باکتری‌های محرک رشد گیاه و کاربرد آنها در کشاورزی[1]

حسین بشارتی[2]

استاد پژوهش موسسه تحقیقات خاک و آب، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران؛ **besharati1350@yahoo.com**

ص 135- 162

دریافت: **1401/4/14** و پذیرش: **1401/8/11**

چکیده

با توجه به نقش و اهمیت باکتری های محرک رشد گیاه در تغذیه و سلامت گیاه، بویژه در تولید محصولات سالم و ارگانیک، شناخت ویژگی ها و مکانیسم های تأثیر آنها بر گیاه، و نیز چالش های کاربرد آنها در شرایط مزرعه، در مدیریت استفاده از آنها ضرورت دارد.ریزوسفر بعنوان لایه نازک (یک تا دو میلی‌متر ضخامت) خاک اطراف ریشه‌های گیاه که تحت تأثیر سیستم ریشه‌ای گیاه قرار دارد، تعریف می‌شود. باکتری‌های موجود در این لایه که از لحاظ تعداد و تنوع تحت تأثیر ریشه گیاه می‌باشد، باکتری‌های ریزوسفری نام دارند. باکتری‌های ریزوسفری به لحاظ نوع تأثیری که بر گیاه می‌توانند داشته باشند، مفید، مضر یا بی اثر هستند. به باکتری‌های ریزوسفری مفید و غیرهمزیست که قادرند با یک یا چند مکانیسم خاص بطور مستقیم یا غیر مستقیم رشدگیاه را افزایش دهند باکتری‌های ریزوسفری محرک رشد گیاه (PGPR) می‌گویند. تولید هورمون‌های گیاهی (اکسین، جیبرلین...)، انحلال ترکیبات فسفر، تثبیت نیتروژن، تولید سیدروفور، اکسایش ترکیبات گوگرد، تولیدآنزیم ACC-Deaminase از جمله مکانیسم‌های مستقیم و تولید آنتی‌بیوتیک ها، آنزیم‌های تخریب‌کننده دیواره سلولی پاتوژن (کیتیناز، ...)، افزایش مقاومت سیستمیک گیاه، تولید سیانیدهیدروژن، ایجاد رقابت با پاتوژن‌ها، تولید ترکیبات فرار، تولید سیدروفور از مکانیسم‌های غیرمستقیم تأثیر این باکتری‌ها بر گیاهان می‌باشد. در این نوشتار پس از شرح مکانیسم‌های مستقیم و غیرمستقیمی که توسط این باکتری‌ها صورت می‌گیرد، اثرات کاربردهای باکتری‌های محرک رشد گیاه بر گیاهان و نیز عوامل مهم تعیین کننده نتایج کاربرد باکتری‌های ریزوسفری محرک رشد گیاه بررسی شده و در پایان ملاحظاتی که در کاربرد این باکتری‌ها و مسایل بازار رسانی آنها باید مدنظر قرار گیرند، بحث و بررسی شده است.

واژه‌های کلیدی : ریزوسفر، کود زیستی، فیتوهورمون، سیدروفور، آنزیم، پلی ساکارید برون سلولی

---

[1] بخشی از این مقاله برگرفته از کتاب میکروبیولوژی‌خاک مدرن (Modern Soil Microbiology) فصل 22 با عنوان"باکتریهای محرک رشد گیاه در خاکهای کشاورزی و تحت تنش" نوشته E.Gamalero و RB. Glick می باشد که در سال 2019 توسط ناشر بین-المللی Taylor & Francis منتشر شده است.

[2] نویسنده مسئول، آدرس: کرج، جاده مشکین دشت، بلوار امام خمینی، موسسه تحقیقات خاک و آب

باکتری‌های ریزوسفری

در یک خاک معمولی ممکن است چند میلیون تا چند صد میلیون سلول میکروبی در هر گرم وزن خشک خاک، وجود داشته‌باشد. این تعداد بی‌شمار میکروارگانیسم‌ها به صورت ناهمگن در خاک توزیع می‌شوند، سلول‌ها عمدتا در منافذ ریز غنی از مواد مغذی که محیط‌های مطلوب برای رشد هستند، مستقر می‌باشند. درخاک دارای پوشش نباتی، توزیع باکتری‌ها در خاک بسیار نا متوازن‌تر از خاک بدون گیاه است، در منطقه اطراف ریشه (ریزوسفر) بدلیل شرایط موجود، تعداد و تنوع باکتری‌ها متفاوت از خاک دورتر از ریشه‌ها (خاک غیر ریزوسفری) می باشد (گامالرو و گلیک، 2019).

در سال 1904، هیلتنر ریزوسفر را به عنوان منطقه نازک (1 تا 2 میلی‌متر ضخامت) خاک اطراف ریشه‌های گیاه تعریف کرد که تحت تأثیر سیستم ریشه است. به دلیل آزاد شدن انواع ترکیبات آلی توسط ریشه‌ها ، تراکم و فعالیت های میکروبی در ریزوسفر اغلب افزایش می‌یابد ، به طوری‌که آن را نقطه داغ و برانگیخته[1] برای کلونیزاسیون و فعالیت میکروب‌ها در نظر می‌گیرند. بعبارت بهتر ریزوسفر عبارت است از، لایه نازکی از خاک اطراف ریشه های گیاه که میکروارگانیسمهای موجود در آن از لحاظ تعداد و تنوع تحت تأثیر فعالیت‌های ریشه قرار دارند (شکل 1).

به طورکلی، میکروارگانیسم‌های مستقر در ناحیه ریزوسفر با توجه به تأثیر بر روی گیاه، می‌توانند به عنوان مفید، مضر یا بی اثر طبقه بندی شوند. تخمین زده شده-است که حدود دو تا پنج درصد از باکتری‌های موجود در ریزوسفر دارای خصوصیات فیزیولوژیکی هستند که می‌توانند در تقویت رشد گیاه و/یا بهبود سلامت گیاهان نقش داشته‌باشند (آنتون و پروست، 2005)، به باکتری‌های ریزوسفری مفید که قادرند بطور مستقیم یا غیر مستقیم با یک یا چند مکانیسم رشد و نمو گیاه را بهبود بخشند، باکتریهای محرک رشد گیاه (PGPR)[2] گفته می‌شود (شکل 2). باکتری‌های ریزوسفری محرک رشد گیاه باکتری‌های مفید و غیرهمزیست هستند که قادرند با یک یا چند مکانیسم خاص بطور مستقیم یا غیر مستقیم رشدگیاه را افزایش دهند. به آنها باکتریهای افزاینده محصول[3] نیز می‌گویند زیرا در اکثر موارد تلقیح گیاه با این باکتری‌ها افزایش رشد و عملکرد را بدنبال داشته‌است.

طیف وسیعی از باکتری‌های خاکزی می‌توانند در زمره باکتری‌های ریزوسفری محرک رشد گیاه قرار گیرند، از جمله آنها می‌توان به جنس‌های سودوموناس، باسیلوس، آزوسپریلوم، فلاوباکتریم و ازتوباکتر اشاره کرد. با توجه به طیف وسیع باکتری‌های PGPR تنوع گیاهان هدف، پراکندگی آنها در شرایط خاکی و اقلیمی متفاوت و تعدد مکانیسم‌های تاثیر این باکتری‌ها، مطالعات زیادی در دنیا درخصوص آنها انجام شده‌است. در ایران نیز مطالعات متعددی در قالب پایان نامه‌ها، رساله‌ها، طرح‌ها و پروژه‌ها در دانشگاه‌ها و مراکز پژوهشی صورت گرفته‌است.

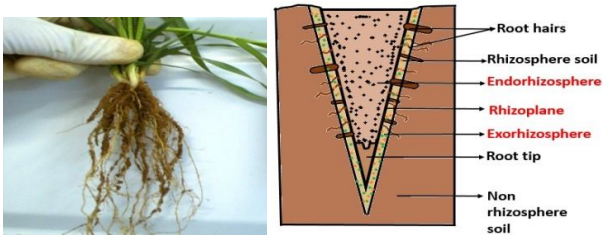
ارزیابی جمعیت سودوموناس‌ها در ریزوسفر گندم در مناطق مختلف کشور (رسولی صدقیانی و همکاران، 1384)، اثر قارچ‌کش بر سودوموناس‌ها و آزوسپریلوم (سلطانی طولارود و همکاران، 1393)، اثر برجوانه زنی، رشد و عملکرد ذرت علوفه‌ای (نظارت و غلامی،1390 ،سیدشریفی و خاوازی، 1391) رشد و نمو کلزا (عباس‌زاده دهجی و همکاران، 1393) سرعت رشد، زمان گلدهی و الگوی تجمع استویوزاید در گیاه استویا (اطرشی و همکاران، 1394) جوانه‌زنی ریحان در شرایط تنش شوری (عقیقی شاهوردی و همکاران، 1393) رشد، عملکرد و اجزای عملکرد، در گندم (ذبیحی و همکاران، 1388)، فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز و گلوتاتیون پراکسیداز، رشد و نمو، پارامترهای رشدی و غلظت عناصر کم مصرف در تنش شوری در کلزا (سلطانی طولارود و همکاران، 1393 ،ارزانش و همکاران،

[1] Hot spot

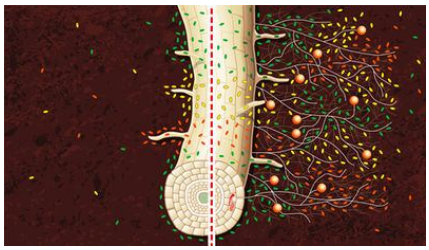
[2] Plant Growth Promoting Rhizobacteria

[3] Yield Increasing Bacteria

1391)، خواص کیفی و کمی قارچ دکمه‌ای (ملایی و بشارتی 1389)، بر جذب نیتروژن و عملکرد گندم (محمدی و همکاران، 1389)،



شکل 1- وضعیت ریشه گیاه و خاک اطراف آن و بخش‌های مختلف ریزوسفر (https://biologyreader.com/rhizosphere.html)



شکل 2- باکتری‌های ریزوسفری مفید (PGPR)در اطراف ریشه های گیاه
(https://microbewiki.kenyon.edu/index.php/Plant_Growth_Promoting_Bacteria)

عملکرد علوفه و دانه سورگوم (کشاورزافشار و همکاران، 1390)، شاخص‌های رشد و عملکرد دو رقم گندم در خاک شور (سادات و همکاران، 1389) بر خصوصیات کمی و کیفی کنجد (جهان و همکاران، 1392)، بر تثبیت نیتروژن و رشد یونجه (ابراهیمی و اخگر، 1393)، ویژگی‌های مورفولوژیک و عملکرد گیاه دارویی گشنیز (درزی و همکاران، 1391)، بر عملکرد گل و اسانس و کارایی مصرف نیتروژن بابونه آلمانی (دست برهان و همکاران1390)، عملکرد و کیفیت سیب‌زمینی (بهبود و همکاران، 1391)، آفتابگردان در شرایط آلودگی سرب و کادمیم (متشرع زاده و ثواقبی، 1390)، عملکرد و اجزای عملکرد گوجه‌فرنگی در شرایط آلودگی عناصر سنگین (نعمتی و همکاران، 1394)، عملکرد برنج (نکیسا و همکاران، 1394)، عملکرد و اسانس زعفران (رسولی و همکاران، 1392) ، شاخص‌های رشد برنج (افتخاری و همکاران 1388)، بر رشد و افزایش سیستم ریشه‌ای گندم (ریحانی تبار و همکاران 1379، خسروی 1376، خاوازی ،1388، ذبیحی و همکاران ،1388 خسروی و همکاران 1392) بر رشد گندم آبی و دیم (ملکوتی و همکاران، 1383)، بر جذب فسفر و شاخص‌های رشد ذرت (حمیدی و همکاران، 1388، نورقلی پور و همکاران 1385، بشارتی و صالح راستین 1378 ، ایرانی پور و همکاران 1386) بر جذب پتاسیم و وزن خشک ذرت (فلاح و همکاران 1387)، بر شاخص‌های رشد کلزا (عباس زاده دهجی و همکاران 1387، اخگر 1387، اسدی رحمانی 1388)، مواردی از مطالعات انجام شده در ایران می‌باشند که در اکثر موارد اثر مثبت باکتری‌ها بر شاخص-های اندازه‌گیری شده گزارش شده‌است. در پژوهشی دیگر در موسسه تحقیقات خاک و آب باکتری‌های سودوموناس، آزوسپریلوم و فلاوباکتریم از ریزوسفر گندم از استانهای مختلف جداسازی و صفات محرک رشدی آنها بررسی شد. سپس باکتریهایی با توانایی محرک رشدی قابل توجه، در شرایط گلخانه و سپس در مزارع گندم در استانهای فارس، کرمانشاه، مازندران، سمنان، خراسان

رضوی و صفی آباد دزفول مورد ارزیابی قرار گرفتند. باکتریهای مؤثر در اراضی زیر کشت گندم در 28 استان ارزیابی و در 25 استان در مقایسه با شاهد بطور میانگین 15 درصد عملکرد دانه گندم را افزایش داد (اسدی و همکاران، 1390).

توانایی کلونیزاسیون گیاهان و زنده ماندن در ریزوسفر و/ یا ریزوپلان[1] اولین اولویت و الزام برای یک سویه خوب باکتری محرک رشد گیاه (PGPB)[2] می‌باشد. عوامل مختلفی از جمله کموتاکسی (جلب شدن بسوی مواد شیمیایی خاص) ، سرعت رشد ، جمعیت کافی در ریزوسفر، تولید آمینو اسید و ویتامین B1 ، تاژک ، تولید ساختارهای مومانند و تولید سیدروفور ، به عنوان عوامل موثر حضور در ریزوسفر و ریزوپلان شناخته شده‌اند.

باکتری‌های ریزوسفری در خاک، روی سطح ریشه (ریزوپلان)، فضای بین سلولهای پوست ریشه(Cortex) و یا داخل بافت ریشه و اندام هوایی گیاه یافت می‌شوند. باکتری‌های محرک رشد گیاه که در ریزوسفر یا فضاهای بین سلول‌های سطح ریشه زندگی می‌کنند، خارج سلولی یا ریزوسفری در نظر گرفته می‌شوند، در حالی که آنهایی که در داخل بافت ریشه زندگی می‌کنند و بین سلولی هستند ، به آنها اندوفیت گفته می‌شود. اندوفیت‌ها ممکن است اندام‌های مختلف گیاهی را کلنیزه کنند ، بدون این که علائم خارجی آلودگی یا اثرات منفی بر روی گیاه میزبان ظاهر شود. آنها می‌توانند در ریشه، ساقه، برگ، گل، دانه و میوه حضور داشته باشند (گامالرو و گلیک، 2015، گلاسنر و همکاران، 2015، ترووینز و همکاران، 2015). باکتری‌های ریزوبیوم می‌تواند تا حد محدودی، با حرکت از ریشه به سمت اندام هوایی، بافت های داخلی ریشه گیاهان غلات را کلونیزه کنند. بنابراین آنها می‌توانند رشد گیاه و عملکرد دانه را بدون تشکیل گره ریشه و تثبیت نیتروژن تحریک کنند در این شرایط این باکتری‌ها برای گیاه PGPR محسوب می شوند (گامالرو و گلیک، 2019).

باکتریهای محرک رشد به روش های مختلفی عمل می‌کنند. آنها می‌توانند رشد و عملکرد گیاه را تحریک کنند، از رشد و گسترش عوامل بیماریزای خاکزاد جلوگیری کنند، و تحمل گیاه را در برابر تنش‌های زنده و غیرزنده افزایش دهند. PGPB می‌تواند در کشاورزی به عنوان کودهای زیستی یا سموم دفع آفات، در بیوتکنولوژی زیست محیطی برای گیاه پالایی و در تولید مواد غذایی به عنوان طعم دهنده و بهبود دهنده ارزش مواد مغذی مورد بهره‌برداری قرار گیرد.(بونا و همکاران، 2015)

مکانیسم‌های (مستقیم و غیر مستقیم) مورد استفاده توسط باکتری‌های محرک رشد گیاه

بطورکلی باکتری‌های محرک رشد گیاه با مکانیسم‌های مستقیم و/یا غیر مستقیم بر گیاه اثر می گذارند (شکل 3). مکانیسم‌های مستقیم افزایش رشد گیاه شامل تحریک رشد با تولید هورمونهای گیاهی (اکسین، جیبرلین، سیتوکینین...)، بهبود جذب عناصر غذایی از طریق فرآیندهایی از قبیل تثبیت نیتروژن هوا ، ترسیب آهن (با تولید سیدروفور)، حلالیت فسفات و اکسیداسیون گوگرد و نیز تولید آنزیم ACC دآمیناز (1- آمینوسیکلوپروپان-1-کربوکسیلات دامیناز) و کاهش تولید اتیلن در گیاهان و در نهایت افزایش تحمل گیاه به انواع تنش های محیطی می باشند.

کلید مکانیسم‌های غیرمستقیم افزایش رشد گیاهان بر پایه سرکوب بیماری‌های خاکزاد است. این امر از طریق مکانیسم‌های گوناگون صورت می‌گیرد. تولید و رهاسازی آنتی بیوتیک‌ها ، سیانید و آنزیم‌های تجزیه کننده خارج سلولی مانند کیتینازها (و سلولازها) که باعث هیدرولیز دیواره‌های سلول های قارچی و ترکیبات فرار از جمله این مکانیسم‌ها می باشند.

---

1. Rhizoplane
2. Plant Growth Promoting Bacteria

شکل 3- نمایی شماتیک از مکانیسم‌های اصلی مورد استفاده توسط باکتری‌های ریزوسفری محرک رشد گیاه برای تحریک رشد گیاهان

بعلاوه ،ایجاد حالت انگلی با استفاده از باکتریوفاژها و القای مقاومت سیستمیک[1] (ISR) از سازوکارهای اساسی هستند. تخریب مولکولهای سیگنال تولید شده توسط پاتوژنهای گیاهی [فروپاشی QQ [2]]، ابزار دیگری است که می تواند توسط PGPB در کنترل زیستی مؤثر واقع شود.

تثبیت نیتروژن مولکولی

حدود 80 درصد جو زمین را گاز نیتروژن (N_2) تشکیل می‌دهد ولی برای گیاهان قابل استفاده نیست. سالانه مقادیر زیادی کودهای شیمیایی نیتروژنی برای تأمین نیتروژن موردنیاز گیاهان، در کشاورزی استفاده می شود. از منظر کشاورزی پایدار ، تثبیت زیستی نیتروژن یک جایگزین مهم زیستی برای کودهای شیمیایی است. تثبیت زیستی نیتروژن به سه روش آزادزی، همیار و همزیستی اتفاق می‌افتد. معمولا هر گونه ریزوبیوم می‌تواند تنها با تعداد محدودی از انواع گیاهان در تعامل باشد و برهمکنشی با گیاهان غیر از میزبان‌های طبیعی خود نشان نمی‌دهد. باکتری‌های آزادزی تثبیت کننده نیتروژن مانند آزوسپیریلوم ، ازوتوباکتر ، آزوآرکوس و سیانوباکتری‌ها می‌توانند آمونیاک را برای محصولات زراعی فراهم کنند ، اگرچه سهم آنها (10-160 کیلوگرم نیتروژن در هکتار) کمتر از مقداری است که ریزوبیوم‌ها برای گیاهان میزبان خود ارائه می‌دهد (13- 360 کیلوگرم نیتروژن در هکتار). کارایی تثبیت همزیستی نیتروژن به ژنوتیپ گیاه لگوم، بازده کلونیزاسیون ریزوبیوم، پارامترهای شیمیایی و فیزیکی خاک و عوامل اقلیمی بستگی دارد (گامالرو و گلیک، 2019).

ریزوبیوم‌ها علاوه بر تثبیت نیتروژن در حبوبات، همچنین قادر به تولید سایر مولکول‌های مؤثر در افزایش رشد گیاهان از جمله اکسین‌ها، سیتوکینین‌ها، اسیدآبسیزیک (ABA)، سیدروفورها ، ACC د آمیناز و ویتامین‌ها می‌باشند (گوپالا کریشنان و همکاران 2015). همچنین آنها می‌توانند بیماری‌های خاکزاد را از طریق رقابت برای مواد مغذی ، تولید آنتی بیوتیک‌ها و سیانید-هیدروژن (HCN)، آزاد سازی آنزیم‌های تجزیه کننده(لیتیک) و تولید سیدروفورها، سرکوب کنند (گوپالا کریشنان و همکاران 2015 ، بهاتاچاریا و جها، 2012). این خصوصیات فیزیولوژیکی ویژه سویه[3] هستند. ریزوبیوم‌ها، با توجه به قابلیت‌های خوب بقا و ماندگاری و خصوصیات محرک رشدی بسیار زیاد و پتانسیل‌های محافظت از گیاه، گزینه‌های عالی برای استفاده به عنوان بخشی از عملیات کشاورزی پایدار هستند. در عمل، فرمولاسیون مایه‌تلقیح‌های ریزوبیومی استفاده می‌شود که منجر به نتایج مثبت می‌شوند. متأسفانه، چنین نتایجی همیشه در شرایط مزرعه تحقق نمی یابد (گامالرو و گلیک، 2019).

1. Induced Systemic Resistance
2. Quorum Quenching
3. Strain Specific

انحلال فسفات

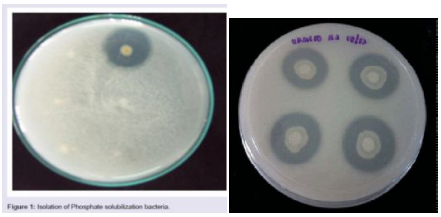
فسفر در بسیاری از خاک‌ها (بویژه خاک‌های آهکی) یکی از عوامل محدود کننده رشد گیاه محسوب می شود، زیرا علیرغم اینکه بسیاری از خاک‌ها می توانند مقادیر زیادی فسفر داشته باشند، قابلیت جذب فسفر بدلیل غلظت اندک فسفر محلول در خاک اغلب محدود می‌شود (بهاتاچاریا و جها، 2012). فسفرمعدنی موجود در خاک اغلب نامحلول بوده و متصل به آهن ، آلومینیم ، و / یا کلسیم است. فسفات آلی عمدتا به صورت اسید فیتیک / فیتات یافت می‌شود (خان و همکاران،2007). فیتات برای گیاهان قابل استفاده نیست زیرا ریشه‌های گیاه بطورکلی مقادیر خیلی کمی از فیتازها(آنزیم هایی که فیتات را تجزیه می کند) تولید می کنند. فراهمی زیستی اندک فسفر در بیشتر خاک‌ها به عنوان یک فاکتور کلیدی است که رشد گیاه را محدود می‌کند. لذا، فسفر معمولاً به عنوان بخشی از کودهای شیمیایی، به خاک اضافه می‌شود. راندمان مصرف کودهای فسفری بندرت از 30 درصد فراتر می‌رود. باکتریهای حل کننده فسفات[1](PSB)، که قادر به انحلال و معدنی کردن فسفر هستند، نویدهای بزرگی برای کشاورزی پایدار هستند. مکانیسم مورد استفاده توسط باکتری‌های حل کننده فسفات برای انحلال فسفر معدنی شامل تولید اسیدهای آلی با وزن کم مولکولی است که منجر به اسیدی شدن خاک و افزایش انحلال فسفر می‌شود (خان و همکاران،2007). بعلاوه ، برخی از اگزوپلی ساکاریدهایی که توسط PSB تولید می-شوند، ممکن است با اتصال به فسفر آزاد و تنظیم تعادل انحلال فسفر ، در انحلال تری کلسیم فسفات نقش داشته باشند (گامالرو و گلیک، 2019).

فسفاتازها (فسفومونواستراز ، فسفودی استراز و فسفوتری استراز) استرهای فسفری را هیدرولیز می کنند و فسفر آلی را معدنی می‌کنند (شکل 4). باکتری های مختلف خاک، نظیر *Bacillus sp.*، *Pseudomonas sp.*، *Raoultella sp.*، *Escherichia coli*، *Citrobacter braakii* و *Enterobacter sp*، به راحتی فیتات را تجزیه می‌کنند. همچنین، سویه‌های متعلق به جنس‌های *Azospirillum*، *Azotobacter*، *Pseudomonas*، *Bacillus*، *Rhizobium*، *Burkholderia*، *Enterobacter* و *Streptomyces* به عنوان PSB مناسب شناخته شده اند و هر دو فرایند انحلال فسفر و معدنی شدن فسفر در یک سویه باکتری می‌تواند رخ دهد (گامالرو و گلیک، 2019).

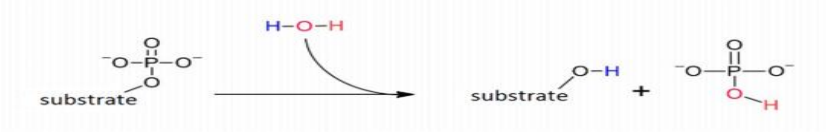
انحلال فسفات در افزایش رشد گیاه اغلب تحت الشعاع سایر صفات مفید باکتریهای PSB، (مانند تولید اکسین یا سیدروفور ...) واقع می‌شود. باکتریایPSB می توانند بعد از ارزیابی عملکرد آنها در شرایط مزرعه ، چه به تنهایی و چه به عنوان اجزای سیستم های مدیریت تلفیقی عناصر غذایی، به کودهای زیستی تبدیل شوند (استفن و همکاران، 2015). میکروارگانیسم‌هایی که قادر به انحلال فسفات هستند، در گیاه پالایی[2] (پالایش خاک-های آلوده به کمک گیاهان) خاک‌های متاثر از فلزات سنگین موثر هستند. هنگامی که گیاهان در خاک‌های آلوده به فلزات سنگین رشد می‌کنند، رشد و فعالیت‌های فیزیولوژیکی آنها مختل می‌شود و به بیماری های خاکزاد حساس تر می‌شوند. در این شرایط، ظرفیت آنها برای جذب و تحمل فلزات سنگین کاهش می‌یابد. استفاده از باکتریهای حل‌کننده فسفات که چندین فعالیت محرک رشدی داشته و نیز دارای پتانسیل سم‌زدایی فلز می‌باشند، ممکن است بطور غیرمستقیم با تحریک رشد گیاه و بهبود سلامت آنها حتی در چنین شرایط تنش زا، باعث افزایش کارایی گیاه پالایی شود (اوتینو و همکاران 2015).

1. Phosphate Solubilizing Bacteria

2. Phytoremediation



شکل 4- انحلال تری‌کلسیم فسفات و ایجاد هاله شفاف در اطراف کلنی باکتری حل‌کننده فسفات در محیط کشت اسپربر



شکل 5- هیدرولیز پیوند استری در ترکیبات آلی فسفری و آزادشدن فسفر توسط آنزیم فسفاتاز

ترسیب آهن[1]

کمبود آهن به عنوان یکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده عملکرد در کشاورزی شناخته می‌شود. در خاک‌های هوازی ، آهن بیشتر به صورت هیدروکسیدها ، اکسی هیدروکسیدها و اکسیدها وجود دارد، لذا مقدار آهن موجود برای جذب توسط ارگانیسم‌های زنده کم بوده و ، به ترتیب در حدود 10^{-7} تا 10^{-23}مولار در pH 3/5 و 8/5 می باشد. هم میکروارگانیسم‌ها و هم گیاهان به آهن زیادی احتیاج دارند (یعنی به ترتیب حدود 10^{-5}تا 10^{-7}و 10^{-4}تا 10^{-9}مولار). این نیاز در ریزوسفر اهمیت پیدا می‌کند ، جایی که رقابت شدید آهن بین ریشه های گیاه، باکتری‌ها و قارچ‌ها اتفاق می‌افتد (میمو وهمکاران، 2014).

گیاهان از دو استراتژی برای جذب آهن از خاک استفاده می‌کنند. استراتژی I در گیاهان دو لپه‌ای و تک لپه‌ای غیرگرامینه مشاهده می شود. این استراتژی مبتنی بر کاهش pH در ریزوسفر از طریق آزاد سازی ترکیبات معدنی(H^+) و آلی (نظیر اسیدهای آلی، ترکیبات فنلی) می‌باشد. در نتیجه اسیدی شدن ریزوسفر ، آهن فریک (Fe^{+3}) به فرم آهن فرو (Fe^{+2}) احیا شده و به داخل سلول‌های ریشه منتقل می‌شود. استراتژی II مبتنی بر تولید و رهاسازی ترکیبات کلات کننده Fe^{+3} (فیتوسیدوفورها) و جذب کمپلکس آهن-فیتوسیدروفور به داخل سلول‌های ریشه می‌باشد. نمونه تیپیک گیاهان استراتژی II ، علف‌ها و گیاهان خانواده گرامینه می‌باشند.

بطورکلی سیدروفورها موادآلی با وزن مولکولی کم و میل شدید برای ترکیب شدن بطور اختصاصی با آهن، که توسط میکروارگانیسم‌ها و گیاهان برای مقابله با کمبود آهن خاک تولید شده و امکان انتقال آهن به داخل سلول را فراهم می‌نماید. دینامیک آهن در ریزوسفر نه تنها توسط خصوصیات خاک و گیاه تنظیم می‌شود ، بلکه تحت کنترل ترکیبات تولید شده بوسیله میکروب‌ها نیز می‌باشد (لمانسیو و همکاران، 2009). کمبود آهن وقتی اتفاق می‌افتد که غلظت آن به حدود 10^{-6}مولار برسد. در این شرایط در رشد سلول های باکتریایی اختلال ایجاد شده و مرفولوژی آنها تغییر یافته و میزان تولید RNA و DNA کاهش می‌یابد (برائون و هنتکه، 2011). لذا تولید کلات کننده‌های آهن (سیدروفور) افزایش می‌یابد. این مولکولهای تمایل بالایی به Fe^{+3} دارند(K_a بین 10^{23} تا 10^{52} متغیر است). کمپلکس آهن-سیدروفور از طریق ناقلهای خاص غشای بیرونی جذب سلول می‌شود.

سیدروفورها با توجه به ساختار شیمیایی شان ، به انواع کاتکولات‌ها ، هیدروکسامات‌ها و کربوکسیلات‌ها

[1] Iron Sequestration

طبقه‌بندی می شوند. سیدروفورهای باکتریایی هم بطور مستقیم (تحریک رشد گیاه با بهبود تغذیه آهن) و هم غیرمستقیم (تحریک رشد گیاه با مهار پاتوژنهای گیاهی) در رشد گیاه نقش دارند.(سمر و همکاران، 1389). گیاهان ممکن است تحت تأثیر کاهش آهن ناشی از سیدروفورهای آزاد شده توسط باکتری‌ها قرار بگیرند یا نگیرند. بعضی از گیاهان حتی می توانند فری-سیدروفورهای باکتریایی را جذب و استفاده نمایند. اثرات مثبت سیدروفورهای تولید شده توسط باکتری‌ها بر رشد گیاه با بکارگیری فری-سیدروفورهای نشاندار به عنوان تنها منبع آهن، به اثبات رسیده‌است. کمپلکس آهن-پیووردین تولید شده توسط ***Pseudomonas fluorescens*** منجر به افزایش مقدار آهن در بافت‌های گیاهی و بهبود رشد گیاه ***Arabidopsis thaliana*** شد. کمپلکس های آهن-سیدروفور تولیدشده توسط باکتری ***P. fluorescens*** و قارچ ***Trichoderma asperellum*** می‌توانند به عنوان منبع آهن برای گیاهان رفتار کرده، کمبود آهن در کشت‌های هیدروپونیک را برطرف نمایند(ناگاتا و همکاران، 2013).

هنگامی که یک گیاه در یک خاک آلوده به فلز سنگین رشد می‌کند، بهبود تغذیه آهن توسط باکتری‌های خاک از اهمیت بیشتری برخوردار می‌شود. برخی ، سیدروفورها می‌توانند منیزیم، منگنز، کروم (III)، گالیم (III)، کادمیوم، مس، نیکل، آرسنیک، سرب و روی را به رادیونوکلئیدها مانند پلوتونیوم (IV) متصل نمایند. سیدروفور تولید شده توسط سودوموناس باعث افزایش تجمع آرسنیک در برگ و ساقه یک سرخس ابرجاذب آرسنیک گردید. سیدروفورهای تولید شده توسط PGPB محدود می‌کنند تغذیه آهن را برای قارچهای فیتوپاتوژن که (1) قادر به تولید کلات کننده های آهن نیستند ، (2) مقدار کمی از سیدروفورها را آزاد می کنند ، یا (3) سیدروفورهایی که میل کمی برای جذب آهن دارند را تولید می‌کنند. حذف و توقف پاتوژن گیاهی توسط سیدروفورهای باکتریایی اخیراً در بیوکنترل *Rhizoctonia solani* ، *Macrophomina phaseolina*، *Pythium spp* ، و *Fusarium spp* گزارش شده‌است (علی و ویدهال، *2012*سولوچانا و همکاران، 2014).

بعلاوه، سیدروفورهای باکتریایی ممکن است مقاومت سیستمیک القایی (ISR) را در گیاهان تقویت کنند ، بنابراین مقاومت گیاه در مقابل پاتوژنهای گیاهی را افزایش می‌دهند (ازنار و دلاگی، 2015). القای مقاومت سیستمیک در برابر آلودگی *M. oryzae* در برنج تیمار شده با پسودوباکتین (pseudobactin) تولیدی توسط *Pseudomonas fluorescens* مشاهده شد. تلقیح گیاه با یک سویه جهش یافته این باکتری که قادر به تولید پسودوباکتین نبود، منجر به پیشرفت بیماری شد. این فرضیه مطرح شده‌است که سودوباکتین با تنظیم بیان هورمونهای جاسمونیک اسید و اتیلن ایمنی گیاه را محقق می سازد. دجواهری و همکاران. (2012) در گیاه گوجه فرنگی نقش پسودوباکتین 374، سالیسیلیک اسید و پسودومونین تولیدی توسط باکتری محرک رشد *P. fluorescens* را در کلونیزاسیون ریشه های *A. thaliana* توسط همین باکتری و نیز در مقاومت سیستمیک القایی(ISR) علیه *P. syringae pv*. را بررسی کردند. تلقیح گیاهان با نوع وحشی باکتری و سویه های جهش یافته که قادر به تولید این سه متابولیت نبودند، نشان داد که تولید آنها توسط باکتری *P. fluorescens* برای ایجاد ISR در گیاه *Arabidopsis* لازم نیست(گامالرو و گلیک، 2019).

تولید هورمون‌های گیاهی و/یا محرک‌های گیاهی

اکسین‌ها، سیتوکینین‌ها، جیبرلین‌ها، اتیلن و آبسزیک اسید هورمون‌های گیاهی (فیتوهورمون‌ها) هستند که در رشد و نمو گیاهان نقش تنظیم کنندگی دارند. فیتوهورمون ها یا مواد شبه هورمونی که قادر به تحریک جوانه زنی بذر و غده، تشکیل ریشه یا رسیدن میوه هستند، اغلب به کودهای زیستی تجاری اضافه می-شوند. بسیاری از باکتری‌های محرک رشد گیاه قادر به تولید و تنظیم فیتوهورمون‌ها هستند. حدود 80٪ کل

جدایه‌های خاکزی قادر به تولید اکسین هستند. تولید IAA توسط باکتریها براساس شش مسیر متابولیکی می-باشد که در پنج مورد از آنها تریپتوفان به عنوان پیش ماده اصلی IAA است. اکسین‌ها بسیاری از فرایندهای گیاهی ،شامل توسعه و تمایز سلول ، جوانه زنی بذر و غده ، توسعه آوندهای چوبی و ریشه ، آغازش ریشه جانبی و اصلی ، پاسخ به نور و جاذبه ، فلورسانس و میوه دهی، فتوسنتز ، تشکیل رنگدانه ، بیوسنتز متابولیت‌های مختلف و مقاومت در برابر شرایط تنش زا را تنظیم می‌کنند. مقادیر مختلف اکسین درون بافت‌های گیاه منجر به واکنشهای متنوع گیاه می‌شود که تابعی از نوع گیاه، بافت موردنظر و مرحله رشد گیاه است. با این‌حال، منبع اکسین درونی گیاه تحت تأثیر میکروارگانیسم-های خاک که قادر به تولید این فیتوهورمون هستند، می‌باشد. بنابراین، غلظت اکسین درون گیاه تعیین کننده اثر (مثبت یا منفی) IAA باکتری بر رشد گیاه است. مقادیر زیاد اکسین باعث افزایش تولید اتیلن در گیاهان شده و منجر به ریزش برگ و میوه ، توقف رشد ساقه و تقویت مادگی در گلهای دو پایه می‌شود (گامالرو و گلیک، 2019).

باکتری‌های *Azospirillum*، احتمالاً از طریق ترکیبی از تثبیت نیتروژن و تولید اکسین، رشد گیاه را افزایش می‌دهند. فرمولاسیون تجاری آزوسپیریلوم احتمالاً با اصلاح ساختار ریشه و با افزایش تعداد ریشه های جانبی و ریشه‌های مویین ممکن است عملکرد گیاه را حدود 30٪ افزایش دهند (هانجریا و همکاران، 2010). اسپاپن و همکاران (2014) دریافتند که تلقیح گیاه *Arabidopsis thaliana* با باکتری *Azospirillum brasilense* تولیدکننده IAA طول ریشه اولیه را کاهش داده ولی میزان انشعابات ریشه و تعداد ریشه‌های مویین را افزایش داد. سویه جهش یافته باکتری *A. brasilense* که قدرت تولید اکسین را نداشت، نتوانست چنین تغییراتی در ساختار ریشه ایجاد کند. تجزیه و تحلیل بیان ژنی در گیاهان نشان داد که ژنهای دخیل در تغییر دیواره سلولی و تمایز ریشه های مویین، در ریشه گیاهان تلقیح شده با سویه وحشی باکتری *A. brasilense* (مولد IAA)، بیش از حد بیان شدند، در حالی که در گیاهان تلقیح شده با سویه‌های جهش یافته بیان این ژن ها القا نشد. بعلاوه، ژنهای درگیر در تولید DNA، RNA و پروتئین و همچنین تقسیم سلولی و فرآیندهای نمو سلول، در گیاهان تلقیح شده با سویه جهش یافته کاهش یافت .

سیتوکینین‌ها به طور گسترده در گیاهان عالی، جلبک‌ها و باکتری‌ها وجود دارند و در فرآیندهای فیزیولوژیکی از جمله تحریک تقسیم سلولی و بزرگ شدن سلول، گسترش بافت ، تنظیم وقفه و شکوفایی جوانه‌های خفته، فعال شدن جوانه‌زنی بذر ، افزایش ایجاد انشعابات ، تجمع کلروفیل ، توسعه برگ و تأخیر در پیری نقش کلیدی دارند. این مولکولها بیان ژنی که کدکننده پروتئین اکسپنسین (Expansin) است را تنظیم می‌کنند که باعث انعطاف دیواره سلول‌های گیاهی شده و انبساط سلول در اثر تغییرات تورژسانس را تسهیل می‌نماید و منجر به تغییر در اندازه و شکل سلول های گیاهی می‌شود.

تلقیح بذر با باکتری‌های مولد سیتوکینین‌ها منجر به افزایش سیتوکینین در بافتهای گیاهی و افزایش رشد و نمو گیاه می‌شود. تنش‌های محیطی مختلف مانند خشکسالی می‌توانند میزان سیتوکینین در گیاه را تنظیم کنند. هنگامی که خاک خشک می شود، میزان سیتوکینین در گیاهان کاهش یافته و منجر به بسته شدن روزنه و کاهش هدر رفت آب از برگها می‌شود. برگهای درخت سرو خمره ای (*Platycladus orientalis*) در شرایط تنش خشکی با باکتری *Bacillus subtilis* مولد سیتوکینین تلقیح شدند، در گیاهان تلقیح شده نسبت به شاهد محتوای نسبی آب و پتانسیل آب برگ بالاتر بود. علاوه بر این، نشت الکترولیت با حضور *B. subtilis* کاهش یافت (لیو و همکاران ،2013). تلقیح گیاهان در معرض تنش خشکی با باکتری مولد سیتوکینین، می‌تواند با حفظ میزان آب به رشد گیاهچه کمک کند. سیتوکینین‌های تولید شده

توسط باکتری‌های موجود در ریشه‌های گیاه، ممکن است انتشار اسید آمینه توسط گیاه را که میکروب‌ها را جذب کرده و رشد آنها را تحریک می‌کند، تغییر دهند. تلقیح گندم با باکتری *B. subtilis* IB-22 (که قادر به تولید سیتوکینین از نوع زاتین بود) منجر به افزایش 30درصدی غلظت اسید آمینه در خاک در مقایسه با گیاهان تلقیح نشده گردید. در مقابل، گیاهان تلقیح شده با باکتری *B. subtilis I*B-21 که مولد سیتوکینین نبودند، بر میزان اسیدهای آمینه موجود در خاک تأثیری نداشتند (کودویاروا و همکاران، 2014).

از آنجا که گیاهان دچار کمبود نیتروژن میزان اسیدهای آمینه کمتری را ترشح می‌کنند ، تولید سیتوکینین ها توسط باکتری ها باعث تحریک آزاد سازی اسیدهای آمینه توسط گیاه می شود ، در نتیجه باعث بهبود شرایط برای میکروب های خاک بویژه در خاکهای فقیر شده و بدین ترتیب افزایش بهره وری و باروری گیاه و میکروب را تسهیل می نماید. (گامالرو و گلیک، 2019).

جیبرلین ها برای اولین بار به عنوان هورمونهای گیاهی در گیاه برنج که با قارچ *Fusarium moniliforme* (که قبلاً با نام *Gibberella fujikuroi* نامیده می شد) آلوده شده بود، شناسایی شدند.. جیبرلین ها توسط گیاهان ، قارچ ها و باکتری ها ساخته می شوند. جیبرلین ها تقسیم سلولی و رشد سلول‌ها را تنظیم نموده و در جوانه زنی بذر، طویل شدن ساقه ، فراوانی ریشه های مویین ، گلدهی، تنظیم میوه دهی، و تأخیر پیری در طیف وسیعی از گونه های گیاهی دخیل هستند. گلدهی زودرس ، افزایش عملکرد محصول و نیز اندازه میوه های بزرگتر در گیاهان تیمار شده با این هورمون پیش بینی می شود. در میان باکتری ها ، توانایی تولید مواد شبه جیبرلین ابتدا در *A. brasilense* و *Rhizobium spp* مشاهده شد. از زمان کشف اولیه، تولید جیبرلین در طیف وسیعی از جنسهای باکتریایی از جمله آزوتوباکتر، آرتروباکتر، آزوسپیریلوم، پرومیکرومونوسپورا، سودوموناس، باسیلوس، اسینتوباکتر، فلاوباکتریوم، میکروکوکوس، آگروباکتریوم، کلستریدیو، ریزوبیوم، بورخلدریا و زانتوموناس مشاهده شده است (تودزینسکی و همکاران، 2016). افزایش رشد گیاه توسط PGPB تولید کننده جیبرلین توسط چندین محقق گزارش شده است ، و اثر مثبت مشاهده شده روی زیست توده گیاهی غالباً با افزایش محتوای جیبرلین ها در بافت های گیاهی در ارتباط است(گامالرو و گلیک، 2019).

باکتری *Photorhabdus temperata* توانایی تولید چندین نوع جیبرلین (GA1، GA3، GA4 و GA7) را دارا می‌باشد. پس از تلقیح گیاهان برنج ، این مولکول‌ها باعث افزایش ارتفاع ، میزان کلروفیل و زیست توده تازه و خشک گیاه شدند (یولاه و همکارارن، 2014). به طور مشابه، تلقیح خیار با باکتری *Acinetobacter calcoaceticus* سویه SE370 مقدار GA1 و GA4 داخل گیاه و پیش سازهای آنها را افزایش داد، که هم در شرایط تنش شوری و هم در شرایط غیر تنش، ، زیست توده بخش هوایی و محتوای کلروفیل گیاهان را افزایش داد.

افزایش تحمل گیاه به تنش از طریق تولید

ACC - Deaminase [1]

ACC – دامیناز آنزیمی است که ACC (پیش ساز انتهایی اتیلن در گیاهان) را تجزیه کرده و آمونیاک و آلفاکتوبوتیرات (α-ketobutyrate) آزاد می‌کند. در نتیجه مقدار اتیلنی که گیاه می‌تواند تولید کند، کاهش می‌یابد. اتیلن مراحل اصلی رشد گیاه، یعنی جوانه‌زنی بذر، تمایز بافت ، تشکیل ریشه و شاخه اولیه، انشعاب و طویل شدن ریشه ، رشد جوانه جانبی، گلدهی، ریزش گل، رسیدن و ریزش میوه، تولید آنتوسیانین، تولید ترکیبات آلی فرار (VOCs)[2] (مسئول تشکیل عطر در میوه ها)، هیدرولیز ترکیبات ذخیره‌ای، پیری و ریزش برگ را تنظیم می‌کند (گلیک، 2014). در طی برقراری همزیستی گیاه با میکوریزا و / یا ریزوبیوم‌ها ، افزایش موضعی اتیلن رخ می‌دهد. باکتریهای قادر به تولید ACC – دآمیناز ممکن است برقراری همزیستی را تسهیل کنند (گلیک، 2014).

1. ACC (1-Aminocyclopropane-1-Carboxylate)
2. volatile organic compounds

علاوه بر این، اتیلن پاسخ گیاهان به تنش را تنظیم می‌کند. یک مدل دو فازی برای توضیح این که اتیلن ممکن است اثرات ناشی از آلودگی پاتوژن را کاهش داده و یا بدتر کند، پیشنهاد شده‌است. مطابق این مدل، مدت کوتاهی پس از بروز تنش، تولید اتیلن در داخل گیاه به حداکثر (پیک) کوچکی می‌رسد. این اولین تولید و آزادشدن اتیلن از ذخیره ACC موجود در گیاه ایجاد می‌شود و ممکن است ژنهای دفاعی گیاه را فعال کند (استرنزو همکاران، 2012). در مرحله دوم ، بدنبال تولید ACC اضافی در داخل گیاه ، پیک بزرگتری از تولید اتیلن مشاهده می‌شود. این پیک به عنوان یک سیگنال برای شروع فرآیندهایی مانند پیری، کلروز و ریزش عمل می‌کند، که همه اینها برای رشد و بقاء گیاهان بازدارنده هستند.

بنابراین، علائم در گیاهانی که با تنش‌های مختلف محیطی روبرو هستند، بیشتر پیامدهای اوج دوم (بزرگ) اتیلن است تا اثرات مستقیم خود تنش. بر اساس این مدل، باکتری های تولید کننده ACC ، ممکن است آسیب ناشی از تنش به گیاهان را کاهش دهند. تولید ACC دی آمیناز برای اولین بار در ***Pseudomonas sp***، و در مخمر *Cyberlindnera Saturnus* ، گزارش شد، در حالی که اکنون در بسیاری از باکتری‌های گرم مثبت و گرم منفی یافت شده‌است (گلیک، 2014، ناسیمنتو و همکاران، 2014). باکتری‌های تولیدکننده در اکثر خاک‌ها فراوان هستند. در حقیقت، ژنهای کدکننده ACC – دآمیناز (ژنهای ساختاری acdS و ژن تنظیم کننده acdR) در بسیاری از باکتری‌های مختلف خاک متعلق به جنس آزوسپیریلوم، ریزوبیوم، آگروباکتریوم، آکروموباکتر، بورخلدریا، رالستونیا، پارابورخلدریا، سودوموناس و انتروباکتر یافت شده‌اند (ناسیمنتو و همکاران 2014). در گیاهان عالی، اتیلن از طریق فعالیت آنزیم ACC سنتاز از S-adenosyl-methionine حاصل می‌شود. به ویژه هنگامی که گیاهان با تنش‌های محیطی روبرو هستند، اتیلن ممکن است به غلظت‌هایی که می‌تواند مانع رشد گیاه شود، برسد. علاوه بر این، ACC همچنین ممکن است به عنوان یک مولکول سیگنالی در چندین فرآیند گیاه از جمله ارتباط ریشه به ساقه عمل کند. بنابراین، باکتری‌های محرک رشدگیاه (PGPB) که آنزیم ACC – دآمیناز تولید می‌کنند، ممکن است میزان سیگنال ACC در کارکردهای گیاهی خاص نظیر تنظیم عملکرد دیواره سلولی، را کاهش دهند. لذا باکتریهایی که دارای ACC – دآمیناز هستند در شرایط تنش‌های محیطی مختلف (شرایط تولید اتیلن) از جمله غرقابی. آلودگی توسط سموم آلی و فلزات سنگین از جمله نیکل، سرب، روی، مس، کادمیوم ، کبالت. شوری؛ خشکی؛ آلودگی با پاتوژنهای باکتری و قارچی و نیز نماتدها، به رشد گیاه کمک می‌کنند (گامالرو و گلیک، 2015).

کنترل عوامل بیماریزای گیاهی و تحریک مسیرهای دفاعی گیاه

استفاده از میکروارگانیسم‌های آنتاگونیست علیه پاتوژنهای گیاهی با مکانیسم‌های مختلف، از توسعه و فعالیت پاتوژنها در ریزوسفر ممانعت نموده و یا آنها را حذف می‌کند. استفاده از میکروارگانیسم‌های آنتاگونیست و تلقیح آنها به گیاه با هدف تأمین سلامت گیاه(Biocontrol) بعنوان جایگزین آفت‌کشها و سموم برای تحقق کشاورزی پایدار و تولید محصولات سالم مورد توجه زیادی قرار گرفته‌است. میکروارگانیسم‌های آنتاگونیست با مکانیسم‌های مختلفی در برابر پاتوژنها عمل می‌کنند: افزایش ظرفیت دفاعی گیاه در برابر پاتوژنها با ایجاد مقاومت سیستمیک القایی (Induced systemic resistance) و مقاومت سیستمیک اکتسابی (systemic acquired resistance)- تولید آنتی‌بیوتیک‌ها - تولید آنزیم‌های برون سلولی تجزیه‌کننده دیواره سلولی پاتوژنها-تولید سیانید هیدروژن - اشغال جایگاه‌های خاص روی ریشه - تولید سیدروفور- رقابت با پاتوژن‌ها برای مصرف عناصر غذایی و توقف فعالیت آنزیمها و توکسین های تولید شده توسط پاتوژنها (باکتریهای PGPR با تولید پروتئین های برون سلولی خاص فعالیت آنزیمهای تولید شده توسط پاتوژنها را کاهش داده یا

متوقف می‌سازند و یا سم تولید شده توسط آنها را تعدیل یا خنثی می کنند) (جوگایها، 2021، کیمل و همکاران، 2020).

باکتری‌های محرک رشدگیاه با تحریک سیستم ایمنی گیاه می‌توانند سلامت گیاه را بهبود بخشند. پاسخ سیستم ایمنی گیاه مقاومت سیستمیک القایی (ISR) نامیده می‌شود. بسیاری از باکتریهای محرک رشد از قبیل جنس های *Pseudomonas*، *Serratia* و *Bacillus* باعث تقویت دفاع گیاه توسط مقاومت سیستمیک القایی می‌شوند. مقاومت سیستمیک القایی توسط شبکه پیچیده ای از مسیرهای سیگنالی بهم پیوسته هدایت می‌شود که در آن هورمونهای گیاهی، عمدتاً جاسمونیک اسید / جاسمونات و اتیلن، نقش اصلی تنظیم کنندگی را ایفا می‌کنند (پیترس و همکاران، 2014).

مولکولهای سیگنالی، رونویسی از ژنهای گیاهی مربوط به دفاع را فعال می کنند که به نوبه خود منجر به تشکیل موانع دفاعی ساختاری می شوند. به عنوان مثال، کومار و همکاران. (2012) نشان دادند که یکی از مکانیسم های موجود در محافظت از برگ های *A. thaliaa* در برابر پاتوژن گیاهی، بسته شدن سریع روزنه ها ناشی از القای باکتری *Bacillus subtilis*، سویه FB17 می‌باشد. این فرایند تنها زمانی رخ می دهد که پاتوژن وجود داشته باشد. در کاهوی آلوده به قارچ بیماریزای *R. solani* مسیرهای سیگنالی در گیاه توسط باکتری *B. amyloliquefaciens* سویه FZB42 فعال شد. در گیاهان سالم ، تلقیح گیاه با سویه FZB42 منجر به افزایش بیان پروتئین پاتوژنز (PR-1) شد، در حالی که در گیاهان آلوده به قارچ *R. solani* ، دیفنزین[1] یافت شد. به طورکلی، این نتایج نشان داد که باکتری *B. amyloliquefaciens* سویه FZB42 نتوانست در گیاهان سالم پاسخهای دفاعی گیاه را از طریق مسیرهای اسید سالیسیلیک و اتیلن افزایش دهد، در حالی که در گیاهان آلوده به پاتوژن هم افزایی فعال شدن مسیرهای جاسمونیک اسید و اتیلن، همراه با توقف مسیر القایی اسید سالیسیلیک، رخ می‌دهد. در حال حاضر، پیچیدگی تنظیم ISR به روشنی مشخص نشده است. و دقیقا معلوم نیست که چگونه PGPB و پاتوژن های گیاهی مختلف بر بیان ژن گیاه تأثیر می‌گذارند

آنتی بیوتیک ها و سیانید هیدروژن

تولید آنتی‌بیوتیک‌ها معمولاً با توانایی باکتریهای PGPB در سرکوب رشد پاتوژن گیاهی همراه است (کنترل زیستی). آنتی‌بیوتیک‌های دخیل در سرکوب بیماری‌های خاکزاد شامل فنازین‌ها ، فلوروگلوسینول‌ها ، پیرولوتورین، پیرولنیترین، لیپوپپتیدهای حلقوی و سیانید هیدروژن می باشند (گامالرو و گلیک، 2019). باکتری-هایی مانند سودوموناس، کروموباکتریوم و ریزوبیوم می-توانند علاوه بر آنتی‌بیوتیک‌ها، سیانیدهیدروژن نیز تولید کنند (مونمون و همکاران، 2015). این متابولیت ثانویه انتقال الکترون را متوقف کرده و تدارک انرژی برای سلول‌ها را مختل می‌کند. توانایی آزاد کردن سیانید یکی از خصوصیات فیزیولوژیکی است که در حال حاضر در پروتکل‌های غربالگری با هدف یافتن سویه‌های جدید کنترل زیستی مدنظر می‌باشد. باکتری‌های سیانوژنیک ممکن است رفتارهای متفاوتی را در مورد گونه‌های مختلف گیاهی نشان دهند. به عنوان نمونه باکتری، *P. fluorescens* سویه WSM3455 رشد ریشه علف هرز ترب وحشی (*Raphanus raphanistrum*) را مهار و رشد ریشه شبدر ((*Trifolium subterraneum*) را تحریک می‌کند (زدور، 2015). این رفتار دوگانه ،با تأکید بر تفاوت در حساسیت گیاه به سیانیدهیدروژن، علاقه به استفاده احتمالی ریزوباکتری‌های سیانوژنیک در برنامه‌های مدیریت علفهای هرز را ایجاد کرده است (زدور، 2015).

---

[1]. Defensin پروتئین کاتیونی غنی از سیستئین که در سلول حیوانات ، گیاهان و قارچ ها و... وجود داشته و در واقع پپتیدهای دفاعی هستند که فعالیت ضد میکروبی مستقیم و فعالیت های سیگنال دهی ایمنی یا هر دو را نشان می دهند و در برابر باکتری ها ، قارچ ها و بسیاری از ویروس ها فعال هستند.

تصور می‌شود که سیانیدهیدروژن ممکن است با آنتی‌بیوتیک‌های کد شده باکتریایی هم افزایی داشته باشد و این امر باعث افزایش کارآیی آنتی بیوتیک می شود.

باکتری *Pseudomonas chlororaphis* سویه PA23 تعداد زیادی متابولیت را تولید می‌کند که بسیاری از آنها ممکن است همراه با هیدروژن سیانید، پروتئاز، لیپاز و کیتیناز علیه پاتوژن‌های قارچی نقش داشته باشند (سلین و همکاران،2010). این سویه می‌تواند از گیاه کلزا در برابر *Sclerotinia sclerotiorum* ، با تولید پیرولنیترین محافظت کند (سلین و همکاران،2010). بررسی نقش پیرولنیترین تولید شده توسط *P. chlororaphis* PA23 در سرکوب نماتدی به نام *Caenorhabditis elegans* نشان داده که پیرولنیترین باعث کاهش تبدیل تخم نماتد به نوزاد می‌گردد. بعلاوه، پیرولنیترین و سیانیدهیدروژن برای نماتد*C. elegans* بسیار سمی هستند. هنگامی که سویه PA23 و نماتد *C. elegans* با هم رشد داده‌شدند، ژنهای مرتبط با کنترل زیستی (به عنوان مثال ، phzA، hcnA، phzR ، و phzI کدکننده تولید فنازین و HCN) در سویه PA23 بیش از حد معمول بیان شدند. این نتایج نشان می‌دهد که *P. chlororaphis* PA23 قادر است حضور *C. elegans* را حس نموده و می تواند نماتدها را از بین ببرد.

تعدادی از سویه های *P. fluorescens* مولد DAPG-4،2 (عامل مهم در فعالیت های کنترلی در برابر بسیاری از پاتوژنهای گیاهی) برای محافظت از محصولات زراعی در برابر انواع پاتوژنهای قارچی یا باکتریایی موجود در خاک گزارش شده‌اند. ژو و همکاران (2014) یک موتانت از باکتری *P. fluorescens* سویه J2 که بیان بیش از حد 2,4-DAPG را داشت، ایجادکردند. این موتانت سیستم ریشه گوجه فرنگی را در مقایسه با سویه های نوع وحشی با کارآیی بیش‌تر کلنیزه کرده و سطح بالاتری از سرکوب پاتوژن *Ralstonia solanacearum* را نشان داد. افزایش مقدار DAPG-4،2 (یا سایر آنتی‌بیوتیک‌ها) تولیدی توسط سویه‌های سودوموناسهای فلورسنت عامل کنترل زیستی، بیانگر یک استراتژی بالقوه برای بهبود فعالیت کنترل زیستی این سویه ها است.

فنازین، که توسط سودوموناسها و همچنین سایر باکتری های خاک تولید می‌شود، می تواند مانع رشد و تکثیر پاتوژنهای گیاهی شود. ایجاد علائم بیماری در سیب زمینی توسط پاتوژن *Pseudomonas scabies* در نتیجه کاربرد باکتری *Pseudomonas sp* سویه LBUM223 به دلیل تولید فنازین-1-کربوکسیلیک اسید (PCA) کاهش یافت. بیان ژن txtA (کدکننده تاکستومین، مولکولی که تولید سلولز را متوقف کرده و دیواره های سلولی را ضعیف می‌کند) در باکتری *S. scabies* متوقف شد. بنابراین، در شرایط خاک ، PCA آزاد شده توسط باکتری Pseudomonas sp ، بیماری ناشی از پاتوژن *S. scabies* را با توقف تولید تاکستومین (thaxtomin) کاهش می‌دهد (آرسنالت و همکاران 2013) ،

آنزیمهای تخریب کننده دیواره سلولی

تولید آنزیم های تجزیه کننده یکی از مکانیسم های بیوکنترلی است که توسط PGPB استفاده می‌شود. کیتینازها ، سلولازها، 1-3،β گلوکانازها، پروتئازها و لیپازها می توانند دیواره سلولی قارچی را تخریب نموده و از این طریق جمعیت پاتوژنهای گیاهی را محدود نمایند. به طور خاص، تخریب کیتین (که در دیواره های سلولی بسیاری از قارچ وجود دارد) برای کنترل زیستی هر دو قارچ و حشرات بیماریزا در گیاه بسیار مهم و ضروری است (ناگپور و همکاران 2014). کیتینازها توسط طیفی از باکتری های گرم مثبت و گرم منفی تولید می‌شوند. در میان گرم مثبت ها، *Streptomyces spp*. و باسیلوسها تولید کنندگان اصلی هستند. به عنوان نمونه، کیتینازهای تولید شده توسط *Streptomyces spp*. و باسیلوسها معمولاً بر علیه قارچهای بیماری زا مانند *Candida sp* و *R. solan*i فعال هستند. باکتری تولید کننده کیتینازبه نام *Lysobacter capsici* YS1215 ، به عنوان یک عامل کنترل کننده زیستی نماتدی به نام *Meloidogyne*

incognita که عامل بیماری تومور ریشه در گوجه فرنگی استفاده می‌شود (گامالرو و گلیک، 2019).

ترکیبات فرار

باکتریها طیف گسترده ای از ترکیبات آلی فرار (VOC) با وزن کم مولکولی (کمتر از 3000 دالتون) را تولید می‌کنند که شامل الکل‌ها ، ترپن‌ها، استرها، کتونها، هیدروکربنها، ترکیبات حلقوی حاوی نیتروژن، مشتقات گوگرد و اسیدهای کربوکسیلیک می‌باشند (آئودرین و همکاران، 2015). بعلاوه، یک سویه باکتریایی می‌تواند ترکیبات مختلف متعددی را تولید کند. فرمول این ترکیبات با توجه به مواد مغذی موجود و اکسیژن و نیز وضعیت فیزیولوژیکی سلولها می تواند متفاوت باشد (اشمیت و همکاران، 2015). ترکیبات آلی فرار پس از آزاد شدن می توانند در فواصل طولانی گسترش یافته و در نتیجه منطقه بزرگی را تحت تأثیر قرار دهند. انتشار ترکیبات آلی فرار یکی از استراتژی هایی است که با استفاده از آن باکتریها با گیاهان میزبان و سایر گونه های میکروبی بصورت درون و بین گونه ای ارتباط برقرار می کنند (کانچیسوامی و همکاران، 2015 , اشمیت و همکاران، 2015). ترکیبات آلی فرار باکتریایی می تواند رشد و نمو و تمایز یکسری از قارچهای پاتوژن گیاهی ، مثل *Sclerotinia sclerotium*، *Phytophthora infestans* ، *Fusarium oxysporum* و *R. solani* را مهار کنند (الکاهویی و همکاران، 2015، جیورجیو و همکاران 2015، هانزیکر و همکاران، 2015، تنوری سالگادو و همکاران، 2013، وو و همکاران 2015).

قارچهای مختلف حساسیت های متفاوتی نسبت به ترکیبات آلی فرار دارند، بنابراین، اثر بخشی مهار قارچ به نوع باکتری - قارچ و همچنین شرایط محیطی بستگی دارد. ترکیبات آلی فرار تولید شده توسط باکتریها، علاوه بر فعالیت ضد قارچی ، همچنین می توانند فعالیت ضد نماتدی را نشان دهند. مجموعه ای از سویه های متعلق به جنس *Alcaligenes, Pseudomonas, Proteus, Staphylococcus Providencia,* ترکیبات آلی فراری را تولید می کنند که در مقابل نماتدهای *C. elegans* و همچنین *Meloidogyne incognita* فعال هستند. (زو و همکاران، 2015). در یک مطالعه، هفت ترکیب آلی فرار باکتریایی کنترل کننده فعالیت نماتد شامل استوفنون ، S-متیل تیوبوتیرات ، دی متیل دی سولفید ، اتیل 3،3-دی متیل آکریلات ، نونان-2-یک ، 1-متیوکسی-4-متیل بنزن و بوتیل ایزو والرات بررسی شدند. در میان آنها ، S-متیل تیوبوتیرات خاصیت ضد نماتدی قوی تری از حشره کش شیمیایی دی متیل دی سولفید نشان داد (زو و همکاران، 2015). انتشار ترکیبات آلی فرار توسط بعضی از باکتریها می تواند منجر به افزایش رشد مستقیم در بعضی از گیاهان از جمله گیاه شاهی گوش موشی(*A. thaliana*) و نوعی یونجه (*Medicago truncatula*) شود (اوروزکو-موسکوئدا و همکاران 2013 ، ولازکوئز-بسرا، و همکاران 2011). از طرف دیگر، ترکیبات آلی فراری مانند آمونیاک ، دی متیل دی سولفید، HCN (بلام و همکاران 2011) و 3-فنیل پروپیونیک اسید (تولید شده توسط سویه های متعلق به *Burkholderia*، *Chromobacterium*، *Pseudomonas, Serratia* ، و *Stenotrofomonas*) می‌توانند منجر به مسمومیت گیاه و مهار رشد گیاه شوند (بایلی و ویسکوپف، 2012). بطورکلی، این نتایج نقش ترکیبات فرار باکتریایی بنام volatilome در برهمکنش باکتریها - باکتریها، باکتریها - قارچها و باکتریها و گیاهان را برجسته می کند. ترکیبات فرار یک باکتری ممکن است بر روی یک باکتری، قارچ یا گیاه دیگر بی اثر بوده یا اثر سوء و/ یا اثرات مثبت داشته باشد. این امر به نوع باکتری، قارچ، گیاه و نیز شرایط محیطی بستگی دارد.

اکسایش گوگرد

گوگرد یکی از عناصری است که دارای درجات اکسیداسیون متنوع می‌باشد، بطوریکه اعداد اکسیداسیون آن از 6+ در سولفات‌ها تا 2- در سولفیدها متغیر می‌باشد. بخش اندکی از اشکال قابل اکسیدشدن گوگرد موجود در خاک به شکل شیمیایی اکسید می‌گردد و اکسایش گوگرد در خاک عمدتاً به شکل زیستی و توسط میکروارگانیسم‌ها

انجام می‌شود. طیف گسترده‌ای از میکروارگانیسم‌های خاکزی توانایی اکسایش ترکیبات احیا گوگرد را دارا می‌باشند که باکتریهای جنس تیوباسیلوس مهمترین اکسیدکنندگان گوگرد در خاک محسوب می‌شوند. استفاده از گوگرد عنصری با هدف تأمین سولفات مورد نیاز گیاه (بویژه در خاکهای سبک مناطق پرباران که کمبود سولفات شایع می‌باشد)، اصلاح خاک (در خاک‌های سدیمی و شورسدیمی) و بهبود وضعیت تغذیه گیاهان (در خاکهای آهکی و خاک‌هایی با pH بالا) در صورتی نافع و اثربخش خواهد بود که ابتدا اکسید گردد. در ریزوسفر گیاهان بدلیل تنوع میکروبی و تعداد بیشتر میکروارگانیسمها نسبت به خاک غیر ریزوسفری، اکسیداسیون گوگرد تشدید می‌گردد اما ذکر این نکته ضروری است که باکتریهای تیوباسیلوس یا سایر باکتریهای کمولیتوتروف[1] اکسیدکننده گوگرد نیازی به شرایط ریزوسفری نداشته و در خاک غیر ریزوسفری هم قادر به فعالیت و اکسایش گوگرد می باشند. اکسایش گوگرد در خاکهای آهکی ضمن تولید سولفات مورد نیاز گیاه و میکروبها، با کاهش موضعی pH خاک باعث انحلال ترکیبات حاوی عناصر غذایی و افزایش قابلیت جذب این عناصر می‌گردد که نهایتا افزایش کمیت و کیفیت محصول را می‌تواند در پی داشته باشد (بشارتی و صالح راستین1378). تحقیقات زیادی در طی یک دهه گذشته در خصوص کاربرد گوگرد در اراضی آهکی بعضا بشکل کودزیستی صورت گرفته (ملک زاده و همکاران، 1394، بشارتی و همکاران، 1396، بشارتی و همکاران، 1395 ، بشارتی 2017)و هم اکنون شرکتهای خصوصی کودزیستی گوگردی را بصورت انبوه تولید و عرضه می نمایند.

تولید پلی‌ساکاریدهای خارج سلولی[2]

پلی‌ساکاریدها کربوهیدرات‌های بزرگی هستند که از اتصال تعداد زیادی مولکول قند کوچک به نام مونوساکاریدها تشکیل شده‌اند. اگر تمام مونوساکاریدها تشکیل دهنده‌ی یک پلی‌ساکارید یکسان باشند، هوموگلیکان3 و اگر از بیش از یک نوع مونوساکارید تشکیل شده باشد به آن هتروگلیکان4 گفته می‌شود. پلی‌ساکاریدها دارای فرمول کلی $Cx(H_2O)y$ هستند که در آن X عدد بزرگی بین 200 الی 2500 است (متیوس و همکاران، 1999). پلی‌ساکاریدها بسته به نوع مونومر و همچنین نوع پیوند مونومرها و نوع ساختار پلی‌ساکارید، می‌توانند نقش‌های متفاوتی داشته باشد. وظیفه‌ی پلی‌ساکاریدها غالبا ذخیره‌ای (نشاسته ، گلیکوژن و...)یا ساختاری (سلولز، کیتین و...) است (کمبل، 1996). اگزوپلی‌ساکاریدها، پلی‌ساکاریدهای زنجیره‌ای بلندی هستند که در طی مراحل رشد میکروبی در محیط رها می‌شوند اگزوپلی‌ساکاریدهای میکروبی در دو گروه هموپلی‌ساکاریدها (سلولز، دکستران، موتان، آلترنان، پولولان، لوان، کوردلان) و هتروپلی‌ساکاریدها (ژلان و زانتان) قرار می‌گیرند. هموپلی‌ساکاریدها از واحدهای تکراری یک نوع منوساکارید تشکیل شده‌اند و شامل دو گروه گلوکان و فروکتان هستند. در مقابل هتروپلی‌ساکاریدها از واحدهای متعددی از الیگوساکاریدها ساخته شده‌اند که حاوی سه تا هشت باقیمانده می‌باشد (ولمن و مدوکس، 2009).

پلی‌ساکاریدهای میکروبی بسته به موقعیت قرارگیری آنها به دو گروه تقسیم می‌شوند (لارپین و همکاران5، 2009). پلی‌ساکاریدهای کپسولی[6] (که در سطح سلول قرار می‌گیرند و نقش مهمی در حفاظت میکروب‌ها در برابر حمله‌ی فاژها، فاگوسیتوز، ترکیبات سمی و آنتی بیوتیک‌ها دارند) - پلی‌ساکاریدهای خارج سلولی (که به خارج سلول ترشح می‌شوند)، توانایی تولید اگزوپلی‌ساکارید در میان باکتریها بیشتر از قارچها و مخمرها می‌باشد (لارپین و همکاران، 2009). به علت

1. Chemolithotroph
2. Exopolysaccharides

3. *Homoglycan*
4. *Heteroglycan*
5. Larpin et al.
6. Capsular poly saccharide (CPS)

خواص فیزیکی و شیمیایی، اگزوپلی‌ساکاریدها به طور گسترده در صنایع غذایی به عنوان عوامل ویسکوزیته کننده، ژله‌ای کننده و قوام دهنده استفاده می‌شوند. از دیگر موارد کاربرد اگزوپلی‌ساکاریدها استفاده از آنها به عنوان عوامل حذف فلزات سنگین و در صنایع داروسازی به عنوان عوامل انتقال دارو می‌باشد. پلی‌ساکاریدهای خارج سلولی بدلیل چسبندگی زیاد موجب اتصال ذرات خاک به یکدیگرشده و با تولید خاکدانه های ریز بعنوان Soil Aggregation Agents عمل می‌کنند (شکل 5). پلی‌ساکارید خارج سلولی سیانو باکتری جوانه زنی سه گیاه (ذرت، گندم، برنج) در شرایط شوری را بهبود بخشید.بعلاوه باعث اتصال باکتری به سطوح جامد شده از جمله ریشه گیاه شده و کلونیزاسیون را بهبود می‌بخشند. تولید پلی‌ساکاریدها هم سلول باکتری و هم ریشه های گیاه را در مقابل تنش های اکولوژیک (گرما، شوری، خشکی، پاتوژنها، آلودگی، ...) محافظت می‌نماید (آرورا و همکاران[1]، 2010). تلقیح باکتریهای ریزوسفری مولد پلی ساکارید در فتابگردان در شرایط تنش خشکی باعث افزایش خاک چسپیده به ریشه و حجم منافذ بزرگ خاک شد عالمی و همکاران[2] (2000).) اثر باکتریهای مولد پلی ساکارید خارج سلولی روی خصوصیات فیزیکی ریزوسفر خاک در گندم با خاکدانه سازی و پایداری خاک چسبیده به ریشه همراه بوده است (املال و همکاران ،1999).

آزادسازی پتاسیم

گروهی از باکتری‌های خاکزی با مکانیسم‌های مختلفی از قبیل ترشح اسیدهای آلی و معدنی، ترشح پلی-ساکاریدهای برون سلولی، تولید لیگاندهای آلی و ... موجب هوادیدگی و تخریب کانی های حاوی پتاسیم و آزاد شدن پتاسیم از آنها می شوند. از آنجا که این باکتریها عمدتاً موجب شکسته شدن شبکه ساختمانی کانی های آلومینوسیلیکات شده و موجب آزاد شدن عناصر غذایی(بویژه پتاسیم) بلوکه شده در شبکه رسها می‌شوند، به باکتریهای سیلیکاتی یا باکتریهای حل‌کننده سیلیکات[3] موسوم هستند. فعالیت این باکتریها در خاک بویژه در منطقه ریزوسفر در شرایط کمبود پتاسیم خاک، می‌تواند بخشی از نیاز پتاسیمی گیاه را تأمین نماید. باکتری های حل کننده سیلیکات (SSB) در خاک، آب، رسوبات و در کانی های سیلیکات یافت می شوند اما جمعیت آنها رسوبات خیلی بیشتر از خاک است. میزان آزادشدن پتاسیم به نوع کانی، سویه باکتری و شرایط محیطی بستگی دارد و معمولاً رها شدن پتاسیم از کوارتز و مسکوویت دشوارتر از رسهای لایه ای است (وازانتین و همکاران، 2018). این باکتریها عمدتاً به جنس های باسیلوس، سودوموناس، آرتروباکتر و سراشیا تعلق دارند. کود زیستی پتاسیم [4] حاوی باکتری سیلیکاتی *Bacillus Circulans* می‌باشد.

تولید فاکتورهای رشد

بسیاری از میکروارگانیسم‌های خاکزی قادر به تولید تمام متابولیت های خود از مواد معدنی، بدون نیاز به مواد مغذی آلی هستند (Prototroph) و برخی ناتوان در تولید یک ترکیب آلی خاص مورد نیاز برای رشد خود هستند (Auxotroph). سلول‌های پروتوتروف تولید کننده‌های خودکفای همه متابولیت‌های مورد نیاز (مانند اسیدهای آمینه، لیپیدها، کوفاکتورها) هستند، در حالی که اکسوتروف‌ها باید در محیطی با متابولیت‌هایی باشند که نمی‌توانند تولید کنند. مثلاً یک سلول متیونین اکسوتروفیک، باید روی محیطی حاوی متیونین قرار گیرد وگرنه قادر به تکثیر نخواهد بود. درحالیکه یک پروتوتروف یا یک سلول پروتوتروف متیونین قادر به عملکرد و تکثیر روی یک محیط با یا بدون متیونین است (لارزا، 2001، لینک همکاران، 2003). میکروارگانیسمهای ریزوسفری پروتوتروف با تولید فاکتورهای رشدی، ضمن تأمین نیاز خود می‌توانند در جذب این ترکیبات توسط سایر میکروارگانیسم‌ها و ریشه گیاهان نیز مؤثر باشند.

---

1. Arora et al.
2. Alami et al.
3. Silicate Dissolving Bacteria
4. Biological Potassium Fertilizer

سنجش حد نصاب و فروکش[1]

QS (حس حد نصاب) نوعی ارتباط بین سلولی است که شامل مولکولهای سیگنال دهنده است که توسط بعضی از باکتریها در محیط استفاده می‌شود. هنگامی که تراکم سلول های باکتریایی به یک سطح بحرانی خاص برسد ، QS سلول ها را قادر می سازد یکسری ژن خاصی را فعال نموده و گروه‌های باکتری می‌توانند به طور هماهنگ عمل کنند. مجموعه ای از کارکردها ، که عمدتاً مربوط به بیان فاکتورهای بیماریزایی موجود در پاتوژن های گیاهی است، توسط QS تنظیم می‌شوند.

بنابراین، تولید آنتی بیوتیک و سیدروفور، تشکیل بیوفیلم، تحرک، تراکم جمعیت، تولید آنزیم های تجزیه کننده و انتقال پلاسمید Ti (در *Agrobacterium tumefaciens*) توسط QS تنظیم می‌شوند. در همه سیستم ها ، تراکم سلول و سطح مولکولهای سیگنالی به طور متناسب افزایش می‌یابند. هنگامی که این دو پارامتر به یک سطح آستانه برسند، سلول ها شروع به رفتارهای متفاوتی می‌کنند ، و هماهنگی بروز ویژگی های خاص (مانند بیماریزایی) را انجام می‌دهند. در باکتری های گرم منفی، معمولاً ارتباط QS از طریق ان-استیل هموسرین لاکتونها یا لاکتون های N-acyl-homoserine (AHLs) که دارای زنجیره های اسیلی (Acyl)با طول‌های مختلف هستند، رخ می‌دهد. ابزارهای QS که توسط فیتوپاتوژنها برای بروز بیماریزایی استفاده می‌شوند، اهداف توسعه استراتژی های کنترل زیستی هستند(فتزنر، 2015).

QQ از طریق مهار تولید ترکیبات سیگنال دهنده، تخریب مولکول سیگنال یا تغییرات در تشخیص دومی (مولکول سیگنال)، باعث ضعیف تر شدن بیماری زایی پاتوژنها می‌گردد. QQ در تعداد زیادی از باکتری تجزیه کننده AHL ، متعلق به پروتئوباکترها (*Agrobacterium, Bosea, Comamonas, Delftia, Ochrobactrum, Pseudomonas, Ralstonia, Sphingopyxis, Variovorax*) ، *Actinobacteria* و *Firmicutes* (*Arthrobacter, Bacillus, Rhodococcus,* and *Streptomyces*) که جداسازی و شناسایی شده اند، عمومیت دارد (فتزنر، 2015). سویه های باکتریایی متعلق به یک جنس می توانند یا تولید کننده AHL یا تجزیه کننده آن باشند؛ در آگروباکتریوم و سودوموناس، یک سویه گاهی می تواند AHL ها را تولید و تجزیه نماید. اگرچه QQ چشم اندازهای جذابی را ارائه می‌دهد ، اما بیوکنترل توسط آن، یک عامل بیماری زا را از بین نمی‌برد. در عوض، عمل QQ باعث کاهش بیماری و نیز کشندگی پاتوژن می‌شود. در نتیجه، گیاه بدون علایم بیماری اما آلوده به یک پاتوژن خواهد بود و لذا کانونی برای گسترش پاتوژن احتمالی موجود است. بعلاوه ، خاموش بودن ارتباط سلول به سلول غیر انتخابی است ، به طوری که عملکردهای غیر هدفمند (مانند جنبه های مفید برای گیاه به عنوان مثال ، تولید آنزیم ضد قارچ) نیز ممکن است مختل شوند. گیاهان دارای مکانیزم هایی هستند که به مکالمه متقابل باکتریها در فیتوسفر گوش می دهند و به آن پاسخ می‌دهند. (گامالرو و گلیک، 2019)

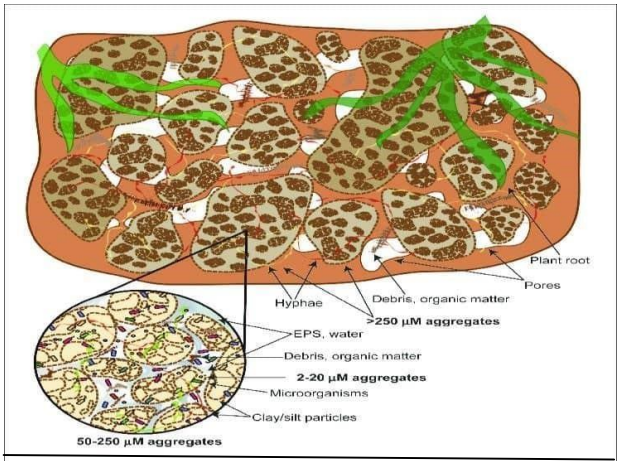
کاربردهای باکتریهای محرک رشد گیاه

استفاده برای بهبود پایداری تولید

در چند دهه گذشته ، شاهد تقاضای فزاینده مردم برای غذاهای سالم تر و بی خطرتر، که با تأثیر کم بر محیط زیست تولید می‌شوند، بوده ایم. کشت مرسوم محصولات زراعی همچنان بر پایه مصرف کودها و سموم دفع آفات است که بطور بالقوه اثرات منفی بر سلامت انسان و محیط زیست دارند. بنابراین ، تحقیقات کلیدی بر روی گزینه های زیستی سازگار با محیط زیست برای کودها و شیوه های مدیریت خاک متمرکز شده است تا باعث کاهش استفاده از مواد شیمیایی در کشاورزی شوند. مجموعه ای از رویکردها و ارگانیسم ها شناسایی شده اند که ممکن است الزامات کشاورزی پایدار را برآورده کند که شامل طیف وسیعی از باکتری های مفید در کنار قارچ ها و موجودات دیگر است. غربالگری و آزمایش باکتریهای محرک رشد گیاه (PGPB) جدید منجر به تولید

[1] Quorum sensing and Quenching

تعداد زیادی از سویه های متعلق به *Agrobacterium*، *Azospirillum*، *Azotobacter*، *Bacillus*، *Burkholderia*، *Delftia*، *Paenibacillus macerans*، *Pantoea agglomerans* ، *Pseudomonas*، *Serratia* و *Rhizobium* شد (رید و گلیک، 2013). آگاهی دقیق از مکانیسم‌های مورد استفاده توسط هر PGPB، به عنوان راهنمایی برای پیش‌بینی رفتار و عملکرد این سویه‌ها در گیاهان در مزرعه بکار رفته است. با این حال، در برخی موارد در مزرعه، نتایج با انتظارات مطابقت ندارند، دلیل آن غیرقابل پیش بینی بودن شرایط مزرعه است که به طور بالقوه با مایه تلقیح ها در تضاد بوده‌اند. از این رو، یک چالش اساسی ارائه مقدار کافی از سلولهای فعال در محل گیاه است، جایی که اینها مورد نیاز می‌باشند.



شکل 5- اتصال ذرات خاک به یکدیگرو با تولید خاکدانه های ریز توسط پلی ساکاریدهای میکروبی (کوستا و همکاران، 2018)

عوامل مهم تعیین کننده نتایج کاربرد باکتری های محرک رشد گیاه

عملکرد سویه های PGPB در شرایط مزرعه، بعضا، متغیر و فاقد ثبات است. زیرا این باکتری ها به شدت به شرایط زیستگاه خاک / ریزوسفر برای استقرار، بقا و عملکرد شان وابسته هستند. چنین شرایطی تا حد زیادی به شرایط خاک ، مدیریت خاک و گونه های گیاه میزبان و فیزیولوژی آن بستگی دارد. علیرغم این واقعیت که ده ها سویه PGPB قبلاً با موفقیت تجاری سازی شده-اند، هنوز تعدادی از عوامل در سیستم خاک / گیاه / مایه تلقیح وجود دارند که باید بهینه شوند. به نظر می‌رسد که هر سویه مایه تلقیح باید با مجموعه ای از شرایط خاص در خاک، روبرو شود تا بتواند بهینه عمل کند. بنابراین، پارامترهای اصلی که در هنگام تجاری سازی یک سویه PGPB در نظر گرفته می‌شود (رید و گلیک، 2013) به شرح زیر است:

1- تعیین مکانیسم های بقاء سویه در سیستم خاک / گیاه مربوطه

2-توسعه فرمولاسیونهای مناسب به منظور تقویت و بهبود استقرار و بقای سویه ها

3- تجزیه و تحلیل خصوصیات فیزیولوژیکی مایه تلقیح که می‌تواند در افزایش رشد گیاه ، کنترل زیستی و یا در پالایش زیستی خاک تأثیر بگذارد

4- ایجاد ارتباط مستحکم بین نهادهای نظارتی در کشورهای مختلف هم در خصوص قوانین رهاسازی PGPB در محیط زیست و هم در مورد طیف گسترده ای از مسائل ایمنی زیستی

5- توسعه و ترویج آگاهی و دانش در مورد مزایا و مضرات استفاده از PGPB به جای مواد شیمیایی مختلف

6-انتخاب سویه هایی که تحت شرایط خاص محیطی عملکرد خوبی دارند

7- توسعه روشهای جدید و مؤثرتر برای تلقیح گیاهان با سویه های منتخب باکتری در شرایط کنترل‌شده یا طبیعی (باشان و همکاران، 2014)

9- درک بهتر و کامل تر از برهمکنش بین سویه های مختلف باکتریایی، گیاه میزبان و سایر ارگانیسم های موجود در اطراف یا داخل بافت های گیاهی

بطورکلی، توان رقابتی بالا در ریزوسفر، توانایی افزایش زیست توده گیاه ، بقای طولانی مدت بر روی گیاه، طیفی از صفات فیزیولوژیکی مفید برای گیاه، عدم وجود خطر برای سلامتی انسان و محیط زیست و تحمل زیاد در برابر تنش‌های محیطی موجود در سیستم خاک / گیاه، ویژگی های اساسی هستند که به معرفی PGPB جدید کمک می کنند (گامالرو و گلیک، 2019)

ملاحظات کاربرد و بازار

باکتریهای ریزوبیوم اولین باکتری‌های محرک رشد گیاه (PGPB) بودند که در سال 1895 هم در ایالات متحده و هم در انگلستان به بازار عرضه شدند، ولی هم اکنون بازار به طور عمده به سویه هایی از جنس *Azospirillum* (به دلیل قابلیت تثبیت نیتروژن آنها) ، *Bacillus* (توانایی آنها برای حل کردن فسفات یا رفتار به عنوان عوامل کنترل زیستی) ، *Streptomyces* (به دلیل توانایی آنها در تولید آنتی‌بیوتیک‌ها و / یا آنزیمی که در کنترل زیستی پاتوژن فعال هستند) ، و *Pseudomonas* (برای استفاده بالقوه آنها هم به عنوان کودهای زیستی و هم به عنوان عامل بیوکنترل). تعلق دارد. آثار اقتصادی تجاری سازی PGPB به عنوان کودهای زیستی یا عوامل کنترل کننده زیستی بسیار مهم است. در ارزیابی ها تخمین زده شده است که در کشورهای در حال توسعه مانند ویتنام ، قیمت کودهای شیمیایی نیتروژنی بدلیل جایگزینی آنها با PGPB های مختلف ، تا 30 برابر کاهش خواهد یافت. در حال حاضر، میزان استفاده از کودهای زیستی در بسیاری از کشورها محدود است، که دلیل آن فرمولاسیون نامناسب می‌باشد که منجر به کیفیت پایین و زمان ماندگاری کم مایه تلقیح می‌گردد (گامالرو و گلیک، 2019).

در این راستا، شاخص‌هایی که هنگام فرموله کردن یک محصول تجاری باید مورد توجه قرار گیرند، کیفیت و کارایی حامل ها ، اختلاط ترکیبات تشکیل دهنده محصول فرموله شده (مقادیر، شرایط و نسبت مواد مخلوط شده) بهبود فرآیندهای مؤثر در تولید آنها، بقاء میکروارگانیسم در مایه تلقیح، ماندگاری محصول فرموله شده، کیفیت و مقدار مواد افزودنی توصیه شده و توسعه فرمولاسیونهای تجاری مبتنی بر مخلوط میکروارگانیسم ها می‌باشند. مخلوط میکروارگانیسم‌ها نیاز به ارزیابی سازگاری سویه‌ها و ارزیابی دقیق رشد آنها هنگامی که بطور همزمان در یک بیورآکتور کشت می‌شوند، دارد. نهایتاً ، نقش هزینه بعنوان یک پارامتر محدود کننده آشکار می باشد. متأسفانه، برخی کود زیستی / آفت کش زیستی که در حال حاضر در بازار موجود هستند در شرایط مزرعه بی اثر و / یا غیر قابل اطمینان هستند. کنترل کیفیت محصول در اینجا یک مسئله مهم است. ارزیابی خلوص 65 کود زیستی تجاری نشان داد که 63 درصد از آنها توسط سایر سویه های باکتریها آلوده شده اند (هرمن و لسوئور، 2013) ، در حالی که 40٪ آنها نه تنها حاوی سویه ادعا شده نبودند، بلکه فقط حاوی باکتریهای آلوده کننده بودند. غالباً اطلاعات ارائه شده در برچسب در مورد میکروارگانیسم‌ها و حامل و همچنین ماندگاری و نگهداری محصول محدود یا غیر شفاف هستند. این امر ضرورت توسعه و اعمال کنترل کیفیت ("فرآیند اندازه گیری پارامترهای کیفی تعریف شده برای مایه تلقیح) "و تضمین کیفیت ("ارزیابی همه جانبه روشها و تکنیک های کنترل کیفیت در دستیابی به آنچه می خواهند به آن دست یابند") در طی فرمولاسیون کودها و آفت کشهای زیستی را برجسته می‌کند. اگر این نیاز به دقت برآورده نشود ،

کاربرانی مانند کشاورزان اعتماد خود را در استفاده از محصولات زیستی برای کشاورزی از دست خواهند داد (گامالرو و گلیک، 2019)

نتیجه‌گیری و چشم انداز

دنیا سابقه ای طولانی در استفاده کارآمد از ریزوبیومها در خاک(که بطور ویژه برای تقویت انباشت نیتروژن در خاک های فقیر از لحاظ نیتروژن بکار می-روند) را تجربه کرده است. علاوه بر این، در 30 سال گذشته، محققان در سراسر جهان اطلاعات زیادی راجع به مکانیسم هایی که باکتریهای باکتری های محرک رشد گیاه در تعامل با گیاهان استفاده می کنند، جمع آوری کرده اند، با این وجود هنوز اطلاعات زیادی وجود دارد که باید در زمینه های زیر آموزش داده شود:

- درک جزییات مکانیسم هایی که PGPB برای تقویت رشد گیاهان و محافظت در برابر پاتوژن های کیاهی استفاده می کنند
- شرح دقیق چگونگی به کارگیری این ارگانیسم‌ها برای اینکه بیشترین کارایی را داشته باشند.

بر اساس اطلاعات موجود فن آوری باکتری های محرک رشد گیاه این پتانسیل را دارد که در مقیاسی بزرگتر از آنچه در حال حاضر استفاده می شود، توسعه یابد. در حقیقت، استفاده گسترده از PGPB در کشاورزی، باغداری، جنگل کاری و پاکسازی محیط زیست هنوز در مراحل ابتدایی است. با توجه به این واقعیت که میکروارگانیسم‌ها، به ویژه باکتری ها، اغلب با روش های مفید برای ده ها میلیون سال، با گیاهان برهمکنش موفقیت آمیز داشته اند، مخزنی از موجودات سازگار یافته در سراسر خاک در دسترس است. این امر می‌تواند و در آینده نیز خواهد توانست برای بشر گزینه های ایمن و کارآمد را بجای ادامه استفاده گسترده از مواد شیمیایی که بالقوه مشکل ساز و خطرناک هستند، فراهم سازد. با این حال بدلیل تعدد موارد عدم موفقیت تلقیح گیاه با ارگانیسمهایی که بعنوان کودهای زیستی و بیوکنترلی استفاده می‌شوند، عملکرد مناسب آنها در شرایط مزرعه هنوز نگران کننده است. دلایل این عدم موفقیت‌ها اغلب این است که تعداد کافی سلول فعال میکروب در کنار ریشه گیاه، وجود ندارد. لذا با ایجاد درک صحیح و عمیق تر از عوامل محدود کننده محلی، چنین مشکلاتی قابل رفع است. بنابراین فاکتورهای مهم و کلیدی موفقیت، انتخاب سویه های مناسب، مطالعه دقیق شرایط محلی که امکان بقا و فعالیت سویه تلقیحی را فراهم می کند، و نیز استفاده از ترکیب سویه های بهینه شده می‌باشند. در این مورد، ارزیابی مناسب بقا و توانایی کلنیزاسیون باکتری های محرک رشد گیاه[1] بهینه شده مهم و کلیدی است.

[1]. Plant Growth Promoting Bacteria

فهرست منابع:

1. ابراهیمی، م. و ع. اخگر. 1393 .تأثیر تلقیح تلفیقی باکتری سینوریزوبیوم (*Sinorhizobium sp*) و باکتریهای ریزوسفری محرک رشد گیاه بر تثبیت نیتروژن و رشد یونجه. نشریه مدیریت خاک و تولید پایدار جلد چهارم، شماره اول،ص: 183 -199.
2. اخگر، ع. 1387. جداسازی، شناسایی و بررسی باکتری‌های ریزوسفری دارای توان تولید آنزیم ACC-دآمیناز در کاهش اثرات تنش شوری بر رشد کلزا. رساله دکتری، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه تهران.158 صفحه.
3. ارزانش، م.ح.، ن. بنی عقیل، م. قربانلی و م. شهبازی . 1391. تأثیر باکتریهای محرک رشد گیاه بر پارامترهای رشدی و غلظت عناصر کم مصرف در دو رقم کلزا تحت تنش شوری. مجله مدیریت خاک و تولید پایدار جلد دوم، شماره دوم، ص.163-153.
4. اسدی رحمانی ه. 1388. جداسازی و شناسایی باکتری‌های سودوموناس فلورسنت افزاینده رشد گیاه و اثر آنها در افزایش عملکرد و بهبود خصوصیات کلزا. گزارش نهایی طرح تحقیقاتی، نشریه شماره 1447، نشر مؤسسه تحقیقات خاک و آب.
5. اطرشی، م.، ف.، وفادار اصفهان،و ر. عموآقایی. 1394 .اثر قارچ میکوریز و ریزوباکتریهای محرک رشد گیاه بر سرعت رشد، زمان گلدهی و الگوی تجمع استویوزاید در گیاه استویا.(*Stevia rebaudiana* Bert) دوماهنامه علمی-پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. جلد31 ،شماره 2 .ص: 220-234.
6. افتخاری س.ق.، فلاح ع.، اکبری غ.ع.، محدثی ع. ، الله دادی ا..1388. اثر باکتری های حل کننده فسفات و کودهای فسفاته بر چگونگی رشد گیاه برنج. مجله پژوهش های خاک (علوم خاک و آب)، جلد 23، شماره 2، ص:239-229.
7. ایرانی‌پور، ر.، ملکوتی م.ج. ، عابدی م.ج. ، سجادی ا. ، غفوریان ح. 1386. اثرات اصلی خاک فسفات و باکتری تیوباسیلوس بر شاخص های عملکرد محصول ذرت و اثرات باقی مانده آن بر عملکرد جو. مجله علوم خاک و آب، جلد21 شماره 2. ص: 200-191.
8. بشارتی ح.، و صالح راستین ن.1378. بررسی تأثیر کاربرد مایه تلقیح باکتری های تیوباسیلوس همراه با گوگرد در افزایش قابلیت جذب فسفر. مجله علوم خاک و آب، جلد 13، شماره 1. ص:39-23.
9. بشارتی، ح. ، ه. خسروی، ک. خاوازی، ع. ضیائیان، ک. میرزاشاهی، ج. قادری، ح. ذبیحی، م. مستشاری، آ. صباح و ن. رشیدی. 1396. بررسی تأثیر اکسیداسیون زیستی گوگرد بر خصوصیات خاک و فراهمی عناصر در برخی از خاکهای ایران. نشریه پژوهشهای خاک (علوم خاک و آب) .جلد 31 ، شماره 3 .
10. بشارتی، ح. 1386. بررسی اکسیداسیون گوگرد و ارتباط آن با آزاد شدن برخی از عناصر غذایی در خاک‌های آهکی زیر کشت گندم. گزارش نهایی طرح تحقیقاتی، نشریه شماره 1352 نشر مؤسسه تحقیقات خاک و آب.
11. بشارتی، ح. ه. خسروی م. مستشاری ک. میرزاشاهی ج.قادری ح..ذبیحی. 1395. بررسی اثر تیوباسیلوس، گوگرد و فسفر بر شاخصهای رشد ذرت)Zea mays L.) در برخی مناطق ایران. تحقیقات کاربردی خاک. جلد 4 ،شماره 1 .
12. بهبود م.، ا.گلچین، ح. بشارتی. 1391 .تأثیر فسفر و تلقیح با باکتریهای محرک رشد(PGPR) سودوموناس فلورسنس بر عملکرد، گیاه سیب زمینی *(Solanum tuberosum)* رقم آگریا. نشریه آب و خاک. جلد26 ، شمار02 ص:260-271.
13. جهان ح ، م. ، م. آریایی، م. ب. امیری و ح.ر. احیایی. 1392 .اثر ریزوباکترهای محرک رشد گیاه بر خصوصیات کمی و کیفی کنجد) *Sesamum indicum* L.)در شرایط استفاده از گیاهان پوششی خلر (*Lathyrus* sp) و شبدر ایرانی (*Trifolium resopinatum*)).نشریه بوم شناسی کشاورزی. جلد5 ،شماره1 .ص:1-15.

14. حمیدی، آ. چوکان ر. ، اصغرزاده ا.، دهقان شعار م.، قلاوند ف.ا. ، ملکوتی م.ج.. 1388. بررسی اثر کاربرد باکتری های افزاینده رشد گیاه بر ظهور گیاهچه و استقرار گیاهچه و عملکرد دانه دورگ های دیررس ذرت در مزرعه. مجله به زراعی نهال و بذر، جلد 25 شماره 2 ص:207-183. 2
15. حمیدی، آ.، ا. قلاوند، م. دهقانشعار، م.ج. ملکوتی، ا. اصغرزاده و ر. چوگان.1385 .اثرات کاربرد باکتریهای محرک رشد گیاه (PGPR) برعملکرد ذرت علوفهای. مجله پژوهش و سازندگی. جلد 19 .شماره1) پی آیند70 (در زراعت و باغبانی ص:.22-16.
16. خاوازی، ک. 1388. استفاده از باکتری های سودوموناس تولید کننده سیدروفور برای افزایش عملکرد گندم. گزارش نهایی طرح تحقیقاتی، نشریه شماره 1445، نشر مؤسسه تحقیقات خاک و آب.
17. خسروی ه. 1388. دستیابی به دانش فنی تولید کود بیولوژیک ازتوباکتر برای مزارع گندم. گزارش نهایی طرح تحقیقاتی، مؤسسه تحقیقات خاک و آب، نشریه شماره 1450. 24 صفحه.
18. خسروی ه. 1392a. کودهای زیستی افزاینده رشد گیاه در ایران: نقاط قوت و ضعف. نشریه مدیریت اراضی، 1(1): 46-33.
19. درزی، م.ت.، م. حاج سیدهادی و ف. رجالی. 1392 .تأثیر کاربرد کود دامی و باکتریهای محرک رشد بر برخی ویژگی - های مورفولوژیک و عملکرد گیاه دارویی گشنیز (*Coriandrum sativum*) . فصلنامهٔ علمی-پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. 28 جلد ، 3 شماره، ص:446-434.
20. دست برهان، س. س. زهتاب سلماسی، ص. نصراله زاده؛ ع. توسلی. 1390 .تأثیر ریزوباکتریهای محرک رشد گیاه و مقادیر مختلف نیتروژن شیمیایی بر عملکرد گل و اسانس و کارایی مصرف نیتروژن بابونه آلمانی (*Matricaria chamomilla*) فصلنامهٔ علمی-پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. جلد 27 ، شماره2، ص:305 -290.
21. ذبیحی، ح. ، غ. ثواقبی فیروزآبادی ، ک. خاوازی و ع. گنج علی. 1388. رشد وعملکرد گندم در پاسخ به تلقیح باکتریهای ریزوسفری محرک رشد گیاه در سطوح مختلف فسفر .مجله پژوهشهای زراعی ایران جلد7 ، شماره 1 . ص: 41-51.
22. ذبیحی، ح.ر.، ثواقبی غ.، خاوازی ک.، گنجعلی ع. 1388. بررسی تأثیرکاربرد سویه‌هایی از سودوموناسهای فلورسنت بر عملکرد و اجزای عملکرد گندم در سطوح مختلف شوری خاک، مجله آب و خاک (علوم و صنایع کشاورزی)، جلد23، شماره 1، ص:208-199.
23. رسولی صدقیانی، م.ح.، رحیمیان، ح.، خاوازی، ک.، ملکوتی، م.ج. و اسدی رحمانی، ه. 1384 .بررسی تراکم جمعیت و شناسایی سودوموناسهای فلورسنت در ریزوسفر گندم مناطق مختلف ایران. مجله علوم خاک وآب. جلد19 شماره2. صفحات - 224-234 .
24. رسولی، ز.، س. ملکی فراهانی و ح. بشارتی.1394 .ارزیابی اثر سیستمهای مختلف کودی بر عملکرد زعفران(*Crocus sativus*)دوماهنامه علمی-پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. جلد31 ،شماره 2 .ص:204 - 219.
25. ریحانی تبارع. 1379. بررسی جمعیت پسودوموناسهای فلورسنت در ریزوسفر گندم کشت شده در خاکهای زراعی استان تهران و تعیین پ*تانسیل آنها برای* افزایش رشد گیاهان.پایان نامه کارشناسی ارشد پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه تهران.
26. سادات، ع.، غ. ثواقبی، ف. رجالی، م. فرحبخش، ک. خاوازی، م. شیرمردی. 1389 .تأثیر چند نوع قارچ میکوریز آربسکولار و باکتری محرک رشد گیاه بر شاخصهای رشد و عملکرد دو رقم گندم در یک خاک شور. نشریه آب و خاک. جلد 24شماره 1 . ص: 53-62.

27. سلطانی طولارود، ع.ا.، پ.عباس زاده دهجی؛ ف. رجالی و ع.اخگر. 1393 .بررسی خصوصیات فیزیکی و شیمیایی خاکهای زیر کشت لوبیا و تأثیر آنها بر کلونیزاسیون، تعداد اسپور و پتانسیل لوده سازی قارچهای میکوریزی آربوسکولار . مجله زیست شناسی خاک. جلد 2 ،شماره1 .ص: 65-78.

28. سلطانی طولارود، ع.ا.، عباس زاده دهجی، پ.، خاوازی ک.، اسدی رحمانی، ه.، و شهریاری، م.ح. 1393 .بررسی اثرات زیستی قارچکش ویتاواکس 34 R رشد و ماندگاری باکتریهای ریسوسفری محرک رشد گیاه جنس سودوموناس و آزوسپیریلوم. نشریه مدیریت خاک و تولید پایدار جلد چهارم، شماره اول، صفحات:235-247.

29. سیدشریفی ر. ، خاوازی، ک. 1390 .تأثیر باکتریهای محرک رشد گیاه بر مولفه های جوانه زنی و رشد گیاهچه

30. سمر، س.م. ؛ سماوات، س. ؛ تدین، م.س. ؛ رضایی ح. ؛ طهرانی م.م.، ؛ اردکانی م.س. ؛ بشارتی کلایه ح. و فلاح، ع. 1389. آهن در خاک و گیاه. موسسه تحقیقات خاک و آب.

31. عباس زاده دهجی، پ.، اسدی رحمانی ه.، صالح راستین ن، خاوازی ک.، سلطانی طولارود ع.ا. 1387. ارزیابی توان تولید اکسین توسط سودوموناس های فلورسنت و اثرات آنها در رشد گیاهچه های کلزا. مجله پژوهشهای خاک (علوم خاک و آب)، جلد 23 شماره 2. ص:216-203.

32. عباس زاده دهجی، پ.، اسدی رحمانی، ه.، ک. خاوازی، سلطانی طولارود ،ع.ا. ، عبدالرضا اخگر، ع. و امیدواری، م . 1393. تأثیر سودوموناسهای فلورسنت محرک رشد گیاه بر رشد و نمو کلزا. نشریه مدیریت خاک و تولید پایدار جلد 4، شماره 1، صفحات: 201-217.

33. عقیقی شاهوردی، م.، ب.، ممیوند و ه. عطایی سماق. 1393 .تأثیر پیش تیمار بذر با باکترهای محرک رشد بر شاخصهای جوانه زنی گیاه دارویی ریحان تحت تنش شوری.تحقیقات بذر (علوم و تکنولوژی بذر). جلد4 ، شماره4 .ص: 38-5.

34. فلاح ، ع. صالح راستین ن.، خاوازی ک. 1378. بررسی باکتری های حل کننده سیلیکات در افزایش پتاسیم قابل جذب برای گیاه ذرت.مجله علوم خاک و آب، جلد 13 شماره 2 ص:130-120.

35. کشاورزافشار، ر.، م. چایچی، ع. علیپور جهانگیری، م. انصاری جوینی، ح. مقدم، م. احتشامی و ک. خاوازی. 1390 .تأثیر محلول پاشی باکتریهای محرک رشد گیاه بر عملکرد علوفه و دانه سورگوم علوفهای رقم اسپید فید (*Sorghum bicolor var. feed Speed*.) مجله علوم گیاهان زراعی ایران (علوم کشاورزی ایران). جلد42 .شماره3 .ص: 575 -584.

36. متشرع زاده، ب. و غ. ثواقبی.1390 .بررسی پاسخهای آفتابگردان به سمیت کادمیوم و سرب با کاربرد باکتریهای محرک رشد گیاه در یک خاک آهکی. نشریه آب و خاک (علوم و صنایع کشاورزی) جلد 25، شماره 5 ، ص: 1079-1069.

37. محمدی، ر.، م. علمایی، ر. قربانی نصرآبادی، م. چاکرالحسینی. 1389 .اثرات کود اوره، مواد آلی و باکتریهای محرک رشد گیاه بر جذب نیتروژن و عملکرد گندم رقم الوند در شرایط گلخانه. پژوهشهای تولید گیاهی (علوم کشاورزی و منابع طبیعی). جلد17 .شماره2 .ص: 77-92.

38. ملایی ف. و ح. بشارتی . 1389 .بررسی تأثیر باکتریهای محرک رشد گیاه بر خواص کیفی و کمی قارچ در بسترهای مختلف حاصل (*Agaricus bisporus*)دکمه ای از ضایعات صنعتی و کشاورزی مجله پژوهش‌های خاک (علوم خاک و آب). جلد 25 شماره 4.

39. ملکزاده، ط. ح. بشارتی و غل.ثواقبی. 1394. تأثیر مصرف گوگرد و باکتریهای *Thiobacillus* بر فراهمی برخی عناصر غذایی در خاکهایی با ظرفیت بافری مختلف. نشریه زیست شناسی خاک ، جلد 3 .شماره 2 .

40. ملکوتی، م.ج.؛ رجالی ف.، خاوازی ک.، خوگر ز.، شهابی ع.ا.، کشاورز پ. و وکیل ر. 1383. بررسی نقش مایه‌تلقیح ازتوباکتر (PGPR) در افزایش عملکرد گندم آبی و دیم در چند استان کشور، صفحات 167-159 از کتاب مجموعه

مقالات "روش‌های نوین تغذیه گندم" ملکوتی و همکاران، 1383. وزارت جهاد کشاورزی، دفتر طرح خودکفایی گندم،851 صفحه.

41. نظارت، س. و ا. غلامی. 1390 .بررسی تأثیر باکتریهای محرک رشد گیاه (*Pseudomonas* و*Azospirillum*) بر رشد و عملکرد گیاه ذرت (*Zea mays*). مجله زراعت (پژوهش و سازندگی). جلد 24 شماره 2- پیاپی91 . ص:44-51.
42. نعمتی، ا.، ا. گلچین؛ ح. بشارتی. 1394 .بررسی اثرات کودهای زیستی بر عملکرد و اجزای عملکرد گیاه گوجهفرنگی در یک خاک آلوده به کادمیوم. مجله پژوهشهای خاک.جلد 29 ،شماره 1 ،ص: 23-36 .
43. نکیسا، ن.، ح. بشارتی و ح. دورودیان. 1394 .اثر باکتری باسیلوس سوبتلیس و مقادیر کودشیمیایی سوپرفسفات تریپل بر عملکرد و اجزای عملکرد دو رقم برنج (علی کاظمی و هاشمی). مجله پژوهشهای خاک. جلد 29 ،شماره 3 .ص: 259-268.
44. نورقلی پور، ف.، خاوازی ک.، بشارتی ح.، فلاح ع. 1385. بررسی تأثیر کاربرد خاک فسفات، گوگرد و باکتری تیوباسیلوس بر عملکرد کمی و کیفی سویا و اثرات باقی مانده آن بر ذرت. 20(1): 132-122.
45. Ali, S.S. and N.N. Vidhale. 2012. Characterization and antifungal activity of siderophore produced by rhizospheric *Pseudomonas fluorescens* against fungal pathogen of soybean and groundnut. *Journal of Pure and Applied Microbiology* 6: 439–443.
46. Arora M, Kaushik A, Rani N, Kaushik CP. 2010. Effect of cyanobacterial exopolysaccharides on salt stress alleviation and seed germination. *Journal* of *Environmental Biology*, 31(5): 701-704.
47. Arsenault, T., Goyer, C. and M. Filion. 2013. Phenazine production by *Pseudomonas* sp LBUM223 contributes to the biological control of potato common scab. *Phytopathology* 103: 995–1000.
48. Ashraf M, Hasnain S, Berge O. 2004. Inoculating wheat seedlings with exopolysaccharide-producing bacteria restricts sodium uptake and stimulates plant growth under salt stress. *Biology and Fertility of Soils*, 40: 157-162.
49. Audrain, B., Farag, M.A., Ryu, C.-M. and J.M. Ghigo. 2015. Role of bacterial volatile compounds in bacterial biology. *FEMS Microbiology Review* 39: 222–233.
50. Aznar, A. and A. Dellagi. 2015. New insights into the role of siderophores as triggers of plant immunity: What can we learn from animals? *Journal of Experimental Botany* 21: 3001–3010.
51. Bailly, A. and L. Weisskopf. 2012. The modulating effect of bacterial volatiles on plant growth: Current knowledge and future challenges. *Plant Signalling Behaviour* 7: 79–85.
52. Bashan, Y., de-Bashan, L.E., Prabhu, S.R. and J.P. Hernandez. 2014. Advances in plant growth-promoting bacterial inoculant technology: Formulations and practical perspectives (1998–2013). *Plant and Soil* 378: 1–33.
53. Besharati, H..2017. Effects of sulfur application and Thiobacillus inoculation on soil nutrient availability, wheat yield and plant nutrient concentration in calcareous soils with different calcium carbonate content. Journal of Plant Nutrition. 40(3): 447-456.
54. Bhattacharyya, P.N. and D.K. Jha. 2012. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): Emergence in agriculture. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 28: 1327–1350.
55. Blom, D., Fabbri, C., Eberl, E. and L. Weisskopf. 2011. Volatile-mediated killing of *Arabidopsis thaliana* by bacterial volatiles is mainly due to hydrogen cyanide. *Applied and Environmental Microbiology* 77: 1000–1008.
56. Braun, V. and K. Hantke. 2011. Recent insights into iron import by bacteria. *Current Opinion in Chemical Biology* 15: 328–334.

57. Campbell NA. 1996. Biology. 4th edn, New York: Benjamin, Cumming Publishing Company INC, 1488 p.
58. Chowdhury, S.P., Uhl, J., Grosch, R., Alquéres, S., Pittroff, S., Dietel, K., Schmitt-Kopplin, P., Borriss, R. and A. Hartmann. 2015. Cyclic lipopeptides of *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 subsp. *Plantarum* colonizing the lettuce rhizosphere enhance plant defence responses towards the bottom rot pathogen *Rhizoctonia solani*. *Molecular Plant Microbe Interactions* 28: 984–995.
59. Djavaheri, M., Mercado-Blanco, J., Versluis, C., Meyer, J.M., Van Loon, L.C. and P.A.H.M. Bakker. 2012. Ironregulated metabolites produced by *Pseudomonas fluorescens* WCS374r are not required for eliciting induced systemic resistance against *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* in *Arabidopsis*. *Microbiology Open* 1: 311–325.
60. Elkahoui, S., Djebali, N., Yaich, N., Azaiez, S., Hammami, M., Essid, R. and F. Limam. 2015. Antifungal activity of volatile compounds-producing *Pseudomonas* P2 strain against *Rhizoctonia solani*. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 31: 175–185.
61. Fetzner, S. 2015. Quorum quenching enzymes. *Journal of Biotechnology* 201: 2–14.
62. Frampton, R.A., Pitman, A.R. and P.C. Fineran. 2012. Advances in bacteriophage-mediated control of plant pathogens. *International Journal of Microbiology* 2012, 11, Article ID 326452. doi:10.1155/2012/326452
63. Gamalero, E. and B.R. Glick. 2015. Bacterial modulation of plant ethylene levels. *Plant Physiology* 169: 13–22.
64. Gamalero, E., Berta, G., Massa, N., Glick, B.R. and G. Lingua. 2008. Synergistic interactions between the ACC deaminase-producing bacterium *Pseudomonas putida* UW4 and the AM fungus *Gigaspora rosea* positively affect cucumber plant growth. *FEMS Microbiology Ecology* 64: 459–467.
65. Giorgio, A., De Stradis, A., Lo Cantore, P. and N.S. Iacobellis. 2015. Biocide effects of volatile organic compounds produced by potential biocontrol rhizobacteria on *Sclerotinia sclerotiorum*. *Frontiers in Microbiology* 6: Article ID 1056.
66. Glassner, H., Zchori-Fein, E., Compant, S., Sessitsch, A., Katzir, N., Portnoy, V. and S. Yaron. 2015. Characterization of endophytic bacteria from cucurbit fruits with potential benefits to agriculture in melons (*Cucumis melo* L.). *FEMS Microbiology Ecology* 91. doi:10.1093/femsec/fiv074.
67. Glick, B.R. 2014. Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. *Microbiological Research* 169: 30–39.
68. Gopala Krishnan, S., Sathya, R., Vijayabharathi, R., Varshney, R.K., Gowda, C.L.L. and L. Krishnamurthy. 2015. Plant growth promoting rhizobia: Challenges and opportunities. *Biotechnol* 5: 355–377.
69. Herrmann, L. and D. Lesueur. 2013. Challenges of formulation and quality of biofertilizers for successful inoculation. *Applied Microbiology and Biotechnology* 97: 8859–8873.
70. Hungria, M., Campo, R.J., Souza, E.M. and F.O. Pedrosa. 2010. Inoculation with selected strains of *Azospirillum brasilense* and *A. lipoferum* improves yields of maize and wheat in Brazil. *Plant and Soil* 3: 413–425.
71. Hunziker, L., Bonisch, D., Groenhagen, U., Bailly, A., Schulz, S. and L. Weisskopf. 2015. *Pseudomonas* strains naturally associated with potato plants produce volatiles with high potential for inhibition of *Phytophthora infestans*. *Applied and Environmental Microbiology* 81: 821–830.
72. Jogaiah, S. 2021. Biocontrol Agents and Secondary Metabolites. https://doi.org/10.1016/C2019-0-03577-7

73. Kamle M., Borah R., Bora H., Jaiswal A.K., Singh R.K., Kumar P. 2020. Systemic Acquired Resistance (SAR) and Induced Systemic Resistance (ISR): Role and Mechanism of Action Against Phytopathogens. In: Hesham AL., Upadhyay R., Sharma G., Manoharachary C., Gupta V. (eds) Fungal Biotechnology and Bioengineering. Fungal Biology. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-41870-0_20.
74. Kanchiswamy, C.N., Malnoy, M. and M.E. Maffei. 2015. Chemical diversity of microbial volatiles and their potential for plant growth and productivity. *Frontiers in Plant Science* 6: 151. doi:10.3389/fpls.2015.00151
75. Khan, M.S., Zaidi, A. and P.A. Wani. 2007. Role of phosphate-solubilizing microorganisms in sustainable agriculture – A review. *Agronomy and Sustainable Development* 27: 29–43.
76. Kudoyarova, G.R., Melentiev, A.I., Matìrtynenko, E.V., Timergalina, L.N., Arkhipova, T.N., Shendel, G.V., Kuzmina, L.Y., Dodd, I.C. and S.Y. Veselov. 2014. Cytokinin producing bacteria stimulate amino acid deposition by wheat roots. *Plant Physiology and Biochemistry* 83: 285–291.
77. LaRossa, R.A. (2001). "Nutritional Mutations". *Encyclopedia of Genetics*. pp. 1362–1363.
78. Larpin S, Sauvageot Ns, Pichereau V, Laplace JM, Auffray Yk. 2002. Biosynthesis of exopolysaccharide by Bacillus licheniformis strain isolated from Ropy Cider. *International Journal of Food Microbiology*, 77:1– 9.
79. Lemanceau, P., Bauer, P., Kraemer, S. and J.F. Briat. 2009. Iron dynamics in the rhizosphere as a case study for analyzing interactions between soils, plants and microbes. *Plant and Soil* 321: 513–535.
80. Link, James; Mock, Marissa; Tirrell, David (2003). "Non-canonical amino acids in protein engineering". *Curr. Opin. Biotechnol*. 14 (6): 603–609.
81. Liu, F., Xing, S., Ma, H., Du, Z. and B. Ma. 2013. Cytokinin-producing, plant growth-promoting rhizobacteria that confer resistance to drought stress in *Platycladus orientalis* container seedlings. *Applied Microbiology and Biotechnology* 97: 9155–9154.
82. Liu, X., Yang, G.M., Guan, D.X., Ghosh, P. and L.Q. Ma. 2015. Catecholate-siderophore produced by As-resistant bacterium effectively dissolved FeAsO4 and promoted *Pteris vittata* growth. *Environmental Pollution* 206: 376–381.
83. Matthews CE, Van Holde KE, Ahern KG. 1999. Biochemistry. 3rd edn. New York: Benjamin, Cumming Publishing Company INC.
84. Mimmo, T., Del buono, D., Terzano, R., Tomasi, N., Vigani, G., Crecchio, C., Pinton, R., Zocchi, G. and S. Cesco. 2014. Rhizospheric organic compounds in the soil–microorganism–plant system: Their role in iron availability. *European Journal of Soil Science* 65: 629–642.
85. Munmun, N., Selin, C., Brassinga, A.K.C., Belmonte, M.F., Fernando, W.G.D., Loewen, P.C. and T.R. de Kievit. 2015. Pyrrolnitrin and hydrogen cyanide production by *Pseudomonas chlororaphis* strain PA23 exhibits nematicidal and repellent activity against *Caenorhabditis elegans*. *PloS One*. doi:10.1371/journal. pone.0123184
86. Nagata, T., Oobo, T. and O. Aozasa. 2013. Efficacy of a bacterial siderophore, pyoverdine, to supply iron to *Solanum lycopersicum* plants. *Journal of Bioscience and Bioengineering* 115: 686–690.
87. Nagpure, A., Choudhary, B. and R.K. Gupta. 2014. Chitinases: In agriculture and human healthcare. *Critical Reviews in Biotechnology* 34: 215–232.
88. Nascimento, F.X., McConkey, B.J. and B.R. Glick. 2014. New insights into ACC deaminase phylogeny, Evolution and evolutionary significance. *PLoS One* 9 (6): e99168.

89. Orozco-Mosqueda, M.D.C., Velázquez-Becerra, C., Macías-Rodríguez, L.I., Santoyo, G., Flores-Cortez, I., Alfaro-Cuevas, R. and E. Valencia-Cantero. 2013. *Arthrobacter agilis* UMCV2 induces iron acquisition in *Medicago truncatula* (strategy I plant) *in vitro* via dimethylhexadecylamine emission. *Plant and Soil* 362: 51–66.
90. Oteino, N., Lally, R.D., Kiwanuka, S., Lloyd, A., Ryan, D., Germaine, K.J. and D.N. Dowling. 2015. Plant growth promotion induced by phosphate solubilizing endophytic *Pseudomonas* isolates. *Frontiers in Microbiology* 6: 745 doi:10.3389/fmicb.2015.00745
91. Pieterse, C.M., Zamioudis, C., Berendsen, R.L., Weller, D.M., Van Wees, S.C. and P.A. Bakker. 2014. Induced systemic resistance by beneficial microbes. *Annual Review of Phytopathology* 52: 347–375.
92. Reed, M.L.E. and B.R. Glick. 2013. Applications of plant growth-promoting bacteria for plant and soil systems. In: Gupta, V.K., Schmoll, M., Maki, M., Tuohy, M. and Mazutti, M.A. (eds.), *Applications of Microbial Engineering*, Taylor and Francis: Enfield, CT, 181–229.
93. Schmidt, R., Cordovez, V., De Boer, W., Raaijmakers, J. and P. Garbeva. 2015. Volatile affairs in microbial interactions. *ISME Journal* 9: 2329–2335.
94. Selin, C., Habibian, R., Poritsanos, N., Athukorala, S.N., Fernando, D. and T.R. de Kievit. 2010. Phenazines are not essential for *Pseudomonas chlororaphis* PA23 biocontrol of *Sclerotinia sclerotiorum*, but do play a role in biofilm formation. *FEMS Microbiology Ecology* 7: 73–83.
95. Seo, S., Lee, S., Hong, Y. and Y. Kim. 2012. Phospholipase A2 inhibitors synthesized by two entomopathogenic bacteria, *Xenorhabdus nematophila* and *Photorhabdus temperate* subsp. *temperata*. *Applied and Environmental Microbiology* 78: 3816–3823.
96. Spaepen, S., Bossuyt, S., Engelen, K., Marchal, K. and J. Vanderleyden. 2014. Phenotypical and molecular responses of *Arabidopsis thaliana* roots as a result of inoculation with the auxin-producing bacterium *Azospirillum brasilense*. *New Phytologist* 201: 850–861.
97. Stearns, J.C., Woody, O.Z., McConkey, B.J. and B.R. Glick. 2012. Effects of bacterial ACC deaminase on *Brassica napus* gene expression measured with an *Arabidopsis thaliana* microarray. *Molecular Plant- Microbes Interactions* 25: 668–676.
98. Stephen, J., Shabanamol, S., Rishad, K.S. and M.S. Jisha. 2015. Growth enhancement of rice (*Oryza sativa*) by phosphate solubilizing *Gluconacetobacter* sp. (MTCC 8368) and *Burkholderia* sp. (MTCC 8369) under greenhouse conditions. *3 Biotech* 5: 831–837.
99. Sulochana, M.B., Jayachandra, S.Y., Kumar, S.A., Parameshwar, A.B., Reddy, K.M. and A. Dayanand. 2014. Siderophore as a potential plant growth-promoting agent produced by *Pseudomonas aeruginosa* JAS-25. *Applied Biochemistry and Biotechnology* 174: 297–308.
100. Tenorio-Salgado, S., Tinoco, R., Vazquez-Duhalt, R., Caballero-Mellado, J. and E. Perez-Rueda. (2013). Identification of volatile compounds produced by the bacterium *Burkholderia tropica* that inhibit the growth of fungal pathogens. *Bioengineered* 4: 236–243.
101. Truyens, S., Weyens, N., Cuypers, A. and J. Vangronsveld. 2015. Bacterial seed endophytes: Genera, vertical transmission and interaction with plants. Environmental Microbiology Reports 7: 40–50.
102. Tudzynski, B., Studt, L. and Rojas, M.C. 2016. Gibberellins in fungi, bacteria and lower plants: Biosynthesis, function and evolution. *Annual Plant Reviews* 49. doi:10.1002/9781119210436.ch5
103. Ullah, I., Khan, A., Park, G.-S., Lim, J.-H., Waqas, M., Lee, I.-J. and J.-H. Shin. 2013. Analysis of phytohormones and phosphate solubilization in *Photorhabdus* spp. *Food Science and Biotechnology* 22: 25–31.

104. Ullah, I., Khan, A.R., Jung, B.K., Khan, A.L., Lee, I.J. and J.H. Shin. 2014. Gibberellins synthesized by the entomopathogenic bacterium, *Photorhabdus temperata* M1021 as one of the factors of rice plant growth promotion. *Journal of Plant Interactions* 9: 775–782.
105. Vasanthi N. L. M. Saleena, and S. Anthoni Raj. 2018. Silica Solubilization Potential of Certain Bacterial Species in the Presence of Different Silicate Minerals. Silicon .10, :267–275.
106. Velazquez-Becerra, C., Macias-Rodriguez, L.I., Lopez-Bucio, J., Altamirano-Hernandez, J., Flores-Cortez, I. and E. Valencia-Cantero. 2011. A volatile organic compound analysis from *Arthrobacter* agilis identifies dimethylhexadecylamine, an amino-containing lipid modulating bacterial growth and *Medicago sativa* morphogenesis *in vitro*. *Plant and Soil* 339: 329–340.
107. Welman AD, Maddox IS. 2009. Exopolysaccharides from lactic acid bacteria: perspectives and challenges. Trends in Biotechnology, 21(6): 268-274.
108. Wu, Y.C., Yuan, J., Yaoyao, E., Raza, W., Shen, Q.R. and Q.W. Huang. 2015. Effects of volatile organic compounds from *Streptomyces albulus* NJZJSA2 on growth of two fungal pathogens. *Journal of Basic Microbiology* 55: 1104–1117.
109. Xu, Y.Y., Lu, H., Wang, X., Zhang, K.Q. and G.H. Li. 2015. Effect of volatile organic compounds from bacteria on nematodes. *Chemistry and Biodiversity* 12: 1415–1421.
110. Zdor, R.E. 2015. Bacterial cyanogenesis: Impact on biotic interactions. *Journal of Applied Microbiology* 118: 267–274.
111. Zhou, T.T., Li, C.Y., Chen, D., Wu, K., Shen, Q.R. and B. Shen. 2014. phlF(-) mutant of *Pseudomonas Fluorescens* J2 improved 2,4-DAPG biosynthesis and biocontrol efficacy against tomato bacterial wilt. *Biological Control* 78: 1–8.
112. Bona, E., Lingua, G., Manassero, P., Cantamessa, S., Marsano, F., Todeschini, V., Copetta, A., D'agostino, G., Massa, N., Avidano, L., Gamalero, E. and G. Berta. 2015. AM fungi and PGP pseudomonads increase flowering, fruit production, and vitamin content in strawberry grown at low nitrogen and phosphorus levels. Mycorrhiza 25: 181–193.
113. Elisa Gamalero, E., and B. R. Glick. 2019. Plant Growth-Promoting Bacteria in Agricultural and Stressed Soils. In: Elsas J. D. and et al (Ed.) Modern Soil Microbiology. Pp:361-380. CRC Press ,Taylor & Francis Group.
114. https://biologyreader.com/rhizosphere.html.
115. Costa , O.Y.A., J. M. Raaijmakers1 and E. E. Kuramae. 2018. Microbial Extracellular Polymeric Substances: Ecological Function and Impact on Soil Aggregation. Frontiers in Microbiology. https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01636.
116. Alami Y, Achouak W, Marold C, Heulin T. 2000. Rhizosphere soil aggregation and plant growth promotion of sunflowers by an exopolysaccharide-producing Rhizobium sp. strain isolated from sunflower roots. Applied and Environmental Microbiology, 66(8): 3393-3398.
117. Amellal N, Bartoli F, Villemin G, Talouizte A, Heulin T. 1999. Effects of inoculation of EPS producing Pantoea agglomerans on wheat rhizosphere aggregation. Plant and Soil, 211: 93-101.
118. Xu, Y.Y., Lu, H., Wang, X., Zhang, K.Q. and G.H. Li. 2015. Effect of volatile organic compounds from bacteria on nematodes. *Chemistry and Biodiversity* 12: 1415–1421.

Plant growth-promoting bacteria and their application in agriculture

H. Besharati[1]
Soil and Water Research Institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Karaj, Iran; E-mail: Besharati1350@yahoo.com
Received: October, 2022 & Accepted: November, 2022

Abstract

The rhizosphere is a thin layer (1-2 mm) of soil around the plant roots that are affected by the root exudates. The number and bacterial diversity in the rhizosphere are affected by the plant roots. Rhizosphere bacteria (rhizobacteria) show promoting (PGPB), deleterious, or neutral effects on plants. PGPRs increase plant growth by direct or indirect mechanisms. Direct mechanisms include plant hormones production (such as auxin, and gibberellin ...), phosphorus solubility, nitrogen fixation, siderophore production, sulfur oxidation, and ACC-deaminase production and indirect mechanisms include antibiotics production, pathogen cell wall destroying enzymes (such as chitinase), increasing the Induced systemic resistance (ISR), HCN production, creating competition with pathogens, volatile compounds production. In this paper, the direct and indirect mechanisms and the application of PGPB on plants and other important affecting factors are discussed. Finally, the considerations that should be noticed in the use of PGPB and their marketing issues are proposed.

Keywords: Siderophore. Phytohormones, PGPB, ACC-Deaminase

[1]. Corresponding author: Soil and Water Research Institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Karaj, Iran.