

FITORREMEDIACIÓN ASISTIDA POR MICROORGANISMOS: ENFÁSIS EN BACTERIAS PROMOTORAS DEL CRECIMIENTO DE PLANTAS

MICROORGANISMS AIDED PHYTOREMEDIATION: FOCUS ON PLANT GROWTH-PROMOTING BACTERIA

Perea-Vélez Y.S.¹; Carrillo-González R.¹, González-Chávez M.C.A.^{1*}

¹Colegio de Postgraduados. Campus Montecillo, km. 36.5 Carretera México-Texcoco, Estado de México. 56230.

*Autor de correspondencia: carmeng@colpos.mx

RESUMEN

La fitorremediación ha surgido como una alternativa para el tratamiento *in situ* de suelos contaminados; sin embargo, las interacciones planta-microorganismo-elementos potencialmente tóxicos (EPT) en la rizósfera son un factor crítico. La participación microbiana es importante en la fitorremediación porque favorece el ciclo de nutrientes, aumenta la producción de la biomasa vegetal y disminuye la toxicidad de los EPT para las plantas; todo ello mejora la eficiencia de la fitorremediación. Detectar cepas bacterianas que promueven el establecimiento, crecimiento y productividad de plantas tolerantes a EPT tiene implicaciones importantes en el desarrollo de procesos de fitorremediación más eficientes.

Palabras clave: elementos potencialmente tóxicos, asociación planta-microorganismo, ácido indolacético, sideróforos, ACC desaminasa.

ABSTRACT

Phytoremediation has emerged as an alternative for *in situ* treatment of contaminated soils; however, the interactions of plant-microorganism-potentially toxic elements (PTE) in the rhizosphere are a critical factor. Microbial participation is important in phytoremediation because it favors the nutrient cycle, increases the plant biomass production, decreases the toxicity of PTE for the plants, and therefore improves the efficiency of phytoremediation. The identification of bacterial strains that promote the establishment, growth and productivity of PTE-tolerant plants has important implications in the development of more efficient phytoremediation processes.

Keywords: potentially toxic elements, plant-microorganism association, indole-acetic acid, siderophores, ACC deaminase.

Mecanismos directos

Agroproductividad: Vol. 10, Núm. 4, abril. 2017. pp: 34-40.

Recibido: enero, 2017. Aceptado: marzo, 2017.

INTRODUCCIÓN

El proceso de fitorremediación de sitios contaminados con elementos potencialmente tóxicos (EPT) depende de variables específicas del sitio a restaurar, tales como características del suelo, niveles de contaminación, tipo de vegetación y clima (Barbafieri *et al.*, 2013). Muchas de éstas hacen que el establecimiento de cubiertas vegetales no sea fácil de alcanzar (Puga *et al.*, 2006). Como estrategia para aumentar el establecimiento de plantas se propone utilizar la diversidad microbiana en conjunto con las especies vegetales (Rajkumar *et al.*, 2012). Esta estrategia se llama fitorremediación asistida por microorganismos (Rayu *et al.*, 2012). La asociación de plantas con microorganismos puede mejorar la eficiencia de la fitorremediación debido a que los microorganismos son capaces de alterar la biodisponibilidad de los EPT (Glick, 2010; Kidd *et al.*, 2009). Además, se mejora tanto la tolerancia de las plantas a los EPT como la producción de su biomasa (Denton, 2007; Rajkumar *et al.*, 2012). Asimismo, metabolitos producidos por bacterias, tales como el ácido indolacético (AIA), los sideróforos y algunos ácidos orgánicos, además de enzimas que alteran los niveles de hormonas en las plantas, tienen funciones destacadas en la absorción de nutrientes, el control de organismos patógenos, la elongación celular y regulación de la actividad metabólica de la raíz; además, mejoran los procesos de desintoxicación de EPT en las plantas (González-Chávez, 2005; Rajkumar *et al.*, 2012). Por consiguiente, contar con cepas bacterianas capaces de sintetizar dichos metabolitos abre áreas de oportunidad prometedoras en el campo de la fitorremediación (de-Bashan *et al.*, 2010; Rajkumar *et al.*, 2012). Sin embargo, se requiere de mejor comprensión de la rizósfera, lo cual ayudará a trasladar los resultados obtenidos en experimentos a nivel invernadero, a la complejidad y heterogeneidad del campo y, al mismo tiempo, mejorar la eficiencia y el éxito de la fitorremediación (Compant *et al.*, 2010; Wenzel *et al.*, 2009). El presente trabajo se enfoca en la fitoestabilización asistida por bacterias promotoras del crecimiento de plantas (BPCP) y su objetivo es ofrecer una revisión actualizada sobre la función de las BPCP para mejorar las estrategias de fitoestabilización.

Las bacterias promotoras de crecimiento de plantas

Estas cepas se caracterizan por su capacidad para: 1) colonizar la superficie de la raíz, 2) propagarse y sobrevivir en presencia de los microorganismos nativos del suelo (Bakker *et al.*, 2007; Gamalero *et al.*, 2009), y 3) estimular el crecimiento de la planta (Ahemad y Kibret, 2013). De manera general, las BPCP promueven el crecimiento de las plantas de forma directa (también denominada activa) e indirecta (Nadeem *et al.*, 2014; Sarabia-Ochoa *et al.*, 2010). La promoción activa del crecimiento de la planta ocurre como consecuencia del suministro de nutrientes, tales como nitrógeno, fósforo y fierro (N, P, Fe) que no se encuentran disponibles en el suelo (Gamalero y Glick, 2011; Meldau *et al.*, 2012). Por medio de la fijación biológica de N atmosférico se suministra de N a la planta, mientras que la solubilización de minerales a través de la síntesis de ácidos orgánicos de bajo peso molecular permite la disponibilidad de P (Joseph *et al.*, 2007). Asimismo, la producción de sustancias quelantes, como los sideróforos, los cuales son compuestos de bajo peso molecular con alta constante para complejar

hierro (Miethke y Marabel, 2007), incrementan la disponibilidad de dicho elemento para plantas (Gamalero y Glick, 2011).

Los mecanismos directos incluyen también la producción de reguladores del crecimiento, como auxinas, giberelinas y citoquininas (Ahemad y Kibret, 2013; Joseph *et al.*, 2007), o bien, la alteración de la concentración de etileno en la planta por medio de enzimas como la 1-aminociclopropano-1-carboxilato desaminasa (ACC; Joseph *et al.*, 2007). Por otra parte, los mecanismos indirectos de promoción de crecimiento ocurren cuando las BPCP previenen o reducen los efectos nocivos de los organismos patógenos (Nadeem *et al.*, 2014). Estos incluyen la competencia por espacio o sustrato con otros microorganismos. Por ejemplo, los sideróforos pueden privar de Fe a los organismos fitopatógenos (Compant *et al.*, 2005). Asimismo, mediante la síntesis de compuestos con efecto biocida, como el ácido cianhídrico, amoníaco y antibióticos (Compant *et al.*, 2005; Glick, 2003; Saharan y Nehra, 2011; Weyens *et al.*, 2009). Al asociarse con bacterias, algunas plantas producen enzimas hidrolíticas que causan la lisis de la pared celular, lo que puede funcionar para controlar patógenos fúngicos (Weyens *et al.*, 2009). En adición, algunas BPCP provocan cambios físicos o químicos relacionados con la defensa de las plantas, lo que se le denomina resistencia sistémica inducida (RSI). Ésta suprime enfermedades generadas por una amplia gama de patógenos de plantas (Yang *et al.*, 2009). Algunos autores sugieren que las BPCP se pueden clasificar en función del mecanismo que emplean para promover el crecimiento vegetal. Es

decir, como inoculantes microbianos (mal denominados biofertilizantes) que favorecen la nutrición, fitoestimuladores (síntesis de fitohormonas) o bioplaguicidas (agentes de control biológico; Ahemad y Kibret, 2013;). Sin embargo, en la mayoría de los casos las BPCP presentan más de un modo de promoción de crecimiento (Glick, 2003).

Función de las BPCP en suelos contaminados

Además de los mecanismos directos e indirectos, las BPCP inducen cambios en la biodisponibilidad de EPT, y ocurren a través de reacciones de óxido reducción, modificación del pH del medio y adsorción en la superficie bacteriana (de-Bashan et al., 2012; Glick, 2003; Ma et al., 2011; Rajkumar et al., 2010) (Figura 1). La solubilización de P es un medio para disminuir la concentración de EPT en la solución del suelo. Wu et al. (2006) observaron disminución de la concentración soluble (en agua) de Pb y Zn por el aumento de P disponible en la solución del suelo. Estos elementos pueden reaccionar con P y formar precipitados. La inoculación de *Enterobacter* sp., en suelos enmendados con P aumentó 51% la inmovilización de Pb (extractable con NH_4NO_3), comparado con el tratamiento sin inocular enmendado sólo con P (Park et al., 2010).

Una estrategia que algunas bacterias han desarrollado para reducir el efecto tóxico de EPT es la producción de sideróforos. Estos compuestos pueden formar complejos estables con EPT como Al, Cd, Cu, Ga, In, Pb y Zn (Rajkumar et al., 2010), aumentando su solubilidad, pero reduciendo su toxicidad. Los mecanismos en los cuales los sideróforos bacterianos coadyuvan a que las plantas puedan crecer en los sitios contaminados se observan en el Cuadro 1. Se puede notar una participación conjunta en al menos dos procesos atribuidos a la función de las bacterias. Los sideróforos también han mostrado que incrementan el crecimiento de plantas de calabaza (*Cucurbita* sp), mostaza (*Brassica* spp.) y soya

verde (*Glycine max*). La inoculación de estas plantas con *Pseudomonas* redujo significativamente la absorción por la planta de Cd y Pb (Sinha y Mukherjee, 2008; Tripathi et al., 2005). Diversas investigaciones han documentado que la biosíntesis de sideróforos se estimula con la presencia de EPT (Rajkumar et al., 2009). Por ejemplo, la máxima producción de los mismos en cepas de *Pseudomonas aeruginosa* se observó con 1.75 mM de Cd en el medio de cultivo (Sinha y Mukherjee, 2008). Algunos estudios muestran que 26% del total de los aislados bacterianos de sitios contaminados producen sideróforos (Dell'Amico et al., 2005). Otro mecanismo de reducción de la toxicidad de EPT es la transformación de las formas químicas del contaminante. Por ejemplo, *Rhizobium* sp., y *Pseudomonas putida* redujeron cadmio (Cd) a formas menos tóxicas (Belimov et al., 2005; Abou-Shanab et al., 2006), mientras que *Stenotrophomonas maltophilia* redujo selenio Se(IV) a Se(0), equivalente a una concentración de 82% menor que la original en el medio de cultivo (Di Gregorio et al., 2005). Asimismo, la acumulación de EPT en el tejido bacteriano reduce la concentración de éstos en el medio; por ejemplo, *Rhodococcus* sp. y *Flavobacterium* sp. bioacumularon Cd, Zn, Cu y Co (Belimov et al., 2005; Abou-Shanab et al., 2006).

Obtención de microorganismos para asistir la fitorremediación

Actualmente existen dos enfoques para aplicar BPCP

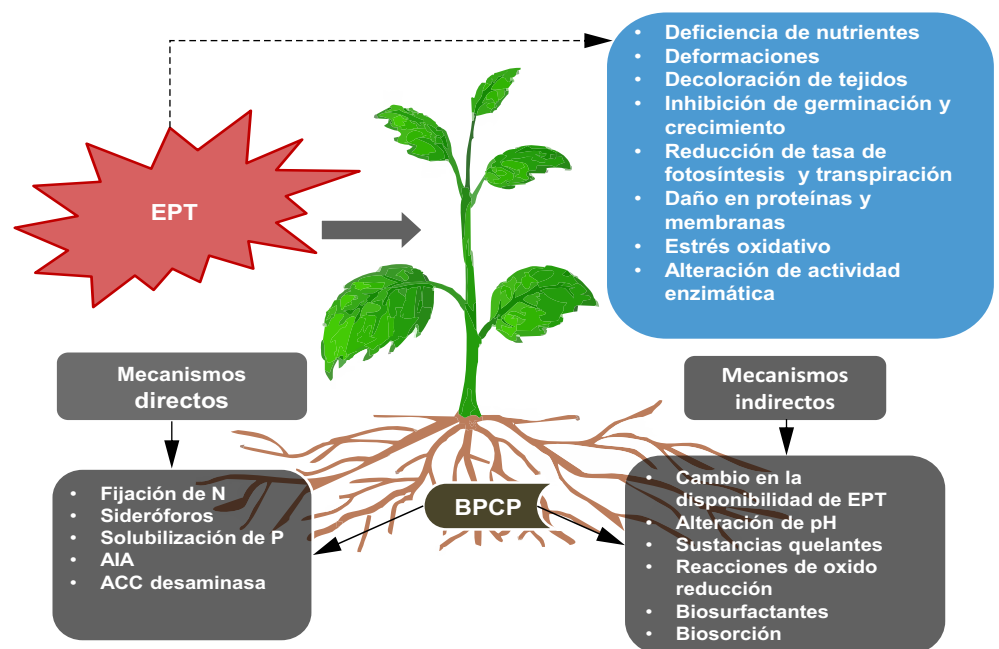


Figura 1. Mecanismos de acción de bacterias promotoras de crecimiento de plantas (BPCP) en suelos contaminados con elementos potencialmente tóxicos.

a la fitorremediación. El primero se basa en aislar cepas nativas de los sitios contaminados y posteriormente utilizarlas como inoculantes. El segundo propone usar cepas de BPCP no nativas que ya tienen uso agrícola (de-Bashan *et al.*, 2012). Se prefiere usar microorganismos nativos del sitio a remediar porque además de presentar atributos como BPCP son organismos adaptados a las condiciones del sitio en comparación con los microorganismos no expuestos a estas condiciones. Los trabajos de Langella *et al.* (2013) y Grandlic *et al.* (2008, 2009) son ejemplos del éxito de este enfoque.

No obstante, el criterio más importante para la selección de microorganismos es la adaptación de éstos

a las condiciones de los suelos contaminados y la resistencia a EPT (Haferbug y Kothe, 2012). Haferbug *et al.* (2009) encontraron que actinobacterias procedentes de suelos no metalíferos, resistieron una amplia gama de EPT, tales como cepas provenientes de zonas mineras. Wu *et al.* (2006) mostraron que *Azotobacter chroococcum*, *Bacillus megaterium* y *B. mucilaginosus* aislados de suelos agrícolas estimularon el crecimiento y protegieron a *Brassica juncea* del efecto tóxico de EPT de residuos de mina. Por otro lado, la selección de bacterias con propiedades de BPCP comprende ensayos que evalúan la solubilización de P, fijación de N atmosférico, liberación de sideróforos, producción de AIA y ACC (Haferbug y Kothe, 2012).

Bacterias promotoras del crecimiento vegetal en la fitoestabilización de residuos de mina

Al estimular el crecimiento de las raíces con BPCP se obtiene mayor área superficial para la adsorción de EPT. Al mismo tiempo, el aumento de la biomasa radical crea estabilidad física contra la erosión eólica e hídrica (de-Bashan *et al.*, 2012). También pueden mejorar la tolerancia de las plantas. Sánchez-Pardo y Zornoza (2014) sugirieron que la simbiosis de *Bradyrhizobium* con *Lupinus albus* incrementa la tolerancia a cobre (Cu). Se ha demostrado que las BPCP estimulan la colonización de otros organismos benéficos, tales como los hongos micorrízico arbusculares (HMA). Vivas *et al.* (2006) observaron que la inoculación de *Trifolium repens* con

Cuadro 1. Tipo de sideróforo y función de las bacterias en las plantas.

Bacteria	Sideróforos	Planta	EPT	Función	Referencia
<i>Bacillus edaphicus</i>	NR	<i>Brassica juncea</i>	Pb	Estimula crecimiento vegetal, aumenta disponibilidad y acumulación de Pb	Sheng <i>et al.</i> , 2008
<i>Streptomyces tendae</i> F4	Desferrioxamina B, desferrioxamina E y coelichelin	<i>Helianthus annuus</i>	Cd	Promueve crecimiento vegetal, solubiliza EPTs, aumenta absorción de Fe y reduce absorción de Cd	Dimkpa <i>et al.</i> , 2009
<i>Streptomyces acidiscabies</i> E13	Desferrioxamina B, desferrioxamina E y coelichelin	<i>Vigna unguiculata</i>	Al, Cu, Fe, Mn, Ni, U	Protege a la planta de efecto tóxico, aumenta la absorción de Al, Cu, Fe, Mn, Ni y U	Dimpka <i>et al.</i> , 2009b
<i>Streptomyces acidiscabies</i> E13	Desferrioxamina B, desferrioxamina E y coelichelin	<i>Vigna unguiculata</i>	Ni	Promueve crecimiento vegetal por enlace de Fe y Ni	Dimpka <i>et al.</i> , 2008
<i>Pseudomonas aeruginosa</i> , <i>P. fluorescens</i> y <i>Ralstonia metallidurans</i>	Pioverdina, pyochelina y alcaligina E	<i>Zea mays</i>	Cr, Pb	Promueve crecimiento vegetal, facilita movilización del EPTs, aumenta absorción de Cr y Pb	Braud <i>et al.</i> , 2009
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	NR	<i>Brassica juncea</i> y <i>Cucurbita máxima</i>	Cd	Estimula crecimiento vegetal, reduce absorción del Cr	Sinha y Mukherjee 2008
<i>Pseudomonas putida</i> KNP9	Pioverdine	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Pb, Cd	Estimula crecimiento vegetal, reduce absorción de Pb y Cd	Tripathi <i>et al.</i> , 2005
<i>Pseudomonas fluorescens</i> Avm y <i>Rhizobium leguminosarum</i> × <i>phaseoli</i> CPMex46	NR	<i>Medicago sativa</i>	Cu	Mejora translocación de Cu y Fe	Kayser <i>et al.</i> , 2000

NR= no reportado

Brevibacillus B-I aumentó 20% la colonización de *Funneliformis mosseae* en suelos contaminados artificialmente con zinc (Zn); además, *Brevibacillus* B-I estimuló el crecimiento de *Trifolium repens* por medio de la síntesis de AIA. Las BPCP también tienen efectos benéficos sobre las propiedades del suelo. Wu *et al.* (2006) reportaron aumento significativo en el contenido de N total, así como de materia orgánica en la remediación de residuos de mina, debido a un mayor desarrollo radical y a la producción de exudados inducidos por la inoculación de BPCP. Los estudios demuestran que, en conjunto con enmiendas, la fitoestabilización puede ser una técnica sostenible para rehabilitar suelos contaminados (Alkorta *et al.*, 2004; de-Bashan *et al.*, 2012; Dickinson *et al.*, 2009). Algunos de estos estudios muestran que la cantidad óptima de compost para el establecimiento de algunas especies vegetales en suelos contaminados con EPT se puede reducir de 15% a 10% mediante el uso de BPCP (de-Bashan *et al.*, 2010; Grandlic *et al.*, 2008), e incluso, se puede sustituir el uso de fertilizantes para ayudar el establecimiento de plantas en residuos de mina (Petrisor *et al.*, 2004). Expe-

rimentos en campo para la remediación de residuos de mina demuestran que la inoculación de un consorcio bacteriano y una enmienda pueden aumentar la tasa de supervivencia de plantas de 60% a 80% de *Euphorbia pithyusa*, comparada con las plantas cultivadas en residuo enmendado después de cinco meses (Sprocati *et al.*, 2013). El Cuadro 2 lista algunos ejemplos de BPCP que se han propuesto para mejorar la fitoestabilización de EPT. Sin embargo, es importante vigilar que BPCP no cause la absorción de EPT en la planta. Langella *et al.* (2013) encontraron que la aplicación de un consorcio bacteriano aislado de un residuo de mina aumentó significativamente la extracción de Cd, Ni (níquel), Sr (estroncio) y Zn en *Festuca rubra* y *Agrostis capillaris*. Bajo este contexto, las BPCP podrían participar en la fitoextracción de EPT, otra alternativa de la fitorremediación.

Perea-Vélez *et al.* (2015) estudiaron, en *Ricinus communis*, el uso de estiércol ovino como enmienda y la inoculación con BPCP en un suelo de mina contaminado con EPT. La inoculación redujo la acumulación

Cuadro 2. Ejemplos de estudios de fitorremediación asistida con microorganismos para remediar suelos contaminados con EPT.

Cepa bacteriana	Origen de la BPCP†	Planta hospedera	Condición	Efecto de BPCP en plantas	Característica de BPCP	Referencia
<i>Azotobacter chroococcum</i> HKN-5, <i>Bacillus megaterium</i> HKP-1, <i>B. mucilaginosus</i> HKK-1	Suelos agrícolas de Hong Kong	<i>Brassica juncea</i>	Experimento en invernadero y suelo contaminado con Pb y Zn	Estimulación del crecimiento de la planta Protección contra el efecto tóxico del Pb y Zn	Solubilización de P, K, y fijación de N	Wu <i>et al.</i> (2006)
<i>Pseudomonas</i> sp. PsA, <i>Bacillus</i> sp. Ba32 (RS)	Suelos contaminados con EPT de Chennai, India		Cámara de crecimiento	Promoción de crecimiento	Síntesis de AIA y sideróforos. Solubilización de P	Rajkumar <i>et al.</i> (2006)
<i>Pseudomonas</i> sp. Ps29C, <i>Bacillus megaterium</i> Bm4C	Suelos derivado de serpentina de Brangança Portugal		Experimento en invernadero con suelo contaminado con Ni	Aumento de la longitud de las hojas	Síntesis de ACC deaminasa, AIA y solubilización de P	Rajkumar y Freitas (2008a)
<i>Rhodococcus erythropolis</i> MtCC 7905	Suelo contaminado con Cr de la región del Himalaya, India	<i>Pisum sativum</i>	Experimento en invernadero con suelo contaminado con Cr	Promoción del crecimiento, disminución de la concentración de Cr ⁶⁺	Reducción de Cr ⁶⁺	Trivedi <i>et al.</i> (2007)
<i>Pseudomonas</i> sp. PsM6 y <i>P. jessenii</i> PjM15	Suelos derivado de serpentina de Brangança Portugal	<i>Ricinus communis</i>	Experimento en invernadero con suelo contaminado con Cu, Ni y Zn	Adsorción de Zn en la raíz, promoción de biomasa radical	Solubilización de P, síntesis de AIA y ACC deaminasa	Rajkumar y Freitas (2008b)

†BPCP: bacteria promotora de crecimiento de plantas.

Abreviaturas: 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC), ácido indol-3-acético (AIA), elemento potencialmente tóxico (ETP).

de Cd en la parte aérea de las plantas y la concentración de malondialdehído y peróxido de hidrógeno (especies reactivas que causan estrés oxidativo).

CONCLUSIONES

A pesar de los avances significativos en la investigación de la interacción entre microorganismos y plantas hace falta su aplicación en campo. Las investigaciones realizadas sugieren que la inoculación de BPCP y la aplicación de enmiendas son una herramienta prometedora para crear sistemas de fitorremediación más eficientes, por lo que la identificación, aislamiento e inoculación de BPCP puede ser de utilidad para mejorar la revegetación de sitios contaminados con EPT; sin embargo, es crucial encontrar la combinación adecuada de BPCP-planta-enmienda a aplicar. También es importante crear herramientas que permitan el monitoreo de los cambios en la población rizosférica, así como en la disponibilidad de EPT, para evaluar la eficiencia y duración del proceso de fitorremediación.

LITERATURA CITADA

- Abou-Shanab R., Angle J., Chaney R. 2006. Bacterial inoculants affecting nickel uptake by *Alyssum murale* from low, moderate and high Ni soils. *Soil Biology and Biochemistry* 38: 2882-2889.
- Ahemad M., Kibret M. 2013. Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: current perspective. *Journal of King Saud University-Science* 26:1-20.
- Alkorta I., Hernández-Allica J., Becerril J., Amezága I., Albizu I., Garbisu C. 2004. Recent findings on the phytoremediation of soils contaminated with environmentally toxic heavy metals and metalloids such as zinc, cadmium, lead, and arsenic. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology* 3: 71-90.
- Bakker P., Raaijmakers J., Bloemberg G., Hofte M., Lemanceau P., Cooke B. 2007. New perspectives and approaches in plant growth-promoting rhizobacteria research. Springer. Dordrecht, Netherlands. 365 p.
- Barbafieri M., Japenga J., Romkens P., Petruzzelli G., Pedron F. 2013. Protocols for applying phytotechnologies in metal-contaminated soils. *In: Plant-based remediation processes, soil biology* 35. Gupta, D.K. (ed). Springer, New York. pp: 19-37.
- Braud A., Jézéquel K, Bazot S, Lebeau T. 2009. Enhanced phytoextraction of an agricultural Cr-, Hg- and Pb-contaminated soil by bioaugmentation with siderophore-producing bacteria. *Chemosphere* 74: 280-286.
- Belimov A., Hontzas N., Safronova V., Demchinskaya S., Piluzza G., Bullitta S., Glick B., 2005. Cadmium-tolerant plant growth-promoting bacteria associated with the roots of Indian mustard (*Brassica juncea* L. Czern.). *Soil Biology and Biochemistry* 37: 241-250.
- Compant S., Duffy B., Nowak J., Clément C., Barka E.A. 2005. Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects. *Applied and Environmental Microbiology* 71: 4951-4959.
- Compant, S., Clément C., Sessitsch A. 2010. Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 669-678.
- de-Bashan L.E., Hernández J.-P., Bashan Y., Maiera R. M. 2010. *Bacillus pumilus* ES4: Candidate plant growth-promoting bacterium to enhance establishment of plants in mine tailings. *Environmental and Experimental Botany* 69: 343-352.
- de-Bashan L.E.; Hernandez J.P., Bashan Y. 2012. The potential contribution of plant growth-promoting bacteria to reduce environmental degradation: A comprehensive evaluation. *Applied Soil Ecology* 61: 171-189.
- Dell'Amico E., Cavalca L., Andreoni V. 2005. Analysis of rhizobacterial communities in perennial Gramineae from polluted water meadow soil, and screening of metal-resistant, potentially plant growth-promoting bacteria. *FEMS Microbiology Ecology* 52: 153-162.
- Denton B. 2007. Advances in phytoremediation of heavy metals using plant growth promoting bacteria and fungi. *MMG 445 Basic Biotechnology* 3: 1-5.
- Dickinson N., Baker A., Dorolina A., Laidlaw S., Reeves R. 2009. Phytoremediation of inorganics: realism and synergies. *International Journal of Phytoremediation* 11: 97-114.
- Dimkpa C.O., Merten D., Svatos A., Büchel G., Kothe E. 2009. Siderophores mediate reduced and increased uptake of cadmium by *Streptomyces tendae* F4 and sunflower (*Helianthus annuus*), respectively. *Journal of Applied Microbiology* 107, 1687-1696.
- Gamalero E., Glick B.R. 2011. Mechanisms used by plant growth-promoting bacteria. *In: Bacteria in Agrobiological Plant Nutrient Management*. Maheshwari, D.K. (ed.). Berlin, Germany: Springer, pp. 17-46.
- Gamalero E., Lingua G., Berta G., Glick B.R. 2009. Beneficial role of plant growth promoting bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi on plant responses to heavy metal stress. *Canadian Journal of Microbiology* 55: 501-514.
- Glick B.R. 2003. Phytoremediation: synergistic use of plants and bacteria to clean up the environment. *Biotechnology Advances* 21: 383-393.
- Glick B.R. 2010. Using soil bacteria to facilitate phytoremediation. *Biotechnology Advances* 28: 367-374.
- González-Chávez, M.C.A. 2005. Recuperación de suelos contaminados con metales pesados utilizando plantas y microorganismos rizosféricos. *Terra Latinoamericana* 23: 29-37.
- Grandlic C.J., Palmer M.W., Maier R.M. 2009. Optimization of plant growth-promoting bacteria-assisted phytostabilization of mine tailings. *Soil biology and Biochemistry* 41: 1734-1740.
- Grandlic C.J., Mendez M.O., Chorover J., Machado B., Maier R.M. 2008. Plant growth promoting bacteria for phytostabilization of mine tailings. *Environmental Science and Technology* 42: 2079-2084.
- Haferburg G., Groth I., Möllmann U., Kothe E., Sattler I. 2009. Arousing sleeping genes: shifts in secondary metabolism of metal tolerant actinobacteria under conditions of heavy metal stress. *Biometals* 22:225-234.
- Haferburg G., Kothe E. 2012. Biogeosciences in heavy metal-contaminated soils. *In: Kothe, E. and A. Varma (eds.), Bio-Geo Interactions in Metal-Contaminated Soils, Soil Biology*. p 17-31.
- Joseph B., Ranjan-Patra R., Lawrence R. 2007. Characterization of plant growth promoting rhizobacteria associated with chickpea (*Cicer arietinum* L.). *International Journal of Plant Production* 2: 141-152.

- Kidd P., Barcelo J., Bernal P., Navari-Izzo F., Poschenreder C., Shilev S., Clemente R., Monterroso C. 2009. Trace element behavior at the root-soil interface: implications in phytoremediation. *Environmental and Experimental Botany* 67: 243-259.
- Langella F., Grawunder A., Stark R., Weist A., Merten D., Haferburg G., Büchel G., Kothe E. 2013. Microbially assisted phytoremediation approaches for two multi-element contaminated sites. *Environmental Science and Pollution Research* 21:6845-6858.
- Ma Y., Rajkumar M., Vicentea J.A., Freitas H. 2011. Inoculation of Ni-resistant plant growth promoting bacterium *Psychrobacter* sp. Strain SRS8 for the improvement of nickel phytoextraction by energy crops. *International Journal of Phytoremediation* 13: 126-139.
- Meldau D.G., Long H.H., Baldwin I.T. 2012. A native plant growth promoting bacterium, *Bacillus* sp.B55, rescues growth performance of an ethylene-insensitive plant genotype in nature. *Frontiers in Plant Science* 3: 1-13.
- Miethke M., Marabel M.A. 2007. Siderophore-based iron acquisition and pathogen control. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. 71: 413-451.
- Nadeem S.M., Ahmad M., Zahir Z. A., Javaid A., Ashraf M. 2014. The role of mycorrhizae and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in improving crop productivity under stressful environments. *Biotechnology Advances* 32: 429-448.
- Petrisor I.G., Dobrota S., Komnitsas K., Lazar I., Michael J., Serban M. 2004. Artificial inoculation-Perspectives in tailings phytostabilization. *International Journal of Phytoremediation* 6:1-15.
- Puga S., Sosa M., Lebgue T., Quintana C., Campos A. 2006. Contaminación por metales pesados en suelo provocada por la industria minera. *Ecología Aplicada* 5: 149-155.
- Rajkumar M., Nagendran R., Lee K.J., Lee W.H., Kim S.K. 2006. Influence of plant growth promoting bacteria and Cr⁶⁺ on the growth of Indian mustard. *Chemosphere* 62:741-8.
- Rajkumar M., Freitas H. 2008a. Effects of inoculation of plant-growth promoting bacteria on Ni uptake by Indian mustard. *Bioresource Technology* 99:3491-8.
- Rajkumar M., Freitas H. 2008b. Influence of metal resistant-plant growth-promoting bacteria on the growth of *Ricinus communis* in soil contaminated with heavy metals. *Chemosphere* 71:834-42.
- Rajkumar M., Ae N., Freitas H. 2009. Endophytic bacteria and their potential to enhance heavy metal phytoextraction. *Chemosphere* 77: 153-160.
- Rajkumar M., Ae N., Prasad M.N. y Freitas H. 2010. Potential of siderophore-producing bacteria for improving heavy metal phytoextraction. *Cell* 28: 143-149.
- Rajkumar M., Sandhya S., Prasad M., Freitas H. 2012. Perspectives of plant-associated microbes in heavy metal phytoremediation. *Biotechnology Advances* 30: 1562-1574.
- Rayu S., Karpouzias D.G., Singh B.K. 2012. Emerging technologies in bioremediation: constraints and opportunities. *Biodegradation* 23: 917-926.
- Saharan B.S., Nehra V. 2011. Plant growth promoting rhizobacteria: A Critical Review. *Life Sciences and Medicine Research* 2011: 1-30.
- Sánchez-Pardo B., Zornoza P. 2014. Mitigation of Cu stress by legume-*Rhizobium* symbiosis in white lupin and soybean plants. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 102: 1-5.
- Sarabia-Ochoa M., Madrigal-Pedraza R., Martínez-Trujillo M., Carreón Abud Y. 2010. Plantas, hongos micorrízicos y bacterias: su compleja red de interacciones. *Biológicas* 12: 65-71.
- Sheng X.F., Jiang C.Y., He L.Y. 2008. Characterization of plant growth-promoting *Bacillus edaphicus* NBT and its effect on lead uptake by Indian mustard in a lead-amended soil. *Canadian Journal of Microbiology* 54: 417-422.
- Sinha S., Mukherjee S.K. 2008. Cadmium-induced siderophore production by a high Cd-resistant bacterial strain relieved Cd toxicity in plants through root colonization. *Current Microbiology* 56: 55-60.
- Sprocati A.R., Alisi C., Pinto V., Montereali M.R., Marconi P., Tasso F., Turnau K., De Giudici G., Goralska K., Bevilacqua M., Marini F., Cremisini C. 2013. Assessment of the applicability of a "toolbox" designed for microbially assisted phytoremediation: the case study at Ingurtosu mining site (Italy). *Environmental Science and Pollution Research* 21:6939-6951.
- Tripathi M., Munot H.P., Shouche Y., Meyer J.M., Goel R. 2005. Isolation and functional characterization of siderophore-producing lead and cadmium-resistant *Pseudomonas putida* KNP9. *Current Microbiology* 50: 233-237.
- Trivedi P., Pandey A., Sa T. 2007. Chromate reducing and plant growth promoting activities of psychrotrophic *Rhodococcus erythropolis* MtCC 7905. *Journal of Basic Microbiology* 47: 513-517.
- Vivas A., Biró B., Ruíz-Lozano J.M., Barea J.M., Azcón R. 2006. Two bacterial strains isolated from a Zn-polluted soil enhance plant growth and mycorrhizal efficiency under Zn-toxicity. *Chemosphere* 62: 1523-1533.
- Wenzel W.W. 2009. Rhizosphere processes and management in plant-assisted bioremediation (phytoremediation) of soils. *Plant and Soil* 321:385-408.
- Weyens N., Van Der Lelie D., Taghavi S., Newman L., Vangronsveld J. 2009. Exploiting plant-microbe partnerships to improve biomass production and remediation. *Trends in Biotechnology* 27: 591-598.
- Wu S.C., Cheung K.C., Luo Y.M., Wong M. H. 2006. Effects of inoculation of plant growth-promoting rhizobacteria on metal uptake by *Brassica juncea*. *Environmental Pollution* 140:124-35.
- Yang J., Kloepper J.W., Ryu C.M. 2009. Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress. *Trends in Plant Science* 14: 1-4.