.</i> , 2010,

[†] Especie reclasificada como *G. diazotrophicus*. [‡] Especies descritas por el Dr. Jesús Caballero Mellado.

sobrevivieron al estrés hídrico e incrementaron 73% su biomasa (Rodríguez-Salazar *et al.*, 2009). El impacto sobresaliente de sus investigaciones le permitió relacionarse con líderes mundiales en el estudio de *Azospirillum*, que compartieron el éxito de la inoculación en Bélgica, Uruguay, Israel y México. En el último caso, destacan los datos de incremento en la producción

nacional de maíz en los estados de Campeche, Hidalgo, Oaxaca, Quintana Roo, Michoacán, Puebla y Tabasco (Dobbelaere *et al.*, 2001). Una de sus últimas investigaciones con *Azospirillum*, fue la evaluación de la colonización efectiva del sistema radical y la verificación de la fitoestimulación exitosa empleando la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) en tiempo

real, para entender el efecto de las condiciones ambientales en la colonización y la estimulación de la raíz (Coullierot *et al.*, 2010).

***Acetobacter diazotrophicus* (*Gluconacetobacter diazotrophicus*)**

En los años 90s inicia su interés por estudiar a los microorganismos asociados con otros cultivos diferentes al maíz. Así, realiza la primera descripción de *Acetobacter diazotrophicus* en el cultivo de caña de azúcar (*Saccharum officinarum*). En este estudio, relacionó la frecuencia del aislamiento bacteriano con la dosis de fertilización química nitrogenada, poniendo de manifiesto la capacidad de la bacteria para sintetizar sustancias auxínicas (Fuentes-Ramírez *et al.*, 1993). Por ser la caña de azúcar un cultivo de propagación vegetativa, se interesó en la diversidad de las bacterias acéticas de la especie *A. diazotrophicus*, encontró que en la caña de azúcar existe una limitada diversidad genética de dicha bacteria debido a la homogeneidad de su cromosoma (Caballero-Mellado y Martínez-Romero, 1994). También, reportó la relación genética entre el aislamiento de *A. diazotrophicus*, en plantas ricas en sacarosa, e insectos, y mostró evidencias de un nuevo grupo genéticamente distante (Caballero-Mellado *et al.*, 1995). Posteriormente, reportó que la presencia de *A. diazotrophicus* en la rizósfera y tejido interno de plantas de café (*Coffea arabica* L.) estaba relacionada con el pH del suelo (Jiménez-Salgado *et al.*, 1997). Incursionó en el uso de métodos moleculares basados en la secuenciación del gen 16S rRNA de *A. diazotrophicus* y *Herbaspirillum seropedicae* aisladas de la caña de azúcar y concluyó que *H. seropedicae* y *Oxalobacter formigenes* forman un linaje separado de la subclase-beta de las Proteobacterias (Sievers *et al.*, 1998). Reportó que altas dosis de fertilización nitrogenada en campo afectan la presencia natural de la población endófito de *A. diazotrophicus*. En experimentos de colonización de plantas de caña de azúcar, con bacterias marcadas con β -glucuronidasa, bajo diferentes dosis de fertilización nitrogenada, observó una severa disminución de la colonización de la bacteria en plantas sometidas a altas dosis de fertilización. Igualmente, reportó la presencia de *A. diazotrophicus* en células corticales y dentro de los vasos del xilema (Fuentes-Ramírez *et al.*, 1999). En el año 2000, publicó

el primer reporte de la presencia de *A. diazotrophicus* en el interior de la piña y en el suelo de la rizósfera de esta planta. Enfatizó que *A. diazotrophicus* posee una baja diversidad genética en los aislamientos cuando se usaron altas dosis de fertilización química nitrogenada (Tapia-Hernández *et al.*, 2000). Participó en el estudio de las propiedades bioquímicas y genéticas de la enzima levansacarasa, en el que sugirió que la glucosa liberada del metabolismo de la sacarosa, es la principal fuente de energía usada para el crecimiento de *Gluconacetobacter diazotrophicus* (antes *A. diazotrophicus*) (Hernández *et al.*, 2000). Además describe dos especies nuevas en plantas de café, que pertenecen a las Gluconacetobacterias, a las cuales denominó: *G. johannae* (En honor a la Dra. Johanna Döbereiner) y *G. azotocaptans* (Fuentes-Ramírez *et al.*, 2001). Al estudiar la colonización de la caña de azúcar por *G. diazotrophicus*, bajo diferentes dosis de fertilización, reportó la persistencia de algunas bacterias en el cultivo de caña y sugirió el efecto benéfico en las plantas relacionado con la edad, fertilización química y variedad de la planta (Muñoz-Rojas y Caballero-Mellado 2003). La actividad antagónica de *G. diazotrophicus* la observó en dos de 13 electroferotipos probados contra otras especies de *Gluconacetobacter*, debido a que las sustancias responsables del antagonismo estaban relacionadas con moléculas parecidas a las bacteriocinas, representando esto una ventaja para la colonización de la planta (Muñoz-Rojas *et al.*, 2005). Colaboró en el estudio de bacterias fijadoras de nitrógeno productoras de ácido acético, que fueron aisladas del cultivo de arroz en Tamilnadu, India. Muchos de esos aislamientos fueron identificados como *G. diazotrophicus* con base en sus características fenotípicas y ensayos de PCR. Sin embargo, el resto de los aislamientos fueron identificados como *Acetobacter peroxydans* y se reportó por primera vez la capacidad de fijar nitrógeno de dicha bacteria (Muthukumarasamy *et al.*, 2005). Otra colaboración con investigadores interesados en *G. diazotrophicus*, fue referente a la utilización de sacarosa por la bacteria, en dicho estudio se mostró que el gene *lsdA* expresa constitutivamente la levansacarasa (*LsdA*), que junto con el gene exolevanasa (*lsdB*) forman un operón, y la transcripción del *lsdB* es inducida durante el crecimiento con bajas concentraciones de fructosa y reprimida por glucosa (Menendez *et al.*, 2009).

***Burkholderia* ssp.**

El Dr. Caballero-Mellado, reportó la presencia de especies de *Burkholderia* fijadoras de nitrógeno asociadas a los cultivos de maíz, teocintle y café en regiones distantes en México. Demostró que *B. vietnamiensis* está ampliamente distribuida y que *B. kururiensis* fija nitrógeno, característica que se desconocían (Estrada-de los Santos *et al.*, 2001, Estrada-de los Santos *et al.*, 2002). Los aislamientos del género *Burkholderia* de la rizósfera, rizoplano y tejidos internos del maíz, caña de azúcar y café, ricos en individuos fijadores de nitrógeno, generaron la creación de una nueva colección bacteriana de gran interés. Los estudios morfológicos, fisiológicos y bioquímicos, así como los perfiles electroforéticos de enzimas metabólicas, patrones de proteínas totales y análisis de secuencias del gene 16S rDNA, de bacterias aisladas de maíz cultivado en climas de semicálido subhúmedo a cálido húmedo, en suelos con pH de 4.5 a 7.1, indicaron que pertenecían a la especie *Burkholderia unamae* (Caballero-Mellado *et al.*, 2004). Propuso, en colaboración con otros investigadores, otra nueva especie de *Burkholderia*, enfatizando las características que la hacían diferente a las especies fijadoras y no fijadoras de nitrógeno descritas anteriormente, a la cual denominaron *B. tropica* (Reis *et al.*, 2004). El Dr. Caballero-Mellado participó en un estudio polifásico para clarificar la posición taxonómica de tres bacterias clasificadas como *Burkholderia*: la cepa LB400^T, una de cultivo de sangre y otra de la rizósfera de café. Mediante experimentos de hibridación de DNA-DNA, propusieron la existencia de una nueva especie, a la que se le denominó *Burkholderia xenovorans* sp. nov., que se diferencia de otras especies de *Burkholderia* por su metabolismo en la L-arabinosa (Goris *et al.*, 2004). Determinó el estatus taxonómico de los aislamientos previos y de 21 nuevas cepas fijadoras de nitrógeno procedentes de variedades de caña de azúcar de diferentes regiones geográficas de Brasil. Emplearon técnicas como la hibridación DNA-DNA, secuencia de gene 16S ribosomal, perfil de ácidos grasos, perfil de proteínas y enzimas multilocus, así como la caracterización morfológica, fisiológica y bioquímica. Confirmaron que los aislamientos pertenecían a una nueva especie dentro del género *Burkholderia*, a la cual nombraron *Burkholderia silvatlantica* sp. nov. (Perin *et al.*, 2006). Al analizar la presencia de especies bacterianas fijadoras

de nitrógeno en los cultivos de caña de azúcar y maíz de diferentes regiones de México y Brasil, de un total de 900 aislamientos, solo 111 presentaron actividad reductora de acetileno, lo cual fue confirmado con la presencia de los genes *nifH*. A través del análisis filogenético, empleando un nuevo par de iniciadores específicos para el gene 16S rRNA, de especies diazotróficas y no diazotróficas de *Burkholderia*, encontraron que los aislamientos correspondieron efectivamente al género *Burkholderia*. Indicaron que *B. unamae*, se encuentra predominantemente asociada a la caña de azúcar y *B. tropica* a maíz, en este trabajo se dejó de manifiesto la probabilidad de una nueva especie de *Burkholderia* asociada a la rizósfera y al interior de la caña de azúcar y maíz cultivados en Brasil (Perin *et al.*, 2006). El Dr. Caballero-Mellado junto con Menard y colaboradores, demostraron que 83 y 100 % de las cepas de *B. vietnamiensis*, aisladas de pacientes con fibrosis quística y del ambiente, respectivamente, expresaron el complejo de la enzima dinitrogenasa, esencial para la fijación de nitrógeno. Entre las cepas deficientes, dos crecieron con cloruro de amonio, lo que sugirió que éstas tenían un defecto en la fijación de nitrógeno y cuatro crecieron solo cuando se adicionaban aminoácidos al medio, por lo que fueron consideradas como mutantes auxotróficas (Menard *et al.*, 2007). Detectó que nuevas especies de *Burkholderia* fijadoras de nitrógeno, asociadas a la rizósfera y el rizoplano de tomate, filogenéticamente distintas al complejo *Burkholderia cepacia*, pueden ser utilizadas para aplicaciones agrobiotecnológicas. Algunas especies de *Burkholderia*, como *B. unamae*, *B. xenovorans*, *B. tropica* y otras dos especies desconocidas, una de ellas estrechamente relacionada a *B. kururiensis*, estuvieron involucradas en procesos de biorremediación a través de la degradación de compuestos aromáticos, promoción del crecimiento de las plantas mediante la solubilización de fosfatos y control biológico *in vitro* por la producción de sideróforos (Caballero-Mellado *et al.*, 2007). En ensayos de electroforesis en gel de campos pulsados e hibridación del gene 16S rRNA se demostró la presencia de nuevas especies de *Burkholderia* con estructura genómica multicromosomal y grande, que de acuerdo al análisis de secuencias del gene *nifH* resultó ser un grupo muy estrecho de especies distintas a otros diazotrofos (Martínez-Aguilar *et al.*, 2008). El Dr. Caballero-Mellado, participó en la determinación del sistema N-acylhomoserina lactona (AHL)

quórum-sensing (QS) y su importancia en la fijación de nitrógeno y otros aspectos fenotípicos en *Burkholderia kururiensis*. Concluyeron que todas las cepas poseen un sistema altamente conservado denominado BraI/R, relacionado con sistemas LasI/R y PpuI/R AHL QS de *Pseudomonas aeruginosa* y *Pseudomonas putida*, respectivamente (Suárez-Moreno *et al.*, 2008). También, investigó la presencia de actividad ACC (1-aminociclopropano-1-carboxilato) desaminasa y del gene *acdS* en 45 cepas, de las cuales 20 correspondieron a especies de *Burkholderia*. Demostró la existencia de actividad ACC desaminasa a intervalos de 2-15 moles de ketobutirato h⁻¹ mg⁻¹, característica ampliamente distribuida en este género, lo que sugirió que estas especies podrían ser capaces de modular los niveles de etileno e incrementar el crecimiento de la planta (Onofre-Lemus *et al.*, 2009). El Dr. Caballero-Mellado participó en la descripción de diferentes cepas de *Burkholderia phymatum*, que formaron nódulos en frijol y otras leguminosas, dichas bacterias son reductoras de acetileno cuando son cultivadas fuera de la planta (Talbi *et al.*, 2010).

Otras Bacterias

Con el uso de electroforesis de enzimas multilocus, detectó que la diversidad genética de *Rhizobium* disminuía debido a la aplicación de fertilización química nitrogenada (Caballero-Mellado and Martínez-Romero, 1999). Por otro lado, en el análisis de 39 aislamientos de *Rhizobium* en suelos de España, determinaron 11 diferentes electroferotipos dentro de tres grupos genéticos, con cinco alelos del gen 16S rRNA en poblaciones de *Rhizobium etli*, *R. gallicum*, *R. giardinii*, *R. leguminosarum* y *Sinorhizobium fredii* (Herrera-Cervera *et al.*, 1999). Colaboró en el estudio de las poblaciones bacterianas fijadoras de nitrógeno asociadas al cultivo de plátano, encontrando la mayor población en la región rizosférica de la planta. Las enterobacterias identificadas fueron *E. cloacae* mediante caracterización fenotípica y genotípica, así como bacterias endófitas del género *Klebsiella* y *Rhizobium* (Martínez *et al.*, 2003). Participó en el estudio de un grupo novedoso de actinomicetos no simbióticos fijadores de nitrógeno, aislados de la superficie estéril de la raíz de *Casuarina equisetifolia* en México. A través del uso de la técnica de restricción de rRNA confirmó que los actinomicetos eran distintos de *Frankia* y que las dos

cepas examinadas a detalle se agrupan con las familias *Thermomonosporaceae* y *Micromonosporaceae* las cuales no habían sido descritas como diazotrofas (Valdés *et al.*, 2005). Contribuye en el primer reporte de pink disease en piña cultivada en México (Marín-Cevada, 2006). Posteriormente, mediante características fenotípicas y genotípicas participa en la demostración de que *Tatumella ptyseos* es el agente causal de la enfermedad (Marín-Cevada *et al.*, 2010). Colaboró en el estudio de diferentes cepas de *Pseudomonas fluorescens* que mostraron potencial para el control biológico de fitopatógenos de la raíz (Couillerot *et al.*, 2009). Contribuyó en el estudio taxonómico de aislamientos de *Pseudomonas* provenientes de la Laguna de Cuatro Ciénegas, Coahuila, México y con base a sus características fisiológicas, bioquímicas y la aproximación taxonómica polifásica, se identificaron nueve cepas como *Pseudomonas cuatrociénegasensis* sp. nov. (Escalante *et al.*, 2009).

Vinculación con la Sociedad

En 1986, el Dr. Jesús Caballero promovió la construcción de una Planta Piloto Regional elaboradora de inoculantes bacterianos (Biofertilizantes) en el ejido de “La Guadalupe”, Municipio de Castillo de Teayo, Veracruz, México beneficiando a campesinos de 20 ejidos de la región y del ejido de San José Teacalco, Tlaxcala. De esta forma, difundió la tecnología desarrollada por el Grupo de Microbiología de Suelos de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP). Posteriormente, firmó un convenio de dotación de biofertilizantes a San Agustín Tlaxco, Puebla, para la siembra de 100 ha de maíz en los ciclos agrícolas 1991-1992, según consta en el Informe del Cuerpo Académico de Microbiología de Suelos-BUAP en 1999 ante el Comité Interinstitucional de Evaluación de la Educación Superior (CIEES). Difundió los resultados de aplicación de *Azospirillum* en diferentes regiones agronómicas de México y demostró que la inoculación de maíz, trigo y sorgo incrementaron los rendimientos de 20 a 70% en promedio (Dobbelaere *et al.*, 2001). Más tarde, en el año 2000, firma convenio de colaboración entre el Centro de Investigación sobre Fijación de Nitrógeno, actualmente Centro de Ciencias Genómicas (CCG), de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y el Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas, Forestales y Pecuarias (INIFAP) de la Secretaría de

Agricultura, a través del Programa Alianza para el Campo, para dotar de biofertilizantes a 450 000 ha de maíz y 150 000 ha de sorgo. En la actualidad, el biofertilizante se encuentra disponible comercialmente para diversos cultivos, destacando el maíz, a través de un licenciamiento otorgado por la UNAM a una empresa privada ubicada en Cuautla, Morelos (<http://www.cifn.unam.mx/EcologicalGenomics/CaballeroJ>). El grupo de investigadores del Cuerpo Académico de Microbiología de Suelos de la BUAP actualmente da seguimiento al desarrollo y aplicación de inoculantes a través de convenios con productores, organizaciones campesinas y sector gubernamental para la dotación a diferentes sectores de la sociedad en la República Mexicana.

Formación de Recursos Humanos

Es difícil mencionar a todos y cada uno de los estudiantes e investigadores que acudieron a sus asesorías y conocieron de sus experimentos de laboratorio, invernadero y campo. El Dr. Caballero-Mellado participó en la formación de recursos humanos de diversas Instituciones de Educación como: la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla; el Instituto Tecnológico de Zacatepec, Morelos; la Facultad de Ciencias y Centro de Ciencias Genómicas de la Universidad Nacional Autónoma de México y la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional. En la actualidad, sus discípulos se encuentran laborando en distintos sectores: 9 en el Centro de Investigaciones en Ciencias Microbiológicas BUAP, 1 del Departamento de Investigaciones en Ciencias Agrícolas BUAP, 1 en nivel bachillerato BUAP y 2 en el Instituto Politécnico Nacional. Dirigió alrededor de 30 trabajos de tesis, asociados a igual número de proyectos financiados de investigación.

Reconocimientos y Distinciones

El Dr. Caballero Mellado fue reconocido en la República Mexicana y en diferentes países de los cinco continentes por su labor científica y académica. Fue objeto de varios reconocimientos entre los que destacan: La Cedula Real de la Ciudad de Puebla y el Escudo de Armas con la medalla de reconocimiento a la actividad Científica otorgada por el H. Ayuntamiento del Municipio de Puebla, Puebla, México, en Febrero de 1990. En 1995, recibe

Mención Honorífica y en 1997 la medalla “Gabino Barreda”, ambas por la UNAM, como reconocimiento a sus estudios doctorales por obtener el más alto promedio. Más tarde, el 8 de agosto de 2008, recibe la medalla “Emiliano Zapata” que otorga el Gobierno del Estado de Morelos, México, por sus publicaciones e investigaciones en el área agropecuaria (Caballero-Mellado, 2010a). Posteriormente, el 23 de Octubre de 2008, le es otorgado el Premio AgroBIO México en la categoría de Investigación en Biotecnología Agrícola (<http://agrobiomexico.org.mx/uploaded/documento25.pdf>). Entre las diferentes distinciones nacionales recibidas, conviene mencionar que fue integrante de la Comisión Dictaminadora del Área de Biotecnología y Ciencias Agropecuarias en el Fondo Sectorial de Investigación Científica Básica SEP-CONACYT. También, participó en la subcomisión Tecnológica del Sistema Nacional de Investigadores y fue integrante del Comité Científico del Premio AgroBIObio 2009. Fue delegado de México ante la Red de Fertilizantes Biológicos para la Agricultura y el Medio Ambiente (Red BIOFAG), del Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED) y Delegado de México ante la BIOFAG de 2008 a 2010 (Romero-Camarena, 2010). Su membresía en el Sistema Nacional de Investigadores tuvo sus inicios en 1995, y en el nivel III, con vigencia hasta 2014 (Caballero-Mellado, 2010b).

Posterior a su fallecimiento, ha recibido reconocimientos en el ámbito local, nacional e internacional. La Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo instituyó en el año 2012 el “Premio al Mérito en Biología del Suelo Dr. Jesús Caballero Mellado”. Dicho premio es otorgado anualmente a investigadores con trayectoria científica sobresaliente en el área de Microbiología de Suelos. Por sus contribuciones en el estudio de la Ciencia del Suelo, a la fecha se ha premiado a dos científicos destacados. La primera en recibirlo fue la Dra. María Valdés Ramírez y posteriormente el Dr. Yoav Bashan. En el año 2013, el Laboratorio de Investigación que él fundó en la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, fue nombrado “Laboratorio de Microbiología de Suelos Dr. Jesús Caballero Mellado”. Recientemente, una nueva especie del género *Burkholderia*, fue nombrada *B. caballeronis*, en honor a su trayectoria científica y contribución significativa al conocimiento de las especies de *Burkholderia* asociadas a plantas (Martínez-Aguilar *et al.*, 2013).



Dr. José de Jesús Caballero Mellado
(Foto del archivo de la Familia Caballero Abarca)

Dedicatoria

Esta semblanza fue preparada por el Cuerpo Académico del Laboratorio de Microbiología de Suelos de la BUAP y por el Dr. David Espinosa-Victoria del Colegio de Postgraduados, como un homenaje postumo *In memoriam* al Dr. José de Jesús Caballero-Mellado. En su momento, para los miembros del Cuerpo Académico de Microbiología de Suelos de la BUAP, el Dr. Caballero-Mellado fungió como: Maestro de Microbiología de Suelos, Director de tesis en la Licenciatura Químico Farmacobiólogo y Maestría en Microbiología de la BUAP, Jefe y compañero de trabajo en el Laboratorio de Microbiología de Suelos de la BUAP, guía académico en investigaciones realizadas en colaboración interinstitucional BUAP-UNAM, amigo entrañable siempre dispuesto a compartir sus enseñanzas y ejemplo a seguir en la vida académica. Su mayor enseñanza fue instruir con el ejemplo, ya que siempre señaló que la perseverancia deja resultados, la honestidad satisfacción, y la perfección de la tarea el más puro deleite de cumplir. El Dr. Caballero-Mellado es maestro aún después del tiempo y el espacio. Los que tuvimos el privilegio de convivir con su persona, de recibir sus enseñanzas y de conocer el esfuerzo de su trabajo, no sólo lo admiramos, sino que mantenemos el compromiso de recordar su legado mediante el cumplimiento de las enseñanzas recibidas.

LITERATURA CITADA

- Caballero-Mellado J. 2010a. Producción industrial de biofertilizantes. Seminario: Los biofertilizantes y su importancia en la agricultura y el medio ambiente. UNAM, SAGARPA, COFUPRO y CID. México, D. F.
- Caballero-Mellado J. 2010b. Jesús Caballero-Mellado. Perfiles de Miembros. Academia de Ciencias de Morelos A. C. Cuernavaca, Morelos.
- Caballero-Mellado, J. and M. Valdés. 1983. Incidencia de *Azospirillum* en algunas gramíneas del trópico subhúmedo cálido de México. Turrialba. 33: 83-88.
- Caballero-Mellado, J. and E. Martínez-Romero. 1994. Limited genetic diversity in the endophytic sugarcane bacterium *Acetobacter diazotrophicus*. Appl. Environ. Microbiol. 60: 1532-1537
- Caballero-Mellado, J. and E. Martínez-Romero. 1999. Soil fertilization limits the genetic diversity of *Rhizobium* in bean nodules. Symbiosis 26: 111-121.
- Caballero-Mellado, J., L. E. Fuentes-Ramírez, V. M. Reis, and E. Martínez-Romero. 1995. Genetic structure of *Acetobacter diazotrophicus* populations and identification of a new genetically distant group. Appl. Environ. Microbiol. 61: 3008-3013.
- Caballero-Mellado, J., L. López-Reyes, and R. Bustillos-Cristales. 1999. Presence of 16S rRNA genes in multiple replicons in *Azospirillum brasilense*. FEMS Microbiol. Lett. 178: 283-288.
- Caballero-Mellado, J., M. G. Carcaño-Montiel, and M. A. Mascarúa-Esparza. 1992. Field inoculation of wheat (*Triticum aestivum*) with *Azospirillum brasilense* under temperate climate. Symbiosis 13: 243-253.
- Caballero-Mellado, J., L. Martínez-Aguilar, G. Paredes-Valdez, and P. Estrada-de los Santos. 2004. *Burkholderia unamae* sp. nov.,

- an N₂-fixing rhizospheric and endophytic species. *Int. J. System. Evolut. Microbiol.* 54: 1165-1172.
- Caballero-Mellado, J., J. Onofre-Lemus, P. Estrada-de los Santos, and L. Martínez-Aguilar. 2007. The tomato rhizosphere, an environment rich in nitrogen-fixing *Burkholderia* species with capabilities of interest for agriculture and bioremediation. *Appl. Environ. Microbiol.* 73: 5308-5319.
- Couillerot, O., C. Prigent-Combaret, J. Caballero-Mellado, and Y. Moenne-Loccoz. 2009. *Pseudomonas fluorescens* and closely related fluorescent pseudomonads as biocontrol agents of soil-borne phytopathogens. *Lett. Appl. Microbiol.* 48: 505-512.
- Couillerot, O., M. A. Poirier, C. Prigent-Combaret, P. Mavingui, J. Caballero-Mellado, and Y. Moenne-Loccoz. 2010. Assessment of scar markers to design real-time PCR primers for rhizosphere quantification of *Azospirillum brasilense* phytostimulatory inoculants of maize. *J. Appl. Microbiol.* 109: 528-538.
- Dobbelaere, S., A. Croonenborghs, A. Thys, D. Ptacek, J. Vanderleyden, P. Dutto, C. Labandera-Gonzalez, J. Caballero-Mellado, J. F. Aguirre, Y. Kapulnik, S. Brener, S. Burdman, D. Kadouri, S. Sarig, and Y. Okon. 2001. Responses of agronomically important crops to inoculation with *Azospirillum*. *Aust. J. Plant Physiol.* 28: 871-879.
- Escalante, A. E., J. Caballero-Mellado, L. Martínez-Aguilar, A. Rodríguez-Verdugo, A. González-González, J. Toribio-Jiménez, and V. Souza. 2009. *Pseudomonas cuatrocienegasensis* sp. nov., isolated from an evaporating lagoon in the Cuatro Ciénegas valley in Coahuila, México. *Int. J. System. Evolut. Microbiol.* 59: 1416-1420.
- Estrada-de los Santos, P., R. Bustillos-Cristales, and J. Caballero-Mellado. 2001. *Burkholderia*, a genus rich in plant-associated nitrogen fixers with wide environmental and geographic distribution. *Appl. Environ. Microbiol.* 67: 2790-2798.
- Estrada-de los Santos, P., P. Mavingui, B. Cournoyer, F. Fontaine, J. Balandreau, and J. Caballero-Mellado. 2002. A N-2-fixing endophytic *Burkholderia* sp. associated with maize plants cultivated in Mexico. *Can. J. Microbiol.* 48: 285-294.
- Fuentes-Ramírez, L. E., R. Bustillos-Cristales, A. Tapia-Hernández, T. Jiménez-Salgado, E. T. Wang, E. Martínez-Romero, and J. Caballero-Mellado. 2001. Novel nitrogen-fixing acetic acid bacteria, *Gluconacetobacter johannae* sp. nov. and *Gluconacetobacter azotocaptans* sp. nov., associated with coffee plants. *Int. J. System. Evolut. Microbiol.* 51: 1305-1314.
- Fuentes-Ramírez, L. E., J. Caballero-Mellado, J. Sepúlveda, and E. Martínez-Romero. 1999. Colonization of sugarcane by *Acetobacter diazotrophicus* is inhibited by high N-fertilization. *FEMS Microbiol. Lett.* 29: 117-128.
- Fuentes-Ramírez, L. E., T. Jiménez-Salgado, I. R. Abarca-Ocampo, and J. Caballero-Mellado. 1993. *Acetobacter diazotrophicus*, an indoleacetic acid producing bacterium isolated from sugarcane cultivars of Mexico. *Plant Soil* 154: 145-150.
- Goris, J., P. De Vos, J. Caballero-Mellado, J. Park, E. Falsen, J. F. Quensen, J. M. Tiedje, and P. Vandamme. 2004. Classification of the biphenyl- and polychlorinated biphenyl-degrading strain LB400(t) and relatives as *Burkholderia xenovorans* sp. nov. *Int. J. System. Evolut. Microbiol.* 54: 1677-1681.
- Hernández, L., M. Sotolongo, Y. Rosabal, C. Menéndez, R. Ramírez, J. Caballero-Mellado, and J. Arrieta. 2000. Structural levansucrase gene (*LsdA*) constitutes a functional locus conserved in the species *Gluconacetobacter diazotrophicus*. *Arch. Microbiol.* 174: 120-124.
- Herrera-Cervera, J. A., J. Caballero-Mellado, G. Laguerre, H. V. Tichy, N. Requena, N. Amarger, E. Martínez-Romero, J. Olivares, and J. Sanjuan. 1999. At least five rhizobial species nodulate *Phaseolus vulgaris* in a Spanish soil. *FEMS Microbiol. Lett.* 30: 87-97.
- <http://agrobiomexico.org.mx/uploaded/documento25.pdf>
<http://www.cifn.unam.mx/EcologicalGenomics/CaballeroJ>.
- Jiménez-Salgado, T., L. E. Fuentes-Ramírez, A. Tapia-Hernández, M. A. Mascarúa-Esparza, E. Martínez-Romero, and J. Caballero-Mellado. 1997. *Coffea arabica* L., a new host plant for *Acetobacter diazotrophicus*, and isolation of other nitrogen-fixing acetobacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 63: 3676-3683.
- López-Reyes, L., L. Soto-Urzuá, M. A. Mascarúa-Esparza, I. Herrera-Camacho, and J. Caballero-Mellado. 1989. Antibiotic resistance and β -lactamase activity in *Azospirillum*. *Soil Biol. Biochem.* 21: 651-655.
- Marin-Cevada, V., J. Caballero-Mellado, R. Bustillos-Cristales, J. Muñoz-Rojas, M. A. Mascarúa-Esparza, M. Castaneda-Lucio, L. Lopez-Reyes, L. Martínez-Aguilar, and L. E. Fuentes-Ramírez. 2010. *Tatumella physeos*, an unrevealed causative agent of pink disease in pineapple. *J. Phytopathol.* 158: 93-99.
- Marin-Cevada, V., V. H. Vargas, M. Juárez, V. G. López, G. Zagada, S. Hernández, A. Cruz, J. Caballero-Mellado, L. Lopez-Reyes, T. Jiménez-Salgado, M. Carcaño-Montiel, and L. E. Fuentes-Ramírez. 2006. Presence of *Pantoea citrea*, causal agent of pink disease, in pineapple fields in Mexico. *Plant Pathol.* 55: 294-294.
- Martínez, L., J. Caballero-Mellado, J. Orozco, and E. Martínez-Romero. 2003. Diazotrophic bacteria associated with banana (*Musa* spp.). *Plant Soil.* 257: 35-47.
- Martínez-Aguilar, L., R. Díaz-Méndez, J. J. Pena-Cabriaes, P. Estrada-de los Santos, M. F. Dunn, and J. Caballero-Mellado. 2008. Multichromosomal genome structure and confirmation of diazotrophy in novel plant-associated *Burkholderia* species. *Appl. Environ. Microbiol.* 74: 4574-4579.
- Martínez-Aguilar L., C. Salazar-Salazar, R. Díaz-Méndez, J. Caballero-Mellado, A. M. Hirsch, M. S. Vázquez-Murrieta, and P. Estrada De los Santos. 2013. *Burkholderia caballeronis* sp. nov., and nitrogen fixing species isolated from tomato (*Lycopersicon esculentum*) with the ability to effectively nodulate *Phaseolus vulgaris*. *Antonie van Leeuwenhoek* 104: 1063-1071.
- Mascarúa, M. A., J. Caballero y M. Carcaño. 1994. Biofertilización en gramíneas. pp. 41-45. In: E. Olguín, C. Peña, E. Hernández y R. Camacho (eds.). *Tecnologías Ambientales para el Desarrollo Sustentable*. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, México.
- Mascarúa-Esparza, M. A., R. Villa-González, and J. Caballero-Mellado. 1988. Acetylene reduction and indoleacetic acid production by *Azospirillum* isolates from Cactaceae plants. *Plant Soil* 106: 91-95.
- Menard, A., C. Monnez, P. Estrada-de los Santos, C. Segonds, J. Caballero-Mellado, J. J. LiPuma, G. Chabanon, and B. Cournoyer, B. 2007. Selection of nitrogen-fixing deficient *Burkholderia vietnamiensis* strains by cystic fibrosis patients: involvement of *Nif* gene deletions and auxotrophic mutations. *Environ. Microbiol.* 9: 1176-1185.
- Menéndez, C., A. Banguela, J. Caballero-Mellado and L. Hernández. 2009. Transcriptional regulation and signal-peptide-dependent secretion of exolevanase (Isdb) in the endophyte

- Gluconacetobacter diazotrophicus*. Appl. Environ. Microbiol. 75: 1782-1785.
- Muñoz-Rojas, J. and J. Caballero-Mellado. 2003. Population dynamics of *Gluconacetobacter diazotrophicus* in sugarcane cultivars and its effect on plant growth. Microbial Ecol. 46: 454-464.
- Muñoz-Rojas, J., L. E. Fuentes-Ramírez, and J. Caballero-Mellado. 2005. Antagonism among *Gluconacetobacter diazotrophicus* strains in culture media and in endophytic association. FEMS Microbiol. Ecol. 54: 57-66.
- Muthukumarasamy, R., I. Cleenwerck, G. Revathi, M. Vadivelu, D. Janssens, B. Hoste, K. U. Gum, K. D. Park, C. Y. Son, T. Sa, and J. Caballero-Mellado. 2005. Natural association of *Gluconacetobacter diazotrophicus* and diazotrophic *Acetobacter peroxydans* with wetland rice. Syst. Appl. Microbiol. 28: 277-86.
- Onofre-Lemus, J., I. Hernández-Lucas, L. Girard, and J. Caballero-Mellado. 2009. ACC (1-aminocyclopropane-1-carboxylate) deaminase activity, a widespread trait in *Burkholderia species*, and its growth-promoting effect on tomato plants. Appl. Environ. Microbiol. 75: 6581-6590.
- Paredes-Cardona, E., M. Carcaño-Montiel, M. A. Mascarúa-Esparza y J. Caballero-Mellado. 1988. Respuesta del maíz a la inoculación con *Azospirillum brasilense*. Rev. Lat-amer. Microbiol. 30: 351-355.
- Perin, L., L. Martínez-Aguilar, R. Castro-González, P. Estrada-de los Santos, T. Cabellos-Avelar, H. V. Guedes, V. M. Reis, and J. Caballero-Mellado. 2006. Diazotrophic *Burkholderia* species associated with field-grown maize and sugarcane. Appl. Environ. Microbiol. 72: 3103-3110.
- Perin, L., L. Martínez-Aguilar, G. Paredes-Valdez, J. I. Baldani, P. Estrada-de los Santos, V. M. Reis, and J. Caballero-Mellado. 2006. *Burkholderia silvatlantica* sp. nov., a diazotrophic bacterium associated with sugar cane and maize. Int. J. System. Evolut. Microbiol. 56: 931-1937.
- Reis, V. M., P. Estrada-de los Santos, S. Tenorio-Salgado, J. Vogel, M. Stoffels, S. Guyon, P. Mavingui, V. L. D. Baldani, M. Schmid, J. I. Baldani, J. Balandreau, A. Hartmann, and J. Caballero-Mellado. 2004. *Burkholderia tropica* sp. nov., a novel nitrogen-fixing, plant-associated bacterium. Int. J. System. Evolut. Microbiol. 54: 2155-2162.
- Rodríguez-Salazar, J., R. Suárez, J. Caballero-Mellado, and G. Iturriaga. 2009. Trehalose accumulation in *Azospirillum brasilense* improves drought tolerance and biomass in maize plants. FEMS Microbiol. Lett. 296: 52-59.
- Romero, C. D. 2010. Informe de labores 2009-2010. Centro de Ciencias Genómicas. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Sievers, M., H. G. Schlegel, J. Caballero-Mellado, J. Döbereiner, and W. Ludwig. 1998. Phylogenetic identification of two major nitrogen-fixing bacteria associated with sugarcane. System. Appl. Microbiol. 21: 505-508.
- Suarez-Moreno, Z. R., J. Caballero-Mellado and V. Venturi. 2008. The new group of non-pathogenic plant-associated nitrogen-fixing *Burkholderia* spp. shares a conserved quorum-sensing system, which is tightly regulated by the RsaL repressor. Microbiology 154: 2048-2059.
- Talbi, C., M. J. Delgado, L. Girard, J. A. Ramírez-Trujillo, J. Caballero-Mellado and E. J. Bedmar. 2010. *Burkholderia phymatum* strains capable of nodulating *Phaseolus vulgaris* are present in moroccan soils. Appl. Environ. Microbiol. 76: 4587-4591.
- Tapia-Hernández, A., M. R. Bustillos-Cristales, T. Jiménez-Salgado, J. Caballero-Mellado and L. E. Fuentes-Ramírez, 2000. Natural endophytic occurrence of *Acetobacter diazotrophicus* in pineapple plants. Microbial Ecol. 39: 49-55.
- Tapia-Hernández, A., M. A. Mascarúa-Esparza and J. Caballero-Mellado. 1990. Production of bacteriocin and siderophore-like activity by *Azospirillum brasilense*. Microbios 64:73-83.
- Valdés, M., N. O. Pérez, P. Estrada-de los Santos, J. Caballero-Mellado, J. J. Pena-Cabriales, P. Normand and A. M. Hirsch. 2005. Non-*Frankia* actinomycetes isolated from surface-sterilized roots of *Casuarina equisetifolia* fix nitrogen. Appl. Environ. Microbiol. 71: 460-466.
- Vázquez-Cruz, C., A. Tapia-Hernández, M. A. Mascarúa-Esparza, J. Caballero-Mellado and B. E. Baca. 1992. Plasmid profile modification after elimination of bacteriocin activity in *Azospirillum brasilense* strains. Microbios 69: 195-204.