

Artículo de revisión

Sideróforos de rizobacterias y su aplicación en la biorremediación

Néstor Fabián Galvis Serrano¹ ✉, Laura Moreno² ✉

¹Facultad de Ciencias de la Salud, Grupo de Investigación Biogen, Universidad de Santander, Cúcuta, Norte de Santander, Colombia.

²Facultad de Ciencias Básicas, Grupo de Investigación Majumba, Universidad Francisco de Paula Santander, Cúcuta, Norte de Santander, Colombia.

Recepción: 17-dic-2023 **Aceptado:** 28-abril-2024 **Publicado:** 23-jul-2024

Cómo citar: Galvis Serrano, N. F., & Moreno, L. (2024). Sideróforos De Rizobacterias Y Su Aplicación En La Biorremediación. Ciencia En Desarrollo, 15(2). <https://doi.org/10.19053/uptc.01217488.v15.n2.2024.16996>

Resumen

La contaminación del suelo por metales tóxicos reduce la producción agrícola y la calidad de los alimentos. La biorremediación es una alternativa para la recuperación de suelos contaminados, mediado por rizobacterias que cuentan con diferentes mecanismos, como la producción de sideróforos, para contrarrestar la toxicidad de los metales pesados. Los sideróforos son pequeñas moléculas orgánicas quelantes de hierro, que es un elemento esencial para la vida de todos los organismos y es requerido en diferentes procesos celulares. El conocimiento sobre los mecanismos de síntesis de los sideróforos y su potencial efecto en la biorremediación es fundamental para la implementación de alternativas ecológicas para reducir los efectos adversos ocasionados por el uso de químicos. En esta revisión se describe las clases, síntesis, transporte y regulación de los sideróforos; también se presenta los principales hallazgos relacionados con el uso de rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR) productores de sideróforos en la biorremediación de ambientes contaminados, con el fin de consolidar información para el desarrollo de nuevas alternativas sostenibles en la reducción del impacto negativo de los metales tóxicos en la producción agrícola.

Palabras Clave: Rizobacterias, sideróforos, metales pesados, biorremediación.

Abstract

Soil contamination by toxic metals reduces agricultural production and food quality. Bioremediation is an alternative for the recovery of contaminated soils, mediated by microorganisms that have different mechanisms, such as the production of siderophores, to counteract the toxicity of heavy metals. Siderophores are small organic molecules that chelate iron, which is an essential element for the life of all organisms and is required in different cellular processes. Knowledge about the synthesis mechanisms of siderophores and their potential effect on bioremediation is fundamental for the implementation of ecological alternatives to reduce the adverse effects caused by the use of chemicals. This review describes the classes, synthesis, transport and regulation of siderophores; it also presents the main findings related to the use of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) producers of siderophores in the bioremediation of contaminated environments, in order to consolidate information for the development of new sustainable alternatives to reduce the negative impact of toxic metals in agricultural production.

Keywords: Rhizobacteria, siderophores, heavy metals, bioremediation.

1. Introducción

La productividad agrícola ha aumentado significativamente en las últimas décadas gracias a las tecnologías desarrolladas durante la revolución verde y la expansión del uso de la tierra y el agua. Los avances en la agricultura han contribuido a la seguridad alimentaria del planeta y creado oportunidades para el desarrollo empresarial como principio del desarrollo económico, siendo una fuente de empleo para millones de personas [1, 2]. Se estima que en el 2050 la población mundial alcanzará los 9.500 millones de personas, lo que significa que la demanda de alimentos aumentará aproximadamente un 70 %. Para satisfacer esta necesidad, se necesita una seguridad alimentaria estable a través de la agricultura sostenible [3, 4, 5]. Sin embargo, para lograr este objetivo de producción agrícola, es necesario agregar grandes cantidades de fertilizantes químicos al suelo como nitrógeno y fósforo, los cuales afectan negativamente la fertilidad y diversidad microbiana del suelo, además de contaminar las aguas superficiales y subterráneas [1, 2, 6, 7]. La acumulación de fertilizantes químicos en el medio ambiente está relacionada con variaciones en factores ambientales y climáticos, como la temperatura, precipitaciones, sequías e inundaciones; y con la propagación de plagas y enfermedades resistentes a diferentes compuestos químicos [8, 9]. Además de la aplicación de fertilizantes químicos y pesticidas, la contaminación de los suelos por metales pesados es ocasionada por el rápido crecimiento industrial, la minería, el riego con aguas residuales, la deposición atmosférica, y el vertido inadecuado de productos petroquímicos y de residuos metálicos [10]. Lo anterior afectaría considerablemente el rendimiento de los cultivos.

El uso de biofertilizantes en la producción agrícola no solo contribuye a la biodiversidad del suelo, sino que también satisface la creciente demanda de alimentos sanos, seguros y sostenibles en el largo plazo [11, 12]. Las rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR) se encuentran en la rizosfera y raíces, y ofrecen interesantes ventajas en plantas, como el aumento de la disponibilidad de nutrientes, la resistencia al ataque de patógenos y la remediación de la contaminación por metales pesados, generando un mejor rendimiento en cultivos de importancia económica. La promoción del crecimiento en las plantas es mediada por mecanismos directos e indirectos de las PGPR, como la producción de sideróforos, que son compuestos orgánicos de bajo peso molecular, utilizados para tomar el Fe^{+3} de diferentes hábitats terrestres y acuáticos y ponerlo a disposición de las células microbianas y vegetales.

Las bacterias que producen sideróforos y que han sido reportadas como PGPR, pertenecen a los géneros *Alcaligenes*, *Aeromonas*, *Azotobacter*, *Arthrobacter*, *Azoarcus*, *Azospirillum*, *Acinetobacter*, *S. Agrobacterium*, *Aneurinibacillus*, *Bacillus*, *Beijerinckia*, *Brevibacillus*, *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Gluconacetobacter*, *Gluconobacter*, *Herbaspirillum*, *Klebsiella*, *Paenibacillus*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Rhodococcus*, *Saccharothrix*, *Serratia*, *Thiobacillus* y *Variovorax* [13-16].

La síntesis de sideróforos generalmente se asocia con la multiplicación y el desarrollo de la virulencia de los patógenos, pero también están implicados en diversas funciones que favorecen el crecimiento de las plantas [17-20]. Aunque la función principal de los sideróforos es tomar el Fe^{+3} , también pueden desempeñar un papel importante en la desintoxicación de muestras contaminadas con metales pesados uniéndose a una amplia gama de metales tóxicos, como Cr^{3+} , Al^{3+} , Cu^{2+} , Eu^{3+} y Pb^{2+} [10].

Esta revisión detalla la síntesis, transporte y regulación de los sideróforos bacterianos; y las posibles funciones de las PGPR productoras de sideróforos, que pueden participar en la biorremediación de suelos contaminados por metales tóxicos, y su efecto en el crecimiento vegetal.

2. Sideróforos

2.1. Importancia del hierro en los seres vivos

El hierro es el cuarto elemento y el segundo metal más abundante en la tierra; y es esencial para la vida de todos los organismos porque interviene en procesos celulares como la síntesis de ADN, el ciclo de los ácidos tricarbónicos, la cadena de transporte de electrones, la fosforilación oxidativa, la fijación de nitrógeno y la biosíntesis de compuestos aromáticos [21, 22]. En condiciones fisiológicas, el hierro puede existir en dos estados de oxidación, ferroso (Fe^{2+}) y férrico (Fe^{3+}) [23]. Su importancia biológica resulta de su incorporación a proteínas mononucleares o binucleares y formas más complejas como parte de grupos mixtos hierro/azufre o grupos hemo [24]. Su reducción reduce la síntesis de ADN e inhibe el crecimiento bacteriano, provocando cambios morfológicos en las bacterias [21]. La síntesis de proteínas fijadoras de hierro reduce su disponibilidad, y es un mecanismo de defensa utilizado por el huésped para prevenir infecciones; el exceso de hierro libre puede causar toxicidad mediante la formación de especies reactivas de oxígeno [25].

La disponibilidad de hierro ferroso en el suelo es baja, con concentraciones en el rango de 10^{-10} a 10^{-9} M y con niveles requeridos por los organismos vivos de 10^{-7} a 10^{-5} M [10, 26]. Debido a la baja disponibilidad de Fe^{3+} en el suelo, las bacterias han adquirido diversas formas de captación, de las cuales la producción de sideróforos es el principal mecanismo de quelación del hierro [2, 27]. Sin embargo, las bacterias Gram-negativas patógenas pueden presentar otras formas de absorción de hierro, como la expresión de la lactoferrina y la transferrina, el sistema FeO , y el grupo hemo [21, 28, 29].

La mayoría de las bacterias tienen sistemas de captación de hierro mediados por sideróforos (del griego sideros que significa hierro y phores que significa portador) [10, 27]. Los sideróforos son moléculas pequeñas, de peso molecular de 500 a 1500 daltons, con fuerte afinidad por el hierro férrico (Fe^{+3}) de 1020 a 10^{30} M^{-1} , sintetizados por diversas bacterias como *Pseudomonas*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Enterobacter*, *Serratia*, *Azospirillum*, *Rhizobium*, *Mesorhizobium*, *Brevibacillus*, *Pseudomonas* y *Paenibacillus* [2, 30-33]. Los sideróforos son ampliamente reconocidos como factores de virulencia de bacterias patógenas [21, 34-39]. Sin embargo, los sideróforos de bacterias también contribuyen a la absorción de hierro que promueve el crecimiento de las plantas, cambiando la forma insoluble del hierro en soluble [2, 21, 33, 40].

Para evitar la acumulación de hierro libre en las células, todos los organismos, incluidas las plantas, realizan una regulación precisa de la homeostasis del hierro que incluye los procesos de captación, transporte y almacenamiento de este metal [41]. Las plantas requieren el hierro en forma Fe^{+2} para el desarrollo de la clorofila y enzimas relacionadas con la respiración celular, y diferentes procesos metabólicos, como el ciclo del ácido tricarbónico, la fosforilación oxidativa y la fotosíntesis; sin embargo, aunque en el suelo el hierro es un elemento abundante, su disponibilidad es baja por encontrarse en forma de iones férricos y ser poco soluble [2, 20, 40, 42]. La clorosis férrica es una alteración nutricional de algunos suelos causada por la baja disponibilidad de hierro en las plantas, afectando su crecimiento y provocando un descenso en la productividad de los cultivos. La clorosis se manifiesta en plantas como una diferencia entre el tejido verde y el menos verde (o amarillo), ocasionado por la escasez de clorofila [43]. La accesibilidad del hierro en el suelo para las plantas disminuye con el aumento del potencial redox y pH del suelo [44]. Una variedad de PGPR pueden colonizar la rizosfera y aumentar la absorción de hierro por las plantas mediante la síntesis y liberación de sideróforos en condiciones apropiadas, aumentando y regulando así la biodisponibilidad del hierro [45].

En deficiencia de hierro se activa una red de eventos metabólicos para coordinar la movilización del hierro almacenado hacia las raíces para su absorción y distribución en la planta. En dicotiledóneas y monocotiledóneas no gramíneas, se establece un mecanismo de absorción de hierro basado en la reducción, conocido como estrategia I de adquisición de hierro. Esta estrategia implica tres pasos para la

captación de hierro: liberación de protones para mejorar la movilidad del hierro, reducción de Fe^{3+} a Fe^{2+} e importación de Fe^{2+} . En la estrategia II, las plantas responden al estrés por Fe produciendo fitosideróforos que se secretan en la rizosfera y actúan como quelantes de alta afinidad para formar complejos Fe^{3+} -fitosideróforos, que son transportados al interior de la célula mediante el transportador Fe-fitosideróforo YS1 (en maíz) o YSL (en otras gramíneas). Además, los microorganismos del suelo producen y liberan sideróforos para facilitar la movilidad y la absorción del hierro por las plantas [46-48].

2.2. Síntesis de sideróforos

Los sideróforos se descubrieron en la década de 1950 al identificar el ferricromo A y la micobactina en los hongos *Ustilago sphaerogena* y *Mycobacterium johnei*, respectivamente [49, 50]. Hasta la fecha se han identificado más de 500 sideróforos diferentes, lo que revela su importancia, especificidad y variedad; y se clasifican en sideróforos microbianos y fitosideróforos [2, 51, 52]. La variación en la estructura de los sideróforos se asocia con diferencias en la afinidad del hierro, el pH óptimo y la capacidad de evadir la lipocalina 2, una molécula producida por el huésped que inactiva algunos sideróforos [53]. Dependiendo de los grupos químicos implicados en la unión del hierro, los sideróforos bacterianos se pueden dividir en tres grandes familias: hidroxamatos, carboxilatos y catecolatos/fenolatos (Figura 1) [54]. Cada familia de sideróforos tiene características diferenciales que afectan a la afinidad por el hierro, sin embargo, todos utilizan átomos de oxígeno cargados negativamente para coordinar la unión con el ion férrico (Fe^{3+}). También se han caracterizado sideróforos de tipo mixto con grupos químicos de unión a hierro poco comunes como aminas o estructuras heterocíclicas, por ejemplo, la pseudobactina, anguibactina, pyoverdina, yersiniabactina, micobactina o aerobactina (Figura 1) [26, 51, 55-57]. Los grupos de unión a hierro suelen ser bidentados y formar complejos de coordinación pseudo-octaédricos y hexadentados alrededor del ion férrico [32].

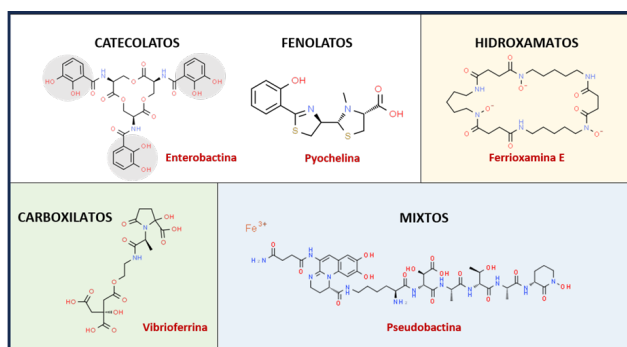


Figura 1: Ejemplos representativos de las principales clases de sideróforos. Los cuatro tipos principales se distinguen por el grupo funcional que interviene en la quelación del hierro.

De acuerdo a su estructura química y grupos de unión al metal, las tres familias de sideróforos presentan diferentes características. Los hidroxamatos tienen menor afinidad por el hierro que los catecolatos; los carboxilatos son más eficientes en la quelación del hierro férrico a pH ácido que los catecolatos o hidroxamatos; mientras que los carboxilatos tienen menos éxito como quelantes del hierro a pH fisiológico, comparados con los catecolatos o hidroxamatos [53].

Diversos estudios muestran que las bacterias pueden producir varios tipos de sideróforos, por ejemplo: *P. aeruginosa* (pyoverdina y piouquelina), *E. coli* (enterobactina y aerobactina) y *Streptomyces coelicolor* (deferroxamina E, deferroxamina B y coelichelina). La producción de múltiples sideróforos, que tienen un comportamiento distinto y son capaces de unirse a los iones metálicos con diferentes afinidades, pue-

de favorecer la supervivencia y el crecimiento de microorganismos en diferentes ambientes [27, 28].

La mayoría de los sideróforos se sintetizan mediante péptidos sintetasas no ribosomales (NRPS) o por sistemas mixtos de NRPS-sintetasas policétidas. Otros sideróforos bacterianos se sintetizan a través de vías independientes de las NRPS, como las estafloferrinas A y B en *Staphylococcus aureus*, la petrobactina en *Bacillus anthracis* y la alcaligina en *Bordetella pertussis* [56, 58]. La NRPS consta de tres dominios básicos: un dominio A para el reconocimiento del sustrato, un PCP (proteína portadora de peptidilo) que contiene sustrato activado y un dominio C para la formación de enlaces peptídicos. También contienen varios dominios que incorporan ciclaciones o modificaciones al compuesto final [59].

La biosíntesis de sideróforos en bacterias es inducida por deficiencia de hierro intracelular y está regulada por el represor Fur [56]. Durante la síntesis de enterobactina, los genes *entB*, *entC* y *entA* codifican las funciones necesarias para la producción de ácido 2,3-dihidroxibenzoico o DHBA a partir de corismato. El DHBA es el grupo funcional de los sideróforos de tipo catecolato. Una vez que se sintetiza DHB, la acción secuencial de las NRPS EntE, EntB (C-terminal) y EntF ensamblarán la enterobactina a partir de los tres elementos de DHBA y L-serina [60, 61]. Después de sintetizados, los sideróforos son secretados al medio extracelular por tres tipos de transportadores: la superfamilia de facilitadores principales, la superfamilia de resistencia, nodulación y división celular y la superfamilia ABC (Figura 2) [56].

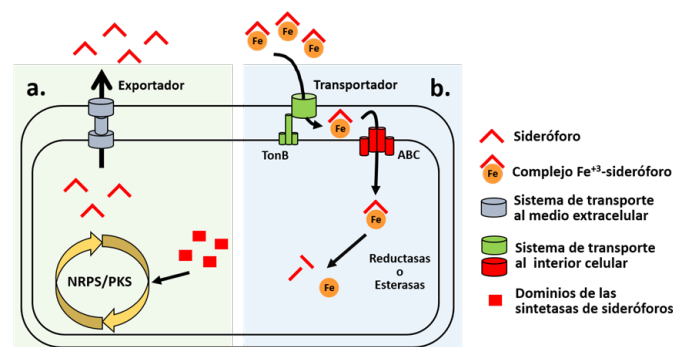


Figura 2: Producción de sideróforos. a. Biosíntesis y secreción. La mayor parte de los sideróforos son sintetizados por grandes complejos enzimáticos formados por sintetasas de péptidos no ribosomales (NRPSs) o bien por sistemas mixtos NRPS-sintetasas policétidas (PKS). Una vez producidos, los sideróforos son secretados al medio extracelular, a través de diferentes sistemas de transporte, como la superfamilia de facilitadores principales (MFS), la superfamilia de resistencia, nodulación y división celular (RND) y la superfamilia ABC. b. Captación del Fe-sideróforo. El complejo Fe^{3+} -sideróforo será adquirido por la bacteria a través de transportadores específicos que los libera en la región del periplasma, para luego ser conducidos a través de la membrana interna mediante transportadores, generalmente del tipo ABC. En el citoplasma, el hierro se libera rápidamente del complejo sideróforo mediante reductasas citoplasmáticas.

2.3. Transporte de sideróforos

Los microorganismos que requieren hierro secretan sideróforos al entorno extracelular que, gracias a transportadores específicos, capturan el hierro en complejos muy estables. En las bacterias Gram-negativas, este proceso comienza con la unión del complejo Fe^{3+} -sideróforo a transportadores específicos de la membrana externa dependientes de TonB o TBDT (TonB-dependent transporters). Los TBDT más estudiados son FepA (enterobactina), FhuA (ferricromo) y FecA (citrato férrico) en *E. coli* y FpvA y FptA en *P. aeruginosa*. El sistema TonB proporciona la energía que impulsa el transporte

del ferri-sideróforo hasta el periplasma. Una vez liberados en el periplasma, los sideróforos se unen rápidamente a proteínas de unión periplásmica específicas y son conducidos a través de la membrana interna mediante transportadores, generalmente del tipo ABC [25, 56, 62, 63]. El sistema de transporte ABC consta de dos proteínas: la primera actúa como permeasa permitiendo que la membrana se separe y la segunda proteína se encarga de proporcionar la energía necesaria para el proceso de transporte [56, 62]. Una vez en el citoplasma, el hierro se libera rápidamente del complejo sideróforo mediante reductasas citoplasmáticas, que parecen no ser específicas del sistema de adquisición de hierro (Figura 2) [64]. *E. coli* exhibe un mecanismo alternativo en el que el hierro se libera en el citoplasma mediante enzimas con actividad esterasa que degradan el sideróforo [56].

2.4. Regulación de los sistemas de sideróforos

En bacterias Gram negativas la regulación del metabolismo del hierro suele estar mediada por el represor Fur. En condiciones de abundancia de hierro, la proteína Fur se une al ADN en una secuencia palindrómica conservada denominada "cajas Fur", reprimiendo la transcripción de los genes implicados en la absorción de hierro. Cuando los niveles de hierro intracelular son bajos, la proteína Fur pierde su afinidad por el ADN, aumentando así la transcripción genética. Por lo tanto, la transcripción de los genes responsables del metabolismo del hierro está regulada por la concentración de hierro intracelular [56, 65-67]. *E. coli* exhibe un mecanismo regulador diferente para la adquisición de citrato férrico, que responde a la presencia de un ligando en la superficie celular [68]. Aunque el hierro es esencial para el crecimiento, niveles elevados son tóxicos porque pueden generar radicales hidroxilo a través de las reacciones de Fenton y Haber-Weiss. Por tanto, es necesario controlar los mecanismos de adquisición de hierro [69, 70].

3. Sideróforos en la biorremediación de metales pesados

3.1. Contaminación y biorremediación

La expansión en la industria, agricultura, y urbanización, impulsada por el crecimiento de la población, es considerada la mayor fuente de contaminación ambiental, principalmente, por metales pesados, pesticidas y disolventes clorados [71]. Los suelos agrícolas pueden contaminarse por la rápida acumulación de metales pesados y metaloides procedentes de la aplicación indiscriminada de fertilizantes químicos y pesticidas, por el riego con aguas residuales, por los residuos de la minería, y por el derrame de productos petroquímicos [10, 72]. Se estima que el uso de fertilizantes en el planeta supere los 150 millones de toneladas en el 2050 [73]. Los fertilizantes y pesticidas empleados en la producción agrícola contienen cantidades considerables de Cu, As, Co, Cr, Mo, Sr, Ti, V, Mn, Fe, Ni, Zn, Cd, Pb, Hg, Br y Sc [74]. Otros fertilizantes utilizados, como el estiércol, purines, compost y lodos de aguas residuales, contienen metales como el Cd, Cr, Cu, Ni, Pb, Zn y Hg [75]. La contaminación por metales pesados está afectando drásticamente la seguridad alimentaria y salud pública [76].

En concentraciones elevadas en el suelo, los metales son tomados por las raíces y transportados a diferentes partes de la planta, causando un estrés oxidativo por la producción de especies reactivas de oxígeno, síntesis de etileno y reducción de la captación de hierro. Lo anterior afecta el normal metabolismo de la planta y provoca una reducción en el crecimiento, calidad y productividad de los cultivos [77]. Del mismo modo, la contaminación por metales pesados en el suelo puede causar importantes efectos en las comunidades microbianas; como la reducción de la biomasa microbiana total, disminución en el número de poblaciones específicas y cambios en la estructura de la comunidad microbiana [78].

Las tecnologías de limpieza convencionales, como el lavado de sue-

los y la electrorremediación, suelen ser demasiado costosas para restaurar los lugares contaminados por metales pesados y, además, suelen afectar negativamente la textura y materia orgánica de los suelos [79]. Mientras que la biorremediación, utilizando plantas, microorganismos o la combinación de ambos, es una tecnología emergente y ecológicamente adecuada para absorber, acumular y detoxificar contaminantes en el suelo, mediante procesos físicos, químicos y biológicos. Las plantas consideradas potenciales para la biorremediación requieren de un crecimiento rápido y una gran cantidad de biomasa para tolerar y acumular altas concentraciones de metales; estas plantas se conocen como hiperacumuladoras. Sin embargo, la mayoría de estas plantas no son adecuadas para aplicaciones de fitorremediación, por tener crecimiento lento en presencia de altas cantidades de metales pesados [80]. Una mejor alternativa para la biorremediación, es el uso de rizobacterias, que reducen considerablemente la acumulación de metales en las plantas y en el suelo. Las PGPR pueden eliminar parte de la toxicidad de los metales para las plantas y mejorar su crecimiento y nutrición mediante la disminución del nivel de etileno, la producción de sideróforos para la movilización de metales pesados (Figura. 3) y el aporte de nutrientes esenciales a las plantas y su limitación para los fitopatógenos [10, 27, 81, 82].

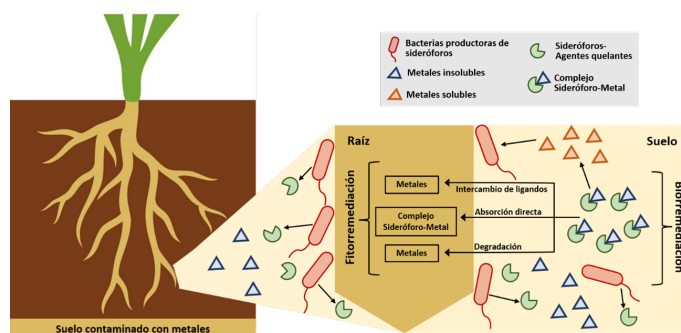


Figura 3: Actuación de las bacterias productoras de sideróforos en la biorremediación de suelos contaminados con metales tóxicos. Los sideróforos de bacterias de la rizosfera solubilizan los metales pesados mediante la formación de complejos. Las plantas pueden absorber los metales de los complejos metal-sideróforo, a través de procesos como la degradación de los quelatos y la liberación de metales, la absorción directa de complejos metal-sideróforo o mediante una reacción de intercambio de ligandos.

3.2. Sideróforos como quelantes de metales pesados

Muchos metales pesados son necesarios en cantidades traza para un metabolismo celular eficiente, pero son letales en concentraciones elevadas, alterando la estructura de los ácidos nucleicos y las proteínas, y en consecuencia, pueden afectar la integridad de la membrana celular microbiana o provocar la lisis celular. Los metales pesados también forman precipitados o quelatos con metabolitos esenciales [83].

Aunque la función principal de los sideróforos es captar el hierro, también pueden reconocer una amplia gama de metales pesados, sin embargo, este complejo sideróforo-metal no entra en la célula de forma eficaz, desintoxicando eficazmente el entorno para la comunidad microbiana [10]. La producción de sideróforos está regulada, por diversos factores, como la concentración de metales pesados; observándose, por ejemplo, que la adición de Al, Cu, Ga, Mn y Ni en un medio de crecimiento limitado en hierro, puede inducir la producción de pioverdina en *P. aeruginosa* [84].

Los sideróforos pueden cambiar los estados de oxidación de metales pesados como Cd, Cu, Ni, Pb, Zn, Th, U y Pu, para hacerlos menos tóxicos. Se ha demostrado en *P. aeruginosa*, que los receptores FpvA

y FpTA de pioverdina y pioquelina, respectivamente, se unen con mayor afinidad a la forma férrica del sideróforo, y con menor afinidad a los complejos sideróforo-metal (Al, Mn, Ag, Co, Ga y Ni) [85]. La pioverdina y la desferrioxamina B, forman complejos con cationes divalentes y trivalentes, principalmente con Cr^{3+} , Cr^{2+} , Al^{3+} , Cu^{2+} , Eu^{3+} , Pb^{2+} , Ag^+ , Cd^{2+} , Co^{2+} , Hg^{2+} , Mn^{2+} , Ni^{2+} , Ga^{3+} , Sn^{2+} , Tb^{3+} , Tl^+ y Zn^{2+} . Tras la formación de los complejos, se reduce la disponibilidad de estos iones, provocando la desintoxicación del suelo [86, 87].

3.3. Aplicaciones de las bacterias productoras de sideróforos

Diversos trabajos han reportado el uso de PGPR, productoras de sideróforos, como biorremediadores en diferentes cultivos (Tabla 3).

Tabla 1. PGPR productoras de sideróforos reportadas como biorremediadores

SIDERÓFORO		PGPR	REFERENCIAS	
TIPO	NOMBRE			
Catecolato	Aminochelina	<i>Azotobacter vinelandii</i>	[46]	
	Azotochelina	<i>A. vinelandii</i>	[46]	
	Protochelina	<i>A. vinelandii</i>	[46]	
	Coelichelina	<i>Streptomyces</i> sp.	[89]	
Hidroxamato	Schizokinen	<i>B. megaterium</i> , <i>A. vinelandii</i>	[46, 90-92]	
	Ferrioxamina B	<i>Erwinia</i> sp., <i>Nocardia</i> sp., <i>Streptomyces</i> sp., <i>Arthrobacter</i> sp., <i>Chromobacterium</i> sp., <i>Pseudomonas</i> sp.	[93- 97]	
		Desferrioxamina E	<i>P. stutzeri</i>	[56, 88]
		Delftibactina	<i>Delftia acidovorans</i>	[98, 99]
		Carboxilato	Vibrioferrina	<i>A. vinelandii</i> , <i>A. chroococcum</i>
Mixto	<i>Azotobactina</i>		<i>A. vinelandii</i>	[91, 101]

Hofmann y colaboradores (2020) evidenciaron la reducción en la concentración de metales pesados en lodos biometálicos y suelos contaminados con Cd, Zn, Ni, Co, Cu, Pb, mediante el tratamiento con *Ralstonia metallidurans* y *Cupriavidus necator* productoras de sideróforos [27]. También se reportó que los sideróforos desferrioxamina B, desferrioxamina E y coelichelina, de tipo hidroxamato, producidos por *Streptomyces acidiscabies* E13 y *S. tendae* F4 aumentaron la absorción de Al, Cu, Mn, Ni, U y Cd por plantas de judías (*Vigna unguiculata*) y girasol, reduciendo la formación de radicales libres, lo que impidió la degradación de las auxinas microbianas que promueven el crecimiento vegetal [56, 88]. La inoculación de los aislados *Bacillus* sp. RJ16, *Bacillus* sp. Ba32 y *B. cereus* SRA10, productores de sideróforos, en suelos contaminados de Cd, Pb, Ni y Cr, estimularon el crecimiento de plantas de tomate y mostaza (*Brassica juncea*) [82].

El cadmio es un contaminante muy extendido con un alto riesgo para el medio ambiente y los seres humanos. *Serratia marcescens* S27 y *P. aeruginosa* aislados de suelos contaminado con Cd y productores de sideróforos, mostraron una buena absorción del metal en los ensayos in vitro e in vivo, y un mayor crecimiento en plantas de guisantes (*Pisum sativum* L) sembradas en suelo contaminado con Cd [102, 103]. Aunque el cobre es un elemento esencial, su exceso puede provocar efectos negativos en las plantas y riesgos para la salud pública. La utilización como bioinoculante del complejo *B. aerophilus* TR15c, productor de sideróforos, y *Pseudomonas* sp. TR15a productora de la enzima ACC deaminasa, mejora el crecimiento y la acumulación de cobre en girasol [104].

El plomo es un metal pesado no esencial para los seres vivos, que se encuentra en todos los ambientes y no es biodegradable. Por su elevada toxicidad es responsable de graves problemas sanitarios y medioambientales, lo que demanda medidas de remediación

adecuadas [105, 106]. La producción de pioverdina (*P. aeruginosa*), azotochelina (*A. vinelandii*) y schizokinen (*B. megaterium*) se relacionan con la fijación del plomo y otros metales tóxicos, como el cromo, aluminio y cobre [51, 94]. Otro estudio también evidenció que *P. aeruginosa*, *P. fluorescens* y *Ralstonia metallidurans*, productoras de los sideróforos pioverdina, pioquelina y alcaligelina E, respectivamente, provocan una mayor absorción de Pb y Cr cuando son inoculadas en suelos de cultivos de maíz [56]. Los aislados *P. aeruginosa* 4EA, *P. aeruginosa* PAO1 y *P. putida* KNP9 producen sideróforos pioquelina y pioverdina, que reducen la concentración de Pb^{2+} en ensayos in vitro y en raíces y brotes de plantas de judías (*V. radiata*) [106, 107].

4. Conclusiones

Está demostrado que los microbiomas nativos presentes en los cultivos vegetales contribuyen en el aumento de la supervivencia de las plantas bajo estrés abiótico y biótico, donde las PGPR se utilizan como una tecnología sostenible para promover la productividad de los cultivos, actuando como biofertilizantes, biocontroladores o biorremediadores. Los diferentes mecanismos empleados por las PGPR productoras de sideróforos para controlar la toxicidad ocasionada por la acumulación de metales en el suelo, son los últimos avances en la aplicación de la biorremediación bacteriana de metales pesados en diferentes agrosistemas. En esta revisión se evidencia el efecto benéfico de los sideróforos producidos por las PGPR en el crecimiento de las plantas, mediante la eliminación de la toxicidad en suelo causada por ciertos metales. Sin embargo, se requieren de estudios funcionales que permitan comprender la base molecular de la implicación de los sideróforos bacterianos en la biorremediación. Una estrategia para la promoción de la productividad de los cultivos, es aislar, identificar y evaluar nuevas cepas bacterianas productoras de sideróforos de la rizosfera, para determinar la información genética implicada en la expresión de las características que favorecen el crecimiento de las plantas, y mediante ingeniería genética, generar nuevas aplicaciones biotecnológicas en la agricultura y biorremediación.

Agradecimientos

Fabian Galvis agradece el apoyo recibido por parte del programa Colombia Científica y su componente Pasaporte a la Ciencia - Foco-Reto de Alimentos; a través de la asignación de créditos educativos parcialmente condonables.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflictos de interés.

Contribución de los autores

Fabian Galvis participó en la concepción del artículo, búsqueda bibliográfica, redacción y revisión crítica. Laura Moreno participó en la redacción y revisión crítica.

Referencias

- [1] A. Velasco-Jiménez, O. Castellanos-Hernández, G. Acevedo-Hernández, R. C. Aarland, & A. Rodríguez-Sahagún. "Bacterias rizosféricas con beneficios potenciales en la agricultura". *Terra Latinoamericana*, 38(2), pp. 333-345. 2020. <https://doi.org/10.28940/terra.v38i2.470>
- [2] A. Pahari, A. Pradhan, S. K. Nayak, & B. B. Mishra. "Bacterial siderophore as a plant growth promoter". *Microbial Biotechno-*

- logy: Volume 1. Applications in Agriculture and Environment, pp. 163-180. 2017. https://doi.org/10.1007/978-981-10-6847-8_7
- [3] A. Glaros, S. Marquis, C. Major, P. Quarshie, L. Ashton, A. G. Green, K. B. Kc, L. Newman, R. Newell, R. Y. Yada, & E. D. Fraser. "Horizon scanning and review of the impact of five food and food production models for the global food system in 2050". *Trends in Food Science & Technology*, 119, pp. 550-564. 2022. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2021.11.013>
- [4] N. H. Bahar, M. Lo, M. Sanjaya, J. Van Vianen, P. Alexander, A. Ickowitz, & T. Sunderland. "Meeting the food security challenge for nine billion people in 2050: What impact on forests". *Glob. Environ. Chang.*, 62, pp. 102056. 2020. <https://10.1016/j.gloenvcha.2020.102056>
- [5] FAO. "The future of food and agriculture – Alternative pathways to 2050". Rome. 224. 2018. <http://www.fao.org/3/I8429EN/i8429en.pdf>
- [6] E. Craswell. "Fertilizers and nitrate pollution of surface and ground water: an increasingly pervasive global problem". *SN Applied Sciences*, 3(4), pp. 518. (2021). <https://doi.org/10.1007/s42452-021-04521-8>
- [7] K. K. Yadav, & S. Sarkar. "Biofertilizers, impact on soil fertility and crop productivity under sustainable agriculture". *Environment and Ecology*, 37(1), pp. 89-93. 2019.
- [8] H. N. Paharvi, L. Rafiya, S. Rashid, B. Nisar, & A. N. Kamili. "Chemical fertilizers and their impact on soil health". *Microbiota and Biofertilizers, Vol 2: Ecofriendly Tools for Reclamation of Degraded Soil Environs*, pp. 1-20. 2021. https://doi.org/10.1007/978-3-030-61010-4_1
- [9] J. Pretty, T. G. Benton, Z. P. Bharucha, L. V. Dicks, C. B. Flora, H. C. J. Godfray, D. Goulson, S. Hartley, N. Lampkin, C. Morris, G. Pierzynski, P. V. V. Prasad, J. Reganold, J. Rockström, P. Smith, P. Thorne, & S. Wratten. "Global assessment of agricultural system redesign for sustainable intensification". *Nature Sustainability*, 1(8), pp. 441-446. 2018. <https://doi.org/10.1038/s41893-018-0114-0>
- [10] M. Saha, S. Sarkar, B. Sarkar, B. K. Sharma, S. Bhattacharjee, & P. Tribedi. "Microbial siderophores and their potential applications: a review". *Environmental Science and Pollution Research*, 23, pp. 3984-3999. 2016. <https://doi.org/10.1007/s11356-015-4294-0>
- [11] A. Kataria, & R. Dudwal. "Biofertilizer: A Paradigm Shift to Sustainability". *Advances in Sustainable Agriculture*, pp. 178-185. 2022.
- [12] N. S. Salleh, N. A. M. Lazim, & I. I. Muhamad. "Biofertilizer in promoting sustainable agriculture for food safety and security: A review". *PERINTIS eJournal*, 11(2), pp. 117-129. 2021.
- [13] P. Mohanty, P. K. Singh, D. Chakraborty, S. Mishra, & R. Pattanaik. "Insight into the role of PGPR in sustainable agriculture and environment". *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 5, pp. 667150. 2021. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.667150>
- [14] M. Sheng, H. Jia, G. Zhang, L. Zeng, T. Zhang, Y. Long, J. Lan, Z. Q. Hu, Z. Zeng, B. Wang, & H. Liu. "Siderophore production by rhizosphere biological control bacteria *Brevibacillus brevis* GZDF3 of *Pinellia ternata* and its antifungal effects on *Candida albicans*". *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 30(5), pp. 689. 2020. <https://doi.org/10.4014/jmb.1910.10066>
- [15] S. Harish, S. Parthasarathy, D. Durgadevi, K. Anandhi, & T. Raguchander. "Plant growth-promoting rhizobacteria: harnessing its potential for sustainable plant disease management". *Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Agricultural Sustainability: From Theory to Practices*, 151-187. 2019. https://doi.org/10.1007/978-981-13-7553-8_8
- [16] M. Verma, J. Mishra, & N. K. Arora. "Plant growth-promoting rhizobacteria: diversity and applications. Environmental biotechnology: for sustainable future, pp. 129-173. 2019. https://doi.org/10.1007/978-981-10-7284-0_6
- [17] H. Chandran, M. Meena, & P. Swapnil. "Plant growth-promoting rhizobacteria as a green alternative for sustainable agriculture". *Sustainability*, 13(19), pp. 10986. 2021. <https://doi.org/10.3390/su131910986>
- [18] A. Shah, M. Nazari, M. Antar, L. A. Msimbira, J. Naamala, D. Lyu, M. Rabileh, J. Zajonc, & D. L. Smith. "PGPR in agriculture: A sustainable approach to increasing climate change resilience". *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 5, pp. 667546. 2021. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.667546>
- [19] A. Sumbul, R. A. Ansari, R. Rizvi, & I. Mahmood. "Azotobacter: A potential bio-fertilizer for soil and plant health management". *Saudi journal of biological sciences*, 27(12), pp: 3634-3640. 2020. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2020.08.004>
- [20] B. K. Kashyap, M. K. Solanki, A. K. Pandey, S. Prabha, P. Kumar, & B. Kumari. "Bacillus as plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): a promising green agriculture technology". *Plant Health Under Biotic Stress: Volume 2: Microbial Interactions*, pp. 219-236. 2019. https://doi.org/10.1007/978-981-13-6040-4_11
- [21] B. Khasheii, P. Mahmoodi, & A. Mohammadzadeh. "Siderophores: Importance in bacterial pathogenesis and applications in medicine and industry". *Microbiological Research*, 250, pp. 126790. 2021. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126790>
- [22] Y. Seyoum, K. Baye, & C. Humblot. "Iron homeostasis in host and gut bacteria—a complex interrelationship". *Gut Microbes*, 13(1), pp. 1874855. 2021. <https://doi.org/10.1080/19490976.2021.1874855>
- [23] K. Vijay, M. Shibasini, P. Sivasakthivelan, & T. Kavitha. "Microbial siderophores as molecular shuttles for metal cations: sources, sinks and application perspectives". *Archives of Microbiology*, 205(9), pp. 322. 2023. <https://doi.org/10.1007/s00203-023-03644-3>
- [24] S. C. Andrews, A. K. Robinson, & F. Rodríguez-Quiriones. "Bacterial iron homeostasis." *FEMS microbiology reviews*, 27 (2-3), pp. 215-237. 2003. [https://doi.org/10.1016/S0168-6445\(03\)00055-X](https://doi.org/10.1016/S0168-6445(03)00055-X)
- [25] V. Braun, & K. Hantke. "Recent insights into iron import by bacteria." *Current opinion in chemical biology*, 15 (2), pp. 328-334. 2011. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2011.01.005>
- [26] M. Albelda-Berenguer, M. Monachon, & E. Joseph. "Siderophores: From natural roles to potential applications". *Advances in applied microbiology*, 106, pp. 193-225. 2019. <https://doi.org/10.1016/bs.aambs.2018.12.001>
- [27] M. Hofmann, G. Retamal-Morales, & D. Tischler, D. "Metal binding ability of microbial natural metal chelators and potential applications". *Natural Product Reports*, 37(9), pp. 1262-1283. 2020. <https://doi.org/10.1039/C9NP00058E>
- [28] M. Sandy, & A. Butler. "Microbial iron acquisition: marine and terrestrial siderophores". *Chemical reviews*, 109(10), pp. 4580-4595. 2009. <https://doi.org/10.1021/cr9002787>
- [29] J. S. Brown, & D. W. Holden. "Iron acquisition by Gram-positive bacterial pathogens". *Microbes and infection*, 4(11), pp. 1149-1156. 2002. [https://doi.org/10.1016/S1286-4579\(02\)01640-4](https://doi.org/10.1016/S1286-4579(02)01640-4)

- [30] S. Sudewi, B. Patandjengi, A. Ala, M. F. BDR, A. R. Saleh, & R. Ratnawati. "Siderophore production of the rhizobacteria isolated from local "Kamba" rice plants, Poso Regency in Central Sulawesi". *Agric*, 34(2), pp. 225-238. 2022. <https://doi.org/10.24246/agric.2022.v34.i2.p225-238>
- [31] Y. Zhang, J. Ren, W. Wang, B. Chen, E. Li, & S. Chen. "Siderophore and indolic acid production by *Paenibacillus triticisoli* BJ-18 and their plant growth-promoting and antimicrobe abilities". *PeerJ*, 8, pp. e9403. 2020. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.11996661.v1>
- [32] M. G. Page. "The role of iron and siderophores in infection, and the development of siderophore antibiotics." *Clinical Infectious Diseases*, 69 (7), pp. S529-S537. 2019. <https://doi.org/10.1093/cid/ciz825>
- [33] S. S. Ali, & N.N. Vidhale. "Bacterial siderophore and their application: a review". *Int J Curr Microbiol App Sci*, 2(12), pp. 03-312. 2013.
- [34] F. Galvis, L. Ageitos, J. Rodríguez, C. Jiménez, J. L. Barja, M. L. Lemos, & M. Balado. "Vibrio neptunius produces piscibactin and amphibactin and both siderophores contribute significantly to virulence for clams". *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 1049. 2021. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2021.750567>
- [35] F. Galvis, L. Ageitos, D. Martínez-Matamoros, J. L. Barja, J. Rodríguez, M. L. Lemos, C. Jiménez, & M. Balado. "The marine bivalve molluscs pathogen *Vibrio neptunius* produces the siderophore amphibactin, which is widespread in molluscs microbiota". *Environmental Microbiology*, 22(12), pp. 5467-5482. 2020. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.15312>
- [36] M. L. Lemos, & M. Balado. "Iron uptake mechanisms as key virulence factors in bacterial fish pathogens." *Journal of applied microbiology*, 129 (1), pp. 104-115. 2020. <https://doi.org/10.1111/jam.14595>
- [37] M. A. Lages, M. Balado, & M. L. Lemos. "The expression of virulence factors in *Vibrio anguillarum* is dually regulated by iron levels and temperature." *Frontiers in microbiology*, 10, pp. 2335. 2019. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02335>
- [38] R. J. Kustusch, C. J. Kuehl, & J. H. Crosa. "The *ttpC* gene is contained in two of three *TonB* systems in the human pathogen *Vibrio vulnificus*, but only one is active in iron transport and virulence." *Journal of bacteriology*, 194 (12), pp. 3250-3259. 2012. <https://doi.org/10.1128/jb.00155-12>
- [39] A. Nielsen, M. Mansson, M. Wietz, A. N. Varming, R. K. Phipps, T. O. Larsen, L. Gram, & H. Ingmer. "Nigribactin, a novel siderophore from *Vibrio nigripulchritudo*, modulates *Staphylococcus aureus* virulence gene expression." *Marine drugs*, 10 (11), pp. 2584-2595. 2012. <https://doi.org/10.3390/md10112584>
- [40] R. Z. Sayyed, S. B. Chincholkar, M. S. Reddy, N. S. Gangurde, & P. R. Patel. Siderophore producing PGPR for crop nutrition and phytopathogen suppression. *Bacteria in agrobiology: disease management*, pp. 449-471. 2013. https://doi.org/10.1007/978-3-642-33639-3_17
- [41] P. Cornelis, Q. Wei, S. C. Andrews, & T. Vinckx. "Iron homeostasis and management of oxidative stress response in bacteria." *Metallomics*, 3 (6), pp. 540-49. 2011. <https://doi.org/10.1039/c1mt00022e>
- [42] A. M. L. Kraepiel, J. P. Bellenger, T. Wichard, & F. M. Morel. "Multiple roles of siderophores in free-living nitrogen-fixing bacteria". *Biometals*, 22, pp. 573-581. 2009. <https://doi.org/10.1007/s10534-009-9222-7>
- [43] S. Donnini, A. Castagna, A. Ranieri, & G. Zocchi. "Differential responses in pear and quince genotypes induced by Fe deficiency and bicarbonate". *Journal of plant physiology*, 166(11), pp. 1181-1193. 2009. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2009.01.007>
- [44] D. G. Mendoza-Cózatl, A. Gokul, M. F. Carelse, T. O. Jobe, T. A. Long, & M. Keyster. "Keep talking: crosstalk between iron and sulfur networks fine-tunes growth and development to promote survival under iron limitation". *Journal of Experimental Botany*, 70(16), pp. 4197-4210. 2019. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz290>
- [45] A. M. Timofeeva, M. R. Galyamova, & S. E. Sedykh. "Bacterial siderophores: Classification, biosynthesis, perspectives of use in agriculture". *Plants*, 11(22), pp. 3065. 2022. <https://doi.org/10.3390/plants11223065>
- [46] C. M. Ferreira, H. M. Soares, & E. V. Soares. "Promising bacterial genera for agricultural practices: An insight on plant growth-promoting properties and microbial safety aspects". *Science of the total environment*, 682, pp. 779-799. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.04.225>
- [47] H. Zhang, Y. Sun, X. Xie, M. S. Kim, S. E. Dowd, & P. W. Paré. "A soil bacterium regulates plant acquisition of iron via deficiency-inducible mechanisms". *The Plant Journal*, 58(4), pp. 568-577. 2009. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2009.03803.x>
- [48] D. E. Crowley, Y. C. Wang, C. P. P. Reid, & P. J. Szaniszlo. "Mechanisms of iron acquisition from siderophores by microorganisms and plants. In *Iron Nutrition and Interactions in Plants: Proceedings of the Fifth International Symposium on Iron Nutrition and Interactions in Plants*". Springer Dordrecht, 43, 213-232. 1991. https://doi.org/10.1007/978-94-011-3294-7_27
- [49] J. B. Neilands. "A crystalline organo-iron pigment from a rust fungus (*Ustilago sphaerogena*)". *Journal of the American Chemical Society*, 74(19), pp. 4846-4847. 1952. <https://doi.org/10.1021/ja01139a033>
- [50] J. Francis, H. M. Macturk, J. Madinaveitia, & G. A. Snow. "Mycobactin, a growth factor for *Mycobacterium johnei*. 1. Isolation from *Mycobacterium phlei*." *Biochemical Journal*, 55 (4), pp. 596. 1953. PMID: PMC1269366
- [51] G. Garg, S. Kumar, & S. Bhati. "Siderophore in plant nutritional management: role of endophytic bacteria". *Endophytes: Mineral Nutrient Management, Volume 3*, pp. 315-329. 2021. https://doi.org/10.1007/978-3-030-65447-4_14
- [52] S. Kügler, R. E. Cooper, J. Boessneck, K. Küsel, & T. Wichard. "Rhizobactin B is the preferred siderophore by a novel *Pseudomonas* isolate to obtain iron from dissolved organic matter in peatlands". *Biometals*, 33, pp. 415-433. 2020. <https://doi.org/10.1007/s10534-020-00258-w>
- [53] V. I. Holden, & M. A. Bachman. "Diverging roles of bacterial siderophores during infection." *Metallomics*, 7 (6), 986-995. 2015. <https://doi.org/10.1039/c4mt00333k>
- [54] J. Kramer, Ö. Özkaya, & R. Kümmerli. "Bacterial siderophores in community and host interactions". *Nature Reviews Microbiology*, 18(3), pp. 152-163. 2020. <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0284-4>
- [55] E. Ahmed, & S. J. Holmström. "Siderophores in environmental research: roles and applications". *Microbial biotechnology*, 7(3), pp. 196-208. 2014. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12117>
- [56] R. Saha, N. Saha, R. S. Donofrio, & L. L. Bestervelt. "Microbial siderophores: a mini review". *Journal of basic microbiology*, 53(4), pp. 303-317. 2013. <https://doi.org/10.1002/jobm.201100552>

- [57] M. L. Lemos, M. Balado, & C. R. Osorio. "Anguibactin-versus vanchrobactin- mediated iron uptake in *Vibrio anguillarum*: evolution and ecology of a fish pathogen". *Environmental microbiology reports*, 2(1), pp. 19-26. 2010. <https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2009.00103.x>
- [58] B. M. Hopkinson, & F. M. Morel. "The role of siderophores in iron acquisition by photosynthetic marine microorganisms." *Biometals*, 22 (4), pp. 659-669. 2009. <https://doi.org/10.1007/s10534-009-9235-2>
- [59] R. Finking, & M. A. Marahiel. "Biosynthesis of nonribosomal peptides." *Annual Review of Microbiology*, 58, pp. 453-488. 2004. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.58.030603.123615>
- [60] Z. L. Reitz, M. Sandy, & A. Butler. "Biosynthetic considerations of triscatechol siderophores framed on serine and threonine macrolactone scaffolds". *Metallomics*, 9(7), 824-839. 2017. <https://doi.org/10.1039/c7mt00111h>
- [61] S. M. Payne, A. R. Mey, & E. E. Wyckoff. "Vibrio iron transport: evolutionary adaptation to life in multiple environments." *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 80 (1), pp. 69-90. 2016. <https://doi.org/10.1128/mmr.00046-15>
- [62] S. Sah, & R. Singh. "Siderophore: Structural and functional characterisation-A comprehensive review". *Agriculture*, 61(3), pp. 97. 2015. <https://doi.org/10.1515/agri-2015-0015>
- [63] B. F. Matzanke. Iron transport: siderophores. *Encyclopedia of Inorganic and Bioinorganic Chemistry*, pp. 1-27. 2011. <https://doi.org/10.1002/0470862106.ia117>
- [64] H. Boukhalfa, & A. L. Crumbliss. Chemical aspects of siderophore mediated iron transport. 2002. *Biometals*, 15, pp. 325-339. 2002. <https://doi.org/10.1023/A:1020218608266>
- [65] J. W. Lee, & J. D. Helmann. "Functional specialization within the Fur family of metalloregulators." *Biometals*, 20 (3-4), pp. 485. 2007. <https://doi.org/10.1007/s10534-006-9070-7>
- [66] J. P. McHugh, F. Rodríguez-Quñones, H. Abdul-Tehrani, D. A. Svistunenko, R. K. Poole, C. E. Cooper, & S. C. Andrews. "Global iron-dependent gene regulation in *Escherichia coli*: a new mechanism for iron homeostasis." *Journal of Biological Chemistry*, 278 (32), pp. 29478- 29486. 2003. <https://doi.org/10.1074/jbc.M303381200>
- [67] T. A. Hunt, W. T. Peng, I. Loubens, & D. G. Storey. "The *Pseudomonas aeruginosa* alternative sigma factor PvdS controls exotoxin A expression and is expressed in lung infections associated with cystic fibrosis." *Microbiology*, 148 (10), pp. 3183-3193. 2002. <https://doi.org/10.1099/00221287-148-10-3183>
- [68] G. J. D. Faraldo, & M. S. Sansom. "Acquisition of siderophores in gram-negative bacteria." *Nature reviews Molecular cell biology*, 4 (2), pp. 105-116. 2003. <https://doi.org/10.1038/nrm1015>
- [69] E. F. de Jonge, & J. Tommassen. "Conditional growth defect of *Bordetella pertussis* and *Bordetella bronchiseptica* ferric uptake regulator (fur) mutants". *FEMS Microbiology Letters*, 369(1), 369(1), pp. 1-7. 2022. <https://doi.org/10.1093/fems/lnac047>
- [70] Y. Zhang, J. Gao, L. Wang, S. Liu, Z. Bai, X. Zhuang, & G. Zhuang. "Environmental adaptability and quorum sensing: iron uptake regulation during biofilm formation by *Paracoccus denitrificans*." *Applied and environmental microbiology*, 84 (14), pp: 1-15. 2018. <https://doi.org/10.1128/AEM.00865-18>
- [71] K. H. Vardhan, P. S. Kumar, & R. C. Panda. "A review on heavy metal pollution, toxicity and remedial measures: Current trends and future perspectives". *Journal of Molecular Liquids*, 290, pp. 111197. 2019. <https://doi.org/10.1016/j.molliq.2019.111197>
- [72] S. O'Brien, & A. Buckling. "The sociality of bioremediation: hijacking the social lives of microbial populations to clean up heavy metal contamination". *EMBO reports*, 16(10), pp: 1241-1245. 2015. <https://doi.org/10.15252/embr.201541064>
- [73] A. Boretti, & L. Rosa. "Reassessing the projections of the world water development report". *NPJ Clean Water*, 2(1), pp. 15. 2019. <https://doi.org/10.1038/s41545-019-0039-9>
- [74] R. Krishnamoorthy, V. Venkateswaran, M. Senthilkumar, R. Anandham, G. Selvakumar, K. Kim, Y. Kang & T. Sa. "Potential microbiological approaches for the remediation of heavy metal-contaminated soils". *Plant-Microbe Interactions in Agro-Ecological Perspectives: Volume 2: Microbial Interactions and Agro-Ecological Impacts*, pp. 341-366. 2017. https://doi.org/10.1007/978-981-10-6593-4_14
- [75] P. Alvarenga, C. Mourinha, M. Farto, T. Santos, P. Palma, J. Sen-go, M. Morais, & C. Cunha-Queda. "Sewage sludge, compost and other representative organic wastes as agricultural soil amendments: Benefits versus limiting factors". *Waste management*, 40, pp. 44-52. 2015. <https://doi.org/10.1016/j.wasman.2015.01.027>
- [76] S. A. Asad, M. Farooq, A. Afzal, & H. West. "Integrated phytobial heavy metal remediation strategies for a sustainable clean environment-a review". *Chemosphere*, 217, pp. 925-941. 2019. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2018.11.021>
- [77] S. Pandey, P. K. Ghosh, S. Ghosh, T. K. De, & T. K. Maiti. "Role of heavy metal resistant *Ochrobactrum* sp. and *Bacillus* spp. strains in bioremediation of a rice cultivar and their PGPR like activities". *Journal of Microbiology*, 51, pp. 11-17. 2013. <https://doi.org/10.1007/s12275-013-2330-7>
- [78] C. Zhang, S. Nie, J. Liang, G. Zeng, H. Wu, S. Hua, J. Liu, Y. Yuan, H. Xiao, L. Deng, & H. Xiang. "Effects of heavy metals and soil physicochemical properties on wetland soil microbial biomass and bacterial community structure". *Science of the Total Environment*, 557, pp. 785-790. 2016. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.01.170>
- [79] J. Liu, L. Zhao, Q. Liu, J. Li, Z. Qiao, P. Sun, & Y. Yang. "A critical review on soil washing during soil remediation for heavy metals and organic pollutants". *International Journal of Environmental Science and Technology*, pp: 1-24. 2021. <https://doi.org/10.1007/s13762-021-03144-1>
- [80] M. Shrivastava, A. Khandelwal, & S. Srivastava. "Heavy metal hyperaccumulator plants: the resource to understand the extreme adaptations of plants towards heavy metals". *Plant-metal interactions*, pp. 79-97. 2019. https://doi.org/10.1007/978-3-030-20732-8_5
- [81] A. P. Cordero, D. E. M. Vergara, & Y. A. Mendoza. "Siderophore production by *Burkholderia cepacea* at different cadmium concentrations". *Journal of Positive School Psychology*, 7(2), pp. 1383-1389. 2023.
- [82] M. Wróbel, W. Śliwakowski, P. Kowalczyk, K. Kramkowski, & J. Dobrzyński. "Bioremediation of heavy metals by the genus *Bacillus*". *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 20(6), pp. 4964. 2023. <https://doi.org/10.3390/ijerph20064964>
- [83] A. Lenart-Boro, & P. Boro. "The Effect of industrial heavy metal pollution on microbial abundance and diversity in soils. A Review". *InTech.*, pp. 769-770. 2014. <https://doi.org/10.5772/57406>

- [84] E. Hesse, S. O'Brien, N. Tromas, F. Bayer, A. M. Lujan, E. M. van Veen, D. Hodgson, & A. Buckling. "Ecological selection of siderophore-producing microbial taxa in response to heavy metal contamination". *Ecology letters*, 21(1), pp. 117-127. 2018. <https://doi.org/10.1111/ele.12878>
- [85] P. Singh, P. K. Chauhan, S. K. Upadhyay, R. K. Singh, P. Dwivedi, J. Wang, D. Jain, & M. Jiang. "Mechanistic insights and potential use of siderophores producing microbes in rhizosphere for mitigation of stress in plants grown in degraded land". *Frontiers in Microbiology*, 13, pp. 898979. 2022. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.898979>
- [86] S. R. David, & V. A. Geoffroy. "A review of asbestos bioweathering by siderophore-producing *Pseudomonas*: A potential strategy of bioremediation". *Microorganisms*, 8(12), pp. 1870. 2020. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8121870>
- [87] T. Řezanka, A. Palyzová, H. Faltýšková, & K. Sigler. "Siderophores: amazing metabolites of microorganisms". *Studies in natural products chemistry*, 60, pp. 157-188. 2019. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-64181-6.00005-X>
- [88] S. G. Mahajan, V. S. Nandre, K. M. Kodam, & M. V. Kulkarni. "Desferrioxamine E produced by an indigenous salt tolerant *Pseudomonas stutzeri* stimulates iron uptake of *Triticum aestivum* L". *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 35, pp. 102057. 2021. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2021.102057>
- [89] C. O. Dimkpa, D. Merten, A. Svatoš, G. Büchel, & E. Kothe. "Siderophores mediate reduced and increased uptake of cadmium by *Streptomyces tendae* F4 and sunflower (*Helianthus annuus*), respectively". *Journal of Applied Microbiology*, 107(5), pp. 1687-1696. 2009. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2009.04355.x>
- [90] C. M. Ferreira, A. Vilas-Boas, C. A. Sousa, H. M. Soares, & E. V. Soares. "Comparison of five bacterial strains producing siderophores with ability to chelate iron under alkaline conditions". *AMB Express*, 9(1), pp. 78. 2019. <https://doi.org/10.1186/s13568-019-0796-3>
- [91] O. Baars, X. Zhang, F. M. Morel, & M. Y. Seyedsayamdost. "The siderophore metabolome of *Azotobacter vinelandii*". *Applied and environmental microbiology*, 82(1), pp. 27-39. 2016. <https://doi.org/10.1128/AEM.03160-15>
- [92] S. Santos, I. F. Neto, M. D. Machado, H. M. Soares, & E. V. Soares. "Siderophore production by *Bacillus megaterium*: effect of growth phase and cultural conditions". *Applied biochemistry and biotechnology*, 172, pp. 549-560. 2014. <https://doi.org/10.1007/s12010-013-0562-y>
- [93] R. Armin, S. Zühlke, G. Grunewaldt-Stöcker, F. Mahnkopp-Dirks, & S. Kusari. "Production of siderophores by an apple root-associated *Streptomyces ciscaucasicus* strain GS2 using chemical and biological OSMAC approaches". *Molecules*, 26(12), pp. 3517. 2021. <https://doi.org/10.3390/molecules26123517>
- [94] J. Y. Cornu, D. Huguenot, K. Jézéquel, M. Lollier, & T. Lebeau. "Bioremediation of copper-contaminated soils by bacteria". *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 33, pp. 1-9. 2017. <https://doi.org/10.1007/s11274-016-2191-4>
- [95] M. Zloch, D. Thiem, R. Gadzała-Kopciuch, & K. Hryniewicz. "Synthesis of siderophores by plant-associated metallotolerant bacteria under exposure to Cd²⁺". *Chemosphere*, 156, pp. 312-325. 2016. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2016.04.130>
- [96] U. Neubauer, B. Nowack, G. Furrer, & R. Schulin. "Heavy metal sorption on clay minerals affected by the siderophore desferrioxamine B". *Environmental Science & Technology*, 34(13), pp. 2749-2755. 2000. <https://doi.org/10.1021/es990495w>
- [97] Neilands, J. B., & S. A. Leong. "Siderophores in relation to plant growth and disease". *Annual Review of Plant Physiology*, 37(1), pp. 187-208. 1986. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.37.060186.001155>
- [98] A. Khan, P. Singh, & A. Srivastava. "Synthesis, nature and utility of universal iron chelator-Siderophore: A review". *Microbiological research*, 212, pp. 103-111. 2018. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.10.012>
- [99] M. A. Wyatt, C. W. Johnston, & N. A. Magarvey. "Gold nanoparticle formation via microbial metallophore chemistries". *Journal of nanoparticle research*, 16, pp. 1-7. 2014. <https://doi.org/10.1007/s11051-013-2212-2>
- [100] X. Zhang, O. Baars, & F. M. Morel. "Genetic, structural, and functional diversity of low and high-affinity siderophores in strains of nitrogen fixing *Azotobacter chroococcum*". *Metallomics*, 11(1), pp. 201-212. 2019. <https://doi.org/10.1039/c8mt00236c>
- [101] T. Wichard, J. P. Bellenger, F. M. Morel, & A. M. Kraepiel. "Role of the siderophore azotobactin in the bacterial acquisition of nitrogenase metal cofactors". *Environmental science & technology*, 43(19), pp. 7218-7224. 2009. <https://doi.org/10.1021/es8037214>
- [102] X. Sun, H. Feng, J. Luo, L. Lin, H. Zhang, Y. Duan, F. Liu, K. Zhang, B. Wang, D. Li, Y. Hu, & Z. Zhu. "A novel N-arachidonoyl-L-alanine-catabolizing strain of *Serratia marcescens* for the bioremediation of Cd and Cr co-contamination". *Environmental Research*, 222, pp. 115376. 2023. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2023.115376>
- [103] J. Huang, Z. Liu, S. Li, B. Xu, Y. Gong, Y. Yang, & H. Sun. "Isolation and engineering of plant growth promoting rhizobacteria *Pseudomonas aeruginosa* for enhanced cadmium bioremediation". *The Journal of General and Applied Microbiology*, 62(5), pp. 258-265. 2016. <https://doi.org/10.2323/jgam.2016.04.007>
- [104] A. Kumar, M. Maleva, L. B. Bruno, & M. Rajkumar. "Synergistic effect of ACC deaminase producing *Pseudomonas* sp. TR15a and siderophore producing *Bacillus aerophilus* TR15c for enhanced growth and copper accumulation in *Helianthus annuus* L". *Chemosphere*, 276, 130038. 2021. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.130038>
- [105] A. Mitra, S. Chatterjee, S. Katakai, R. P. Rastogi, & D. K. Gupta. "Bacterial tolerance strategies against lead toxicity and their relevance in bioremediation application". *Environmental Science and Pollution Research*, 28, pp. 14271-14284. 2021. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-12583-9>
- [106] S. M. Tiquia-Arashiro. "Lead absorption mechanisms in bacteria as strategies for lead bioremediation". *Applied microbiology and biotechnology*, 102(13), pp. 5437-5444. 2018. <https://doi.org/10.1007/s00253-018-8969-6>
- [107] A. Braud, V. Geoffroy, F. Hoegy, G. L. Mislin, & I. J. Schalk. "Presence of the siderophores pyoverdine and pyochelin in the extracellular medium reduces toxic metal accumulation in *Pseudomonas aeruginosa* and increases bacterial metal tolerance". *Environmental Microbiology Reports*, 2(3), pp. 419-425. 2010. <https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2009.00126.x>