

مکانیسم و کاربردهای باکتری‌های محرک رشد گیاه

عسگر شیرین‌زاده*

ایران، پارس آباد مغان، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد پارس آباد مغان، گروه کشاورزی.

تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۰۴/۱۲ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۰۶/۰۶

چکیده

افزایش جهانی آسیب‌های زیست‌محیطی و فشار جمعیت انسانی، پیامد ناگواری دارد که تولید جهانی غذا ممکن است به زودی برای تغذیه همه مردم جهان کافی نباشد. بنابراین ضروری است که بهره‌وری کشاورزی در چند دهه آینده به طور قابل توجهی افزایش یابد. برای این منظور، شیوه‌های کشاورزی به سمت رویکردی پایدارتر و سازگارتر با محیط زیست در حال حرکت است. این شامل استفاده روزافزون از گیاهان تراریخته و باکتری‌های محرک رشد گیاه به عنوان بخشی از شیوه‌های اصلی کشاورزی است. در اینجا، تعدادی از مکانیسم‌های مستقیم و غیرمستقیم مورد استفاده باکتری‌های محرک رشد گیاه مورد بحث و بررسی قرار می‌گیرند. پیش‌بینی می‌شود که در آینده‌ای نه چندان دور، باکتری‌های محرک رشد گیاه (PGPB) جایگزین استفاده از مواد شیمیایی در کشاورزی، باغبانی، جنگلداری و استراتژی‌های پاکسازی محیط زیست شوند. در حالی که ممکن است یک استراتژی ساده وجود نداشته باشد که بتواند به طور مؤثر رشد همه گیاهان را در همه شرایط ارتقا دهد، برخی از استراتژی‌هایی که مورد بحث قرار گرفته‌اند، نویدبخش آینده‌ای روشن هستند.

واژگان کلیدی: ریزوباکتری‌های محرک رشد، ریزوسفر، بهره‌وری کشاورزی، مکانیسم‌های مستقیم و غیرمستقیم

* نویسنده مسئول، پست الکترونیکی: asgar.shirinzadeh@gmail.com

مقدمه

اکنون یک واقعیت است که تقاضای جهانی محصولات غذایی کشاورزی به دلیل افزایش جمعیت جهان به تدریج در حال افزایش است. در واقع، تا آنجا که پیش‌بینی‌های فائو در نظر گرفته می‌شود، انتظار می‌رود جمعیت انسانی ساکن در این سیاره تا سال ۲۰۷۰ به بیش از ۱۰ میلیارد نفر برسد (۳۰). در این سناریو، از بخش کشاورزی خواسته می‌شود تا بازده محصولات را افزایش دهد تا استاندارد امنیت غذایی را برآورده کند. ظهور انقلاب سبز در اواخر قرن بیستم باعث رونق جهانی در بخش کشاورزی شد. هر چند انقلاب سبز با معرفی انواع بذر پرمحصول جدید و افزایش استفاده از کودهای مصنوعی، آفت‌کش‌ها و سایر مواد شیمیایی کشاورزی کمک قابل توجهی به افزایش بهره‌وری گیاه و عملکرد محصول نموده است (۳۹ و ۷۳)، در مقابل کاربرد نامتعادل از مواد شیمیایی مصنوعی، بهره‌وری در محصولات کشاورزی، سلامت بیولوژیکی و فیزیوشیمیایی خاک زراعی (۱۷ و ۱۵۲)، پایداری تولید محصول و ایمنی محیطی (۹۸)، تنوع میکروبیوم و حاصلخیزی خاک کاهش یافته است (۴۰ و ۱۱۰). در سناریوی حاضر، علیرغم کاهش منابع زمین و کاهش

ثروت بیولوژیکی، به منظور برآورده ساختن تقاضای فزاینده برای کشاورزی پایدار، عملکرد و بهره‌وری محصولات کشاورزی بایستی همزمان با تولید کالاهای مرتبط با کشاورزی افزایش یابد. هیچ راه حل واحد یا ساده‌ای برای اشکالات پیچیده زیست‌محیطی، اجتماعی-اقتصادی و فنی فوق‌الذکر جز ترویج کشاورزی پایدار وجود ندارد (۷۳). ترویج کشاورزی پایدار با کاهش تدریجی استفاده از مواد شیمیایی مصنوعی و همچنین پتانسیل بیولوژیکی و ژنتیکی گیاهان زراعی و میکروارگانیزم‌ها، یک استراتژی موثر برای مبارزه با تخریب سریع محیط زیست، افزایش بهره‌وری کشاورزی و تضمین سلامت خاک است (۸۱). علاوه بر دستکاری ژنتیکی فیزیولوژی و متابولیسم محصول برای افزایش عملکرد، اعضای خاصی از جامعه میکروبی خاک، به ویژه آنهایی که در ریزوسفر گیاهی زندگی می‌کنند، ممکن است به گیاهان در جلوگیری یا غلبه بر تنش‌های محیطی کمک کنند (۳۲ و ۵۸). جستجو برای جایگزین‌های سازگار با محیط زیست برای کاهش اثرات مضر مواد شیمیایی سمی کشاورزی منجر به کشف و استفاده بعدی از کودهای

میکروب‌ها طیف وسیعی از خدمات را به گیاهان ارائه می‌دهند و در مقابل گیاهان فرآورده‌های فتوسنتزی و سایر ترکیبات متابولیک را برای جامعه میکروبی فراهم می‌کنند. به همین دلیل میکروب‌ها علی‌رغم محیط زیست متعدد، زندگی در منطقه ریزوسفر را ترجیح داده، ضمن تکثیر در شرایط غذایی مطلوب (۹۱)، گیاهان را از عوامل بیماری‌زا محافظت کرده، شکل‌گیری ساختاراکوسیستم و سلامت خاک را بهبود می‌بخشند. علاوه بر این آلاینده‌های سمی را از خاک حذف و ترکیبات بیگانه بیوتیک را تجزیه می‌کنند (۱۱ و ۲۵). در میان میکروب‌های مختلف ریزوسفر، PGPRها از اهمیت زیادی برخوردار هستند. این بدان معنی است که همه PGPRها برای تلقیح مصنوعی در ریزوسفر یک گونه گیاهی خاص مناسب نیستند. بنابراین، ابتدا باید گونه صحیح PGPR در ریزوسفر یک گونه گیاهی شناسایی شود. سپس، آنها را می‌توان به طور مصنوعی در ریزوسفر تلقیح کرد، تا به جمعیت PGPR موجود که به طور طبیعی در آنجا وجود دارد اضافه شود (۴۷). در یک خاک معمولی ممکن است چند میلیون تا چند صد میلیون سلول باکتریایی در هر گرم وزن خشک خاک وجود داشته باشد. این تعداد بی‌شمار از میکروارگانیسم‌ها به صورت ناهمگن در خاک توزیع شده ولی عمدتاً در منافذ ریز غنی از مواد مغذی که محیط‌های مطلوب برای رشد هستند، مستقر می‌شوند. در منطقه ریزوسفر بدلیل شرایط موجود مانند وجود قندها، اسیدهای آمینه، اسیدهای آلی و سایر مولکول‌های کوچک در ترشحات ریشه گیاه، تعداد و تنوع باکتری‌ها متفاوت از خاک دورتر از ریشه‌ها (خاک غیر ریزوسفری) می‌باشد (۴۱). به خوبی شناخته شده است PGPRها با بهبود حاصلخیزی خاک، تحریک رشد گیاه و القای تحمل به تنش‌های زیستی (پاتوژن‌های گیاهی و انگل‌ها) و غیر زیستی (خشکی، شوری و فلزات سنگین)، نقش مهمی را در اکوسیستم کشاورزی ایفا می‌کنند. این باکتری‌های مفید می‌توانند مورفولوژیکی (رشد و عملکرد گیاه)، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی (فتوسنتز، رنگدانه‌سازی، تنظیم اسمزی و مکانیسم‌های آنتی‌اکسیدانی) و فرآیندهای متابولیکی را با ایجاد تعاملات مثبت و متقابل گیاه-میکروب در خاک تحریک کنند (۸۸). PGPRها شامل باکتری‌هایی آزاد زیست، همزیست با گیاهان (مانند گونه‌های *Rhizobia* و *Frankia spp*)، اندوفیت‌های باکتریایی (که می‌توانند برخی یا بخشی از بافت‌های داخلی گیاه را

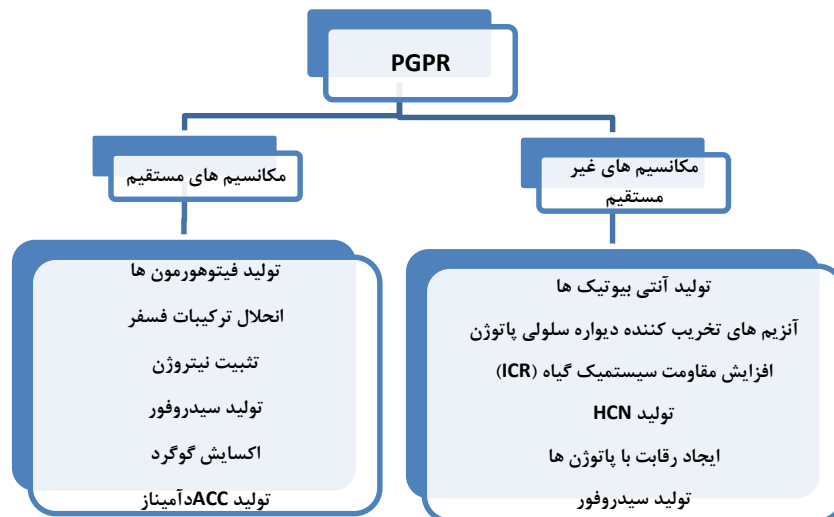
زیستی و سایر محصولات مبتنی بر میکروبی گردید (۵، ۱۰ و ۹۵). این محصولات میکروبی غیر سمی، سازگار با محیط زیست هستند و به عنوان ابزاری بالقوه برای ارتقای رشد گیاه و کنترل بیماری عمل می‌کنند (۶۰ و ۱۱۳). جمعیت متنوع و در عین حال قابل توجهی از میکروارگانیسم‌ها برای رشد و عملکرد نیاز به آشیان اکولوژیکی به نام ریزوسفر دارد که شامل خاک احاطه کننده ریشه‌های گیاه است که از طریق ترشحات ریشه تحت تأثیر قرار می‌گیرد (۱۵). به عبارتی در میکروبیوم ریشه، جوامع باکتریایی سودمندی به نام ریزوباکتری‌های محرک رشد گیاه (PGPR)، ظرفیت مهمی در تحریک و تسهیل رشد گیاه با روش‌های مختلف مستقیم و غیرمستقیم را دارند (۵۲ و ۱۲۵). در این سیستم، ریشه گیاه علاوه بر عملکردهای متعدد مانند تثبیت و نگهداری گیاه در خاک، تسهیل جذب آب و یون‌ها، ذخیره مواد مغذی ضروری و حمایت از رشد رویشی، با جمعیت‌های میکروبی متعدد ساکن ریزوپلان و اندوسفر ریشه، تعامل نزدیکی دارد (۶۱). علی‌رغم این ارتباط سیستم ریشه و ریزوسفرش با جوامع زیستی، بسیار کمتر از بقیه گیاهان مورد توجه فیزیولوژیست‌های گیاهی قرار گرفته است (۵۱ و ۱۰۹). به طور خاص، جوامع میکروبی که می‌توانند ترکیبات تولید شده توسط گیاهان را متابولیزه کنند و در این محیط میکروبی زندگی کنند، جذب مواد مغذی آلی از ریشه گیاه مانند اسیدهای آلی، فیتوسیدروفورها، قندها، ویتامین‌ها، اسیدهای آمینه، نوکلئوزیدها و موسیلاژ می‌شوند (۱۴ و ۲۳). این بررسی برای توصیف جامع از مکانیسم‌های مستقیم و غیر مستقیم باکتری‌های محرک رشد گیاه انجام شده است.

باکتری‌های محرک رشد گیاه

اکوسیستم خاک مملو از اشکال حیات میکروسکوپی از جمله باکتری‌ها، قارچ‌ها، اکتینومیست‌ها، تک‌یاخته‌ها و جلبک‌ها است. در ارتباط نزدیک با سیستم‌های مختلف گیاهی هستند، چنین ارتباطی در منابع مختلف معمولاً فیتومیکروبیوم و گیاه مرتبط با آن هولوبیونت تعریف شده است (۲۰، ۸۵ و ۱۳۷). این رابطه مشترک گیاه و میکروب نه تنها جامعه میکروبی متشکل از باکتری‌ها، قارچ‌ها، اکتینومیست‌ها و سایر میکروارگانیسم‌ها را تنظیم می‌کند، بلکه نقش حیاتی در چرخه بیوژئوشیمیایی خاک نیز دارد.

گیاهی نمونه ای یگری از عملکرد غیرمستقیم این باکتری ها هست (۴۸). جنس های *Acinetobacter*، *Azospirillum*، *Azotobacter*، *Arthobacter*، *Agrobacterium*، *Frankia*، *Rhizobium*، *Bradyrhizobium*، *Burkholderia*، *Pseudomonads*، *Thiobacillus*، *Serratia* از جمله باکتری هایی هستند که گروه قابل اعتمادی از PGPR را تشکیل می دهند (۲۸). همانطور که در شکل ۱ برهمکنش های گیاه-PGPR نشان داده شده است. موارد زیر سهم قابل توجهی است که PGPR در کشاورزی دوستدار محیط زیست (۱۴۱) به شکل مستقیم (۷۰ و ۱۴۹) یا غیرمستقیم (۴۸) انجام می دهد.

کلینیزه کنند) و سیانوباکتری ها (که قبلاً جلبک سبز آبی نامیده می شد)، هستند. علیرغم تفاوت بین این باکتری ها، همه آنها از مکانیسم های مشابهی استفاده می کنند (۴۱). PGPR های موجود در ریزومیکروبیوم همانند جامعه موجود در ریشه گیاهان (۳۵ و ۷۸)، عملکرد گیاه را (شکل ۱)، با تولید مواد محرک رشد گیاه (هورمون های گیاهی)، افزایش دسترسی و جذب عناصر غذایی در خاک از طریق تثبیت بیولوژیکی نیتروژن، آزاد کردن اشکال ثابت مواد مغذی در سیستم های مفید گیاهی (P، K، و Zn)، فراهم کردن آهن با تولید سیدروفورها، و دیگر مکانیسم های مشابه مستقیماً تحت تاثیر قرار می دهند (۱۴۹). همچنین مقاومت در برابر تنش غیرزیستی و کنترل پاتوژن های



شکل ۱. برخی از اثرات مستقیم یا غیرمستقیم ریزوباکتری های محرک رشد گیاه بر رشد گیاه

توسط PGPR ها قابل تثبیت است (۷۲، ۱۲۰)، در این فرآیند آنزیم نیتروژناز به عنوان یک کاتالیزور نقش مهمی را ایفا نموده (۱، ۱۹ و ۱۳۶)، به باکتری ها اجازه می دهد تا نیتروژن مولکولی را به شکل قابل استفاده مانند آمونیاک (NH_3^+) یا نیترات (NO_3^-) تبدیل (۹۶ و ۱۰۵)، و آن را در دسترس گیاه قرار دهد. این نیتروژن پس از جذب توسط گیاه میزبان، به رشد و نمو و افزایش بهره وری گیاه کمک می کند (۱۲۷). استفاده از PGPR ها یک جایگزین پایدار برای بهبود جذب نیتروژن در شرایط تنش، خصوصاً تنش خشکی است. و با تولید ترکیبات مختلف مانند اسمولیت ها، آنتی اکسیدان ها، فیتوهورمون ها، پتانسیل اسمزی ریشه

مکانسیم های مستقیم

تسهیل در جذب منابع

اصطلاح «مکانسیم های مستقیم» به استفاده از ویژگی های باکتریایی اشاره دارد که مستقیماً با تأمین مواد مغذی لازم، تثبیت نیتروژن و تحرک مواد مغذی از طریق حل شدن مواد معدنی، تولید سیدروفور و سنتز فیتوهورمون ها و آنزیم ها، در رشد و نمو گیاهان موثرند (۵۴). نیتروژن یک عنصر ضروری برای رشد گیاه است. اگرچه نیتروژن به مقدار زیاد در اتمسفر (۷۸٪) وجود دارد، اما این نیتروژن مولکولی قابل جذب توسط ریشه های گیاه نبوده و عمدتاً

ها را در شرایط تنش خشکی بهبود می‌بخشد (۱۴۸). فرآیند تثبیت نیتروژن توسط PGPRها شامل چندین مرحله است. ابتدا باکتری‌ها سطح ریشه را کلونیزه و یا وارد بافت‌های ریشه می‌شود (۱۲۷). سپس با تشکیل ساختارهای تخصصی به نام گره، محیط مناسبی را برای تثبیت نیتروژن مولکولی فراهم می‌کند (۸۲). از منظر کشاورزی پایدار، تثبیت زیستی نیتروژن یک جایگزین مهم برای کودهای شیمیایی است. این تثبیت زیستی به سه روش آزادی، همیار و همزیستی اتفاق می‌افتد. علاوه بر گونه‌های *Rhizobium*، تعدادی از باکتری‌های آزاد زیست مانند گونه‌های *Azospirillum*، *Azotobacter* و *Cyanobacter* می‌توانند نیتروژن را تثبیت کرده و در اختیار گیاهان قرار دهند (۲۶)، اگرچه به طور کلی اعتقاد بر این است که باکتری‌های آزاد زیست تنها مقدار کمی از نیتروژن مورد نیاز گیاه میزبان باکتری (۱۰-۱۶۰ کیلوگرم در هکتار) در مقایسه با ریزوبیوم‌ها (۱۳-۳۶۰ کیلوگرم در هکتار) را فراهم می‌کنند (۴۱).

فسفر به عنوان جزئی از بسیاری از مواد و ساختارهای مهم مانند پروتئین‌های هسته‌ای، فسفولیپیدها و اسیدهای نوکلئیک در سلول‌های گیاهی، نقش مهمی در واکنش‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در طول چرخه زندگی گیاهان دارد و برای رشد و نمو گیاه ضروری است (۵۳). با این حال، بیشتر فسفر در خاک به شکل فسفر غیر آلی نامحلول یا فسفر ارگانیک وجود دارد که جذب و استفاده از آن برای گیاهان دشوار است (۱۵۰). اگرچه انسان از کودهای فسفر برای تامین نیاز گیاه به فسفر استفاده می‌کند، اما مشکلات ناشی از استفاده طولانی مدت مانند کاهش حاصلخیزی خاک، بدتر شدن خواص فیزیکی و شیمیایی، کاهش تنوع میکروبی و آلودگی فلزات سنگین به طور موثر حل نشده است (۶۶)، که نه تنها تولید، زندگی، سلامت، و رفاه انسان، بلکه با توسعه پایدار اکوسیستم‌های چشم انداز تداخل دارد. میکروارگانیسم‌های حل‌کننده فسفات (PSMs) باکتری‌ها یا قارچ‌هایی هستند که می‌توانند اشکال نامحلول فسفر مانند فسفات‌ها را در خاک تجزیه کنند و آن را به صورت محلول در دسترس گیاهان قرار دهند که به راحتی قابل جذب است (۱۵۱ و ۱۱۱). آنها دسته بزرگی از میکروب‌های مفید مانند *Bacillus* spp.، *Pseudomonas* spp.، *Streptomyces* spp.، *Aspergillus* spp. و *Rhizobium* spp.

Penicillium spp.، *Trichoderma* spp.، *Fusarium* spp.، *Stenotrophomonas* spp.، *Micrococcus* spp.، *Serratia* spp. و *Acinetobacter* spp. و *Agrobacterium* spp. را شامل می‌شود (۱۱۸). PSMها معمولاً در خاک و ریزوسفر یافت می‌شوند و نقش مهمی در چرخه مواد مغذی و حاصلخیزی خاک (۱۷)، افزایش رشد گیاه، تحمل تنش شوری (۸۴)، رفع کمبود مواد غذایی (۵۶ و ۲۹)، کاربردهای متعدد در بیوتکنولوژی، تولید آنتی‌بیوتیک‌ها، ویتامین‌ها و سایر ترکیبات فعال زیستی دارند (۱۳۳). همچنین PSMها این پتانسیل را دارند علاوه بر توسعه فرآیندهای زیستی جدید و کارآمد برای تولید پایدار سوخت‌های زیستی و سایر محصولات زیستی محور (۲۴ و ۱۰۳)، نقش مهمی در پاکسازی زیست محیطی مانند حذف فلزات سنگین از خاک و آب آلوده را ایفا کنند (۲۶). پتانسیل و انتظار زیادی برای آینده PSMها در کشاورزی و مهندسی محیط زیست وجود دارد. با ادامه رشد جمعیت جهان، تقاضا برای غذا و سایر منابع افزایش یافته، بر منابع محدود جهان از جمله فسفات، فشار وارد می‌کند. در این شرایط PSMها این پتانسیل را دارند، با بهبود حاصلخیزی خاک و کاهش نیاز به کودهای شیمیایی به رفع این چالش کمک کنند (۱۱۵ و ۱۴۵). این میکروارگانیسم‌ها از مکانیسم‌های مختلفی برای افزایش دسترسی به فسفر در خاک بهره می‌برند (۷۵)، که شامل (۱) آزادسازی آنزیم‌های خارج سلولی (کانی سازی بیوشیمیایی)، (۲) آزادسازی فسفر در طی تجزیه سوبسترا (کانی سازی بیولوژیکی)، و (۳) ترشح کمپلکس‌ها یا ترکیبات حل‌کننده مواد معدنی (سیدروفورها، پروتونها، یونهای هیدروکسیل، اسیدهای آلی) است (۱۲۴). به عنوان مثال، قارچ‌های میکوریزا می‌توانند در اثر تکثیر میسلیم‌های خود، سطح ریشه را افزایش دهند و به بهره‌برداری از مواد مغذی در خاک کمک کنند (۱۸ و ۱۳۲). علاوه بر این، هنگامی که بستر آلی است، فرآیندها به عنوان کانی سازی توصیف می‌شوند که مرحله ای از فرآیند تجزیه مواد آلی است، در حالی که بسترهای معدنی تحت فرآیندهای انحلال قرار می‌گیرند (۲۱، ۱۱۲ و ۱۲۴). فسفات آلی مربوط به ۲۰ تا ۳۰ درصد کل مقدار موجود در خاک است (۱۲۴). منبع اصلی ورود آن به محیط زیست توده است که در بقایای جانوری و گیاهی و در غشای سلولی میکروبی وجود دارد، یعنی بیومولکول‌هایی مانند فسفیدها، نوکلئوتیدها، فسفوپروتئین‌ها، کوآنزیم‌ها،

می‌کنند. اسیدهای آلی ترکیباتی با وزن مولکولی کم هستند که توسط PSM ها ترشح می‌شوند و در مسیرهای متابولیک اکسیداتیو تولید می‌شوند (۶). آنها به عنوان مکانیسم اصلی برای حل شدن فسفات معدنی توصیف می‌شوند (۸۷).. مندز و همکاران (۹۴) به منظور تجزیه و تحلیل اثربخشی اسیدهای آلی، غلظت اسیدهای اگزالیک، گلوکونیک، سیتریک، مالیک را در شرایط آزمایشگاه مورد استفاده قرار دادند و اثربخشی آنها را در حل شدن فسفات معدنی با اسید سولفوریک مقایسه کردند. نویسندگان دریافتند که اسید اگزالیک برای حل شدن سنگ‌های متشکل از آپاتیت مؤثرترین بوده و نسبت به اسید سولفوریک برتری دارد. به طور متوسط، هر میلی مول اسید اگزالیک ۲۱ میلی گرم فسفر آزاد می‌کند، در حالی که اسید سولفوریک ۱۴ میلی گرم فسفر در میلی مول را حل می‌کند. اسیدهای معدنی نیز به روشی معادل اسیدهای آلی عمل می‌کنند، pH محیط را کاهش داده و به عنوان کلاتور عمل می‌کنند. با این حال، این اسیدها (اسید سولفوریک، نیتریک، کربنیک و هیدروکلریک) در محدوده pH یکسان کمتر مؤثر هستند (۱۱۲).

سیدروفورها متابولیت‌های ثانویه با وزن مولکولی کم هستند که توسط باکتری‌ها تولید می‌شوند و میل ترکیبی بالایی با آهن معدنی دارند و به عنوان کلاته‌کننده فلز عمل می‌کنند (۱۱۷ و ۱۲۹). در این روش، ترکیبات پایدار با آهن توسط سیدروفورها شکل گرفته (۷)، با اتصال سیدروفورها به آهن، کمپلکس‌هایی تشکیل می‌شود، که توسط باکتری‌ها برای برآوردن نیاز آهن آنها استفاده می‌شود (۱۱۱). تولید سیدروفورها توسط PGPR اهداف متعددی را دنبال می‌کند. این متابولیت‌ها، باکتری را قادر می‌سازند تا آهن را از ریزوسفر به طور مؤثرتری بدست آورد. این آهن یک ریز مغذی ضروری برای باکتری‌ها و گیاهان است و دسترسی محدود آن می‌تواند رشد میکروبی و رشد گیاه را محدود کند (۲۹). با تولید سیدروفورها، PGPR می‌تواند به منابع آهنی دسترسی پیدا کند که در دسترس نیستند. علاوه بر این، سیدروفورهای تولید شده توسط PGPR به رقابت با سایر میکروارگانیسم‌ها برای منابع محدود آهن کمک می‌کنند (۱۳۸). با به دست آوردن مؤثر آهن از طریق تولید سیدروفور، PGPR می‌تواند بر پاتوژن‌ها و سایر میکروب‌هایی که برای رشد و

فسفات‌های قندی، فسفونات‌ها را تشکیل می‌دهند. و می‌توانند به شکل هوموس بی حرکت شوند (۱۴۴ و ۱۴۶). فسفات‌های غیر اختصاصی دسته‌ای از آنزیم‌ها هستند که به غشای لیپوپروتئینی میکروارگانیسم‌ها متصل شده یا به صورت خارج سلولی ترشح می‌شوند (۴۲ و ۱۰۰). آنها بر اساس pH بهینه محیط عمل می‌کنند (۱۱۶ و ۸۳). این آنزیم‌ها می‌توانند طیف گسترده‌ای از فسفواترها را فسفریله کرده، حدود ۹۰ درصد از فسفات آلی را در خاک حل کنند (۴۳ و ۹۹). اسید فیتیک شکل اصلی فسفر آلی موجود در خاک است و جزء بذور و گرده‌ها است (۱۳۵)، (۱۴۳ و ۱۲). با این حال، به دلیل اینکه آنها با کاتیون‌ها کمپلکس تشکیل می‌دهند، و یا بر روی اجزای مختلف آلی خاک جذب می‌شوند، به راحتی برای جذب گیاه در دسترس نیستند (۱۴۳). آنزیم‌های فیتاز که توسط میکروارگانیسم‌های خاک تولید می‌شوند، قادرند آنها را به اسید فیتیک هیدرولیز کرده، دو زیر گروه، میو اینوزیتول هگزارفسفات یا فیتات (شکل نمک) را ایجاد می‌کنند. این فرآیند به این معنی است که علاوه بر فسفر، سایر مواد مغذی مرتبط با آن مانند روی و آهن نیز قابل دسترس می‌شوند (۷۴ و ۱۳۱). فسفونات‌ها ترکیبات فسفوری آلی غنی از پیوندهای C-P پایدار هیدرولیتیکی هستند که از نظر شیمیایی بی‌اثر هستند و در برابر تجزیه حرارتی و فتولیتیکی مقاوم هستند (۶۷ و ۶۸). آنزیم‌هایی که باعث شکستن این پیوند می‌شوند به عنوان فسفاتازها (هیدرولازهای فسفونات) شناخته می‌شوند (۶۸). فسفونات‌ها روی چندین سوبسترا از جمله فسفونول پیرووات، فسفونواستات و فسفونول-استالدئید عمل می‌کنند. علاوه بر این، ترکیبات آلی فسفریک اجزای فعال بسیاری از آفت کش‌ها هستند، زیرا با فعالیت کاتالیزوری آنزیم‌های کلیدی موجود در ارگانیسم هدف (مانند استیل کولین استراز و سنتازهای فسفات) تداخل می‌کنند (۱۳۴). با این حال، مطالعات نشان می‌دهد که این ترکیبات در محیط بسیار پایدار هستند و ممکن است به کیفیت خاک، آب و حتی جوانه زنی گیاهان غیر هدف آسیب بزنند (۴۹، ۵۷ و ۶۴). میکروارگانیسم‌های خاک در پاکسازی زیستی این بیگانه بیوتیک‌ها عمل می‌کنند و از آنها به عنوان منبع فسفر (۷۶) استفاده می‌کنند، بنابراین به کاهش سمیت در خاک کمک می‌کنند و در عین حال فسفر بی‌اثر فسفونات را به یک ماده مغذی قابل جذب برای گیاهان تبدیل

بقای آهن متکی هستند، غلبه کند. این مزیت رقابتی می‌تواند به سرکوب بیماری و ایجاد جوامع میکروبی مفید در ریزوسفر کمک کند. تسهیل دسترسی آهن ریزوسفری با تولید سیدروفورها توسط باکتری، علاوه بر افزایش جذب آهن توسط گیاهان (۱۲۸)، همچنین می‌تواند منجر به جذب بهتر مواد مغذی، افزایش تولید کلروفیل و افزایش رشد ریشه شود و در نهایت رشد و بنیه گیاه را تقویت کند. استفاده از سیدروفورهای آهنی نشاندار شده به عنوان تنها منبع آهن، به محققان این امکان را داد که تأثیر مستقیم سیدروفورهای باکتریایی بر رشد گیاه را تعیین کنند. طبق این آزمایش PGPR های متعددی به گیاهان اجازه دادند که آهن نشاندار شده را جذب کرده و سطح کلروفیل را در مقایسه با گیاهان تلقیح نشده بهبود بخشند (۲).

فیتوهورمون‌ها ترکیبات آلی طبیعی هستند که بر فرآیندهای فیزیولوژیکی یا مورفولوژیکی مختلف در گیاهان در غلظت‌های بسیار کم تأثیر می‌گذارند. این فیتوهورمون‌ها به‌طور آشکاری بر فعالیت متابولیک گیاهان تأثیر می‌گذارند و به‌طور غیرمستقیم در تحریک دفاع و همچنین مدیریت تنش غیرزیستی مانند خشکسالی، شوری، گرما، سرما، سیل و اشعه ماوراء بنفش که منجر به کاهش شدید تولید محصولات در سراسر جهان می‌شود، تأثیرگذارند. در این راستا، PGPR ها، از طریق تولید و تنظیم هورمون‌های گیاهی مختلف از جمله اکسین، سیتوکینین، جیبرلین، ACC-دآمیناز، اسید آبسزیک و جاسمونات‌ها، اثرات تنش را (۶۹، ۱۰۴ و ۱۲۳)، بر رشد و نمو گیاهان (۳۷) در شرایط خصوصاً تنش‌های زیستی و غیرزیستی تنظیم می‌کنند (۱۲۶). ایندول-۳-استیک اسید (IAA) تا حد زیادی رایج‌ترین و همچنین مورد مطالعه‌ترین فیتوهورمون است، که 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 تنش‌زا را تنظیم می‌کنند. مقادیر مختلف اکسین درون بافت‌های گیاه منجر به واکنش‌های متنوع گیاه می‌شود که تابعی از نوع گیاه، بافت مورد نظر و مرحله رشد گیاه است. با این حال، منبع اکسین درونی گیاه تحت تأثیر میکروارگانیسم‌های خاک که قادر به تولید این

فیتوهورمون هستند، می‌باشد. بنابراین، غلظت اکسین درون گیاه تعیین‌کننده اثر (مثبت یا منفی) اکسین باکتری بر رشد گیاه است (۴۱). IAA بعنوان یکی از فعال‌ترین اکسین‌های فیزیولوژیکی است که توسط ۸۰ درصد PGPR ها تولید می‌شود (۴)، به عنوان مولکول سیگنال دهی قابل توجه در تمایز و تقسیم سلولی، غالبیت انتهایی و آغازش ریشه‌های جانبی و اصلی عمل می‌کند (۱۰۳). تولید IAA توسط PGPR ها بر اساس شش مسیر متابولیکی انجام می‌شود. که در پنج مورد از آنها تربیتوفان به عنوان پیش‌ماده اصلی IAA است (۴۱). این هورمون‌ها بر تغییر مخزن اکسین گیاه تأثیر می‌گذارند، طول و مساحت ریشه را افزایش می‌دهند و باعث جذب بیشتر عناصر غذایی و شل شدن دیواره سلولی گیاه می‌شوند که باعث ترشح بیشتر توسط ریشه می‌شود (۴۶). غلظت کمتر اکسین در گیاهان باعث تحریک رشد گیاه می‌شود و غلظت بالاتر از رشد گیاه جلوگیری می‌کند. باکتری‌های ریزوسفری تولیدکننده هورمون‌ها به‌ویژه IAA می‌توانند به عنوان مولکول‌های سیگنال‌دهنده برای واکنش بر روی گیاهان و همچنین پاتوژن‌ها عمل کنند. ازدیاد طول و سطح ریشه برای افزایش جذب آب و عناصر درشت و ریز مغذی از خاک یکی از مهمترین فعالیت‌های حمایتی IAA تولید شده توسط PGPR ها است (۱۵۳). بسیاری از مطالعات تولید IAA را توسط میکروارگانیسم‌های مختلف نشان دادند (۱۳۰ و ۱۵۴). این موضوع نشان می‌دهد که اثرات روی رشد گیاه تا حد زیادی تحت تأثیر فرایندهایی مرتبط با IAA است (۱۰۷). ACC-دآمیناز تولید شده توسط میکروارگانیسم‌ها آنزیمی مفید برای کاهش سطح اتیلن و کاهش تنش در گیاهان است. سطوح بالای اتیلن باعث کلروز برگ، نکروز، پیری، کاهش عملکرد میوه، رشد ریشه، توسعه برگ و فتوسنتز می‌شود (۱۳۹). *Bacillus* و *Pseudomonas* با افزایش اکسین و ACC-دآمیناز باعث رشد گیاهان می‌شوند (۳۱، ۷۵ و ۱۲۲). گندم تحت شرایط خشکی تلقیح شده با *B. megaterium* و *B. licheniformis* الگوهای رشد متفاوتی را نشان داد که به دلیل نرخ‌های متفاوت تولید اکسین و ACC-دآمیناز که در *B. megaterium* بیشتر بود. این مطالعه رشد سیستم ریشه را در گندم تلقیح شده با *B. megaterium* نسبت به گندم تلقیح شده با *B. licheniformis* نشان داد (۱۱۴). مطالعه دیگری تأیید کرد که *B. megaterium* اعمال شده روی *Arabidopsis*

اسمزی را تحت تغییر pH، تنش شوری، خشکی و دمای شدید تنظیم می‌کند. برای کاهش تنش، باکتری‌های محرک رشد، آگروپلی ساکارید تولید می‌کند. این مکانیسم برای تثبیت تعادل یونی خاک، تثبیت Na^+ تحت تنش شوری عمل می‌کند. آگروپلی ساکاریدها توسط باسیلوس برای افزایش فعالیت ضد میکروبی آن در خاک تولید می‌شوند (۵۵).

یکی دیگر از فیتوهورمون‌های بسیار فعال که در جوانه زنی بذر، بلوغ برگ، رسیدن میوه، پیری، شروع ریشه و افزایش طول آنهم در غلظت کمتر نقش دارد، اتیلن است. غلظت اتیلن باعث برگ‌زدایی، ریزش برگ، مهار رشد گیاه و ریشه می‌شود (۵۹). علاوه بر این، بسیاری از شرایط زیستی و غیرزیستی مانند بیماری، خشکسالی، شوری، ورود آب، سمیت فلزات سنگین سطوح بالاتری از اتیلن را تحریک می‌کنند، بنابراین به عنوان هورمون تنش نیز نامیده می‌شود (۸ و ۳۳). ۱-آمینو سیکلوپروپان-۱-کربوکسیلات (ACC) پیش‌ساز اتیلن است که در شرایطی که گیاهان تحت تنش‌های مختلف از جمله شرایط خشکی، سیل و فلزات سنگین قرار می‌گیرند، تشکیل می‌شود. PGPRها فعالیت ACC دآمیناز را نشان داده، موجب کاهش تنش‌های غیربیوتیکی در گیاه می‌شود (۳۳). ACC-دآمیناز، اتیلن را به α -کتوبوتیرات و آمونیاک تبدیل می‌کند، تولید اتیلن را در پاسخ به نتیجه عوامل بیماری‌زا (Infection) کاهش می‌دهد، که باعث تحریک بیشتر طول ریشه و ساقه، افزایش گره‌سازی ریشه و جذب مواد مغذی (N, P, K) می‌شود (۴۸). سیتوکینین یکی دیگر از هورمون‌های گیاهی است که در رشد ریشه گیاه نقش دارد، تقسیم سلولی را تقویت می‌کند، تشکیل موهای ریشه را بهبود می‌بخشد، از کشیدگی ریشه جلوگیری می‌کند و تشکیل ساقه را آغاز می‌کند (۹، ۳۳ و ۳۴). همچنین نقش حیاتی در انبساط برگ، رشد ریشه، سنتز کلروفیل، سیگنال‌دهی تغذیه‌ای، انشعاب و افزایش جوانه‌زنی بذر دارد. بسیاری از PGPRها قادر به تولید سیتوکینین هستند (۳۶). تولید و عرضه فیتوهورمون‌ها توسط PGPR باعث می‌شود که گیاه زنده بماند و بر استرس در هنگام حمله پاتوژن غلبه کند. این مکانیسم همچنین به گیاه کمک می‌کند تا نسبت به شرایط محیطی سخت واکنش نشان دهد.

taliana نرخ بالایی از تولید IAA را نشان داد و در شرایط تنش خشکی، گیاهان تلقیح شده با میکروارگانیزم افزایش ۱/۲ تا ۳ برابری را در بسیاری از پارامترهای رشد گیاه، مانند وزن تر، وزن خشک، و غیره نشان دادند. یکی دیگر از ترکیبات جالب تولید شده توسط ACC، PGPR، دآمیناز است. همانطور که توسط Aguilera-Torres و همکاران (۳) نشان داده شده است، نرخ تولید ACC-دآمیناز توسط سویه‌های PGPR زمانی که شرایط تنش شدیدتر است افزایش می‌یابد. PGPR جدا شده از دو سایت مختلف در ارتفاع ۲۰۵۰ متری، تفاوت جالبی را در فعالیت ACC-دآمیناز نشان داد، که در خاک دارای بیشترین تنش پنج برابر بیشتر بود. علاوه بر این مشخص است ACC-دآمیناز تولید شده توسط میکروارگانیزم‌ها در شرایط نامساعد به عنوان یک تنظیم‌کننده غلظت اتیلن در گیاهان عمل می‌کند (۹۰). اتیلن به عنوان یک فیتوهورمون چند منظوره مسئول تنظیم رشد و پیری است (۵۹)، در نتیجه وجود ACC-دآمیناز برای حفظ تعادل این هورمون گیاهی بسیار مهم است (۸۹). فعالیت اصلی ACC-دآمیناز کاهش اتیلن و تنش مربوط به آن است و چندین مطالعه رابطه مثبت بین فعالیت ACC-دآمیناز و رشد گیاه را نشان دادند. مطالعه‌ای توسط Ojuederie و همکاران (۱۰۱) در مورد فعالیت محرک رشد سویه‌های PGPR تلقیح شده با ذرت تحت شرایط تنش خشکی، بر افزایش فعالیت ACC-دآمیناز تأکید کرد. علاوه بر این PGPR باعث افزایش محتوای نسبی آب (RWC) شد. RWC یک پارامتر مفید برای تعیین و پایش سلامت گیاه در شرایط تنش خشکی است و جذب آب و آب از دست رفته از طریق تعرق را در نظر می‌گیرد (۱۳۸)). ویژگی جالب PGPR توانایی تولید آگروپلی ساکاریدها (EPS) است. این صفت معمول برخی از PGPRها، می‌تواند مقاومت به تنش را در شرایط خشکی را با بهبود حفظ آب خاک افزایش دهد (۸۰). در ذرت تلقیح شده با *Bacillus velenenzis*، اثر ترکیبی فعالیت ACC-دآمیناز و تولید EPS منجر به افزایش طول ریشه، وزن تر و خشک و پارامترهای رشد گیاه شد (۹۷). میکروب‌ها با تولید آگروپلی ساکاریدها، یک بیوفیلم محافظ روی سطح ریشه تشکیل می‌دهند. این مکانیسم باعث افزایش احتباس آب در ذرات خاک و حفظ رطوبت خاک در ناحیه ریشه می‌شود. به این ترتیب سلول ریشه را در برابر تنش اسمزی و یونی محافظت می‌کند، تعادل

مکانیسم‌های غیر مستقیم

محدود کردن عوامل بیماری‌زا

مکانیسم‌هایی که به طور غیرمستقیم باعث رشد گیاه می‌شوند، با اثرات مضر پاتوژن‌ها مقابله می‌کنند (۷۷). باکتری‌هایی که این کار را انجام می‌دهند می‌توانند آنتی‌بیوتیک‌ها (۱۴۰)، یا آنزیم‌های تجزیه‌کننده (لیتیک) تولید کنند که دیواره سلولی را تخریب می‌کنند. علاوه بر ساختن این مواد مضر برای پاتوژن‌های گیاهی، PGPR می‌تواند با مبارزه با آنها برای همان مواد مغذی و مکان‌های کلونیزاسیون ریشه (۱۶ و ۱۴۷)، کاهش تکثیر پاتوژن‌ها یا حتی تولید مقادیر کمی هیدروژن سیانید (HCN) عمل کند. HCN اغلب با سایر مکانیسم‌های کنترل زیستی که PGPR اجرا می‌کند، همکاری می‌کند (۱۰۳). مکانیسم آنتی‌بیویزیس (زیست‌ستیزی) PGPR چندین نقش مهم در ارتقای سلامت گیاه و در عین حال محافظت در برابر عوامل بیماری‌زا ایفا می‌کند (۱۱۸). نقش اصلی این مکانیسم سرکوب رشد و فعالیت پاتوژن‌های گیاهی از طریق تولید و آزادسازی ترکیبات ضد میکروبی مانند آنتی‌بیوتیک‌ها، ترکیبات آلی فرار و آنزیم‌های تجزیه‌کننده است. PGPR می‌تواند مستقیماً رشد میکروارگانیسم‌های بیماری‌زا را از بین ببرد یا سرکوب کند. این اثر بازدارنده به کاهش جمعیت پاتوژن در ریزوسفر و سطوح گیاهی کمک می‌کند و از ایجاد و گسترش بیماری‌های ناشی از قارچ‌های بیماری‌زا، باکتری‌ها و سایر میکروارگانیسم‌ها جلوگیری کرده (۷۴)، سلامت و انعطاف‌پذیری گیاهان را از طریق مهار پاتوژن افزایش دهد همچنین این باکتری‌ها، با تولید برخی از ترکیبات ضد میکروبی مانند سیدروفورها، می‌توانند مواد مغذی ضروری نظیر آهن را کی‌لیت (چنگاله) کرده و آنها را از دسترس عوامل بیماری‌زا خارج کنند (۹۲). با این جداسازی مواد مغذی توسط باکتری، یک محیط محروم از مواد مغذی برای پاتوژن‌ها ایجاد و توانایی پاتوژن‌ها برای به دست آوردن منابع لازم جهت رشد و تکثیر محدود و سلامت گیاه ارتقا می‌یابد.

پاتوژن‌ها برای منابع و فضای موجود در ریزوسفر رقابت می‌کنند. تولید ترکیبات ضد میکروبی توسط PGPR به آنها کمک می‌کند تا مزیت رقابتی نسبت به پاتوژن‌ها پیدا کرده، کلونیزاسیون پاتوژن و متعاقب آن توسعه بیماری را کاهش دهند (۱۰۸). همچنین برخی از ترکیبات ضد

میکروبی تولید شده توسط PGPR می‌تواند به عنوان مولکول‌های سیگنال‌دهنده عمل کند و واکنش‌های دفاعی گیاه را تحریک کند. با درک وجود این ترکیبات، گیاهان می‌توانند مکانیسم‌های دفاعی ذاتی خود مانند تولید پروتئین‌های ضد میکروبی، آنزیم‌ها و متابولیت‌های ثانویه را فعال کنند. این پاسخ دفاعی سیستمیک ناشی از آنتی‌بیوز PGPR می‌تواند مقاومت کلی گیاهان را در برابر پاتوژن‌ها افزایش داده (۹۲)، به حفظ تعادل اکولوژیکی در ریزوسفر کمک کند (۵۰).

آنزیم‌های تجزیه‌کننده مانند کیتینازها و گلوکانازها، می‌توانند اجزای ساختاری دیواره سلولی پاتوژن‌ها را تجزیه کنند (۶۲). این آنزیم‌ها که توسط PGPR ترشح می‌شود، مستقیماً دیواره‌های سلولی پاتوژن‌های گیاهی مانند قارچ‌ها و باکتری‌ها را مورد هدف قرار داده و آنها را تخریب می‌کنند. کیتینازها اجزای ضروری دیواره سلولی قارچ‌ها هستند، در حالی که گلوکانازها، گلوکان‌های موجود در دیواره سلولی قارچی و باکتریایی را تجزیه می‌کنند (۱۳). با جدا کردن این اجزای ساختاری، آنزیم‌های تجزیه‌کننده سلول‌های پاتوژن را ضعیف و لیز می‌کنند و در نهایت منجر به مرگ آنها می‌شود، و بدین طریق به کنترل زیستی بیماری‌های گیاهی کمک می‌کنند. آنزیم‌های تجزیه‌کننده با تخریب دیواره‌های سلولی پاتوژن‌ها، از کلونی‌سازی آنها و آلودگی بعدی گیاهان جلوگیری می‌کنند. این امر از توسعه و گسترش بیماری‌ها جلوگیری می‌کند و منجر به سلامت گیاهان می‌شود. عمل آنزیم‌های تجزیه‌کننده روی دیواره‌های سلولی پاتوژن‌ها می‌تواند مواد مغذی به دام افتاده در آن ساختارها را آزاد کند (۸۶). به عنوان مثال، کیتینازها می‌توانند کیتین موجود در دیواره سلولی قارچ را تجزیه کنند، نیتروژن و سایر مواد مغذی را آزاد کنند. اینها می‌توانند هم توسط PGPR و هم توسط گیاه میزبان استفاده شوند. این رهاسازی مواد مغذی باعث افزایش در دسترس بودن مواد مغذی در ریزوسفر می‌شود و به رشد و نمو گیاه کمک می‌کند. همچنین باعث واکنش‌های دفاعی در گیاهان می‌شود. هنگامی که پاتوژن‌ها با آنزیم‌های تجزیه‌کننده تعامل می‌کنند، اجزای دیواره سلولی آنها، مانند کیتین و گلوکان، به عنوان محرک عمل کرده، به گیاه سیگنال می‌دهند که مکانیسم‌های دفاعی خود را فعال کند (۱۲۱). این عمل منجر به تولید ترکیبات مرتبط با دفاع

پس از تحریک مناسب اشاره دارد (۶۵). PGPR باکتری‌های مفیدی هستند که ریزوسفر گیاهان را کلنی کرده و با آنها رابطه همزیستی برقرار می‌کنند. آنها رشد گیاه و جذب مواد مغذی را افزایش می‌دهند و از طریق مکانیسم‌های مختلف از جمله ISR در برابر عوامل بیماری‌زا محافظت می‌کنند (۷۹). هنگامی که PGPR ریزوسفر را کلنی می‌کند، یعنی با سیستم ریشه گیاه تعامل می‌کند و پاسخ‌های ایمنی گیاهان را تحریک می‌کند (۱۲۷). این فعل و انفعال منجر به فعال شدن مکانیسم‌های حفاظتی سیستمیک می‌شود و در نتیجه مقاومت در برابر عوامل بیماری‌زا افزایش می‌یابد. آغازگر دفاعی گیاه، القای مولکول‌های سیگنال‌دهنده، رقابت، حذف جایگاه‌ها، فعال‌سازی غیرمستقیم مسیرهای دفاعی، و پرایمینگ سیستمیک از طریق سیگنال‌دهی از راه دور از جمله مکانیسم‌های کلیدی در ایجاد مقاومت سیستمیک توسط PGPR است (۱۰۶).

اگزوپلی ساکاریدها (EPS) پلیمرهای قندی پیچیده‌ای هستند که باکتری‌ها در محیط خارجی خود ترشح می‌کنند (۶۳). EPS ها می‌تواند چندین عملکرد از جمله محافظت، چسبندگی و تشکیل بیوفیلم را انجام دهد. در مقاومت سیستمیک، تولید EPS توسط باکتری‌های خاص می‌تواند توانایی آن‌ها را برای کلونیزاسیون سطوح گیاهی، ارتقاء تعاملات مفید و القای پاسخ‌های دفاعی گیاه افزایش دهد EPS به عنوان محرک یا مولکول سیگنال عمل می‌کند، سیستم ایمنی گیاه را تحریک می‌کند و آن را برای دفاع بیشتر در برابر عوامل بیماری‌زا آماده می‌کند. علاوه بر این، EPS به ایجاد یک سد محافظ در اطراف سلول‌های باکتریایی کمک می‌کند و آنها را در برابر ترکیبات ضد میکروبی و تنش‌های محیطی مقاوم تر می‌کند (۹۳). بیوفیلم‌ها جوامع پیچیده و ساختار یافته‌ای از میکروارگانیسم‌ها هستند که به باکتری‌ها اجازه می‌دهند تا توده‌های چند سلولی تشکیل دهند و جوامع پایدار و محافظ ایجاد کنند. بیوفیلم‌ها چندین مزیت از جمله افزایش مقاومت در برابر عوامل ضد میکروبی، افزایش تحمل به تنش محیطی و بهبود بقا در شرایط سخت را ارائه می‌دهند (۱۳۶). در مقاومت سیستمیک، باکتری‌های تشکیل‌دهنده بیوفیلم می‌توانند سطوح گیاه را مستعمره کنند، بیوفیلم‌ها را تشکیل دهند و پاسخ‌های دفاعی را در

مانند پروتئین‌های ضد میکروبی و فیتوالکسین‌ها می‌شود که مقاومت گیاه را در برابر عوامل بیماری‌زا تقویت می‌کند. سنتز آنزیم‌های تجزیه‌کننده توسط PGPR یک مزیت رقابتی نسبت به پاتوژن‌ها ایجاد می‌کند (۱۲۷). با تخریب دیواره سلولی پاتوژن‌ها، PGPR یک محیط نامطلوب برای کلونیزاسیون و رشد پاتوژن ایجاد می‌کند. این محرومیت رقابتی استقرار پاتوژن‌ها را محدود می‌کند و به PGPR اجازه می‌دهد تا جایگاه اکولوژیکی را اشغال کند و یک رابطه سودمند با گیاه برقرار کند (۱۵۰).

سیدروفورهای تولید شده توسط PGPR ممکن است به جای تعامل مستقیم با آهن در فرآیند غیرمستقیم، در دسترس بودن آهن در ریزوسفر را تحت تأثیر قرار دهند (۳۸). آهن را می‌توان از طریق رقابت با میکروب‌های دیگر توسط این سیدروفورها جدا کرد و دسترسی آن به بیماری‌های بالقوه و میکروارگانیسم‌های رقیب را کاهش داد. سیدروفورهایی که توسط میکروارگانیسم‌ها تولید می‌شوند، میل ترکیبی بالایی با آهن دارند (۱۰۶). عملکرد اصلی آنها حذف و به دست آوردن آهن است، یک ماده مغذی ضروری برای باکتری‌ها و گیاهانی که با آنها تعامل دارند. تولید سیدروفور توسط PGPR جذب آهن از محیط اطراف را تسهیل می‌کند (۷۹). آهن اغلب در خاک و ریزوسفر به اشکالی وجود دارد که به راحتی برای میکروارگانیسم‌ها قابل دسترسی نیست. در این شرایط سیدروفورها آهن را کلات کرده، با تشکیل کمپلکس‌های پایدار به PGPR اجازه می‌دهند تا آهن را برای سلول‌های خود حل کرده و انتقال دهند. این امر تامین کافی آهن را برای باکتری‌ها تضمین می‌کند و باعث رشد و فعالیت‌های متابولیکی آنها می‌شود. تولید سیدروفور نسبت به پاتوژن‌های گیاهی برای منابع محدود آهن یک مزیت رقابتی ایجاد می‌کند (۱۵۵). از آنجایی که آهن برای رشد و بقای بسیاری از میکروارگانیسم‌ها از جمله پاتوژن‌ها ضروری است، توانایی PGPR برای تولید سیدروفورها به آنها اجازه می‌دهد تا برای کسب آهن از پاتوژن‌ها پیشی بگیرند. با جداسازی آهن، PGPR در دسترس بودن این ماده مغذی را برای پاتوژن‌ها محدود می‌کند، رشد آنها را محدود می‌کند و بیماری‌زایی آنها را مهار می‌کند (۱۴۲).

مقاومت سیستمیک القایی (ISR) به ظرفیت بهبود یافته گیاه برای دفاع از خود در برابر انواع مختلف آفات و پاتوژن

این باکتری‌ها در حال حاضر با موفقیت در تعدادی از کشورهای جهان در حال توسعه مورد استفاده قرار می‌گیرند و انتظار می‌رود این روش رشد کند. در جهان توسعه یافته‌تر، جایی که مواد شیمیایی کشاورزی نسبتاً ارزان هستند، استفاده از PGPR جایگاه کوچک اما رو به رشدی را در توسعه کشاورزی ارگانیک اشغال می‌کند. علاوه بر این، انتظار افزایش استفاده از PGPR در استراتژی‌های مختلف گیاه پالایی منطقی است. با این حال، استفاده گسترده‌تر از PGPR مستلزم پرداختن به تعدادی از مسائل است. در وهله اول، رفتن از آزمایش‌های آزمایشگاهی و گلخانه‌ای به آزمایش‌های مزرعه‌ای برای استفاده تجاری در مقیاس بزرگ‌تر، به تعدادی رویکرد جدید جهت رشد، ذخیره‌سازی، حمل و نقل، فرمولاسیون و کاربرد این باکتری‌ها نیاز دارد. دوم، آموزش عمومی در مورد استفاده از PGPR در کشاورزی در مقیاس وسیع ضروری خواهد بود. بسیاری از اسطوره‌های رایج به سمت تفکر در مورد باکتری‌ها فقط به عنوان عوامل بیماری‌هدایت می‌شوند. این تصور غلط باید قبل از پذیرش عمومی انتشار باکتری‌های مفید در محیط در مقیاس بزرگ اصلاح شود. سوم، در حالی که PGPR اولیه احتمالاً سویه‌های باکتریایی تغییر شکل نیافته است که برای ویژگی‌های مثبت خاص انتخاب شده‌اند، احتمالاً در آینده، چون درک بیشتری از مکانیسم‌های موجود در تحریک باکتریایی رشد گیاه به دست می‌آید، دانشمندان این کار را انجام خواهند داد. مهندسی ژنتیک سویه‌های موثرتر دانشمندان باید هم به مردم و هم به سازمان‌های نظارتی در سراسر جهان ثابت کنند که PGPR مهندسی ژنتیک شده هیچ خطر یا خطر جدیدی ندارد. چهارم، دانشمندان باید تعیین کنند که آیا تحقیقات آینده باید به سمت توسعه PGPR که ریزوسفری یا اندوفیت هستند هدایت شود. پنجم، درک بهتر و سپس بهینه‌سازی رابطه بین PGPR و میکوریزا ضروری خواهد بود. با وجود محدودیت‌های ذکر شده در بالا، دلایل زیادی وجود دارد که باور کنیم علم کشاورزی به آرامی می‌تواند تمرکز خود را به استفاده مؤثر از PGPR تغییر دهد. بنابراین، آینده این فناوری بسیار روشن به نظر می‌رسد.

گیاه میزبان ایجاد کنند. و از جامعه باکتریایی در برابر سیستم ایمنی میزبان محافظت کند و تعامل طولانی مدت بین باکتری‌ها و گیاهان را تقویت کند (۲۲).

کاربردهای باکتری‌های محرک رشد گیاه برای بهبود پایداری تولید

کاربردهای باکتری‌های محرک رشد گیاه استفاده برای بهبود پایداری تولید در چند دهه گذشته، شاهد تقاضای فزاینده مردم برای غذاهای سالم‌تر و بی‌خطرتر، که با تأثیر کم بر محیط زیست تولید میشوند، بوده ایم. کشت رایج 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 گزینه‌های زیستی سازگار با محیط زیست برای کودها و شیوه‌های مدیریت خاک متمرکز شده است تا باعث کاهش استفاده از مواد شیمیایی در کشاورزی شوند. مجموعه‌ای از رویکردها و ارگانیزم‌ها شناسایی شده‌اند که ممکن است الزامات کشاورزی پایدار را برآورده کند که شامل طیف وسیعی از باکتری‌های مفید در کنار قارچ‌ها و موجودات دیگر است. غربالگری و آزمایش باکتری‌های محرک رشد گیاه (PGPB) جدید منجر به تولید تعداد زیادی از سویه‌های متعلق به *Bacillus Agrobacterium*، *Paenibacillus macerans*، *Azospirillum*، *Azotobacter*، *Pseudomonas*، *Serratia*، *Burkholderia*، *Delftia*، *Pantoea agglomerans*، *Rhizobium* شد (۱۱۵). آگاهی دقیق از مکانیسم‌های مورد استفاده توسط هر PGPR، 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 پیش‌بینی بودن شرایط مزرعه است که به طور بالقوه با مایه تلقیح‌ها 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.

نتیجه‌گیری

استفاده از PGPR به عنوان یک جزء جدایی‌ناپذیر از عمل کشاورزی یک فناوری است که زمان آن فرا رسیده است.

منابع

- Aasfar, A., Bargaz, A., Yaakoubi, K., Hilali, A., Bennis, I., Zeroual, Y., and Meftah Kadmiri, I. (2021). Nitrogen Fixing Azotobacter Species as Potential Soil Biological Enhancers for Crop Nutrition and Yield Stability. *Frontiers in Microbiology*, 12, 628379
- Admassie, M., Assefa, F., and Alemu, T. (2020). Different mechanism, application, methods and properties of plant growth promoting rhizosphere bacteria. *Appl. Microbiol.* 6, 177
- Aguilera-Torres, C., Riveros, G., Morales, L.V., Sierra-Almeida, A., Schoebitz, M., and Hasbún, R. (2023). Relieving Your Stress: PGPB Associated with Andean Xerophytic Plants Are Most Abundant and Active on the Most Extreme Slopes. *Frontiers in Microbiology*, 13, 1062414.
- Ahmed, B., Zaidi, A., Khan, M.S., Rizvi, A., Saif, S., and Shahid, M. (2017). Perspectives of plant growth promoting rhizobacteria in growth enhancement and sustainable production of tomato. Microbial strategies for vegetable production: *Springer*. 125–49.
- Akinuoye-Adelabu, D.B., and Steenhuisen, S. (2019). Bredenhand, E. Improving pea quality with vermicompost tea and aqueous biochar: Prospects for sustainable farming in Southern Africa. *South African Journal of Botany*, 123, 278–285.
- Alori, E.T., Glick, B.R., and Babalola, O.O. (2017). Microbial Phosphorus Solubilization and Its Potential for Use in Sustainable Agriculture. *Frontiers in Microbiology*, 8, 971.
- Albelda-Berenguer, M., Monachon, M., and Joseph, E. (2019). Siderophores: from natural roles to potential applications. *Advances in Applied Microbiology*, 106, 193-225
- Ali, S., Charles, T.C., and Glick, B.R. (2014). Amelioration of high salinity stress damage by plant growth promoting bacterial endophytes that contain ACC deaminase. *Plant Physiology and Biochemistry*. 80, 160-167.
- Amara, U., Khalid, R., Hayat, R., and Maheshwari, D.K. (2015). Bacterial metabolites in sustainable agroecosystem. DK Maheshwari (Ed.), *Bacterial metabolites in sustainable agroecosystem*, Springer International, 87-103.
- Arancon, N.Q., Owens, J.D., and Converse, C. (2019). The effects of vermicompost tea on the growth and yield of lettuce and tomato in a non-circulating hydroponics system. *Journal of Plant Nutrition*. 42, 2447–2458
- Ayilara, M.S., Adeleke, B.S., and Babalola, O.O. (2022). Bioprospecting and challenges of plant microbiome research for sustainable agriculture. a review on soybean endophytic bacteria. *Microbial Ecology*. 85, 1113-1135
- Azeem, M., Riaz, A., Chaudhary, A.N., Hayat, R., Hussain, Q., Tahir, M.I., and Imran, M. (2014). Microbial phtvase activity and their role in organic P mineralization. *Archives of Agronomy and Soil Science*. 61, 751–766.
- Bai, Y., Eijsink, V.G., Kielak, A.M., van Veen, J.A., and de Boer, W. (2016). Genomic comparison of chitinolytic enzyme systems from terrestrial and aquatic bacteria. *Environmental Microbiology*. 18 (1) : 38-49
- Bazany, K.E., Wang, J.T., Delgado-Baquerizo, M., Singh, B.K., and Trivedi, P. (2022). Water deficit affects inter-kingdom microbial connections in plant rhizosphere. *Environmental Microbiology*, 24 . 3722-3734
- Bakker, P.A., Berendsen, R.L., Doornbos, R.F., Wintermans, P.C., and Pieterse, C.M. (2013). The rhizosphere revisited: root microbiomics. *Frontiers in Plant Science*, 4, 165
- Barahona, E., Navazo, A., Martínez-Granero, F., Zea-Bonilla, T., Pérez-Jiménez, R.M., Martín, M., and Rivilla, R. (2011). *Pseudomonas fluorescens* F113 mutant with enhanced competitive colonization ability and improved biocontrol activity against fungal root pathogens. *Applied and Environmental Microbiology*. 77, 5412–5419.
- Beheshti, M., Alikhani, H. A., Pourbabaee, A. A., Etesami, H., Asadi Rahmani, H., and Noroozi, M. (2022). Enriching periphyton with phosphate-solubilizing microorganisms improves the growth and concentration of phosphorus and micronutrients of rice plant in calcareous paddy soil. *Rhizosphere*. 24, 100590.
- Begum, N., Qin, C., Ahanger, M.A., Raza, S., Khan, M.I., Ashraf, M., and Zhang, L. (2019). Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Plant Growth Regulation: Implications in Abiotic Stress Tolerance. *Frontiers in Plant Science*. 10, 1068.
- Borah, P., Gogoi, N., Asad, S.A., Rabha, A.J., and Farooq, M. (2023). An insight into plant growth-promoting rhizobacteria-mediated mitigation of stresses in plant. *Journal of Plant Growth Regulation*, 42 (5) : 3229-3256
- Bulgarelli, D., Oter, R.G., Munch, P.C., Weiman, A., and Dröge, J., et al. (2015). Structure and function of the bacterial root microbiota in wild and domesticated barley. *Cell Host & Microbe* 17: 392–403.
- Bünemann, E.K. (2015). Assessment of gross and net mineralization rates of soil organic phosphorus—A review. *Soil Biology & Biochemistry*. 89, 82–98.
- Castiblanco, L.E., and Sundin, G.W. (2016). New insights on molecular regulation of biofilm formation in plant-associated bacteria. *Journal of Integrative Plant Biology*, 58 (4): 362-372
- Castro, D. (2022). Who comes first? Implications of the plant-microbiome-soil continuum feedback on plant performance. *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae*. 27.
- Chen, K., Li, G.J., Bressan, R.A., Song, C.P., Zhu, J.K., and Zhao, Y. (2020). Abscisic acid dynamics, signaling, and functions in plants. *Journal of Integrative Plant Biology*. 62, 25–54.
- Chen, H., Tang, L., Wang, Z., Su, M., Tian, D., and Zhang, L., et al. (2020). Evaluating the protection of bacteria from extreme Cd (II) stress by P-enriched biochar. *Environmental Pollution*. 263, 114483.
- Chen, H., Zhang, J., Tang, L., Su, M., Tian, D., and Zhang, L., et al. (2019). Enhanced Pb immobilization via the combination of biochar and phosphate solubilizing bacteria. *Environment International* . 127, 395–401.
- Chen, Y., Wang, W., Zhou, D., Jing, T., and Li, K. et al. (2020). Biodegradation of lignocellulosic agricultural residues by a newly isolated *Fictibacillus* sp. YS-26 improving carbon metabolic properties and functional diversity of the rhizosphere microbial community. *Bioresource Technology*. 310: 123381
- Cordero, A.P., Vergara, D.E.M., and Mendoza, Y.A. (2023). Production of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid deaminase (ACC) by *Burkholderia cepacia* as an indicator of cadmium contamination. *Journal of Positive School Psychology*. 1008-1016
- Colombo, C., Palumbo, G., He, J.Z., and Pinton, R. (2014). Cesco Cesco. Review on iron availability in soil: interaction of Fe minerals, plants, and microbes. *Journal of Soils and Sediments*. 14, 538-548
- Daniel, A. I., Fadaka, A. O., Gokul, A., Bakare, O. O., Aina, O., Fisher, S., et al. 2022. Biofertilizer: the future of food security and food safety. *Microorganisms*. 10, 1–16.
- Danish, S., Zafar-Ul-Hye, M., Hussain, S., Riaz, M., and Qayyum, M.F. (2020). Mitigation of Drought Stress in Maize through Inoculation with Drought Tolerant ACC Deaminase Containing PGPR under Axenic Conditions. *Pakistan Journal of Botany*. 52, 49–60.
- De Souza, R., Ambrosini, A., and Passaglia, L.M.P. (2015). Plant growth-promoting bacteria as inoculants in agricultural soils. *Genetics and Molecular Biology*. 38, 401–419.
- Devarajan, A.K., Muthukrishnan, G., Truu, J., Truu, M and Ostonen, I. (2021). The foliar application of rice

- phyllosphere bacteria induces drought-stress tolerance in *Oryza sativa* (L.). *Plants*. 10 , 387
34. Devi, V., Gomathy, M., Sabarinathan, K.G., Jeyshee, M., and Kalaiyarasi, V. (2020). Assessing the plant growth promoting activity of phylloplane associated plant bacteria of Rice. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*. 9 , 384-391
 35. Dhungana, M.B., and Kantar, N.H. (2023). Nguyen. Root exudate composition from different plant species influences the growth of rhizosphere bacteria. *Rhizosphere*. 25, Article 100645
 36. Dos Santos, R.M., Diaz, P.A.E., Lobo, L.L.B., and Rigobelo, E.C. (2020). Use of plant growth-promoting rhizobacteria in maize and sugarcane: Characteristics and applications. *Frontiers in Sustainable Food Systems*. 4, 136
 37. Egamberdieva, D., Wirth, S.J., Alqarawi, A.A., Allah, E.F., and Hashem, A. (2017). Phytohormones and beneficial microbes: essential components for plants to balance stress and fitness. *Frontiers Microbiology*. 8:1-14
 38. Etesami, E., and Maheshwari, D.K. (2018). Use of plant growth promoting rhizobacteria (PGPRs) with multiple plant growth promoting traits in stress agriculture: action mechanisms and future prospects. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 156 , 225-246
 39. Fasusi, O. A., Cruz, C., and Babalola, O. O. (2021). Agricultural sustainability: microbial biofertilizers in rhizosphere management. *Agriculture*. 11, 1-19.
 40. Fernández-Romero, M., Parras-Alcántara, L., Lozano-García, B., Clark, J., and Collins, C. (2016). Soil Quality Assessment Based on Carbon Stratification Index in Different Olive Grove Management Practices in Mediterranean Areas. *Catena*. 137, 449-458.
 41. Gamalero, E and Glick, B.R. (2015). Bacterial modulation of plant ethylene levels. *Plant Physiology*. 169: 13-22
 42. Gandhi, N.U., and Chandra, S.B. (2012). A comparative analysis of three classes of bacterial non-specific Acid phosphatases and archaeal phosphoesterases: Evolutionary perspective. *Acta Informatica Medica*. 20, 167-173
 43. Gaiero, J.R., Bent, E., and Fraser, T.D. (2018). Validating novel oligonucleotide primers targeting three classes of bacterial non-specific acid phosphatase genes in grassland soils. *Plant Soil* . 427, 39-51.
 44. Gebreyohannes, G., Nyerere, A., Bii, C., and Sbhatu, D.B. (2019). Challenges of intervention, treatment, and antibiotic resistance of biofilm-forming microorganisms. *Heliyon*. 5 (8) : e02192
 45. Glick, B.R. (2021). Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications *Scientifica*. 963401
 46. Grobelak, A., Napora, A., and Kacprzak, M. (2015). Using plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) to improve plant growth. *Ecological engineering*. 84. 22-28.
 47. Gururani, M. A., Upadhvaya, C. P., Strasser, R. J., Woong, Y. J., and Park, S. W. (2012). Physiological and biochemical responses of transgenic potato plants with altered expression of PSII manganese stabilizing protein. *Plant Physiol. Biochem*. 58, 182-194
 48. Gupta, S., and Pandey, S. (2023). Plant growth promoting rhizobacteria to mitigate biotic and abiotic stress in plants. *Sustainable Agriculture Reviews 60: Microbial Processes in Agriculture* . 47-68
 49. Hagner, M., Mikola, J., and Saloniemi, I. (2019). Effects of a glyphosate-based herbicide on soil animal trophic groups and associated ecosystem functioning in a northern agricultural field. *Scientific Reports*. 9, 8540.
 50. Hakim, S., Naqqash, T., Nawaz, M.S., Laraib, L., Siddique, M.J., and Zia, R., et al. (2021). Rhizosphere engineering with plant growth-promoting microorganisms for agriculture and ecological sustainability. *Front. Sustain. Food System*. 5 , 617157
 51. Hao, C., Dungait, J.A., Wei, X., Ge, T., Kuz'yakov, Y., Cui, J. TZ., and, Zhang, F. (2022). Maize root exudate composition alters rhizosphere bacterial community to control hotspots of hydrolase activity in response to nitrogen supply. *Soil Biology & Biochemistry* . 170 , 108717
 52. Hartman, K., and Tringe, S.G. (2019). Interactions between plants and soil shaping the root microbiome under abiotic stress. *Biochem. J*. 476 . 2705-2724
 53. Han, Y., White, P. J., and Cheng L. (2022). Mechanisms for improving phosphorus utilization efficiency in plants. *Annals of Botany*. 129, 247-258.
 54. Hamid, B., M. Zaman, S. Farooq, S. Fatima, R.Z. Sayyed, Z.A. and Baba, et al. (2021). Bacterial plant biostimulants: a sustainable way towards improving growth, productivity, and health of crops. *Sustainability*, 13 (5): 2856.
 55. Hashem, A., Tabassum, B., and Allah, E.F.A. (2019) . *Bacillus subtilis*: A plant-growth promoting rhizobacterium that also impacts biotic stress. *Saudi Journal of Biological Sciences* . 26,1291-1297.
 56. He, B., Hu, F., Du, H., Cheng, J., Pang, B., and Chen, X., et al. (2022). Omics-driven crop potassium use efficiency breeding. *Frontiers in Plant Science*. 13, 1076193.
 57. Helander, M., Pauna, A., and Saikkonen, K. (2019). Glyphosate residues in soil affect crop plant germination and growth. *Scientific Reports*. 9, 19653.
 58. Ilangumaran, G., and Smith, D.L. (2017). Plant growth promoting rhizobacteria in amelioration of salinity stress: A systems biology perspective. *Frontiers in Plant Science*. 8, 1768.
 59. Iqbal, N., Khan, N.A., Ferrante, A., Trivellini, A., Francini, A and MIR Khan, M.I.R. (2017). Ethylene role in plant growth, development and senescence: Interaction with other phytohormones. *Frontiers in Plant Science*, 8 , 475
 60. Jaborova, D., Wirth, S., Kannepalli, A., Narimanov, A., Desouky, S., Davranov, K., Sayyed, R.Z., El Enshasy, H., Malek, R.A., and Syed, A., et al. (2020). Co-Inoculation of rhizobacteria and biochar application improves growth and nutrients in soybean and enriches soil nutrients and enzymes. *Agronomy* . 10, 1142.
 61. Jafari, M., Tahmoures, M., Ehteram, M., Ghorbani, M., and Panahi, F. (2022). The role of vegetation in confronting erosion and degradation of soil and land. *Soil Erosion Control in Drylands*. Springer . 33-141
 62. Jadhav, H.P., Shaikh, S.S. and Sayyed, R.Z. (2017). Role of hydrolytic enzymes of rhizoflora in biocontrol of fungal phytopathogens: an overview. *Rhizotrophs: Plant growth promotion to bioremediation* . 183-203
 63. Ju, Y., Shan, K., Liu, W., Xi, C., Zhang, Y., and Wang, W., et al. (2022). Effect of different initial fermentation pH on exopolysaccharides produced by *Pseudoalteromonas agarivorans* Hao 2018 and Identification of Key Genes Involved in Exopolysaccharide Synthesis via Transcriptome Analysis. *Marine drugs*. 20(2):89
 64. Kanissery, R., Gairhe, B., Kadyampakeni, D., Batuman, O., and Alferez, F. (2019). Glyphosate: Its Environmental Persistence and Impact on Crop Health and Nutrition. *Plants* . 8, 499.
 65. Kamal, R, Gusain, Y.S, and Kumar, V. (2014). Interaction and symbiosis of AM fungi, actinomycetes and plant growth promoting rhizobacteria with plants: strategies for the improvement of plants health and defense system. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*. 3(7):564-585
 66. Kalayu, G. (2019). Phosphate solubilizing microorganisms: promising approach as biofertilizers. *Int J Agronomy* . 1-7.
 67. Kamat, S.S., and Raushel, F.M. (2013). The enzymatic conversion of phosphonates to phosphate by bacteria. *Current Opinion in Chemical Biology*. 17, 589-596.
 68. Kafarski, P. (2020). Phosphonates: Their Natural Occurrence and Physiological Role. In *Contemporary Topics about Phosphorus in Biology and Materials*; Churchill, D.G., Sikirić, M.D., Čolović, B., Milhofer, H.F., Eds.; IntechOpen: London, UK.
 69. Khan, N., Ali, S., Tariq, H., Latif, S., Yasmin, H., Mehmood, A., and Shahid, M.A. (2020). Water

- conservation and plant survival strategies of rhizobacteria under drought stress. *Agronomy*, 10, 1683.
70. Kour, D., Kaur, T., Yadav, N., Rastegari, A.A., Singh, B., A.N. (2023). Co-inoculation of nitrogen fixing and potassium solubilizing *Acinetobacter* sp. for growth promotion of onion (*Allium cepa*). *Biologia*. 1-7
 71. Kour, D.; Kaur, T., Yadav, N., Rastegari, A.A., Singh, B., Kumar, V., Yadav, A.N. (2020). Chapter 10—Phytases from microbes in phosphorus acquisition for plant growth promotion and soil health. In *New and Future Developments in Microbial Biotechnology and Bioengineering*; Rastegari, A.A., Yadav, A.N., Yadav, N., Eds.; Elsevier: Amsterdam, The Netherlands, 157–176
 72. Kaur, H., Kaur, J., Gera, R. (2016). Plant growth promoting rhizobacteria: a boon to agriculture. *International Journal of Cell Science and Bitechology*, 5, 17-22
 73. Kesavan, P.C., and Swaminathan, M.S. (2018). Modern technologies for sustainable food and nutrition security. *Current Science*. 115, 1876–1883.
 74. Kenawy, A., Dailin, D.J., Abo-Zaid, G.A., Malek, R.A., Ambehatabi, K.K., and Zakaria, K.H.N., et al. (2019). Biosynthesis of antibiotics by PGPR and their roles in biocontrol of plant diseases. *Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Sustainable Stress Management: Volume 2: Rhizobacteria in Biotic Stress Management*. 1-35
 75. Khoshru, B., Mitra, D., Khoshmanzar, E., Myo, E.M., Uniyal, N., and Mahakur, B., et al. (2020). Current scenario and future prospects of plant growth-promoting rhizobacteria: an economic valuable resource for the agriculture revival under stressful conditions. *Journal of Plant Nutrition*, 43 (20): 3062-3092
 76. Kryuchkova, Y.V., Burygin, G.L., Gogoleva, N.E., Gogolev, Y.V., Chernyshova, M.P., Makarov, O.E., and Turkovskaya, O.V. (2014). Isolation and characterization of a glyphosate-degrading rhizosphere strain, *Enterobacter cloacae* K7. *Microbiological Research*. 169, 99–105.
 77. Kundan, R., Pant, G., Jadon, N., and Agrawal, P.K. (2015). Plant growth promoting rhizobacteria: Mechanism and current prospective. *Journal Fertilizers and Pesticides*. 6, 155.
 78. Kumar, D., Saraf, M., Joshi, C.G., and Joshi, M. (2022). Host plant rhizo-microbiome interactions: seasonal variation and microbial community structure analysis associated with *Barleria prionitis*. *Ecological Genetics and Genomics*, 22, 100109
 79. Kumar, A., and Verma, J.P. (2019). The role of microbes to improve crop productivity and soil health. *Ecological Wisdom Inspired Restoration. Engineering, Springer, Singapore*. 249-265
 80. Le Gall, S., Bérard, A., Page, D., Lanoe, L., Bertin, N., and Doussan, C. (2021). Increased Exopolysaccharide Production and Microbial Activity Affect Soil Water Retention and Field Performance of Tomato under Water Deficit. *Rhizosphere*. 19, 100408.
 81. Liu, J., Ma, K., Ciais, P., and Polasky, S. (2016). Reducing human nitrogen use for food production. *Scientific Reports*. 6, 30104.
 82. Liu, L., Li, W., Song, W., and Guo, M. (2018). Remediation techniques for heavy metal-contaminated soils: principles and applicability. *Scienc of the Total Environment*, 633, 206-219
 83. Liang, Y., Li, M., Pan, F., Ma, J., Yang, Z., Ling, T., and Song, Z. (2020). Alkaline Phosphomonoesterase-Harboring Microorganisms Mediate Soil Phosphorus Transformation With Stand Age in Chinese *Pinus massoniana* Plantations. *Frontiers in Microbiology*. 11, 67–76.
 84. Luo, C., He, B., Shi, P., Xi, J., Gui, H., and Pang, B., et al. (2022). Transcriptome dynamics uncovers long non-coding RNAs response to salinity stress in *Chenopodium quinoa*. *Frontiers in Plant Science*. 13, 988845
 85. Lyu, D., Zajonc, J., Page, A., Tanney, C.A.S., and Shah, A. (2021). Plant Holobiont Theory: The phytomicrobiome plays a central role in evolution and success. *Microorganisms*, 9, 675
 86. Mayer, C., luj, R.M., Muehleck, M., Walter, A., Unsleber, S., Hottmann, I., and Borisova, M. (2019). Bacteria's different ways to recycle their own cell wall. *International Journal of Medical Microbiology*. 309 (7), 151326
 87. Marra, L.M., de Oliveira-Longatti, S.M., Soares, C.R.F.S., Olivares, F.L., and Moreira, F.M.S. (2019). The Amount of Phosphate Solubilization Depends on the Strain, C-Source, Organic Acids and Type of Phosphate. *Geomicrobiology Journal*. 36, 232–242
 88. Ma, Y., Dias, M.C., and Freitas, H. (2020). Drought and Salinity Stress Responses and Microbe-Induced Tolerance in Plants. *Frontiers in Plant Science*. 11, 591911.
 89. Ma, Y., Zhang, C., Oliveira, R.S., Freitas, H., and Luo, Y. (2016). Bioaugmentation with Endophytic Bacterium E6S Homologous to *Achromobacter piechaudii* Enhances Metal Rhizoaccumulation in Host *Sedum plumbizincicola*. *Frontiers in Plant Science*. 7, 75.
 90. Ma, Y., Oliveira, R.S., Freitas, H., and Zhang, C. (2016). Biochemical and Molecular Mechanisms of Plant-Microbe-Metal Interactions: Relevance for Phytoremediation. *Frontiers in Plant Science*. 7, 918.
 91. Mahmud, K., Missaouli, A., Lee, K., Ghimire, B., and Presley, H.W. et al. (2021). Rhizosphere microbiome manipulation for sustainable crop production. *Current Plant Biology*, 27: 100210.
 92. Meena, M., Swapnil, P., Divyanshu, K., Kumar, S., Harish, Y.N. and Tripathi, et al. (2020). PGPR-mediated induction of systemic resistance and physicochemical alterations in plants against the pathogens: current perspectives. *Journal of Basic Microbiology*, 60 (10) : 828-861
 93. Mendoza, R.A., Hsieh, J., and Galiano, R.D. (2019). The impact of biofilm formation on wound healing, Wound healing-current perspectives, Chapter 14
 94. Mendes, G.O., Murta, H.M., Valadares, R.V., Silveira, W.B., Silva, I.R., and Costa, M.D. (2020). Oxalic acid is more efficient than sulfuric acid for rock phosphate solubilization. *Minerals Engineering*. 155, 106458.
 95. Mishra, S., Wang, K.-H.; Sipes, B.S., and Tian, M. (2017). Suppression of root-knot nematode by vermicompost tea prepared from different curing ages of vermicompost. *Plant Disease*. 101, 734–737.
 96. Nag, P., Dheeman, S., and Maheshwari, D.K. (2022). Symbiotic and asymbiotic nitrogen fixation: an overview. *Nitrogen Fixing Bacteria: Sustainable Growth of Non-legumes*. 11-22
 97. Nadeem, S.M., Ahmad, M., Tufail, M.A., Asghar, H.N., Nazli, F., and Zahir, Z.A. (2021). Appraising the Potential of EPS-producing Rhizobacteria with ACC-deaminase Activity to Improve Growth and Physiology of Maize under Drought Stress. *Physiology Plant*. 172, 463–476.
 98. Nelson, A.R.L.E., Ravichandran, K., Antony, U. 2019. The impact of the Green Revolution on indigenous crops of India. *J. Ethn. Foods*. 6, 8.
 99. Neal, A.L.; Blackwell, M.; and Akkari, E. (2018). Phylogenetic distribution, biogeography and the effects of land management upon bacterial non-specific Acid phosphatase Gene diversity and abundance. *Plant Soil*. 427, 175–189.
 100. Nygren, C.M.R., and Rosling, A. (2009). Localisation of phosphomonoesterase activity in ectomycorrhizal fungi grown on different phosphorus sources. *Mycorrhiza*. 19, 197–204.
 101. Ojuerie, O.B., and Babalola, O.O. (2023). Growth Enhancement and Extenuation of Drought Stress in Maize Inoculated with Multifaceted ACC Deaminase Producing Rhizobacteria. *Frontiers in Sustainable Food Systems*. 6, 1076844.
 102. Osanai, T., Shirai, T., Iijima, H., Nakaya, Y., Okamoto, M., and Kondo, A., et al. (2015). Genetic manipulation of a metabolic enzyme and a transcriptional regulator increasing succinate excretion from unicellular cyanobacterium. *Frontiers in Microbiology*. 6, 1064.

103. Olanrewaju, O.S., Ayangbenro, A.S., Glick, B.R., and Babalola, O.O. (2019). Plant health: Feedback effect of root exudates-rhizobiome interactions. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 103, 1155-1166
104. Oosten, M.J.V., Pepe, O., Pascale, S., Silletti, S., and Maggio, A. (2017). The role of biostimulants and bioeffectors as alleviators of abiotic stress in crop plants. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture*. 4:5.
105. Pahari, A., Nayak, S.K., Banik, A., Lakra, P.B., and Mishra, B.B. (2021). Biological nitrogen fixation mechanism and applications. *Agriculturally Important Microorganisms*, CRC Press. 137-151
106. Patel, P.R., Shaikh, S.S., and Sayyed, R.Z. (2018). Modified chrome azurol S method for detection and estimation of siderophores having affinity for metal ions other than iron. *Environmental Sustainability*, 1 (1): 81-87
107. Pankievicz, V.C.S., do Amaral, F.P., Ané, J.-M., and Stacey, G. (2021). Diazotrophic Bacteria and Their Mechanisms to Interact and Benefit Cereals. *Moecular. Plant-Microbe Interactions*. 34, 491-498.
108. Panpatte, D.G., Jhala, Y.K., Shelat, H.N., and Vyas, R.V. (2016). *Pseudomonas fluorescens*: a promising biocontrol agent and PGPR for sustainable agriculture. *Microbial inoculants in sustainable agricultural productivity: Vol. 1: Research perspectives*. 257-270
109. Panchal, P., Preece, C., Peñuelas, J., and Giri, J. (2022). Soil carbon sequestration by root exudates. *Trends in Plant Science*. 27(8):749-757.
110. Patra, S., Mishra, P., Mahapatra, S.C., and Mithun, S.K. (2016). Modelling Impacts of Chemical Fertilizer on Agricultural Production: A Case Study on Hooghly District, West Bengal, India. *Modeling Earth Systems and Environment*. 2, 1-11.
111. Rawat, P., Shankhdhar, D., and Shankhdhar, S. C. (2020). Plant growth-promoting rhizobacteria: A booster for ameliorating soil health and agriculture production, 47-68.
112. Rawat, P., Das, S., Shankhdhar, D., and Shankhdhar, S.C. (2021). Phosphate-Solubilizing Microorganisms: Mechanism and Their Role in Phosphate Solubilization and Uptake. *Journal Soil Science and Plant Nutrition*. 21, 49-68.
113. Raklami, A., Bechtaoui, N., Tahiri, A., Anli, M., Meddich, A., and Oufdou, K. (2019). Use of rhizobacteria and mycorrhizae consortium in the open field as a strategy for improving crop nutrition, productivity and soil fertility. *Frontiers in Microbiology*. 10, 1106. [
114. Rashid, U., Yasmin, H., Hassan, M.N., Naz, R., Nosheen, A., Sajjad, M., Ilyas, N., Keyani, R., Jabeen, Z., and Mumtaz, S., et al. (2022). Drought-Tolerant *Bacillus megaterium* Isolated from Semi-Arid Conditions Induces Systemic Tolerance of Wheat under Drought Conditions. *Plant Cell Report*. 41, 549-569.
115. 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.
116. Rejsek, K., Vranova, V., and Formanek, P. (2012). Determination of the Proportion of Total Soil Extracellular Acid Phosphomonoesterase (E.C. 3.1.3.2) Activity Represented by Roots in the Soil of Different Forest Ecosystems. *Scientific World Journal*. 250805.
117. Rizvi, A., Ahmed, B., Khan, M.S., Umar, S., and Lee, J. (2021). Sorghum-Phosphate Solubilizers Interactions: Crop Nutrition, Biotic Stress Alleviation, and Yield Optimization. *Frontiers in Plant Science*. 12, 746780.
118. Riaz, U., Murtaza, G., Anum, W., Samreen, T., Sarfraz, M., and Nazir, M.Z. (2021). Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) as biofertilizers and biopesticides. *Microbiota and Biofertilizers*, Springer, Cham . 181-196
119. Rodríguez, H., and Fraga, R. (1999). Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. *Biotechnology Advances*. 17, 319-339.
120. Romero-Munar, A., and Aroca, R. (2023). A Non-K⁺-Solubilizing PGPB (*Bacillus megaterium*) Increased K⁺ Deprivation Tolerance in *Oryza Sativa* Seedlings by up-Regulating Root K⁺ Transporters. *Plant Physiology and Biochemistry*. 196, 774-782.
121. Saboki Ebrahim and Singh. (2011). K.U. Saboki Ebrahim, B. Singh. Pathogenesis related (PR) proteins in plant defense mechanism. *Science and Against Microbial Pathogenos*, 2 , 1043-1054
122. Samaddar, S., Chatterjee, P., Choudhury, A.R., Ahmed, Sh., and Sa, T. (2019). Interactions between *Pseudomonas* spp. and their role in improving the red pepper plant growth under salinity stress. *Microbiological Research*. 219, 66-73
123. Saravankumar, D. (2012). Rhizobacterial ACC deaminase in plant growth and stress amelioration, in bacteria in Agrobiolgy: *Stress Management*, eds D Maheshwari (Berlin, Heidelberg: Springer), 187-204.
124. Sarmah, R., and Sarma, A. K. (2022). Phosphate solubilizing microorganisms: A review. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 54, 1306-1315.
125. Salwan, R., Sharma, M., Sharma, A., and Sharma, V. (2023). Insights into Plant Beneficial Microorganism-Triggered Induced Systemic Resistance. *Plant Stress Article*. 100140
126. Salvi, P., Manna, M., Kaur, H., Thakur, T., Gandass, N., Bhatt, D., and Muthamilarasan, M. (2021). Phytohormone signaling and crosstalk in regulating drought stress response in plants. *Plant Cell Report*. 40, 1305-1329.
127. Santoyo, G., Urtis-Flores, C.A., Loeza-Lara, P.D., Orozco-Mosqueda, M.D.C., and Glick, B.R. (2021). Rhizosphere colonization determinants by plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR). *Biology*, 10 (6), 475
128. Sarwar, S., Khaliq, A., Youstra, M., Sultan, T., Ahmad, N., and Khan, M.Z. (2020). Screening of siderophore-producing PGPRs isolated from groundnut (*Arachis hypogaea* L.) rhizosphere and their influence on iron release in soil. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 51 (12): 1680-1692
129. Saha, M., Sarkar, S., Sarkar, B., Sharma, B.K., Bhattacharjee, S., and Tribedi, P. (2016). Microbial siderophores and their potential applications: a review. *Environmental Science and Pollution Control Series*., 23 , 3984-3999
130. Sati, D., Pande, V., and Samant, M. (2023). Plant-Beneficial *Bacillus*, *Pseudomonas*, and *Staphylococcus* Spp. from Kumaon Himalayas and Their Drought Tolerance Response. *Frontiers in Sustainable Food Systems*. 7, 1085223.
131. Sadaf, N., Muhammad, Z.H., Naeem, I., Muyassar, H.A., and Aishah, A. (2022). Harnessing the Phytase Production Potential of Soil-Borne Fungi from Wastewater Irrigated Fields Based on Eco-Cultural Optimization under Shake Flask Method. *Agriculture*, 12, 103.
132. Schnepf, A., Jones, D., and Roose, T. (2011). Modelling nutrient uptake by individual hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi: Temporal and spatial scales for an experimental design. *Bulletin of Mathematical Biology*. 73, 2175-2200.
133. Sekurova, O. N., Schneider, O., and Zotchev, S. B. (2019). Novel bioactive natural products from bacteria via bioprospecting, genome mining and metabolic engineering. *Microb. Biotechnology*. 12, 828-844.
134. Singh, B.K., and Walker, A. (2006). Microbial degradation of organophosphorus compounds. *FEMS Microbiology Reviews*. 30, 428-471.
135. Singh, B., and Satyanarayana, T. (2011). Microbial phytases in phosphorus acquisition and plant

- growth promotion. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 17, 93–103.
136. Sickerman, N.S., Hu, Y., and Ribbe, M.W. (2019). Nitrogenases. *Methods in Molecular Biology*. 1876, 3–24.
 137. Smith, D.L., Gravel, V., and Yergeau, E. (2017). Editorial: Singalling in the phytomicrobiome. *Frontiers in Plant Science*, 8, 611
 138. Soltys-Kalina, D., Plich, J., Strzelczyk-Żyta, D., Śliwka, J., Marczewski, W. (2016). The Effect of Drought Stress on the Leaf Relative Water Content and Tuber Yield of a Half-Sib Family of ‘Katahdin’-Derived Potato Cultivars. *Breeding Science*. 66, 328–331
 139. Souza, R., De Ambrosini, A., and Passaglia, L.M.P. (2015). Plant growth promoting bacteria as inoculants in agricultural soils. *Genetics and Molecular Biology*. 38, 401-419.
 140. Suárez-Moreno, Z.R., Vinchira-Villarraga, D.M., Vergara-Morales, D.I., Castellanos, L., Ramos, F.A., Guarnaccia, C., Degrassi, G., Venturi, V., and Moreno-Sarmiento, N. (2019). Plant-Growth promotion and biocontrol properties of three *Streptomyces* spp. isolates to control bacterial rice pathogens. *Frontiers in Microbiology*. 10, 290.
 141. Shah, A., Nazari, M., Antar, M., Msimbira, L.A., Naamala, J., Lyu, D., Rabileh, M., Zajonc, J., and Smith, D.L. (2021). PGPR in agriculture: A sustainable approach to increasing climate change resilience. *Frontiers in Sustainable Food System*. 5, 667546.
 142. Shameer, S., and Prasad, T.N.V.K.V. (2018) . Plant growth promoting rhizobacteria for sustainable agricultural practices with special reference to biotic and abiotic stresses, *Plant Growth Regulation*., 84, 603-615
 143. Sharma, S.B., Sayyed, R.Z., Trivedi, M.H., and Gobi, T.A. (2013). Phosphate solubilizing microbes: Sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils. *Springerplus*. 2, 587.
 144. Tamburini, F., Pfahler, V., Bunemann, E.K., Guelland, K., Bernasconi, S.M., and Frossard, E. (2012). Oxygen isotopes unravel the role of microorganisms in phosphate cycling in soils. *Environmental Science and Technology*. 46, 5956–5962.
 145. Tian, D., Xia, J., Zhou, N., Xu, M., Li, X., and Zhang, L., et al. (2022). The utilization of phosphogypsum as a sustainable phosphate-based fertilizer by *Aspergillus Niger*. *Agronomy*, 12, 646.
 146. Tian, J., Ge, F., Zhang, D., Deng, S., and Liu, X. (2021). Roles of Phosphate Solubilizing Microorganisms from Managing Soil Phosphorus Deficiency to Mediating Biogeochemical P Cycle. *Biology* . 10, 158.
 147. Tsegaye, Z., Gizaw, B., Tefera, G., Feleke, A., Chaniyalew, S., Alemu, T., and Assefa, F. (2019). Isolation and biochemical characterization of Plant Growth Promoting (PGP) bacteria colonizing the rhizosphere of Tef crop during the seedling stage. *Journal of Plant Science and Phytopathology*. 3, 013–027.
 148. Ullah, A., Akbar, A., Luo, Q., Khan, A.H., Manghwar, H., Shaban, and M., Yang, X. (2019). Microbiome Diversity in Cotton Rhizosphere Under Normal and Drought Conditions. *Microbial Ecology*. 77, 429–439.
 149. Upadhyay, S.K., Rajput, V. D., Kumari, A., Espinosa-Saiz, D., Menendez, E., Minkina, T., Dwivedi, P., and Mandzhieva, S. (2022). Plant growth-promoting rhizobacteria: a potential bio-asset for restoration of degraded soil and crop productivity with sustainable emerging techniques. *Environmental Geochemistry and Health*. 45(12),9321-9344
 150. Wang L. J., Sheng M. Y., Li S., and Wu J. (2021). Patterns and dynamics of plant diversity and soil physical-chemical properties of the karst rocky desertification ecosystem, SW China. *Pol. Journal of Environmental Studies*. 30, 1393–1408.
 151. Wang, C., Pan, G., Lu, X and Qi, W. (2023). Phosphorus solubilizing microorganisms: potential promoters of agricultural and environmental engineering. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*. 11,1181078.
 152. Yang, X., and Fang, S. (2015). Practices, perceptions, and implications of fertilizer use in East-Central China. *Ambio*. 44, 647–652.
 153. Yasmin, H., Naeem, S., Bakhtawar, M., Jabeen, Z., Nosheen, A., Naz, R., Keyani, R., Mumtaz, S., and Hassan, M.N. (2020). Halotolerant Rhizobacteria *Pseudomonas Pseudoalcaligenes* and *Bacillus Subtilis* Mediate Systemic Tolerance in Hydroponically Grown Soybean (*Glycine max* L.) against Salinity Stress. *PLoS ONE* . 15, e0231348.
 154. Yaadesh, S., Tomar, G.S., Kaushik, R., Prasanna, R., and Grover, M. (2023). Azospirillum–Bacillus Associations: Synergistic Effects on in Vitro PGP Traits and Growth of Pearl Millet at Early Seedling Stage under Limited Moisture Conditions. *Biotechnology* . 13, 90.
 155. Zeng, J., Xu, T., Cao, L., Tong, C., Zhang, X., and Luo, D et al. (2018). The role of iron competition in the antagonistic action of the rice endophyte *Streptomyces sporecinereus* OsiSh-2 against the pathogen *Magnaportheorhyzae*. *Microbial Ecology*. 76, 1021-1029

Plant Growth-Promoting Bacteria: Mechanisms and Applications

Shirinzadeh A.

Department of Agronomy, Parsabad Moghan Branch ,Islamic Azad University ,Parsabad Moghan, I.R. of Iran

Abstract

The worldwide increases in both environmental damage and human population pressure have the unfortunate consequence that global food production may soon become insufficient to feed all of the world's people. It is therefore essential that agricultural productivity be significantly increased within the next few decades. To this end, agricultural practice is moving toward a more sustainable and environmentally friendly approach. This includes both the increasing use of transgenic plants and plant growth-promoting bacteria as a part of mainstream agricultural practice. Here, a number of the direct and indirect mechanisms utilized by plant growth-promoting bacteria are discussed and considered. It is envisioned that in the not too distant future, plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) will begin to replace the use of chemicals in agriculture, horticulture, silviculture, and environmental cleanup strategies. While there may not be one simple strategy that can effectively promote the growth of all plants under all conditions, some of the strategies that are discussed already show great promise.

Keywords: PGPR, Direct and indirect mechanism, Rhizosphere, Agricultural Productivity