

## **BACTERIAS ENDOFITAS: UN NUEVO CAMPO DE INVESTIGACIÓN PARA EL DESARROLLO DEL SECTOR AGROPECUARIO**

### **ENDOPHYTIC BACTERIA: A NEW FIELD OF RESEARCH FOR DEVELOPMENT OF AGRICULTURAL SECTOR**

PEREZ, C., ALEXANDER <sup>1\*</sup> Dr., CHAMORRO, A. LEONARDO<sup>2</sup> Biólogo.

<sup>1</sup>Universidad de Sucre, Facultad de Ciencias Agropecuarias, grupo Bioprospección Agropecuaria. <sup>2</sup>Estudiante maestría en Biología, Universidad de Sucre, Facultad de Educación y Ciencias.

**Correspondencia** \*: [alexander.perez@unisucree.edu.co](mailto:alexander.perez@unisucree.edu.co)

Recibido: 10-08-2013; Aprobado: 25-11-2013 .

#### **Resumen**

Las bacterias endófitas habitan dentro de los tejidos de las plantas al menos durante una parte de su ciclo de vida sin causar daño alguno al hospedero, establecen asociación simbiótica y producen grandes beneficios para las plantas. Las bacterias endófitas cumplen una gran diversidad de funciones como promotoras de crecimiento vegetal, control biológico sobre una diversidad de fitopatógenos, mejoran la eficiencia de los procesos de fitoremediación de compuesto tóxicos en la rizósfera. Estos microorganismos son fuentes inagotable de más de 20.000 compuestos biológicamente activos, los cuales influyen de manera directa en el rendimiento y supervivencia de las plantas hospederas. Las bacterias endófitas son reportadas por producir un número de metabolitos como antibióticos, metabolitos secundarios incluyendo algunos compuestos antitumorales, agentes antiinflamatorios.

Palabras claves: Endófitas, control biológico, promotoras de crecimiento.

#### **Abstract**

The endophytic bacteria living within the tissues of the plants at least during part of their life cycle without causing any damage to the host, establish a symbiotic relationship where both benefit. The endophytic bacteria play a wide variety of

roles as promoters of plant growth, biological control on a variety of pathogens, improve process efficiency of phytoremediation of toxic compound in the rhizosphere. These microorganisms are inexhaustible sources of over 20.000 biologically active compounds, which have a direct bearing on the performance and survival of host plants. The endophytic bacteria are reported to produce a number of metabolites such as antibiotics, secondary metabolites including some antitumor compounds and anti-inflammatory agents.

Key word: Endophytic, biological control, promoters of growth.

## Introducción

Prácticamente todas las plantas están colonizadas por una diversidad de bacterias conocidas como endófitas. Estas bacterias endófitas pueden ser detectadas en un momento particular dentro de los tejidos de plantas aparentemente sanos (SCHULZ y BOYLE, 2006). La mayoría de las endófitas colonizan diferentes compartimentos de la planta como apoplasto, incluyendo los espacios intercelulares de las paredes de las células y vasos del xilema. Algunos de ellas son capaces de colonizar los órganos reproductores de las plantas, por ejemplo, flores, frutos y semillas (STONE *et al.*, 2000). Forman infecciones discretas dentro de los tejidos de plantas sanas para todo o casi todo su ciclo vida. (LIMSUWAN *et al.*, 2009). Los estudios han demostrado que, alrededor de 300.000 especies de plantas están asociada con una o varias poblaciones de especies de bacterias (STROBEL y DAISY 2003; HUANG *et al.*, 2007). En los últimos años, ha despertado interés cada vez mayor aspectos relacionados con la composición, estructura y función de comunidades bacterianas y en particular las unidades fundamentales de las cuales están compuestas (WARD, 2006).

Existe una relación compleja entre las bacterias endófitas y la planta hospedera, se cree que estas estimulan el crecimiento de plantas a través de

la movilización de nutrientes del suelos, produciendo numerosos reguladores del crecimiento vegetal, protección de plantas a fitopatógenos por el control o inhibición de estos, mejorar la estructura del suelo, los procesos de biorremediación de los suelos contaminados por el secuestro de metales pesados tóxicos y compuestos xenobióticos dentro los tejidos vegetales (AHEMAD, 2012).

Recientemente han sido demostrado que las bacterias endófitas se encuentran asociadas a diferentes tejidos de plantas leñosas, incluidas gimnospermas y angiospermas (CHANWAY, 1998), en las cuales según los informes producen un número de metabolitos como antibióticos (CASTILLO *et al.*, 2002), metabolitos secundarios incluyendo algunos compuestos antitumorales (IGARASHI *et al.*, 2007), agentes anti-inflamatorios (TAECHOWISAN *et al.*, 2007), sustancias que promueven el crecimiento vegetal y el control biológico.

Recientemente ha sido demostrada que bacterias endófitas son capaces de producir camptoteticina, un compuesto similar a los producido por la especie vegetal *Camptotheca acuminata*. RAMESHA *et al.*, (2013) aislaron de la especie vegetal *Miquelia dentata* Bedd. (Icacinaceae), bacterias endófitas y encontraron que esta bacterias *in vitro* producen camptoteticina, el cual es un fármaco citotóxico que posee propiedades antiproliferativas sobre varios tipos de tumores malignos, incluyendo el cáncer de pulmón, cáncer de colon y cáncer de mama.

En los ecosistemas existe una alta diversidad de plantas, muchas de las cuales son arbóreas, altamente competitivas, con abundantes poblaciones de endófitos los cuales están apropiadamente adaptados a la diversidad química de estas especies vegetales (STROBEL y DAISY, 2003). Colombia por ejemplo puede ser fuente de una alta diversidad de poblaciones de bacterias endófitas debido a los diferentes ecosistemas que posee y a la riqueza de especies vegetales de las cuales aún se desconoce su uso potencial.

Estudios realizados sugieren que los microorganismos endófitos pudieron haber desarrollado un sistema genético que le permiten transferir información entre ellas y la planta hospedera (BORGES *et al.*, 2009). Además del largo tiempo de coexistencia con su hospedero ha resultado en un proceso coevolutivo de los cuales esos microorganismos han adquirido una interesante capacidad transformadora. Algunos endófitos son capaces de sintetizar sustancias biológicamente activas similares a los metabolitos secundarios producidos por la planta hospedera (WANG y DAI, 2011). Estas propiedades si son adecuadamente utilizadas por la biotecnología pueden producir innumerables beneficios.

Los microorganismos endófitos asociados a especies vegetales han sido reportados como productores de una diversidad de compuesto bioactivos con múltiples usos farmacológicos (STROBEL, 2003). Dentro de estos productos se ha reportado la producción de compuesto volátiles, los cuales una vez producidos dentro de las plantas por los endófitos benefician a estas previéndolas de defensas contra fitopatógenos (MACÍAS-RUBALCAVA *et al.*, 2010). Recientes estudios sobre microorganismos endófitos se han orientado sobre la producción de estos compuestos y su potencial uso en la biotecnología (MORATH *et al.*, 2012). Grupos de microorganismos que son de particular interés biotecnológico desde el punto de vista de la producción de compuesto volátiles, que por su capacidad de producir un amplio espectro de compuesto aromáticos, incluyendo a los volátiles los cuales poseen una poderosa propiedades para su uso en la agricultura e industria son ahora motivo de investigación por parte de microbiólogos a nivel mundial (ZHI-LIN *et al.*, 2012).

### **Uso de las bacterias endófitas como agentes de control biológico**

El creciente aumento de la población humana ha obligado a los países, utilizar estrategias para producir alimento a gran escala para satisfacer las necesidades a nivel mundial. La pérdida de los cultivos por problemas fitosanitarios sigue siendo uno de los problemas grave debido al aumento de

las enfermedades que se presentan durante el desarrollo de estos cultivos. (ALIYE *et al.*, 2008), principalmente a enfermedades causadas por fitopatógenos como bacterias y hongos los cuales producen pérdidas considerables en la producción. Los microorganismos endófitos han sido reportados como agentes de control para fitopatógenos en diversos cultivos, se ha comprobado que los mecanismos de control biológico mediado por bacterias endófitas están basados en diferentes mecanismos los cuales incluyen antibiosis, la competencia por los nutrientes y nichos (CNN) y la resistencia sistémica inducida (ISR). Hasta ahora, sólo el papel de la ISR en el control biológico mediado por endófitas ha sido confirmado en planta. Este hecho ha sido elucidado mediante observaciones microscópicas de bacterias endófitas dentro de la planta, donde se inducen cambios morfológicos asociados con el ISR y reducir los síntomas de la enfermedad en los lugares donde el propio endófito está ausente.

La colonización de plantas por bacterias endófitas como agentes de control biológico induce diferentes modificaciones en la pared celular como la deposición de calosa, pectina, celulosa y compuestos fenólicos que inducen la formación de una barrera estructural en el sitio potencial de ataque del fitopatógeno (BENHAMOU, 2000). Otro de los mecanismos común de respuesta de las plantas colonizadas con endófitas frente a los fitopatógenos es la inducción de proteínas relacionadas con la defensa como peroxidasa, quitinasa y  $\beta$ -1,3 gluconasa (FISHAL *et al.*, 2010). Lo más probable es que exista una combinación de varios mecanismos de biocontrol exhibido por muchas bacterias endófitas. Esta hipótesis es apoyada por el hecho de que algunos compuestos antimicrobianos están involucrados tanto en la antibiosis y la activación de ISR (ONGENA *et al.*, 2007). La presencia de otros mecanismos, como la competencia por el hierro y por sitios de colonización es propuesta para algunas endófitas basadas en el análisis de sus genomas.

La íntima asociación de bacterias endófitas con las plantas ofrece una oportunidad para entender su potencial de aplicación en la protección

fitosanitaria y el control biológico. Diversidad de bacterias viven en hojas, tallos, raíces, semillas y frutos de las plantas que son aparentemente en forma neutra en términos de sanidad vegetal (SURETTE *et al.*, 2003). Sin embargo, varios estudios han sugerido que muchas asociaciones de endófitos no son neutrales en absoluto, sino que son beneficiosos para las plantas (BARKA *et al.*, 2002; BAILEY *et al.*, 2006). La eficacia de los endófitos como agentes de control biológico depende de muchos factores tales como: la especificidad del huésped, la dinámica poblacional y el patrón de colonización, la capacidad de moverse dentro de los tejidos del huésped, y la capacidad de inducir resistencia sistémica. Por ejemplo, la cepa de *Pseudomonas sp.* PsJN una bacteria endófito identificada en plantas de cebolla, inhibe el crecimiento del hongo *Botrytis cinérea* reduciendo su crecimiento y para luego colonizar los tejidos de estas plantas (BARKA *et al.*, 2002).

Existe reporte en la literatura que demuestra el uso potencial de las bacterias endófitas como agentes de biocontrol de patógenos que producen enfermedades de importancia económica en diversos cultivos. (SHARMA *et al.*, 2009; MAKSIMOV *et al.*, 2011). Por ejemplo el género *Bacillus* que es uno de los grupos más estudiado y de mayor uso como agente de biocontrol por la capacidad colonizadora en raíces y la capacidad efectiva de esporulación (HASSAN *et al.*, 2010; HU *et al.*, 2010). Dentro de este género se han identificado una diversidad de especies capaces de producir un sin número de antibióticos los cuales tiene una amplia variedad estructural y funcional (STEIN, 2005; PEREZ-GARCIA *et al.*, 2011). Esta especies además son conocidas por producir lipopéptidos (LPS), los cuales tienen efectos antimicrobianos, no sólo por la inhibición de crecimiento de patógenos, sino porque también facilitan la colonización en la raíz de la esta bacterias, mejorando así la propagación de estas como agentes de biocontrol y reforzar el sistema de resistencia de en la planta huésped (ONGENA y JACQUES, 2008; ARGUELLES-ARIAS *et al.*, 2009; JOURDAN *et al.*, 2009). Estudios moleculares han indicado que moléculas de LPS actúan como biocontrol frente a enfermedades que se

presentan a nivel vegetal. (CHEN *et al.*, 2009; CHAISIT *et al.*, 2010; ARREBOLA *et al.*, 2010).

Las bacterias endófitas pueden ser usadas como agentes de biocontrol mediante la producción de antibióticos (EZRA *et al.*, 2004), y producción de enzimas como hidrolasas (CHERNIN y CHET, 2002), quitinasas (FRANKOWSKI *et al.*, 2001), laminarinasas (LIM *et al.*, 1991) y gluconasas (SINGH *et al.*, 1999). De otra parte las endófitas han sido reportadas como inductoras de resistencia sistémica (IRS)(AIT BARKA *et al.*, 2000, AIT BARKA *et al.*,2002), asimismo diversas bacterias endófitas facilitan diferentes estrategias durante el proceso de fitoremediación (VAN AKEN *et al.*, 2004).

Las bacterias endófitas son fuentes de una gran diversidad de diferentes metabolitos, la mayoría de estos compuestos han sido identificados en las plantas, pero estas bacterias son una fuente inagotable de más de 20.000 compuestos biológicamente activos, que influyen en el rendimiento y supervivencia de otros organismos (SANCHEZ, 2009). De esos compuestos biológicamente activos la mayoría son producidos por bacterias, siendo el ejemplo más representativo el de *Streptomyces* (SANCHEZ, 2009; MIAO y DAVIEST, 2010), el cual posee mayores estudios por la producción de metabolitos secundarios, que cumplen además funciones particulares relacionadas con la interacción bacteria-planta-ambiente y como sustancias tóxicas y señalizadoras.

REN *et al.*, (2013), encontró que la cepa *Bacillus pumilus* tiene la capacidad de inhibir *in vitro* los patógenos *Cytospora chrysosperma*, *Phomopsis macrospora* y *Fusicoccum aesculi*. Cepas de *B. pumilus* producen enzimas líticas como las celulasas y las proteasas. También ha sido comprobado que *B. pumilus* MAIIM4 tiene actividad inhibidora frente a los hongos fitopatógenos *Rhizoctonia solani*, *Pythium aphanidermatum* (Edson) Fitzp. y *Sclerotium rolfsii*, mediante la producción de un compuesto llamado pumilacidina que presenta una alta bioactividad frente a *P. aphanidermatum* (Melo *et al.*, 2009). En los

últimos años, de *B. pumilus* se ha utilizado como un agente de biocontrol para la protección de cultivos contra enfermedades fúngicas, que representa una alternativa a una variedad de fungicidas químicos utilizados en la actualidad (ARAUJO *et al.*, 2002; SARI *et al.*, 2007; MELO *et al.*, 2009).

### **Bacterias endófitas en la fitorremediación**

La contaminación por metales pesados en los suelos ha recibido una atención considerable en los últimos años. La aplicación de procesos biológicos para la disminución del grado de contaminación, es una tarea difícil debido a que los metales pesados no pueden ser fácilmente degradados y por el grado de persistencia que estos tienen en el suelo (KIDD *et al.*, 2009; LEBEAU *et al.*, 2008; MA *et al.*, 2011; RAJKUMAR *et al.*, 2010). Sin embargo, el desarrollo de estrategias como la fitorremediación para la descontaminación de ambientes con metales pesados es necesario y urgente como nueva alternativa biológica para mitigar dicho efecto y contar con metodologías que sean amigables con el ambiente.

Las bacterias endófitas asociadas a especies vegetales hiperacumuladoras favorecen la eficiencia del proceso de fitorremediación y aumentan la producción de biomasa vegetal mediante tres mecanismos: (1) incremento de la superficie de la raíz y la producción de pelos radiculares, (2) incremento de la disponibilidad de los metales, (3) Incremento en la transferencia de metales solubles desde la rizósfera hasta la planta (WEYENS *et al.*, 2009; MA *et al.*, 2011). Estas bacterias endófitas muchas veces pueden promover el crecimiento vegetal y jugar un papel importante durante el proceso de remoción y extracción del metal. Las bacterias promotoras del crecimiento producen fitohormonas como el ácido indolacético (AIA) que suprime el stress en las plantas por la producción de etileno (debido a la ACC desaminasa). Además, mejoran el estado nutricional de la planta debido a la presencia de



actividades como la fijación de  $N_2$ , solubilización de  $PO_4^-$  y la producción de sideróforos (SESSITSCH *et al.*, 2013).

Dentro de los tejidos internos de plantas, las bacterias endófitas interactúan estrechamente con su huésped en comparación con los microbios de la rizosfera y la filósfera. (WEYENS *et al.*, 2009). Para el estudio de la composición de las comunidades bacterianas que viven en un nicho con la tensión de metales pesados y la posible aplicación de procesos biotecnológicos en la biorremediación, las interacciones entre endófitos y plantas hiperacumuladoras ha tenido mucho interés en los últimos años (IDRIS *et al.*, 2004; BARZANTI *et al.*, 2007; MENGONI *et al.*, 2009; LUO *et al.*, 2010).

Bacterias endófitas asociadas a la especie vegetal del género *Populus* han sido caracterizadas por su uso potencial en proceso de fitorremediación (MOORE *et al.*, 2006), un ejemplo es el uso de *Burkholderia cepacia* G4 que incrementa la tolerancia de las plantas al tolueno (VAN DER LELIE, 2005) y de *Methylobacterium populum* *sp. nov.* BJ001 como participante de la biodegradación de compuestos, tales como: 2,4,6-trinitrotolueno (TNT), hexahidro-1,3,5-trinitro-1,3,5-triazina (HMX) y octahidro-1,3,5,7-tetranitro-1,3,5-7-tetrazocine (RDX) (VAN *et al.*, 2004).

MADHAIYAN *et al.*; (2007), demostró que la bacteria *Burkholderia* *sp* reduce la acumulación de cadmio y plomo en raíces y brotes en plántulas de tomate como también del metal que está disponible en el suelo y estos es debido a la absorción y bioacumulación del metal por parte de la bacteriana. Estudios realizados por ZHANG *et al.* 2011, confirmaron que las bacterias endófitas resistentes a diferentes concentraciones de plomo y producen la enzima ACC deaminasa en la especie vegetal *Allysum serpifolium*, la cual confiere tolerancia al metal dentro de la planta mediante la síntesis del etileno endógeno producido por la planta debido al estrés ocasionado por el metal.

De otra parte estudios realizados con bacterias endófitas aisladas *Scirpus triqueter* han demostrado *in vitro* la capacidad de degradar diésel. Los experimentos llevados a cabo tanto *in vitro* como *in vivo* demostraron que la cepa de *Pseudomonas* sp J4AJ tiene una alta tolerancia y capacidad de degradación diésel, asimismo otra especie de bacteria identificada como *Pseudomonas* sp. U3, aislada de raíz y tallo de esta especie vegetal mostró los mismos resultados de la anterior y además presentó capacidad de producir compuestos similares a los biosurfactantes producidos por la especie *Bacillus subtilis*.

Estudios han confirmado que uno de los pasos claves para la degradación de compuestos xenobióticos consiste en la comunicación directa entre la planta y la bacteria lo que contribuye a un aumento en la degradación del contaminante, al crear una zona favorable para el fomento selectivo de los genotipos microbianos degradadores de hidrocarburos en el suelo (TOP y SPRINGAEL, 2003). De manera indirecta, se promueve el co-metabolismo de los contaminantes y se inducen vías catabólicas microbianas por compuestos de origen vegetal (SHAW y BURNS, 2003; FRANCOVA *et al.*, 2004). Asimismo en los ecosistemas naturales e intervenidos, las asociaciones entre plantas y bacterias endófitas desempeñan un papel clave en la adaptación al huésped a un entorno cambiante. Estos microorganismos pueden alterar el metabolismo celular de los vegetales, de modo que al exponerse al estrés por metales pesados, las plantas son capaces de tolerar altas concentraciones de metales y, por tanto puede resistir mejor el desafío (WELBAUM *et al.*, 2004). Varias de las asociaciones planta-bacteria han sido reportadas en el aceleramiento en la fitoremediación de suelos contaminados con metales mediante la promoción de crecimiento de las plantas y desempeñar un papel importante en la aceleración de la fitorremediación (GRANDLIC *et al.*, 2008; KUFFNER *et al.*, 2008; KIDD *et al.*, 2009; MA *et al.*, 2011, 2009; COMPANT *et al.*, 2010; DARY *et al.*, 2010).

Otra estrategia que ha surgido en los últimos días como una técnica biológica amigable con el ambiente, es la rizoremediación que ha aumentado en

popularidad entre los científicos como un atractiva estrategia porque las raíces de plantas proporcionan un rico nicho para las bacterias para crecer a expensas de los exudados radicales, a su vez, bacterias actúan como biocatalizadores que eliminan contaminantes. La complejidad de las relaciones beneficiosas entre plantas y bacteria es una interesante área de investigación que ha mostrado constante los avances en la última década. A pesar de los avances en el campo, aspectos específicos de las interacciones entre las rizobacterias y las plantas en la degradación de contaminantes son aún desconocidos, incluyendo la expresión de los genes de implicados en la degradación dentro la rizósfera, la influencia de la transferencia horizontal de genes en la rizoremediación y las posibilidades de la selección de bacterias específicas por planta rizósfera (SEGURA y RAMOS, 2013).

### **Bacterias endófitas como promotoras de crecimiento vegetal**

Las bacterias endófitas promotoras de crecimiento tienen la capacidad de colonizar el interior de las plantas y establecer un tipo especial de relación en la que ambos organismos pueden obtener beneficios de esta interacción (REITER y SESSITSCH, 2006). Las bacterias endófitas poseen diferentes mecanismos para la promoción de crecimiento, dentro de estos mecanismos se incluyen: actividad solubilizadora de fosfato (VERMA *et al.*, 2001; WAKELIN *et al.*, 2004), producción de fitohormonas (LEE *et al.*, 2004), fijación biológica de nitrógeno (COMPANT *et al.*, 2005), biosíntesis de sideróforos (LODEWYCKX *et al.*, 2002) y el suministro de nutrientes esenciales (PUENTE *et al.*, 2009b).

De otra parte las bacterias endófitas además pueden promover el crecimiento de las plantas como consecuencia de la expresión de la enzima 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) desaminasa clave para el metabolismo de  $\alpha$ -ketobutirato y amoníaco y de ese modo disminuye los niveles de etileno en las plantas hospederas (SESSITSCH *et al.*, 2005; SUN *et al.*, 2009). Estudios previos han indicado que las bacterias endófitas pueden promover el

crecimiento de las plantas mediante la alteración de la fisiología vegetal, incluida la regulación de la presión osmótica, los cambios en las respuestas de los estomas, el ajuste en el tamaño de la raíz y la morfología, la modificación, la acumulación y el metabolismo del nitrógeno, y el aumento de la absorción de ciertos minerales (COMPANT *et al.*, 2005; COMPANT *et al.*, 2010).

Estudios realizados en cultivos de arroz han identificadas una diversidad de poblaciones de especies de bacterias endófitas en rizósfera como en diferentes tejidos vegetales. En la rizosfera de esta especie vegetal principalmente se han reportados al género de bacterias endófitas *Azospirillum* (THAKURIA *et al.*, 2004), *Herbaspirillum* (ELBELTAGY *et al.*, 2001; RADWAN *et al.*, 2004), *Pseudomonas*, *Burkholderia*, *Azetobacter* y *Bacillus* (HERNANDEZ *et al.*, 2004). Varios grupos de microorganismos del suelo como *azetobacter sp.*, *Azospirillum sp.*, *Azoarcus sp.*, *Klebsiella sp.*, *Bacillus sp.*, *Pseudomonas sp.*, *Arthrobacter sp.*, *Enterobacter sp.*, *Burkholderia sp.*, *Serratia sp.* y *Rhizobium sp.* son consideradas PGPB`s (KLOEPPER, 1983).

Bacterias como *Pseudomona putida* y *Pseudomona fluorescens* han sido identificadas por poseer actividades promotoras de crecimiento, mediante la versatilidad metabólica que poseen y la capacidad de utilizar diversos sustratos liberados por la planta para su desarrollo. Adicionalmente poseen tiempos cortos de generación, alta movilidad, fijación biológica de nitrógeno, capacidad para colonizar las raíces y producción de metabolitos secundarios que pueden regular el crecimiento vegetal y regular las poblaciones microbianas rizosféricas (KAPULNIK, 2002).

El microbioma de las bacterias endófitas promueve el crecimiento de plantas y la salud de estas, los efectos benéficos en muchos casos son mediados por las interacciones metabólicas. Los avances recientes que se han presentados en cuanto a la producción de metabolitos por parte de las plantas colonizadas señalan que es posible producir una gama de diferentes tipos de metabolitos. Estas sustancias juegan un papel en

la defensa y la competencia, pero también puede ser necesarios para la interacción y la comunicación con la planta huésped. Por otra parte, algunos ejemplos de la producción bilateral metabolitos son conocidos y las bacterias endófitas pueden modular la síntesis de los metabolitos vegetales (BRADER *et al.*, 2014).

.

### **Perspectivas**

Las bacterias endófitas promueven el crecimiento y rendimiento en las plantas, pueden actuar como agentes de biocontrol. Las endófitas además benefician a la planta huésped, mediante la producción de una gama de productos naturales que podrían ser aprovechados para uso potencial en la medicina, la agricultura o la industria. Asimismo, se ha demostrado que tienen el potencial para eliminar contaminantes del suelo mediante la mejora del proceso de fitorremediación y puede desempeñar un papel en la fertilidad del suelo mediante la solubilización de fosfato y la fijación de nitrógeno. Existe un interés creciente en el desarrollo potencial biotecnológico de aplicación de las bacterias endófitas para mejorar los procesos de fitorremediación y la producción sostenible de cultivos no alimentarios para la producción de biomasa y de biocombustibles.

Con el uso de técnicas como metaproteómica, metaproteogenómica y metatranscriptómica, se podrá descifrar cada vez mejor el potencial genómico y funcionalidad que tiene las bacterias endófitas y así tener una visión más profunda de los beneficios estas interacciones con las plantas. Estas herramientas permitirán conocer la expresión general de proteínas (metaproteómica) o de ARNm (metatranscriptómica) desde las comunidades microbianas. La metaproteogenómica unirá el proteoma y el genoma de la muestra ambientales, lo cual permitirá la identificación de varias proteínas. Recientemente técnicas metaproteogenómica han sido utilizadas para el estudio de comunidades de bacterias endófitas en la filósfera y rizósfera del plantas de arroz (KNIEF *et al.*; 2011). Los resultados mostraron que a pesar de

la presencia de genes *nifH* en ambos microambientes, la presencia de la enzima reductasa dinitrogenasa fue identificado exclusivamente en la rizósfera. Si estas técnicas se aplicaran para estudiar comunidades funcionales de bacterias endófitas asociadas a ecosistemas de pasturas tropicales, más información significativa se obtendría con respecto a la funcionalidad de estas bacterias, lo que señala que nuevos estudios deben realizarse para conocer el papel de estas bacterias en dicho ecosistemas.

## Referencias

- AHEMAD, M. 2012. Implications of bacterial resistance against heavy metals in bioremediation: a review. IIOABJ 3:39–46.
- ALIYE, N.; FININSA, C.; HISKIAS Y. 2008. Evaluation of rhizosphere bacterial antagonists for their potential to bioprotect potato (*Solanum tuberosum*) against bacterial wilt (*Ralstonia solanacearum*). Biological Control 47:282-288.
- ARAÚJO, W.L.; MARCON, J.; MACCHERONI, J.R.W.; VAN, E.; VAN, V.; AZEVEDO, J.L. 2002. Diversity of endophytic bacterial populations and their interaction with *Xylella fastidiosa* in citrus plants. Applied and Environmental Microbiology 68: 4906–4914.
- ARGUELLES-ARIAS, A.; ONGENA, M.; HALIMI, B.; LARA, Y.; BRANS, A.; JORIS, B.; FICKERS, P. 2009. *Bacillus amyloliquefaciens* GA1 as a source of potent antibiotics and other secondary metabolites for biocontrol of plant pathogens. Microbial Cell Factories 26: 8–63.
- ARREBOLA, E.; JACOBS, R.; KORSTEN, L. 2010. Iturin A is the principal inhibitor in the biocontrol activity of *Bacillus amyloliquefaciens* PPCB004 against postharvest fungal pathogens. Journal of Applied Microbiology 108 (2): 386–395.
- BAILEY, B.A.; BAE, H.; STREM, M.D.; ANTUNEZ, G.; GUILTINAN, M.J.; VERICA, J.A.; MAXIMOVA, S.N.; BOWERS, J.H. 2005. Developmental expression of stress response genes in *Theobroma cacao* leaves and their response to Nep1 treatment and a compatible infection by *Phytophthora megakarya*. Plant Physiol. Biochem. 43: 611–622.

BAZZICALUPO, M.; OKON, Y. 2002. Associative and endophytic symbiosis. *Current Plant Science and Biotechnology in Agriculture, Nitrogen Fixation: From Molecules to Crop Productivity. Section VIII.* 38:409-410.

BARKA, E.A.; GOGNIES, S.; NOWAK, J.; AUDRAN, J.C.; BELARBI, A. 2002. Inhibitory effect of endophytic bacteria on *Botrytis cinerea* and its influence to promote the grapevine growth. *Biological Control* 24: 135–142.

BARZANTI, R.; OZINO, F.; BAZZICALUPO, M.; GABBRIELLI, R.; GALARDI, F.; GONNELLI, C.; MENGONI, A. 2007. Isolation and characterization of endophytic bacteria from the nickel hyperaccumulator plant *Alyssum bertolonii*. *Microbiology of Ecology* 53: 306-316.

BENHAMOU, N.; GAGNÉ, S.; QUÉRÉ, DL.; DEHBI, L. 2000. Bacterial-mediated induced resistance in cucumber: beneficial effect of the endophytic bacterium *Serratia plymuthica* on the protection against infection by *Pythium ultimum*. *Biochem. Cell Biol* 90: 45-56.

BORGES, W.D.S.; BORGES, K.B.; BONATO, P.S.; SAID, S.; PUPO, M.T. (2009). Endophytic fungi: Natural products, enzymes and biotransformation reactions. *Current Organic Chemistry* 13(12):1137–1163.

CHANWAY, C.P. 1998. Bacterial endophytes: ecological and practical implications. *Sydowia* 50, 149–170.

CASTILLO, U.F.; STROBEL, G.A.; FORD, E.J.; HESS, W.M.; PORTER, H.; JENSEN, J.B.; *et al.*,. 2002. Munumbicins, wide spectrum antibiotics produced by *Streptomyces* (NRRL30562) endophytic on *Kennedia nigricans*. *Microbiology* 148: 2675–2685.

CHASIT, P.; MICHAEL, J.S.; PRATHUANGWONG, S. 2010. Lipopeptide surfactin produced by *Bacillus amyloliquefaciens* KPS46 is required for biocontrol efficacy against *Xanthomonas axonopodis* pv. *glycines*. *Kasetsart Journal (Nature Science)* 44 (1): 84–99.

CHEN, X.H.; KOUMOUTSI, A.; SCHOLZ, R.; BORRISS, R. 2009. More than anticipated production of antibiotics and other secondary metabolites by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42. *Journal of Molecular Microbiology and Biotechnology* 16:14–24.

COMPANT, S.; CLÉMENT, C.; SESSITSCH, A. 2010. Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: their role, colonization,

mechanisms involved and prospects for utilization. *Soil Biology Biochemical* 42:669–78.

COMPANT, S.; REITER, B.; SESSITSCH, A.; NOWAK, J.; CLÉMENT, C.; AIT BARKA, E. 2005. Endophytic colonization of *Vitis vinifera* L. by a plant growth-promoting bacterium, *Burkholderia* sp. strain PsJN. *Applied Environmental Microbiology* 71:1685–1693.

DARY, M.; CHAMBER-PÉREZ MA.; PALOMARES, AJ.; PAJUELO, E. 2010. “In situ” phytostabilisation of heavy metal polluted soils using *Lupinus luteus* inoculated with metal resistant plant-growth promoting rhizobacteria. *J Hazard Mater* 177:323–30.

DEMAIN AL, SANCHEZ S. 2009. Microbial drug discovery: 80 years of progress. *J Antibiot* 62:5-16.

ELBELTAGY, A.; NISHIOKA, K.; SATO, T.; SUZUKI, H.; YE, B.; HAMADA, T.; ISAWA, T.; MITSUI, H.; MINAMISAWA, K. 2001. Endophytic colonization and in plant nitrogen fixation by a *Herbaspirillum* sp. isolated from wild rice species. *Appl Environ Microbiol.* 67: 5285- 5293.

FRANCOVA, K.; MACKOVÁ, M.; MACEK, T.; SYLVESTRE, M.. 2004. Ability of bacterial biphenyl dioxygenases from *Burkholderia* sp. LB400 and *Comamonas testosteroni* B-356 to catalyse oxygenation of *ortho*-hydroxychlorobiphenyls formed from PCBs by plants. *Environ. Poll.* 127: 41-48.

FISHAL, EM.; MEON, S.; YUN, WM. 2010. Induction of tolerance to *Fusarium wilt* and defense-related mechanisms in the plantlets of susceptible Berangan Banana preinoculum with *Pseudomonas* sp. (UPMP3) and *Burkholderia* sp. (UPMB3). *Agricul . Sci. China* 9:1140-1149.

GERHARDSON, B.; WRIGHT, S. 2002. Bacterial associations with plants: Beneficial, non N-fixing interactions. *Microorganisms in Plant Conseration and Biodiversity*. Kluwer Academic Publishers 79-103.

GRANDLIC, CJ.; MENDEZ, MO.; CHOROVER, J.; MACHADO, B.; MAIER, RM. 2008. Plant growth-promoting bacteria for phytostabilization of mine tailings. *Int J Environ Sci Technol* 42: 2079–84.



GUNTER, B.; STEPHANE, C.; BIRGIT, M.; FRIEDERIKE, T.; ANGELA, SESSITSCH. 2014. Metabolic potential of endophytic bacteria. *Current Opinion in Biotechnology* 27: 30–37.

HASSAN, M.N.; OSBORN, M.; HAFEEZ, F.Y., 2010. Molecular and biochemical characterization of surfactin producing *Bacillus* species antagonistic to *Colletotrichum falcatum* Went causing sugarcane red rot. *African Journal of Microbiology Research* 4 (20): 2137–2142.

HERNÁNDEZ, A.; RIVES, N.; HEYDRICH, YM. 2004. Caracterización de la comunidad microbiana y endófitas asociada al cultivo del arroz variedad J- 104. En: Congreso Científico del INCA (14:2004, nov 9-12, La Habana). Memorias [CD-ROM]. Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas.

HUANG, ZJ.; CAI, XL.; SHAO, CL.; SHE, ZG.; XIA, XK.; CHEN, YG. 2008. Chemistry and weak antimicrobial activities of phomopsins produced by mangrove endophytic fungus *Phomopsis* sp ZSU-H76. *Phytochemistry* 69: 1604–8.

HUA WEI Z, YOUG CHS, REN XT. 2006. Biology and chemistry of endophytes. *Nat Prod Rep.* 23:753-771.

HU, H.Q.; LI, X.S.; HE, H. 2010. Characterization of an antimicrobial material from a newly isolated *Bacillus amyloliquefaciens* from mangrove for biocontrol of *Capsicum* bacterial wilt. *Biological Control* 54 (3): 359–365.

IDRIS, R.; TRIFONOVA, R.; PUSCHENREITER, M.; WENZEL, W.W.; SESSITSCH, A. 2004. Bacterial communities associated with flowering plants of the Ni hyperaccumulator *Thlaspi goesingense*. *Appl. Environ. Microbiol.* 70: 2667–2677.

JOURDAN, E.; HENRY, G.; DUBY, F.; DOMMES, J.; BARTHÉLEMY, P.; THONART, P.; ONGENA, M. 2009. Insights into the defense-related events occurring in plant cells following perception of surfactin-type lipopeptide from *Bacillus subtilis*. *Molecular Plant–Microbe Interactions* 22 (4): 456–468.

KAPULNIK, Y. 2002. Plant growth promoting by rhizosphere bacteria. *Plant roots the hidden half*. Ed Marcel Dekker. Nueva York. Estados Unidos de América. 869-887P.

KIDD, P.; BARCELO, J.; BERNAL, MP.; NAVARI-IZZO, F.; POSCHENRIEDER, C.; SHILEV S. 2009. Trace element behaviour at the root–soil interface: implications in phytoremediation. *Environ Exp Bot* 67:243–59.

KLOEPPER, J.1983. Effect of seed piece inoculation with plant growth promoting rhizobacteria on population of *Erwinia carotovora* on potato roots and in daughter tubers. *Phitopathology*. 73: 217-219.

KNIEF, C.; DELMOTTE, N.; CHAFFRON, S.; STARK, M.; INNEREBNER, G.; WASSMANN, R.; MERING, C.; VORHOLT, JA. 2011. Metaproteogenomic analysis of microbial communities in the phyllosphere and rhizosphere of rice. *ISME J.*: doi:10.1038/ismej.2011.192

KUFFNER, M.; PUSCHENREITER, M.; WIESHAMMER, G.; GORFER, M.; SESSITSCH A. 2008. Rhizosphere bacteria affect growth and metal uptake of heavy metal accumulating willows. *Plant Soil* 304:35–44

KUIPER, I.; LAGENDIJK, E.L.; BLOEMBERG, G.V.; LUGTENBERG, B.J.J.; 2004. Rhizoremediation: A beneficial plant-microbe interaction. *Mol. Plant-Microbe Interact*. 17: 6–15.

LEBEAU, T.; BRAUD, A.; JÉZÉQUEL, K. 2008. Performance of bioaugmentation-assisted phytoextraction applied to metal contaminated soils: a review. *Environ Pollut* 153:497–522.

LIMSUWAN, S.; TRIP, EN.; KOUWENC, T.; PIERSMAC, S.; HIRANRAT, A.; MAHABUSARAKAM, W.; ETAL, R. 2009. A new candidate as natural antibacterial drug from *Rhodomyrtus tomentosa*. *Phytomedicine* 16:645–51.

LODEWYCKX, C.; VANGRONSVELD, J.; PORTEOUS, F.; MOORE, E.R.B.; TAGHAVI, S.; MEZGEAY, M.; VAN DER LELIE, D. 2002. Endophytic bacteria and their potential applications. *Crit. Rev. Plant Sci*. 21: 583–606.

LUO, S.L.; WAN, Y.; XIAO, X.; GUO, H.J.; CHEN, L.; XI, Q.; ZENG, G.M.; LIU, C.B.; CHEN, J.L. 2010. Isolation and characterization of endophytic bacterium LRE07 from cadmium hyperaccumulator *Solanum nigrum* L. and its potential for remediation. *Appl. Microbiol. Biotechnol* 89:1637–1644.

MA, Y.; RAJKUMAR M.; FREITAS, H. 2009. Inoculation of plant growth promoting bacterium *Achromobacter xylosoxidans* strain Ax10 for the improvement of copper phytoextraction by *Brassica juncea*. *J Environ Manage* 90:831–7.

MA, Y.; RAJKUMAR, M.; FREITAS, H. 2009. Improvement of plant growth and nickel uptake by nickel resistant-plant growth promoting bacteria. *J Hazard Mater* 2009;166:1154–61.

MA, Y.; RAJKUMAR M.; FREITAS H. 2009. Isolation and characterization of Ni mobilizing PGPB from serpentine soils and their potential in promoting plant growth and Ni accumulation by *Brassica* spp. *Chemosphere* 2009;75:719–25.

MA, Y.; PRASAD, M.; RAJKUMAR, M.; FREITAS, H. 2011. Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils. *Biotechnology Advances* 29: 248–258.

MA, Y.; PRASAD, MNV.; RAJKUMAR, M.; FREITAS, H. 2011. Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils. *Biotechnol Adv* 29:248–58.

MACÍAS-RUBALCAVA, M.; HERNÁNDEZ-BAUTISTA, B.; OROPEZA, F.; DUARTE, G.; GONZÁLEZ, M.; GLENN, A.; *et al.* 2010. Allelochemical effects of volatile compounds and organic extracts from *Muscodor yucatanensis*; a tropical endophytic fungus from *Bursera simaruba*. *Journal of Chemical Ecology*, 36(10): 1122–1131.

MADHAIYAN, M.; POONGUZHALI, S.; SA, T. 2007. Metal tolerating methylotrophic bacteria reduces nickel and cadmium toxicity and promotes plant growth of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.). *Chemosphere* 69:220–8.

MAKSIMOV, I.V.; ABIZGILDINA, R.R.; PUSENKOVA, L.I. 2011. Plant growth promoting rhizobacteria as alternative to chemical crop protectors from pathogens (review). *Applied Biochemistry and Microbiology* 47 (4): 333–345.

MELO, F.M.P.; FIORE, M.F.; MORAES, L.A.B.; STENICO, M.E.S.; SCRAMIN, S.; TEIXEIRA, M.A.; MELO, I.S. 2009. Antifungal compound produced by the cassava endophyte *Bacillus pumilus* MAIIM4a. *Scientia Agricola* 66:593–592.

MENGONI, A.; PINI, F.; HUANG, L.N.; SHU, W.S.; BAZZICALUPO, M. 2009. Plant-by-plant variations of bacterial communities associated with leaves of the nickel hyperaccumulator *Alyssum bertolonii* Desv. *Microbiol. Ecol.* 58:660–667.

MIAO V, DAVIES J: Actinobacteria. 2010. The good, the bad, and the ugly. *Anton Leeuwenhoek* 98:143-150.

MOORE F. P.; BARAC T.; BORREMANS B.; OEYEN L.; VANGRONSVELD J.; VAN DER LELIE D.; CAMPBELL C. D., MOORE E. R.B. 2006. Endophytic bacterial diversity in poplar trees growing on a BTEX-contaminated site: The characterization of isolates with potential to enhance phytoremediation. *Systematic and Applied Microbiology* 29:539–556.

MORATH, S.U.; HUNG, R.; BENNETT, J.W. 2012. Fungal volatile organic compounds: A review with emphasis on their biotechnological potential. *Fungal Biology Reviews*, 26(2–3): 73–83.

ONGENA, M.; JACQUES, P. 2008. *Bacillus* lipopeptides: versatile weapons for plant disease biocontrol. *Trends in Microbiology* 16 (3): 115–125.

ONGENA, M.; JOURDAN, E.; ADAM A.; PAQUOT, M.; BRANS, A.; JORIS, B.; ARPIGNY, J.L.; THONART, P. 2007. Surfactin and fengycin lipopeptides of *Bacillus subtilis* as elicitors of induced systemic resistance in plants. *Environ. Microbiol.* 9: 1084-1090.

PEREZ-GARCIA, A.; ROMERO, D.; DE VICENTE, A. 2011. Plant protection and growth stimulation by microorganisms: biotechnological applications of Bacilli in agriculture. *Current Opinion in Biotechnology* 22 (2):187–193.

PUENTE, M.E.; LI, C.Y.; BASHAN, Y. 2009. Endophytic bacteria in cacti seeds can improve the development of cactus seedlings. *Environ. Exp. Bot.* 66: 402–408.

RADWAN, T.; MOHAMED, Z.K.; REIS, V.M. 004. Efeito da inoculacao de *Azospirillum* e *Herbaspirillum* na producao de compostos indolicos em plantulas de milho e arroz. *Pesq. Agropec. Bras. Brasilia* 39(10): 987-994.

RAMESHA, B.T.; SUMA, H.K.; SENTHILKUMAR, U.; PRITI, V.; RAVIKANTH, G.; VASUDEVA, R.; *et al.*, 2013. New plantsources of the anti-cancer alkaloid, camptothecine from the Icacinaceae taxa, India. *Phytomedicine* 20:521–527.

RAJKUMAR, M.; AE, N.; PRASAD, MNV.; FREITAS, H. 2010. Potential of siderophore-producing bacteria for improving heavy metal phytoextraction. *Trends Biotechnol* 28:142-149.

REITER, B.; SESSITSCH, A. 2006. Bacterial endophytes of the wildflower *Crocus albi-florus* analyzed by characterization of isolates and by a cultivation-independent approach. *Can. J. Microbiol.* 52:140–149.

REN, J.H.; LI, H.; WANG, Y.F.; YE, J.R.; YAN, A.Q.; WU, X.Q. 2013. Biocontrol potential of an endophytic *Bacillus pumilus* JK-SX001 against Poplar Canker, *Biological Control* (2013), doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.09.012>

RENTZ, J.A.; ÁLVAREZ, P. J.J.; J. SCHNOOR, L. 2004. Repression of *Pseudomonas putida* phenantrene-degrading activity by plant root extracts and exudates. *Environ. Microbiol.* 6: 574-583.

RIVERA-CRUZ, M.; FERRERA-CERRATO, C.R.; VOLKE-HALLER, V.; RODRÍGUEZ-VÁZQUEZ, R.; FERNÁNDEZ-LINARES, L. 2002. Adaptación y selección de microorganismos autóctonos en medios de cultivo enriquecidos con petróleo crudo. *Terra* 20:423-434.

SANG, HY.; MAYANK A.; SE-CHUL CH. 2014. Isolation and characterization of plant growth promoting endophytic diazotrophic bacteria from Korean rice cultivars. *Microbiological Research* 169: 83– 98.

SHARMA, PK.; SARITA S.; PRELL, J. 2005. Isolation and characterization of an endophytic bacterium related to *Rhizobium/Agrobacterium* from wheat (*Triticum aestivum* L.) roots. *Current Science* 89(4):608-610.

SARI, E.; ETEBARIAN, H.R.; AMINIAN, H. 2007. The Effects of *Bacillus pumilus*, Isolated from Wheat Rhizosphere, on Resistance in Wheat Seedling Roots against the Take-all Fungus, *Gaeumannomyces graminis* var. tritici. *J. Phytopathology* 155: 720–727.

SEGURA, A.; RAMOS, J.L. 2013. Plant–bacteria interactions in the removal of pollutants. *Current Opinion in Biotechnology* , 24:467–473.

SESSITSCH, A.; COENYE, T.; STURZ, A.V.; VANDAMME, P.; AIT B.E.; WANG-PRUSKI, G.; FAURE, D.; REITER, B.; GLICK, B.R.; NOWAK, J. 2005. *Burkholderia phytofirmans* sp. Nov., a novel plant-associated bacterium with plant beneficial properties. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 55: 1187–1192.

SESSITSCH, A.; KUFFNER, M.; KIDD, P.; VANGRONSVELD, J.; WENZEL, W.; FALLMANN, K.; PUSCHENREITER, M. 2013. The role of plant-associated

bacteria in the mobilization and phytoextraction of trace elements in contaminated soils. *Soil Biology & Biochemistry* 60: 182 - 194.

SHARMA, R.R.; SINGH, D.; SINGH, R. 2009. Biological control of postharvest diseases of fruits and vegetables by microbial antagonists: a review. *Biological Control* 50 (3): 205–221.

SHAW, L. J.; BURNS, R. G. 2003. Biodegradation of organic pollutants in the rhizosphere. *Adv. Appl. Microbiol.* 53: 1-60.

SHWETA, S.; GURUMURTHY, B.R.; RAVIKANTH, G.; RAMANAN, U.S.; SHIVANNA, M.B. 2013. Endophytic fungi from *Miquelia dentata* Bedd., produce the anti-cancer alkaloid, camptothecine. *Phytomedicine* 20: 337–342.

STEIN, T. 2005. *Bacillus subtilis* antibiotics: structures, syntheses and specific functions. *Molecular Microbiology* 56:845–857.

STONE, JK.; BSCON, CW.; WHITE, JR. 2000. An overview of endophytic microbes: endophytism defined [J]. In: Becon CW, White Jr JF, editors. *Microbial Endophytes*. New York: Marcel Dekker; p.3–29.

STROBEL, G.; DAISY, B. 2003. Bioprospecting for microbial endophytes and their natural products. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 67(4):491–502.

SUN, Y.; CHENG, Z.; GLICK, B.R. 2009. The presence of a 1-aminocyclopropane-1- carboxylate (ACC) deaminase deletion mutation alters the physiology of the endophytic plant growth-promoting bacterium *Burkholderia phytofirmans* PSJN. *FEMS Microbiol. Lett.* 296: 131–136.

TAECHOWISAN, T.; LU, C.H.; SHEN, Y.M.; LUMYONG, S. 2007. Antitumor activity of 4-arylcoumarins from endophytic *Streptomyces aureofaciens* CMUAc130. *Journal of Cancer and Research Treatment* 3:86–91

THAKURIA, D.; TALUKDAR, N. C.; GOSWAMI, C.; HAZARIKA, S.; BORO, R. C. Y KHAN, M. R. 2004. Characterization and screening of bacteria from rhizosphere of rice grown in acidic soils of Assam. *Current Science* 86(7): 978-985

TOP, E.M.; SPRINGAEL, Y D. 2003. The role of mobile genetic elements in bacterial adaptation to xenobiotic organic compounds. *Curr. Op. Biotechnol.* 14: 262-269.

TSAVKELOVA, EA.; CHERDYNTSEVA, TA.; BOTINA, SG.; NETRUSOV, AL. 2007. Bacteria associated with orchid roots and microbial production of auxin. *Microbiol Res.*162(1):69-76.

VAN A. 2004. Biodegradation of Nitro-Substituted Explosives 2,4,6-Trinitrotoluene, Hexahydro-1,3,5-Trinitro-1,3,5-Triazine, and Octahydro-1,3,5,7-Tetranitro-1,3,5-Tetrazocine by a Phytosymbiotic *Methylobacterium* sp. Associated with Poplar Tissues (*Populus deltoides*.*nigra* DN34). *Applied Environmental Microbiology.* 70: 508–517.

VAN DER LELIE D., BARAC T., TAGHAVI S., VANGRONSVELD J. 2005. Response to Newman. New uses of endophytic bacteria to improve phytoremediation. *TRENDS in Biotechnology* 23(1): 8-12.

VERMA, S.C.; LADHA, J.K.; TRIPATHI, A.K. 2001. Evaluation of plant growth promoting and colonization ability of endophytic diazotrophs from deep water rice. *J. Biotechnol.* 91:127–141.

WAKELIN, S.; *et al.*, 2004. Phosphate solubilization by *Penicillium spp.* closely associated with wheat roots. *Biol. Fert. Soils* 40:36–43.

WANG, Y.; DAI, C. C. 2011. Endophytes: A potential resource for biosynthesis, biotransformation, and biodegradation. *Annals of Microbiology*, 61(2): 207–215.

WELBAUM, GE.; STURZ, AV.; DONG, Z.; NOWAK, J.2004. Managing soil microorganisms to improve productivity of agro-ecosystems. *Crit Rev Plant Sci* 23:175–93.

WEYENS, N.; VAN DER LELIE, D.; TAGHAVI, S.; VANGRONSVELD, J. 2009. Phytoremediation: plant-endophyte partnerships take the challenge. *Curr. Opin. Biotechnol.* 20: 1–7.

WEYENS, N.; VAN, DER LELIE.; D., TAGHAVI, S.; VANGRONSVELD, J. 2009. Phytoremediation: plant-endophyte partnerships take the challenge. *Current Opinion in Biotechnology* 20: 248 - 254.

ZHANG, YF.; HE, LY.; CHEN, ZJ.; ZHANG, WH.; WANG, QY.; QIAN, M. *et al.* 2011. Characterization of lead- 1271 resistant and ACC deaminase-producing

endophytic bacteria and their potential in 1272 promoting lead accumulation of rape. *J Hazard Mater* 186:720–5.

ZHI-LIN, Y.; YI-CUN, C.; BAI-GE, X.; CHU-LONG, Z. 2012. Current perspectives on the volatile-producing fungal endophytes. *Critical Reviews in Biotechnology*, 32(4):363–373.