

Suelos salinos: fuente de microorganismos halófilos asociados a plantas y resistentes a metales

Joseph Guevara-Luna¹, Iván Arroyo-Herrera¹, Yanelly Bahena-Osorio¹, Brenda Román-Ponce^{1,2}, María Soledad Vásquez-Murrieta^{1*}.

¹Instituto Politécnico Nacional, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Prolongación Carpio y Plan de Ayala s/n, Col. Santo Tomás, Del. Miguel Hidalgo, C.P. 11340. Ciudad de México, México. ²Departamento de Microbiología y Genética, Edificio Departamental, Lab. 214, Campus Miguel de Unamuno, 37007, Salamanca, España.

*Email autor correspondiente: murrieta@hotmail.com

Recibido: 8 enero 2020. **Aceptado:** 28 enero 2020

RESUMEN

La salinidad en los suelos representa una extensión de 1128 millones de hectáreas a nivel mundial, teniendo en cuenta la superficie afectada de manera natural (primaria) o inducida por el hombre (secundaria). Por lo que se estima una tendencia a aumentar en los próximos años, representando un problema en la actividad agrícola debido a los cambios fisiológicos y bioquímicos en el metabolismo de las plantas; afectando la producción de alimentos. Es por ello, que las investigaciones en la actualidad buscan nuevas maneras de restaurar o aprovechar estos suelos, como es el caso de estudiar a los microorganismos presentes y las posibles interacciones con algunas plantas. El objetivo de este trabajo es abordar la importancia de los suelos salinos y la capacidad de los microorganismos presentes mediante la activación de mecanismos de tolerancia, resistencia y promoción de crecimiento vegetal en presencia de sales y metales potencialmente tóxicos que contribuyen a minimizar los daños ocasionados. En la actualidad el uso de técnicas moleculares es una de las principales herramientas para identificar microorganismos presentes y la relación de moléculas implicadas en la resistencia hacia la presencia de sales (transportadores y síntesis de solutos compatibles). Los microorganismos halófilos pueden producir enzimas, sintetizar exopolisacáridos, fitohormonas y compuestos quelantes, que ayudan a algunas plantas a crecer en estos ambientes y llevar a cabo la desalinización de estos suelos. Teniendo una gran capacidad de adaptación y potencial para ser propuestos en diversos bioprocesos.

Palabras clave: Halófilos, Mecanismos de tolerancia y resistencia, metales tóxicos, PGPB, salinidad, suelos salinos.

ABSTRACT

The salinity in soils represents an extension of 1128 million hectares worldwide, considering the area affected naturally (primary) or man-induced (secondary). Therefore, a tendency to increase in the next years is

estimated, representing a problem in agricultural activity due to physiological and biochemical changes in plant metabolism, affecting food production. The current research looking for restore or take advantage of these soils, as is the case of studying the microorganism present and possible interactions with some plants. The objective of this work is to address aspects on the capacity of microorganisms present by activating mechanisms of tolerance, resistance and promotion of plant growth in the presence of potentially salts and toxic metals that reduce damage. Nowadays, the use of molecular techniques has been one of the main tools to identify microorganisms present and the relation the molecules involved in resistance to the presence of salts (transporters and synthesis of compatible solutes). Halophiles microorganisms can produce enzymes, synthesize extracellular polymeric substances, phytohormones and chelating compounds, help some plants to grow in these environments and also carry out a desalination of these soils. Having a great capacity to adapt and potential for be proposed in various bioprocesses.

Keywords: Halophiles, Tolerance and resistance mechanisms, toxic metals, PGPB, salinity, saline soils.

INTRODUCCIÓN

Salinización del suelo

La salinización se refiere al proceso de acumulación de sales solubles en la superficie o en zonas cercanas a la superficie del suelo; dicho término incluye suelos salinos, sódicos y alcalinos siendo el fenómeno más común en la degradación del suelo [1, 2]. La clasificación del Laboratorio de Salinidad de EEUU se utiliza frecuentemente para tipificar los diferentes problemas de salinidad de los suelos, basándose en dos características principales: la salinidad del suelo (cantidad o concentración de sales solubles en agua en el suelo) y el porcentaje de sodio intercambiable. Con base en los criterios mencionados los suelos se clasifican en i) normales, ii) salinos, iii) salino-sódicos y iv) sódicos [3].

Los suelos normales o no salinos, contienen principalmente 80% de sales de calcio o más de los cationes intercambiables; generalmente el sodio se encuentra en un porcentaje por debajo del 5% del total de cationes [3] y presentan una conductividad electrolítica del extracto saturado (CE_e) de 2 deciSiemens por metro ($dS\ m^{-1}$) a $25\ ^\circ C$ [4]. Un suelo se considera salino si su CE_e supera los $4\ dS\ m^{-1}$ (una concentración de $40\ mM$ de $NaCl$, aproximadamente) a $25\ ^\circ C$. El pH es menor de 8.5, y presenta un porcentaje de Na intercambiable $<15\%$ del total de iones intercambiables [2, 5, 6, 7]. Los suelos salino-sódicos son aquellos cuya CE_e es $>4\ dS/m$ a $25\ ^\circ C$ con un porcentaje de Na intercambiable $>15\%$ y un $pH < 8.5$, aunque cuando hay exceso de sales, este es raramente >8.5 . Por otra parte, un suelo se considera como sódico cuando

presenta un porcentaje de Na intercambiable >15%, una $CE_e < 4$ dS/m a 25 °C y un pH que varía entre 8.5 y 10 [2, 3].

La salinidad de los suelos se debe frecuentemente al cloruro de sodio (NaCl); sin embargo, los suelos salinos pueden presentar distintas combinaciones de sales, siendo comunes los cloruros (Cl^-), sulfatos (SO_4^{2-}), nitratos (NO_3^-), boratos (BO_3^{3-}), carbonatos (CO_3^{2-}) y bicarbonatos (HCO_3^-) de sodio (Na^+), calcio (Ca^{2+}), magnesio (Mg^{2+}), potasio (K^+) y hierro ($Fe^{2+}, 3^+$) [2, 8, 9]. Los suelos fuertemente salinos pueden incluso mostrar costras de sales como el yeso ($CaSO_4$), cloruro de sodio (NaCl), carbonato sódico (Na_2CO_3), de calcio ($CaCO_3$) y magnesio ($MgCO_3$), entre otras [3].

El origen de la salinidad puede deberse a causas naturales (salinización primaria) o antropogénicas (salinización secundaria). La salinización primaria se desarrolla con la liberación de sales mediante procesos naturales, principalmente por meteorización física o química y transporte a partir de agua subterránea, depósitos geológicos o de la roca madre, la cual puede ser rica en carbonatos [10]. Otro tipo de salinización primaria se debe a la acumulación a largo plazo en el suelo por la existencia previa de sales, ya que en algún momento los suelos se encontraron sumergidos bajo el lecho marino [10, 11].

La salinización secundaria es aquella que se origina por la intervención humana, principalmente por

prácticas agrícolas incorrectas debido al uso de agua salina para el riego de campos de cultivo, acompañadas a menudo de malas condiciones de drenado, mal manejo de los esquemas de riego, cambios en la vegetación o por la disposición final de desechos salinos [1, 7, 10, 12, 13]. Por las características adversas, derivadas de las altas concentraciones de sales, la superficie del suelo se afecta considerablemente repercutiendo en los ciclos biológicos, bioquímicos, hidrológicos y erosionales alterándolos o incluso afectándolos por completo [10].

Suelos salinos en México

De acuerdo con la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO, por sus siglas en inglés), los suelos afectados por la salinización se encuentran en más de 100 países, y su extensión mundial es aproximadamente de mil millones de hectáreas (ha) [6]. La distribución de estos suelos se extiende en todos los continentes y se estima que existen aproximadamente 412 millones de ha de cultivo afectados por salinidad y 618 millones de Ha por sodicidad (Tabla 1), teniendo impacto en la productividad de los cultivos agrícolas, principalmente por los efectos negativos sobre la germinación, crecimiento vegetal y rendimiento del cultivo [1, 6, 8, 14]. A nivel mundial, el 20% del total cultivado y el 33% de las tierras agrícolas irrigadas están afectadas por la alta salinidad e incrementan a una razón de 10% anual,

como resultado de la baja precipitación, evaporación superficial alta, meteorización de rocas, riego con agua salina y prácticas de cultivo inadecuadas [15].

Tabla 1. Distribución global de áreas afectadas por salinidad y sodicidad (Adaptado de FAO 2015).

Continente	Suelos salinos	Suelos sódicos	Total
(Mha)			
África	122.9	86.7	209.6
Sur de Asia	82.3	1.8	84.1
Norte y Centro de Asia	91.5	120.2	211.7
Sudeste de Asia	20.0	-	20.0
Sudamérica	69.5	59.8	129.3
Norte América	6.2	9.6	15.8
México/Centro América	2.0	-	2.0
Australasia	17.6	340.0	357.6
Total global	412.0	618.0	1030

Mha: Millones de hectáreas

En México, el clima árido que predomina en la mitad del territorio favorece la acumulación de sales solubles sobre la superficie del suelo. Las principales áreas de suelos salinos incluyen extensos valles de origen lacustre y aluvial en la parte árida del país desde el extremo norte hasta la sección interna en el sur [16]. En la parte central del país, estos suelos suelen coincidir con lagos salinos, secos completamente o secos periódicamente, como el exlago de Texcoco en el Estado de México, la laguna de Totolcingo en el estado de Puebla y las cercanías de los lagos de Pátzcuaro y Cuitzeo en el

estado de Michoacán. El problema de la salinidad en el país se presenta tanto en las zonas áridas y semiáridas con riego, como a lo largo de las costas. Se calcula que los suelos afectados en el país por salinidad representan alrededor del 13% (372,675 ha) de la superficie regada en los distritos de riego (2.86 millones de ha), siendo la región noroeste la más afectada con el 7.6% (218,091 ha) [3, 17].

Microorganismos halófilos

Los suelos salinos presentan sus propias comunidades microbianas, las cuales se han adaptado a este tipo de ambientes y por lo cual se designan como halófilos. Los halófilos son organismos extremófilos que hacen frente no sólo a la alta composición iónica sino también a otros factores ambientales como valores de pH alcalino, baja disponibilidad de oxígeno, altas o bajas temperaturas, presencia de metales y/u otros compuestos tóxicos, etc. [18, 19].

Diversas clasificaciones se han propuesto para los microorganismos halófilos, siendo la de Kushner [20] la más aceptada, se basa en el crecimiento óptimo de los microorganismos con respecto a la concentración de NaCl. Con base en esta clasificación, los halófilos pueden dividirse en las siguientes categorías: (i) halófilos extremos (2.5-5.9 M ~15-32% de NaCl), (ii) halófilos moderados (0.5-2.5 M ~3-15% de NaCl), (iii) halófilos ligeros (0.2-0.5 M ~1-3% de NaCl), (iv) no halófilos (<0.2 M ~1% de NaCl) y (v) halotolerantes, los cuales no

requieren de NaCl para su crecimiento pero son capaces de tolerar altas concentraciones de esta y otras sales [21]. Además de sus requerimientos de sal, los microorganismos halófilos pueden tolerar pH alcalinos y sobrevivir en ambientes calientes y desérticos [22].

Los microorganismos halófilos y halotolerantes pueden encontrarse en cada uno de los tres dominios de la vida: *Archaea*, *Bacteria* y *Eucarya*. Las arqueas halófilas aerobias del orden Halobacteriales, familia Halobacteriaceae, son los halófilos por excelencia. Son el principal componente de la biomasa microbiana en ambientes como el Mar Muerto, lagos sódicos hipersalinos como el Lago Magadi, y estanques salinos cristalizados [23]. El grupo más estudiado de halófilos o halotolerantes dentro del dominio *Bacteria* son probablemente los miembros de la familia Halomonadaceae (Gammaproteobacteria), en la cual se han descrito alrededor de 70 especies de heterótrofos aeróbicos versátiles con amplio intervalo de tolerancia a salinidad [24]. Dentro de los Firmicutes y otros *phyla*, los halófilos se relacionan con organismos con baja tolerancia y requerimientos de salinidad. El orden Halanaerobiales con las familias Halanaerobiaceae y Halobacteroidaceae consiste generalmente de bacterias halófilas anaeróbicas fermentativas [25, 26].

Mecanismos de tolerancia a la salinidad

La sobrevivencia de los microorganismos en condiciones hipersalinas requiere adaptación celular y enzimática especializada para preservar el balance osmótico con el ambiente [27]. Los microorganismos halófilos suelen adoptar cualquiera de las dos estrategias de supervivencia en ambientes salinos: síntesis de “solutos compatibles” u “osmolitos” y “salt-in” (Figura 1A) [21]. La primera se encuentra presente en bacterias halófilas moderadas y halotolerantes, algunas levaduras, algas y hongos, las células mantienen bajas concentraciones de sal en su citoplasma para balancear su potencial osmótico a través de la síntesis de pequeñas moléculas orgánicas solubles en agua [21, 22]; la segunda, conocida también como estrategia de alta concentración de sal o high-salt-in consiste en la acumulación intracelular de iones inorgánicos para balancear la concentración de sal en su ambiente involucrando bombas de Cl⁻ o concentrando iones de K⁺ dentro de la célula [27].

Mecanismos de promoción del crecimiento vegetal bajo condiciones salinas

En la actualidad, los problemas que presenta el crecimiento vegetal en los suelos salinos se ha ido agravando debido a la presencia de otras sustancias contaminantes, como es el caso de los metales, los cuales obstaculizan el crecimiento de plantas e influyen sobre cambios fisicoquímicos y bioquímicos. Por ello, se buscan microorganismos

halófilos y halotolerantes que presenten mecanismos de resistencia y remoción de estos metales (Figura 1B) y que además presenten características de promoción de crecimiento vegetal (PGP, por sus siglas en inglés) como una alternativa de una agricultura sustentable (Figura 1C). Se ha demostrado que las bacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPB, por sus siglas en inglés) aisladas de hábitats salinos son más eficientes para mejorar la tolerancia de las plantas a la sal comparado con aquellas aisladas de hábitats no salinos [1, 28].

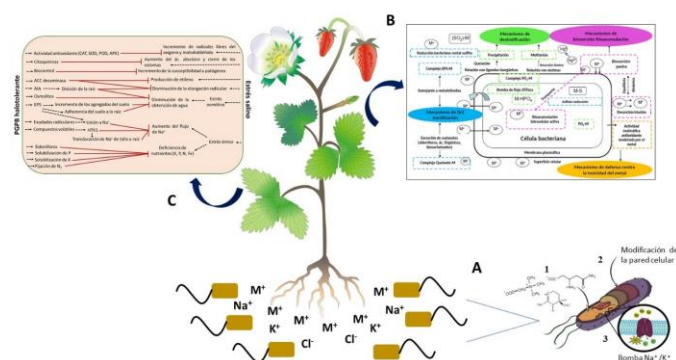


Figura 1. Mecanismos de A) tolerancia a la osmolaridad, B) resistencia a metales y metaloides y C) promoción de crecimiento vegetal por bacterias halotolerantes y halófilas. Tomado y modificado de [1, 28, 29].

Las PGPB halotolerantes estimulan el crecimiento y desarrollo de las plantas en condiciones de estrés (salinidad, sequía, temperaturas extremas y contaminación), mediante mecanismos que incluyen: (i) La producción de hormonas como ácido indolacético (IAA, por sus siglas en inglés) con la finalidad de aumentar la morfología de la raíz para facilitar la absorción de nutrientes y agua del

suelo, así como la síntesis de la enzima ACC desaminasa encargada de reducir los niveles de etileno, hormona que limita el crecimiento de las raíces [1, 15, 28]. *Arthrobacter* sp., *Bacillus pumilus*, *Halomonas* sp., *Nitrinocolalacis aponensis* y *Pseudomonas mendocina* son algunos ejemplos de microorganismos que producen IAA en presencia de sal, así mismo se relaciona los géneros *Halomonas*, *Herbaspirillum*, *Methylobacterium*, *Mesorhizobium*, *Ochrabactrum*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Rhodococcus*, *Serratia*, *Sinorhizobium*, *Variovorax* como productores de ACC desaminasa [1]. (ii) El mantenimiento del equilibrio osmótico mediante la regulación de las concentraciones de iones intracelulares Na⁺/H⁺ y K⁺/Na⁺ y la formación de solutos compatibles con la finalidad de mantener la funcionalidad de las células [1, 28, 30]. Relacionando géneros que producen gran cantidad de osmolitos en hábitats salinos como *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Bacillus* y *Rhizobium* [1]. (iii) La síntesis de sustancias poliméricas extracelulares (EPS, por sus siglas en inglés) y la formación de biopelículas que contribuyen a la protección contra patógenos al aumentar el volumen de macroporos del suelo y, por lo tanto, la agregación del mismo favoreciendo la unión de cationes de Na⁺ en las raíces para evitar la translocación a las hojas; así como la retención de nutrientes y agua [1, 15, 28]. Algunas de las rizobacterias que se han reportado como productoras de EPS y formadoras de

biopelícula son *Aeromonas hydrophila/caviae*, *Bacillus* sp., *Planococcus rifietoensis*, *Halomonas variabilis*, *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Microbacterium* y *Paenibacillus* [1]. (iv) La disponibilidad de nutrientes por medio de la solubilización de K y P a través de diversos mecanismos como intercambio iónico y acidificación mediante la secreción de ácidos orgánicos de bajo peso molecular [1, 28, 30], asimismo la fijación de N₂ con el objetivo de mejorar el estado nutricional de la planta [28, 30]. Un ejemplo de ello se ha observado en el aumento del contenido de fosfato del follaje de *Salicornia bigelovii* al inocularlo con bacterias halotolerantes como *Azospirillum*, *Vibrio*, *Bacillus* y *Phyllobacterium* [1]. (v) La síntesis de compuestos quelantes de Fe³⁺ (sideróforos) con el fin de reducir el hierro disponible y excluir a microorganismos patógenos por medio de la competencia por nutrientes [28], tal es el caso de *Streptomyces*, aislado en un suelo salino, el cual proporcionó un aumento significativo en la tasa de germinación y desarrollo en trigo [15]. (vi) La activación de enzimas bacterianas relacionadas con la defensa antioxidante de plantas y la hidrólisis de paredes de las células fúngicas para eliminar las especies reactivas de oxígeno (ROS) y la proliferación de fitopatógenos [1]. Un ejemplo de ello es la presencia de géneros de *Bacillus*, *Aeromonas*, *Pseudomonas*, *Corynebacterium* y *Escherichia* en

Sesuvium portulacastrum con un menor grado de estrés oxidativo en comparación con plantas cultivadas en suelos estériles [1]. (vii) La síntesis de antibióticos y metabolitos antimicóticos como control biológico, de los cuales se han reportado los géneros *Bacillus* y *Pseudomonas*, estos metabolitos son útiles como agentes citotóxicos, antibacterianos, fitotóxicos, antihelmínticos, antivirales y antifúngicos en contra de hongos fitopatógenos como *Fusarium sambucinum*, *F. roseum* var. *sambucinum*, *F. oxysporum*, *F. moniliforme*, *F. graminearum*, *Penicillium citrinum*, *Aspergillus flavus* y *Botrytis cinerea* [28]. De manera similar géneros bacterianos pertenecientes a Firmicutes, *Bacillus*, *Halobacillus*, *Oceanobacillus* y *Virgibacillus* se han reportado por su amplia capacidad metabólica al producir algunas enzimas como son: amilasas, DNAsas, esterases y gelatinasas, las cuales proporcionan actividades hidrolíticas y antagónicas incluyendo a *Phytophthora capsici*, la cual presenta gran patogenicidad contra cultivos de interés comercial [31]. (viii) La regulación positiva de genes asociados al estrés (senescencia, deshidratación, transporte de iones o de homeostasis), del mismo modo genes que codifican para proteínas relacionadas con el metabolismo energético y la división celular, como es el caso de *Azospirillum brasilense*, *Pantoea agglomerans* y *Bacillus megaterium* mediante el aumento de la expresión de los genes *PIP2*,

ZmPIP1-1, y *HvPIP2*-implicados en la contribución de transferencia de agua a la planta mediante la producción de acuaporinas en suelos salinos [28].

Mecanismos de resistencia a metales

En lo que respecta a la presencia de contaminantes en los suelos, una de las características que presentan estas bacterias y de las cuales se ha investigado, es la producción de sustancias poliméricas extracelulares (EPS, por sus siglas en inglés). Los EPS son macromoléculas conformadas por proteínas, ácidos nucleicos y polisacáridos sintetizados por algunos géneros microbianos y estas a su vez forman parte integral de la organización estructural de las biopelículas, que confieren al microorganismo protección contra una variedad de tensiones ambientales y factores como la disponibilidad de nutrientes, la composición de la comunidad microbiana, las propiedades de la superficie, así como parámetros ambientales que tienen un efecto sobre la producción [32, 33].

La presencia de esta característica también se considera como parte de los mecanismos de PGPB debido a que se puede presentar de manera más rápida y eficaz la colonización de la raíz [34], ayudando a la planta a combatir el estrés osmótico y el estrés provocado por los metales presentes. Es por ello, que actualmente, las investigaciones se han centrado en la optimización de los medios de cultivo para la sobre producción de EPS como el caso de la cepa de *Halobacillus* sp. EG1HP4QL,

donde se estudiaron variables como porcentaje de sal, pH, temperatura, fuente de carbono y metal al cual se expone la bacteria. Encontrando que además de ayudar a la tolerancia a metales estas macromoléculas presentan la característica de ser bioemulsificantes [35]. De manera similar *Bacillus amylolicuefaciens* forma biopelícula y tolera hasta 500 mM de NaCl [36], así mismo internaliza el Na⁺ manteniéndolo en vacuolas para evitar cualquier daño a la célula [37].

Actualmente los EPS se utilizan en la remoción de diversos compuestos como son: colorantes, nitratos, compuestos fenólicos y metales aumentando la eficacia de remoción de sólidos suspendidos [38]. Sin embargo, los microorganismos en su mayoría no logran producir EPS en un medio alcalino y salino. Un microorganismo que se ha demostrado produce EPS bajo estas condiciones es *Oceanobacillus polygona*, la composición del EPS dependía de la fuente de carbono empleada, y la disponibilidad de cationes (Mg²⁺, Ca²⁺, Al³⁺ y Fe³⁺) en el medio [39]. Las bacterias de este género se han aislado a partir de halófitas como *Saueda fructicosa* (L.) Forssk y se han evaluado las capacidades de PGP (producción de IAA y solubilización de fosfatos), siendo candidatas para ser bioinoculante en maíz y poder contribuir en el crecimiento de esta planta en un suelo salino [40].

La capacidad de biosorción de metales por EPS producidos por bacterias halófilas, como el género

Halobacterium y la cianobacteria *Aphanothece halophytica*, han mostrado resultados eficientes en la remoción de Zn^{2+} y Mn^{2+} , empleando medios de cultivo con NaCl hasta del 6%. En las bacterias Gram-positivas se ha reportado principalmente este mecanismo de resistencia contra los metales [41].

Las cepas *Kocuria flava* AB402 y *Bacillus vietnamensis* AB403 son ejemplos de la aplicación potencial de bacterias halófilas con actividad PGP (mediante la producción de IAA y sideróforos, síntesis de EPS y formación de biopelícula) y resistentes a ambas formas de As para la biorremediación de este metaloide en rizosfera de suelos salinos, evitando su traslocación en plantas [42]. Otras investigaciones se han enfocado en las poblaciones microbianas endófitas, donde se han encontrado bacterias del género *Bacillus*, el cual se ha aislado de *Pteris vittata* y *P. multifida*, presentando características de PGP y estas sean posiblemente las responsables de llevar a cabo la traslocación de As debido a que presentaron una tolerancia de 10 mM de As^{5+} , de la misma manera se ha reportado que estas bacterias pudieran tolerar otros metales como Pb^{2+} , Cd^{2+} y Cu^{2+} , debido a que presentan algunos genes de resistencia para estos metales [43, 44]. En estas mismas plantas se ha observado que la comunidad microbiana de la rizosfera presenta una alta actividad de producción de sideróforos propiciando el aumento de la biodisponibilidad del As, ya que este metaloide en

los suelos se puede encontrar en forma de $FeSO_4$ y $AlSO_4$, estas moléculas secuestran Fe y Al quedando biodisponible el As, el cual puede salir del sistema o absorberlo la planta en cuestión [45], para el caso específico de *Pseudomonas fluorescens* se ha observado que la producción de sideróforos confiere mayor resistencia al As en específico al ion As^{3+} , esto se debe probablemente a que la enzima que oxida el As^{3+} a As^{5+} es la arsenito oxidasa, la cual requiere como cofactor hierro [46], este mismo fenómeno se ha presentado en *Staphylococcus aureus* y podría tener un papel en el ciclo biogeoquímico del As [47].

La producción de ácidos orgánicos por actividad bacteriana ha ayudado también a la remediación de algunos suelos. En un estudio en el que se empleó a *Pseudomonas*, se lograron disminuir las concentraciones de Pb, debido a la producción de ácidos orgánicos; como el ácido cítrico, el cual tiene la función de ser un quelante de origen natural para algunos metales [48]. En otros estudios se ha visto la necesidad de adicionar algunas fitohormonas como el ácido abscísico, el cual pueden metabolizar las bacterias presentes en la rizosfera de las plantas como *Rhodococcus qingshengii* y disminuir los niveles de Cd^{2+} , Ni^{2+} y Zn^{2+} en suelos, además de promover la traslocación de estos en plantas de *Arabidopsis* [49]. En otros casos, son las mismas bacterias quienes logran sintetizar estas moléculas como en el caso del ácido indol acético (IAA), el

cual se ha detectado en bacterias como *Exiguobacterium aurantiacum* y *Bacillus firmus* produciéndose en presencia y ausencia de Pb. En la inoculación de estas bacterias en plantas de interés comercial como el maíz se ha observado que la concentración de Pb disminuye notablemente en comparación con plantas no inoculadas con estas bacterias [50]. Estos ambientes han propiciado que las bacterias estén en constante adaptación mostrando características no reportadas con anterioridad y el caso de la promoción de crecimiento vegetal no es la excepción, un ejemplo de ello es lo reportado para el género *Rheinheimera* sp. el cual actualmente produce hasta $250 \mu\text{g mL}^{-1}$ de IAA en condiciones de estrés salino [51].

Del género *Halomonas* se han reportado cepas con amplio potencial para resistir metales. El exopolisacárido sintetizado por la cepa D perteneciente a este género mostró una remoción del 80% de Pb con 10% de NaCl y un 60% de Cd con una salinidad del 1% de NaCl [52]. Por otra parte, cepas de este género han mostrado una gran eficiencia en la biotransformación de Cr^{6+} , al asociarse al crecimiento de la bacteria [53], lo que hace más eficiente este proceso, ya que efluentes con alta salinidad se han contaminado con este metal. La actividad de reducción aumentó en presencia de Mn^{2+} , Cu^{2+} y Pb^{2+} , la actividad sinérgica del Cu^{2+} en la reducción de Cr^{6+} se puede deber a que este metal puede funcionar como un

cofactor para alguna subunidad de la enzima cromato reductasa [54, 55]. Entre los géneros que han presentado esta característica de reducción del Cr^{6+} a Cr^{3+} son: *Nesterenkonia*, *Virgibacillus* y *Planococcus* [56, 57, 58]. Por otro lado, el género *Halomonas* y *Halobacillus* han presentado características de PGP como producción de IAA ($152.5\text{-}167.3 \mu\text{g mL}^{-1}$) y solubilización de fosfatos en presencia de 15% de NaCl, estas mismas actividades se evaluaron en presencia de metales como Co, Ni, Hg y Ag tolerando de 0.03 a 1 mM de estos metales [59]. Por otro lado, las bacterias Gram-negativas como *Halomonas* y *Chromohalobacter* tienen mecanismos para el secuestro del metal por proteínas periplásmicas [60].

La plata es uno de los metales que ha tomado importancia y para su tratamiento se han empleado bacterias halotolerantes, en uno de los estudios reportados, el objetivo fue reducir este metal a su forma coloidal, la cual es la menos tóxica, para lo cual utilizaron la enzima nitrato reductasa de *B. licheniformis*. También se han empleado haloarqueas como *Halococcus* y *Haloferax*, las cuales presentan proteínas que se unen específicamente a este metal [61, 62, 63].

Otros estudios se han enfocado en aislar cepas que presenten multiresistencia a metales [64], se reportó que, una cepa de *Halomonas* presenta resistencia a Cu debido al gen *copAU* y puede crecer en

presencia de As y Pb empleando otros mecanismos diferentes a transportadores de membrana como: *arsC* y *pbrT* respectivamente. Este género ha tomado igual un papel importante en el ciclo biogeoquímico del As, porque presenta oxidación y reducción de este metaloide, se ha visto que obtiene la energía a partir de la oxidación fosforilativa de la glucosa y también puede generar una vía alterna hacia la vía del glioxalato [65], lo que ayuda a que este tipo de microorganismo se pueda utilizar en zonas costeras contaminadas con este metaloide. También se ha encontrado en esta bacteria que la internalización de arsénico se lleva a cabo mediante transportadores de fosfatos *Pit* y *pts* [66, 67], existe la hipótesis que a bajas concentraciones de As estos transportadores ingresan indiscriminadamente P o As [68].

Los sitios salinos también pueden albergar bacterias que no se han descrito con anterioridad o que se han descrito y presentan características que no se han reportado aun, como el caso de la especie de *Salinicola tamaricis* descrita por Zhao y colaboradores [69], esta especie proviene de una halófila conocida como *Tamarix chinensis* Lour, se demostró la resistencia de esta especie a metales como: Mn^{2+} , Cu^{2+} , Cd^{2+} , Fe^{2+} y Pb^{2+} . Las bacterias asociadas a plantas pueden inducir la formación de moléculas osmoprotectoras que también se pueden considerar como factores de promoción de crecimiento vegetal como los géneros *Arthrobacter*,

Bacillus y *Burkholderia*, al estar presentes en suelos salinos y asociados a una planta aumentan la presencia de prolina en la planta, el cual es un osmoprotector [70, 71]. Estos géneros bacterianos de microorganismos halotolerantes se han visto distribuidos en la rizosfera de las plantas y su actividad de promoción de crecimiento vegetal depende mucho del medio en el que se encuentren [72]. Como se mencionó anteriormente, los microorganismos halófilos se encuentran presentes en los tres dominios de vida, dentro de las *Archaea*, el género *Haloferax* se ha demostrado tiene el potencial para reducir la concentración de iones de Pb^{2+} , Cr^{6+} , Zn^{2+} y Ni^{2+} en presencia de altas concentraciones de salinidad (2-3 M NaCl) a través de la biosorción mediada por la síntesis de exopolisacáridos [73].

Herramientas ómicas en el estudio de la resistencia a metales y promoción de crecimiento vegetal

En la actualidad, las investigaciones basadas en el uso de herramientas ómicas (genómica, metagenómica transcriptómica, proteómica y metabolómica), así como el análisis de datos ha permitido evidenciar las adaptaciones moleculares que utilizan los microorganismos mesófilos y extremófilos para sobrevivir en estos ambientes [73].

La secuenciación de genomas y metagenomas ha proporcionado información sobre el potencial de los

extremófilos en la biodegradación/biorremediación de xenobióticos mediante la actividad de genes presentes en un proceso de biodegradación [74]. Un ejemplo de ello es *Oleispira antarctica* bacteria psicrófila e hidrocarbonoclasta que presenta tres genes similares a AlkB en su genoma para la biodegradación de alcanos, así como varios genes para resistencia a los metales, lo que indica que esta bacteria puede sobrevivir en ambientes fríos, contaminados con petróleo y metales [74]. En el caso de *Chromohalobacter israelensis*, *Halomonas zincidurans* y *H. xinjiangensis* se investigaron posibles mecanismos de resistencia al Hg, encontrando que *H. zincidurans* pudo tolerar hasta 1 mM de HgCl₂, *C. israelensis* toleró hasta 0.5 mM de HgCl₂ y *H. xinjiangensis* no pudo crecer en presencia de Hg. *H. zincidurans* presentaba más de un conjunto de genes para este metal mientras que *H. xinjiangensis* solo presentaba una enzima mercurio reductasa, la cual no era lo suficientemente eficaz para tolerar la presencia del metal en el medio [75].

Además de proporcionar información sobre la biodegradación de compuestos orgánicos, la secuenciación de genomas sin duda es hoy en día una poderosa herramienta que ha permitido clasificar taxonómicamente microorganismos aislados a partir de muestras ambientales. A través de este enfoque se han logrado ensamblar genomas de bacterias con capacidad de promoción de

crecimiento vegetal resistentes a metales, como la cepa *Arthrobacter* sp. PGP41, la cual es una bacteria resistente a Cd²⁺ aislada a partir de la rizosfera de *Solanum nigrum*, una planta hiperacumuladora de cadmio. El genoma de la cepa PGP41 presenta genes candidatos relacionados con actividades de promoción de crecimiento vegetal como solubilización de fosfatos, fijación de nitrógeno, síntesis de sideróforos, entre otras [76]. *Pantoea agglomerans* C1 es otro ejemplo, es una bacteria aislada de la filosfera de lechuga con actividad PGP, de la cual se ha secuenciado su genoma revelando, además de la presencia de genes asociados a su actividad PGP, genes codificantes para ATPasas transportadoras/ translocadoras de Pb, Cd, Zn y Hg (*cueR-CopA*), resistencia a As (operón *arsRHBC*, *arsR-acr3*), Co, Zn (*cusCFBA_cusSR*, *czcAC*), Cu (*copABCD_pcoR*) lo que la vuelve una bacteria con gran potencial como PGP en suelos contaminados con metales [77].

El análisis del genoma de la cepa STB1 de *Bacillus megaterium* mostró la presencia de elementos génicos involucrados en la tolerancia a estrés osmótico (transportadores de Na⁺ y Cl⁻, biosíntesis y transporte de osmolitos), resistencia a metales (transportadores para Zn²⁺, Co³⁺, Cu²⁺, Cd²⁺, Mn, Ni²⁺, As⁵⁺, Cr⁶⁺, F⁻, y reductasas para As⁵⁺ y Cr⁶⁺), degradación de xenobióticos (nitroreductasas involucradas en la degradación de mesotriona, arildialquilfosfatasas para la degradación de

insecticidas organofosforados), y actividades PGP (biosíntesis de IAA, citoquinina, producción de poliamina, metabolismo de ácido gamma-aminobutírico), características que hacen de la cepa STB1 candidata para su uso en técnicas de agricultura sustentable [78].

Algunas otras ramas como la metabolómica han servido de herramienta para ayudar a entender el comportamiento de estos microorganismos bajo condiciones de estrés, observándose que la producción de los metabolitos depende principalmente de la especie de microorganismo. Como el caso de las cepas de *Halomonas hydrothermalis* VITP9, *Bacillus aquimaris* VITP4, *Planococcus maritimus* VITP21 y *Virgibacillus dokdonensis* VITP1, las cuales al estar en presencia de sal presentan la acumulación de diaminoácidos como Nε-acetil-α-lisina y Nδ-acetilornitina, y de solutos compatibles como ectoína, prolina, glutamato y glicinbetaina [79]. También otros estudios metabolómicos se han enfocado en como los metales provocan daño a las células bacterianas y como esto afecta su asimilación de fuentes de carbono, observando que algunos metales como el Al es más tóxico que el Cu esto cuando se expuso a estos metales a *Pseudomonas pseudoalcaligenes* [80]. En el caso de los metales también se han hecho estos estudios de proteómica como en el caso de la especie de *Cupriavidus metallidurans*, la cual al estar en presencia de Au³⁺, ésta expresó la

proteína CupC; la cual confiere resistencia para cobre. Se observó que esta proteína tenía la capacidad de unirse también a Au³⁺ [81], esta especie también ha mostrado resistencia a Pt asociado a megaplasmidos, al realizar estudios transcriptómicos aumentó la expresión de citocromos c y a transglicosiladas y disminuyeron la expresión de proteínas que intervienen en la conjugación y la formación de pili y la pérdida de un plásmido [82]. La sal puede provocar que se estimulen mecanismos de resistencia que no se han reportado con anterioridad, como lo observado en *Xanthomonas citri* subsp. *citri*, la cual al estar en presencia de 0.25 M de NaCl perdió factores de virulencia, pero aumentó la producción de formar biopelícula y desarrolló proteínas de protección asociadas a este tipo de estrés [83], indicando que las bacterias tienen numerosos mecanismos adaptativos. Algunas investigaciones ya han combinado estas dos herramientas (metabolómica y proteómica), enfocándose en qué efectos tienen las bacterias sobre las plantas. El género *Pseudomonas* puede llegar a aumentar la tasa de fotosíntesis, la producción de fitohormonas y de metabolitos, al igual que el aumento en la síntesis de proteínas que ayudan a la resistencia al estrés como sucedió con plantas de maíz inoculadas con esta bacteria [84]. Esta misma bacteria se ha utilizado en cultivos de canola donde se ha observado un efecto positivo en la resistencia a la sal y aumentando las proteínas

relacionadas con la glicolisis, el ciclo de los ácidos tricarboxílicos y metabolismo de aminoácidos [85]. Algunas actinobacterias como *Arthrobacter endophyticus* y *Nocardiopsis alba*, han provocado estos mismos efectos en *Arabidopsis thaliana* permitiendo que crezca en presencia de sal y además con estudios transcriptómicos se encontró que probablemente algunas rutas metabólicas como la síntesis de carotenos, nitrógeno y glicerolípidos ayuden a mitigar el estrés en esta planta inoculada con estas bacterias [86].

Asimismo, la importancia de la meta-transcriptómica, metaproteómica y metabolómica en los estudios de biorremediación ambiental ha destacado por reflejar respuestas a diferentes factores en los perfiles de expresión génica, en el potencial de una comunidad en un área contaminada, y con la fiabilidad de en qué momento, cómo y qué microorganismos están funcionando, proporcionando un monitoreo rápido y sensible de la respuesta de la microbiota a los cambios en los sitios contaminados, la temperatura, la salinidad, el pH, los niveles de O₂, así como las alteraciones en la composición xenobiótica. La metabolómica es otro enfoque que puede confirmar vías metabólicas basadas en la identificación de subproductos generados por actividades enzimáticas, que permiten el monitoreo directo de la degradación y/o metabolismo de un determinado compuesto xenobiótico [74]. Sin embargo, aún

hacen falta investigaciones que integren las diferentes herramientas ómicas sobre el efecto que presenta la salinidad sobre la presencia de metales u otros contaminantes tóxicos.

CONCLUSIONES

La presente revisión se enfocó en plantear el panorama actual sobre la problemática de la salinización de los suelos, así como la presencia de contaminantes (metales) tanto a escala global como en el territorio nacional. Esta problemática se presenta en zonas áridas o desérticas y en suelos agrícolas donde las prácticas de cultivo no son adecuadas, lo cual plantea un reto para las próximas décadas debido al aumento exponencial de la población mundial. En estos ambientes se pueden encontrar diversos microorganismos denominados halófilos pertenecientes a los tres dominios de vida, siendo predominante la presencia de arqueas y bacterias las cuales pueden presentar mecanismos de adaptación a elevadas concentraciones de salinidad, así como a metales y, presentar características de promoción de crecimiento vegetal, lo que los coloca en el centro de atención para la búsqueda de nuevos productos naturales, nuevas estrategias en la recuperación de ambientes integrando la información obtenida a través del uso de técnicas ómicas o como parte de una forma de agricultura sustentable de los suelos afectados por este tipo de alteración.

AGRADECIMIENTOS

J. Guevara-Luna, I. Arroyo- Herrera y Y. Bahena-Osorio agradecen el apoyo de la beca del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y de BEIFI-IPN. B. Román-Ponce agradece el apoyo de CONACyT para su estancia posdoctoral. M. S. Vázquez-Murrieta agradece el apoyo de la Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas (COFAA), del Estímulo al Desempeño de los Investigadores (EDI-IPN) y del Sistema Nacional de Investigadores (SNI-CONACyT).

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran no tener conflictos de intereses.

REFERENCIAS

- [1] Sáenz-Mata J, Palacio-Rodríguez R, Sánchez-Galván H, Balagurusamy N. Plant Growth Promoting Rhizobacteria Associated to Halophytes: Potential Applications in Agriculture. In: Khan M, Boer B, Öztürk M, Clüsener-Godt M, Gul B, Breckle SW Eds. *Sabkha Ecosystems, Tasks for Vegetation Science*. Springer, Cham; 2016; 411- 425.
- [2] Bui EN. Causes of Soil Salinization, sodification, and alkalinization. *Oxford Research Encyclopedia of Environmental Science*. Available at: <https://oxfordre.com/environmentalscience/view/10.1093/acrefore/9780199389414.001.0001/acrefore-9780199389414-e-264>. (Accessed on: June 10, 2019).
- [3] SEMARNAT y SAGARPA. Salinidad del suelo. Available at: (<http://www.cofupro.org.mx/cofupro/images/contentidoweb/indice/publicaciones-nayarit/FOLLETOS%20Y%20MANUALES/FOLLETOS%20IMTA%202009/folleto%206%20salinidaddelsuelo.pdf>). (Accessed on: June 09, 2019).
- [4] FAO. Salt-Affected Soils and their Management. 1988; Available at: (<http://www.fao.org/docrep/x5871e/x5871e00.htm#Contents>). (Accessed on: June 09, 2019).
- [5] Richards LA. Diagnosis and improvements of saline and alkali soils. *USDA. Agriculture Handbook 60*. 1954; 160.
- [6] FAO. Status of the World's Soil Resources. 2015; (<http://www.fao.org/soils-2015/resources/fao-publications/en/>). (Accessed on: June 09, 2019).
- [7] Sharma A, Vaishnav A, Jamali H, Srivastava AK, Saxena AK, Srivastava AK. Halophilic Bacteria: Potential Bioinoculants for sustainable agriculture and Environment Management Under Salt Stress. In: Choudhary DK, Varma A, Tuteja N, Eds. *Plant-Microbe Interaction: An Approach to Sustainable Agriculture*. Springer, Singapore; 2016; 297–325.

- [8] Tanji KK. Salinity in the Soil Environment. In: Läuchli, A, Lüttge U. Eds. Salinity: Environment - Plants - Molecules. Springer Netherlands, Dordrecht; 2002; 21–51.
- [9] Rengasamy P. World salinization with emphasis on Australia. *J Exp Bot*; 2006; 57: 1017–1023.
- [10] Daliakopoulos IN, Tsanis IK, Koutroulis A, Kourgialas NN, Varouchakis AE, Karatzas GP, Ritsema CJ. The threat of soil salinity: A european scale review. *Sci. Total Environ.*; 2016; 573: 727–739.
- [11] Edmunds WM, Cook JM, Darling WG, Kinniburgh DG, Miles DL, Bath AH, Morgan-Jones M, Andrews JN. Baseline geochemical conditions in the Chalk aquifer, Berkshire, U.K.: a basis for groundwater quality management. *Appl Geochem*; 1987; 2: 251–274.
- [12] Fan X, Pedroli B, Liu G, Liu Q, Liu H, Shu L. Soil salinity development in the yellow river delta in relation to groundwater dynamics. *Land Degradation Develop*; 2012; 23: 175–189.
- [13] Trnka M, Kersebaum KC, Eitzinger J, Hayes M, Hlavinka P, Svoboda M, Dubrovský M, Semerádová D, Wardlow B, Pokorný E, Možný M, Wilhite D, Žalud Z. Consequences of climate change for the soil climate in Central Europe and the central plains of the United States. *Climatic Change*; 2013; 120: 405–418.
- [14] Squires RV, Glenn EP.– Salination, Desertification, and Soil Erosion. In Squires VR, Ed. The role of food, agriculture, forestry and fisheries in human nutrition. EOLSS, France; 2009; 3; 102-123.
- [15] Shrivastava P, Kumar R. Soil salinity: A serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation. *Saudi Journal of Biological Sciences*; 2015; 22: 123–131.
- [16] Krasilnikov P, Gutiérrez-Castorena M del C, Ahrens RJ, Cruz-Gaistardo CO, Sedov S, Solleiro-Rebolledo E. Major Soil Types and Their Classification, in: Hartemink AE, Eds. The Soils of Mexico, World Soils Book Series. Springer, Dordrecht; 2013; 33–74.
- [17] Manzano-Banda JI, Rivera-Ortiz P, Briones-Encinia F, Zamora-Tovar C. Rehabilitación de suelos salino-sódicos: estudio de caso en el distrito de riego 086, Jiménez, Tamaulipas, México. *Terra Latinoamericana* 2014; 32(3): 211-219.
- [18] Gohel SD, Sharma AK, Dangar KG, Thakrar FJ, Singh SP. Antimicrobial and Biocatalytic Potential of Haloalkaliphilic Actinobacteria. In: Maheshwari DK, Saraf M, Eds. Halophiles: Sustainable Development and Biodiversity. Springer, Cham; 2015; 6: 29-55.
- [19] Tripathi S, Barua S, Chakrabarti, K. Site Specific Bioinoculants for Sustainable

- Agriculture in Coastal Saline Soil, in: Maheshwari, DK, Saraf, M, Eds. *Halophiles: Sustainable Development and Biodiversity* Springer, Cham; 2015; 6: 209–234.
- [20] Kushner DJ. Growth and nutrition of halophilic bacteria. In: Vreeland RH, Hochstein LI, Eds. *The biology of halophilic bacteria*. Boca Raton, FL: CRC Press; 1993; 87–89.
- [21] Arora S, Vanza M. Microbial Approach for Bioremediation of Saline and Sodic Soils. In: Arora S, Singh A, Singh Y, Eds. *Bioremediation of Salt Affected Soils: An Indian Perspective*. Springer, Cham; 2017; 87-100.
- [22] Delgado-García M, Nicolaus B, Poli A, Aguilar CN, Rodríguez-Herrera R. Isolation and Screening of Halophilic Bacteria for Production of Hydrolytic Enzymes, in: *Halophiles, Sustainable Development and Biodiversity*. Springer, Cham; 2015; 379–401.
- [23] Oren A. Diversity of halophilic microorganisms: environments, phylogeny, physiology and applications. *J Ind Microbiol Biotechnol*; 2002; 28: 56–63.
- [24] Arahal DR, Ventosa A. The family Halomonadaceae. In: Dworkin M, Falkow S, Rosenberg E, Schleifer K-H, Stackebrandt E, Eds. *The prokaryotes. A handbook on the biology of bacteria*. Springer, New York; 2006, 3(6):811–835.
- [25] Oren A. The order Haloanaerobiales. In: Dworkin M, Falkow S, Rosenberg E, Schleifer KH, Stackebrandt E, Eds. *The prokaryotes. A handbook on the biology of bacteria*. Springer, New York; 2006; 3(4): 804–817.
- [26] Oren A. Diversity of Halophiles. In *Extremophiles Handbook*. Horikoshi K, Antranikian G, Bull AT, Robb FT, Stetter KO, Eds. Springer Japan; 2011; 1: 309-325.
- [27] Edbeib MF, Wahab RA, Huyop F. Halophiles: biology, adaptation, and their role in decontamination of hypersaline environments. *World J Microbiol Biotechnol* 2016; 32: 135.
- [28] Etesami H, Beattie GA. Mining halophytes for plant growth-promoting halotolerant bacteria to enhance the salinity tolerance of non-halophytic crops. *Frontiers Microbiol* 2018; 9: 148.
- [29] Ma Y, Rajkumar M, Zhang C, Freitas H. Beneficial role of bacterial endophytes in heavy metal phytoremediation. *J Environ Management* 2016; 174: 14-25.
- [30] Ma Y, Rajkumar M, Oliveira RS, Zhang C y Freitas H. Potential of plant beneficial bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi in phytoremediation of metal-contaminated saline soils. *J Haz Mat*; 2019; 379: 120813.
- [31] Menasria T, Monteoliva-Sánchez M, Benammar L, Benhadj M, Ayachi A, Hacène H, Gonzalez-Paredes A, Aguilera M. Culturable halophilic bacteria inhabiting

- Algerian saline ecosystems: a source of promising features and potentialities. *World J Microb Biot* 2019; 35(9): 1-16.
- [32] More TT, Yadav JSS, Yan S, Tyagi RD, Surampalli RY. Extracellular polymeric substances of bacteria and their potential environmental applications. *J Environ Manag* 2014; 144: 1-25.
- [33] Davey ME, O'toole GA (2000). Microbial biofilms: from ecology to molecular genetics. *Microbiol. Mol. Biol. Rev* 2000; 64:847-867.
- [34] Yuan J, Ruan Y, Wang B, Zhang J, Waseem R, Huang Q, Shen Q. Plant growth-promoting rhizobacteria strain *Bacillus amyloliquefaciens* NJN-6-enriched bio-organic fertilizer suppressed *Fusarium* wild and promoted the growth of banana plants. *J Agric Food Chem* 2013; 61: 3774- 3780.
- [35] Kasim WA, Gaafar RM, Abou-Ali RM, Omar MN, Hewait HM. Effect of biofilm forming plant growth promoting rhizobacteria on salinity tolerance in barley. *Annals Agri Sci* 2016; 61(2): 217-227.
- [36] Ibrahim IM, Konnova SA, Sigida, EN, Lyubun EV, Muratova AY, Fedonenko YP, Elbanna K. Bioremediation potential of a halophilic *Halobacillus* sp. strain, EG1HP4QL: exopolysaccharide production, crude oil degradation, and heavy metal tolerance. *Extremophiles* 2019; 1-10.
- [37] Chen L, Liu Y, Wu G, Njeri VK, Shen Q, Zhang N, Zhang R. Induced maize salt tolerance by rhizosphere inoculation of *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9. *Physiol plant* 2016; 158(1): 34-44.
- [38] Subudhi S, Bisht V, Batta N, Pathak M, Devi A, Lal B. Purification and characterization of exopolysaccharide bioflocculant produced by heavy metal resistant *Achromobacter xylooxidans*. *Carbohydrate polymers* 2016; 137: 441-451.
- [39] Li J, Yun YQ, Xing L, Song L. Novel bioflocculant produced by salt-tolerant, alkaliphilic strain *Oceanobacillus polygoni* HG6 and its application in tannery wastewater treatment. *Biosci Biotechnol Biochem* 2017; 81(5): 1018-1025.
- [40] Aslam F, Ali B. Halotolerant Bacterial Diversity Associated with *Suaeda fruticosa* (L.) Forssk. Improved Growth of Maize under Salinity Stress. *Agronomy* 2018; 8(8): 131.
- [41] Al-Momani FA, Massadeh A M, Hadad YA. Uptake of zinc and copper by halophilic bacteria isolated from the dead seashore, Jordan. *Biol Trace Elem Res* 2007; 115(3): 291-300.
- [42] Mallick I, Bhattacharyya C, Mukherji S, Dey D, Sarkar SC, Mukhopadhyay UK, Ghosh A.

- Effective rhizoinoculation and biofilm formation by arsenic immobilizing halophilic plant growth promoting bacteria (PGPB) isolated from mangrove rhizosphere: a step towards arsenic rhizoremediation. *Sci Total Environ* 2018; 610: 1239-1250.
- [43] Zhu LJ, Guan DX, Luo J, Rathinasabapathi B, Ma LQ. Characterization of arsenic-resistant endophytic bacteria from hyperaccumulators *Pteris vittata* and *Pteris multifida*. *Chemosphere* 2014;113: 9-16.
- [44] Manzoor M, Abid R, Rathinasabapathi B, De Oliveira LM, da Silva E, Deng F, Rensing C, Arshad M, Gul I, Xiang P, Ma LQ. Metal tolerance of arsenic-resistant bacteria and their ability to promote plant growth of *Pteris vittata* in Pb-contaminated soil. *Sci Total Environ* 2019; 660: 18-24.
- [45] Ghosh P, Rathinasabapathi B, Ma LQ. Arsenic-resistant bacteria solubilized arsenic in the growth media and increased growth of arsenic hyperaccumulator *Pteris vittata* L. *Bioresource technol* 2011; 102(19): 8756-8761.
- [46] Ghosh P, Rathinasabapathi B, Teplitski M, Ma LQ. Bacterial ability in AsIII oxidation and AsV reduction: relation to arsenic tolerance, P uptake, and siderophore production. *Chemosphere* 2015; 138: 995-1000.
- [47] Das S, Barooah M. Characterization of siderophore producing arsenic-resistant *Staphylococcus* sp. strain TA6 isolated from contaminated groundwater of Jorhat, Assam and its possible role in arsenic geocycle. *BMC microbiology* 2018; 18(1): 104-115.
- [48] Drewniak, Ł, Skłodowska A, Manecki M, Bajda, T. Solubilization of Pb-bearing apatite $Pb_5(PO_4)_3Cl$ by bacteria isolated from polluted environment. *Chemosphere* 2017; 171: 302-307.
- [49] Lu Q, Weng Y, You Y, Xu Q, Li H, Li Y, Du S. Inoculation with abscisic acid (ABA)-catabolizing bacteria can improve phytoextraction of heavy metal in contaminated soil. *Environ Pollut* 2019; 257: 113497.
- [50] Rehman B, Hassan TU, Bano A. Potential of indole-3-acetic acid-producing rhizobacteria to resist Pb toxicity in polluted soil. *Soil and Sediment Contam* 2019; 28(1): 101-121.
- [51] Raval VH, Saraf M. Biosynthesis and purification of indole-3-acetic acid by halotolerant rhizobacteria isolated from Little Runn of Kachchh. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology* 2020; 23: 101435.
- [52] Amoozegar MA, Ghazanfari N, Didari M. Lead and Cadmium Bioremoval by *Halomonas* sp., an Exopolysaccharide-Producing Halophilic Bacterium. *Progress in Biological Sciences* 2012; 1(2): 1-11.
- [53] Mabrouk ME, Arayes MA, Sabry SA. Hexavalent chromium reduction by chromate-

- resistant haloalkaliphilic *Halomonas* sp. M-Cr newly isolated from tannery effluent. *Biotechnol Biotec Eq* 2014; 28(4): 659-667.
- [54] Focardi S, Pepi M, Landi G, Gasperini S, Ruta M, Di Basio P, Focardi SE. Hexavalent chromium reduction by whole cells and cell free extract of the moderate halophilic bacterial strain sp. TA-04. *Int Biodeter Biodeg* 2012; 66: 63-70.
- [55] Biswas J, Bose P, Mandal S, Paul AK. Reduction of hexavalent chromium by a moderately halophilic bacterium, *Halomonas smyrnensis* KS802 under saline environment. *Environmental Sustainability* 2018; 1(4): 411-423.
- [56] Mishra RR, Dhal B, Dutta SK, Dangar TK, Das NN, Thatoi HN. Optimization and characterization of chromium (VI) reduction in saline condition by moderately halophilic *Vigribacillus* sp. isolated from mangrove soil of Bhitarkanika. India. *J Hazard Mater* 2012; 219-228.
- [57] Subramanian S, Sam S, Jayaraman G. Hexavalent chromium reduction by metal resistant and halotolerant *Planococcus maritimus* VITP21. *Afr J Microbiol Res* 2012; 6: 7339-7349.
- [58] Amoozegar MA, Ghasemi A, Razavi MR, Naddaf S. Evaluation of hexavalent chromium reduction by chromate-resistant moderately halophile, *Nesterenkonia* sp. strain MF2. *Process Biochem* 2007; 42: 1475-1479.
- [59] Desale P, Patel B, Singh S, Malhotra A, Nawani N. Plant growth promoting properties of *Halobacillus* sp. and *Halomonas* sp. in presence of salinity and heavy metals. *Journal of basic microbiology* 2014; 54(8): 781-791.
- [60] Yamaguchi R, Arakawa T, Tokunaga H, Ishibashi M, Tokunaga M. Halophilic properties of metal binding protein characterized by high histidine content from *Chromohalobacter salexigens* DSM3043. *Protein Journal* 2012; 31: 175-83.
- [61] Kalimuthu K, Suresh RB, Venkataraman D, Bilal M, Gurunathan S. Biosynthesis of silver nanocrystals by *Bacillus licheniformis*. *Colloid Surface B* 2008; 65: 150-3.
- [62] Srivastava P, Kowshik M. Mechanisms of metal resistance and homeostasis in haloarchaea. *Archaea* 2013; 1-16.
- [63] Patil S, Fernandes J, Tangasali R, Furtado I. Exploitation of *Haloferax alexandrinus* for biogenic synthesis of silver nanoparticles antagonistic to human and lower mammalian pathogens. *J Clust Sci* 2014; 25: 423-33.
- [64] Govarthanan M, Shim J, Kim SA, Kamala-Kannan S, Oh BT. Isolation and characterization of multi-metal-resistant *Halomonas* sp. MG from Tamil Nadu

- magnesite ore soil in India. *Current microbiology* 2015; 71(5): 618-623.
- [65] Jain R, Jha S, Mahatma MK, Jha A, Kumar GN. Characterization of arsenite tolerant *Halomonas* sp. Alang-4, originated from heavy metal polluted shore of Gulf of Cambay. *Journal of Environ Sci Health Part A* 2016; 51(6): 478-486.
- [66] Lin Y, Fan H, Hao X, Johnstone L, Hu Y, Wei G, Alwathnani HA, Wang G, Rensing C. Draft genome sequence of *Halomonas* sp. strain HAL1, a moderately halophilic arsenite-oxidizing bacterium isolated from gold-mine soil. *J Bacteriol* 2012; 194: 199–200.
- [67] Singh AL, Singh VK. (2017). A study on phosphate uptake by *Acinetobacter* sp. in presence of arsenate under aerobic condition. *Indian J Biotechnol* 2017; 16: 106-109
- [68] Chen F, Cao Y, Wei S, Li Y, Li X, Wang Q, Wang G. Regulation of arsenite oxidation by the phosphate two-component system PhoBR in *Halomonas* sp. HAL1. *Frontiers in microbiology* 2015; 6: 923.
- [69] Zhao GY, Zhao LY, Xia ZJ, Zhu JL, Liu D, Liu CY, Dai MX. *Salinicola tamaricis* sp. nov., a heavy-metal-tolerant, endophytic bacterium isolated from the halophyte *Tamarix chinensis* Lour. *Int J Syst Evol Microbiol* 2017; 67(6): 1813-1819.
- [70] Barka EA, Nowak J, Clément C. Enhancement of chilling resistance of inoculated grapevine plantlets with a plant growth promoting rhizobacterium, *Burkholderia phytofirmans* Strain PsJN. *Appl. Environ. Microbiol* 2006; 72: 7246-7252.
- [71] Sziderics AH, F Rasche, F Trognitz, A Sessitsch, E Wilhelm. Bacterial endophytes contribute to abiotic stress adaptation in pepper plants (*Capsicum annum* L.). *Can. J. Microbiol* 2007; 53: 1195-1202.
- [72] Timmusk S, Abd El-Daim IA, Copolovici L, Tanilas T, Kännaste A, Niinemets Ü. Drought-tolerance of wheat improved by rhizosphere bacteria from harsh environments: enhanced biomass production and reduced emissions of stress volatiles. *PLoS ONE* 2014; 9(5): e96086.
- [73] Popescu G, Dumitru L. Biosorption of Some Heavy Metals from Media with High Salt Concentrations by Halophilic Archaea. *Biotechnology & Biotechnological Equipment* 2009, 23(sup1): 791-795.
- [74] Giovanella P, Vieira GA, Otero IVR, Pellizzer E, de Jesus Fontes B, Sette LD. Metal and organic pollutants bioremediation by extremophile microorganisms. *Journal of hazardous materials* 2020; 382:121024.
- [75] Zhou P, Huo YY, Xu L, Wu YH, Meng FX, Wang CS, Xu XW. Investigation of mercury

- tolerance in *Chromohalobacter israelensis* DSM 6768T and *Halomonas zincidurans* B6T by comparative genomics with *Halomonas xinjiangensis* TRM 0175T. *Marine genomics* 2015; 19: 15-16.
- [76] Xu X, Xu M, Zhao Q, Xia Y, Chen C, Shen Z. Complete Genome Sequence of Cd(II)-Resistant *Arthrobacter* sp. PGP41, a Plant Growth-Promoting Bacterium with Potential in Microbe-Assisted Phytoremediation. *Current Microbiology* 2018; 75: 1231-1239.
- [77] Luziatelli F; Ficca AG; Cardarelli M; Melini F; Cavalieri A; Ruzzi M. Genome Sequencing of *Pantoea agglomerans* C1 Provides Insights into Molecular and Genetic Mechanisms of Plant Growth-Promotion and Tolerance to Heavy Metals. *Microorganisms* 2020; 8(2): 153.
- [78] Nascimento FX, Hernández AG, Glick BR, Rossi MJ. Plant growth-promoting activities and genomic analysis of the stress-resistant *Bacillus megaterium* STB1, a bacterium of agricultural and biotechnological interest. *Biotechnology Reports* 2019; 25: 1-9.
- [79] Joghee NN, Jayaraman G. Metabolomic characterization of halophilic bacterial isolates reveals strains synthesizing rare diaminoacids under salt stress. *Biochimie* 2014; 102: 102-111.
- [80] Booth SC, Weljie AM, Turner R.J. 2015. Metabolomics reveals differences of metal toxicity in cultures of *Pseudomonas pseudoalcaligenes* KF707 grown on different carbon sources. *Frontiers in microbiology* 2015; 6: 827-844.
- [81] Zammit CM, Weiland F, Brugger J, Wade B, Winderbaum LJ, Nies DH, Southan G, Hoffmann P, Reith F. Proteomic responses to gold (III)-toxicity in the bacterium *Cupriavidus metallidurans* CH34. *Metallomics* 2016; 8(11): 1204-1216.
- [82] Ali MM, Provoost A, Maertens L, Leys N, Monsieurs P, Charlier D, Van Houdt, R. Genomic and transcriptomic changes that mediate increased platinum resistance in *Cupriavidus metallidurans*. *Genes* 2019; 10(1): 1-27.
- [83] Barcarolo MV, Garavaglia BS, Thomas L, Marondedze C, Gehring C, Gottig N, Ottado J. Proteome changes and physiological adaptations of the phytopathogen *Xanthomonas citri* subsp. *citri* under salt stress and their implications for virulence. *FEMS microbiology ecology* 2019; 95(6): 1-11.
- [84] Li K, Pidatala VR, Shaik R, Datta R, Ramakrishna W. Integrated metabolomic and proteomic approaches dissect the effect of metal-resistant bacteria on maize biomass and copper uptake. *Environ Sci Technol* 2014; 48(2): 1184-1193.

[85] Banaei-Asl F, Farajzadeh D, Bandehagh A, Komatsu S. Comprehensive proteomic analysis of canola leaf inoculated with a plant growth-promoting bacterium, *Pseudomonas fluorescens*, under salt stress. *BBA Proteins Proteom* 2016; 1864(9): 1222-1236.

[86] Dong Z Y, Rao M PN, Wang HF, Fang BZ, Liu YH, Li L, Xiao M, Li WJ. Transcriptomic analysis of two endophytes involved in enhancing salt stress ability of *Arabidopsis thaliana*. *Sci Total Environ* 2019; 686: 107-117.