



Effect of The Plant- Microbe Interaction on Secondary Metabolites

Mehmet Veysi Çetiz^{1,a,*}, Abdulrezzak Memon^{1,b}

¹Department of Molecular Biology and Genetics, Faculty of Science and Arts, Usak University, 64000 Usak, Turkey

*Corresponding author

ARTICLE INFO	ABSTRACT
<p><i>Review Article</i></p> <p>Received : 06/08/2020 Accepted : 13/02/2021</p> <p>Keywords: Secondary metabolites Plant microbe interaction Rhizosphere microbiome Bacteria Fungus</p>	<p>The microbes that live in and on plants (the plant microbiome) are critical for plant health and exert their influence by facilitating the nutrient acquisition, regulating plant hormone levels, and helping to withstand pathogen attack. Plants are meta-organisms that are associated with complex microbiomes. The majority of the microorganisms including epiphytes and endophytes generally play a significant role in providing essential nutrients to the plants where they live. In addition, plant microbe interaction affects the content of secondary metabolites and their derivatives in the host plant. In this review article we summarize the interaction of the plant and microbe interaction especially the microorganisms of the rhizosphere and their effect on the secondary metabolites level in plants. The current knowledge of the plant- microbe interaction at molecular level are also being reviewed in brief.</p>

Türk Tarım – Gıda Bilim ve Teknoloji Dergisi, 9(2): 281-287, 2021

Bitki Mikrop Etkileşiminin Sekonder Metabolitler Üzerindeki Etkisi

MAKALE BİLGİSİ	ÖZ
<p><i>Derleme Makale</i></p> <p>Geliş : 06/08/2020 Kabul : 13/02/2021</p> <p>Anahtar Kelimeler: Sekonder metabolitler Bitki mikrop etkileşimi Rizosfer mikrobiyomu Bakteri Mantar</p>	<p>Bitkilerde ve üzerinde yaşayan mikroplar (bitki mikrobiyomu) bitki sağlığı için kritik öneme sahiptir ve besin alımını kolaylaştırarak, bitki hormon seviyelerini düzenleyerek ve patojen saldırısına karşı koymaya yardımcı olarak etkilerini gösterirler. Bitkiler karmaşık mikrobiyomlarla ilişkili meta organizmalardır. Bitki yüzeylerinde (epifitler) veya bitki dokuları (endofitler) içinde bulunan mikroorganizmaların çoğu, herhangi bir bitki hastalığına neden olmaz, ancak genellikle konakçı bitkilerinin besin tedarikine önemli ölçüde katkıda bulunur. Ayrıca bitki mikrop etkileşimi sekonder metabolit miktarında değişimlere neden olur. Bu derlemede, bitki sekonder metabolit miktarını artıran bitki ve kökle ilişkili mikrop (Rizosfer) arasındaki etkileşimine odaklanarak bu fenomeni destekleyen mekanizmalar hakkında anlayışımızı geliştirecek detaylı bilgiler verilmektedir.</p>

^a mvcetiz@gmail.com

^{id} <https://orcid.org/0000-0002-2635-6553>

^b rmemon@usak.edu.tr

^{id} <https://orcid.org/0000-0001-9447-6453>



Giriş

Mikroplar, Dünya'daki yaşamın denge içerisinde sürdürülmesi için önemli öğelerden birisidir. Ancak toprak, okyanus ve atmosfer gibi ortamlardaki mikropların çoğu ve hatta kendi vücudumuzda bulunan mikroplar hakkında çok az bilgiye sahibiz. Metagenomik gibi moleküler tekniklerin geliştirilmesi, mikropların yerinde tanımlanmasına ve mikrobiyal toplulukların ekolojik işlevlerinin az da olsa anlaşılmasına izin vermiştir (Berendsen ve ark., 2012).

Bitkilerde bitki mikrobiyotası veya bitki mikrobiyomu olarak da adlandırılan holobiontun mikrobiyal bileşenlerinde (rizosfer, fillosfer ve endosfer) bitki büyümesini ve sağlığını destekleyen önemli işlevlere sahip çok çeşitli mikroplar bulunmaktadır (Brader ve ark., 2017; Hardoim ve ark., 2015; Lemanceau ve ark., 2017; Vorholt, 2012). Bitkiler rizosfer, fillosfer ve endosferde yaşayan mikroplar ile birlikte çeşitli ekolojik durumları (rekabetçi, sömürücü, tarafsız, telafi edici, karşılıklı) kapsayan pek çok etkileşimler sergilemektedir. Bitki mikrop etkileşimi üzerinde çalışmalar mevcut olup bu çalışmalar daha çok enfeksiyon gibi patojenik etkileri hafifletmeye (Strange ve Scott, 2005; Zhang ve ark., 2013) veya abiyotik stres koşullarını azaltmaya odaklanmıştır (Meena ve ark., 2017; Yaish ve ark., 2016). Bununla birlikte, bitki büyümesini olumlu yönde etkileyen ekolojik etkileşimlerin karakterize edilmesi üzerinde uzun zamandır ilgi duyulmaktadır. Bitki-mikrop etkileşimlerinin işlevselliğinin ve gen ifadelerinin düzenlenmesinde yer alan faktörlerin ortaya çıkarılması, bitkinin bir meta-organizma olarak daha iyi anlaşılmasına sebep olurken bitkilerin mikrobiyal partnerlerinden nasıl faydalanabileceğinin bilinmesi de ürün üretimi artışına ve ürün kalitesinde iyileştirmelere yol açacağı rapor edilmiştir (Hacquard, 2016; Hardoim ve ark., 2015). Son yıllarda yapılan çalışmalar, farklı bitkilerin spesifik bitki organları ile ilişkisi oldukça karmaşık olan mikrobiyal toplulukların varlığını ortaya çıkarmıştır (Hardoim ve ark., 2015; Reinhold-Hurek ve ark., 2015; Vorholt, 2012). Bitki mikrobiyom etkileşimi bitkinin primer ve sekonder metabolitler üzerinde önemli etkileri olduğu belirtilmektedir (Singh ve ark., 2020). Bunun yanı sıra sekonder metabolitlerin değişimine genetik faktör, iklim koşulları, hasat mevsimi ve ışıklenme süresi, distilasyon yöntemi, bitki büyüme düzenleyicileri gibi birçok faktörün etki ettiği de bilinmektedir (Sefidkon ve ark., 2006; Kara ve Baydar, 2013; Yıldırım ve ark., 2019a; 2019b). Sekonder metabolitler üzerinde etkili olan faktörlerden bir tanesi olan mikrobiyomun bitki metabolitlerini nasıl regüle ettiği bu makalede detaylı bir şekilde incelenmiştir.

Bitki Mikrobiyomu

Rizosferde Bitki-Mikrop Etkileşimi

Bitki fizyologları bazen toprağı basitçe bitkiler için bir besin kaynağı olarak ifade etmelerine rağmen, aslında toprağın bakteri, mantar, protist ve hayvanları barındıran karmaşık bir ekosistem olduğu belirtilmektedir (Bonkowski ve ark., 2009; Muller ve ark., 2016). Toprak mikropları ekosistemlerde kilit rol oynamaktadır. Besin kazanımı (Smith ve Read, 1997; Sprent ve Parsons, 2000), azot döngüsü (Kowalchuk ve Stephen, 2001; Tiedje 1988), karbon döngüsü (Hogberg ve ark., 2001) ve toprak oluşumu

dahil olmak üzere çok sayıda önemli ekosistem sürecini etkilemektedir (Rillig ve Mummey, 2006). Rizosferdeki bakteriler, mantarlar (Arbuscular Mikorizal Mantarlar: AMF), oomisetler, virüsler ve benzeri yapıların bitki kökü ile etkileşimi (Şekil 1, 2), rizosferdeki mikrobiyotadan etkilenmekte ayrıca bitkinin primer, sekonder yapılarında değişimlere neden olmaktadır (Buée ve ark., 2010; Schweiger ve ark., 2014; Singh ve ark., 2020).

Bitkilerde sekonder metabolizmanın kökeni hakkında farklı iddialar bulunmaktadır (Karuppusamy, 2009; Jennewein ve ark., 2001). Bu iddialar bitkilerin ve rizosfer mikropların sekonder metabolitleri üretmek için yollarla birleştiği bitkilerin veya endofitik mantarların bu ikincil metabolitleri ürettiğini ve bunları diğer hücrelere transfer ettiğini ileri sürmektedir. Fakat radyoaktif işaretli primer amino asitler kullanılarak yapılan biyosentetik yolak çalışmalarında, bitkilerin ve endofitik mantarların ikincil metabolitlerin üretimi için benzer fakat farklı metabolik yollara sahip olduğu tespit edilmiştir (Zhang ve ark., 2009).

Mantar İlişkisi

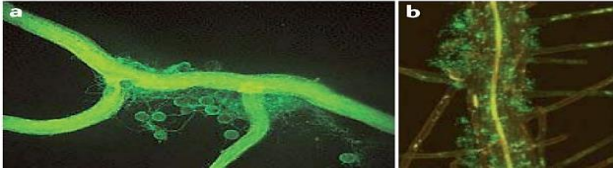
Bitki ve mantarlar uzun zamandan beri karşılıklı ilişki içerisinde dirler. Bu ilişkide Gymenerosmycota, Basidomycota ve az da olsa Ascomycota türleri önemli derecede rol almıştır. Rizosferde bulunan mantarlar patojenik etkilerinin bulunmasının yanı sıra simbiyot olarak da bulunabilmektedir. Simbiyot olarak bulunan mantarlar bitkiler ile karşılıklı yarar sağlamakta ve bitki kökleri içerisinde bulunduğu endofitik dışında bulunma durumunda ise epifitik olarak adlandırılmaktadır. Buna karşın bitki-mantar ilişkisinde her bitki ve türe has mekanizmalar ortaya çıkmaktadır. Aşağıda bitki-mantar ilişkisi AMF ve *Trichoderma* türleri ile açıklanmıştır.

Rizosferde bulunan arbuscular mikorizal mantarlar (AMF) konak bitki köklerinde yaşayan obligat biyotroftur. AMF-bitki etkileşimleri oldukça yaygındır (tüm kara bitkilerinin yaklaşık olarak % 80'i). Bitki direnci üzerindeki etkileri iyi bilinen toprak kaynaklı mantarlardır. Li ve ark., 2013 yaptıkları çalışmada, konak bitkinin kuraklık stersinde, AMF'de bulunan akuaporin *GintaQPF1* ve *GintaQPF2* gen ifadelerinin önemli ölçüde arttığı ve bitkinin kuraklık toleransı üzerinde önemli etkisi olduğu bildirilmiştir. Bu mantarlar konak bitkiye fosfat sağlarken AMF'nin konak bitkinin fosfat alımına yardımcı olduğu bilinmektedir. AM mantarların zarında bulunan Pi' transfatörler topraktan fosfatı mantar hiflerine transfer etmekten sorumludur (Benedetto ve ark., 2005; Harrison ve Buuren 1995; Maldonado-Mendoza ve ark., 2001; Olsson ve ark., 2005). Konak bitki AM mantarlarına karbon sağladığı bilinmekte, böylece mutualist bir yaşam sürdürmektedirler (Smith ve Read 2008). AMF hifleri bitki köklerinin bulunduğu rizosferin kimyasal ve biyolojik özelliklerine farklılıklara neden olan protonları, enzimleri, karbonhidratları salgılamaktadır (Johansson ve ark., 2004). Bu salgılar nedeniyle, AMF miselyumu tarafından dengesiz anyon/kasyon alımının, rizosferdeki toprak asit-baz özelliğinin değiştirdiğini göstermiştir. Konak bitki ve AMF etkileşimde içinde olduğu rizosfer toprağına NH₄⁺ uygulandığında pH düştüğü gözlemlenirken, aynı toprağı NO₃⁻ uygulandığında rizosfer toprağı yani bitki köklerinin lokalize olduğu alan aynı kalırken dökme toprağın ise

alkali hale geldiği bildirilmiştir (Wang ve ark., 2013). Ayrıca AMF Fosfor dışında, azot (N), kalsiyum (Ca), bakır (Cu), mangan (Mn), kükürt (S) ve çinko (Zn) demir (Fe) gibi diğer besin maddelerinin alınımını sağlamaktadır (Sieverding, 1991; Caris et al. 1998).

Trichoderma türleri bitkilerde kök endofitleri olarak tanımlanmıştır. AM mantarları gibi bitki ve mantar arasında karşılıklı yarar ilkesine dayanan yaşamları vardır (Kredics ve ark 2018). Rizosferde konak bitki ve *Trichoderma spp.* ilişkisine bakıldığında, *Trichoderma* türleri metabolit üretmekte ve konak bitki metabolit moleküllerini alıp, bu mantarın bitkiye doğru büyümesini uyaran sinyal moleküllerini salgılamakta, böyle simbiyotik bir yaşam sürdürmektedirler. Bu etkileşimden ötürü konak bitkide bir dizi farklı fenolik bileşik, terpenoid, lipit, amino asit ve karbonhidrat salgıladığı tespit edilmiştir (Akiyama ve ark., 2005; Contreras-Cornejo ve ark., 2015).

Rizosferde simbiyoz olarak bulunan mantarlar ile aşılana bitkiler, olumsuz çevre koşullarında direnç ve üretim potansiyellerini artırmaktadır. Fenotipik plastisitenin yanı sıra bu manarlar, bitkilerde metabolik değişikliklere neden olmaktadır ancak bu etkiler mantar türüne ve bitkiye özgüdür (Şekil 1a). (McNear, 2013)



Şekil 1. Rizosferdeki mikroorganizmalar.

a) *Zea mays* kökleri üzerinde arbuskular mikorizal mantarlar (AMF) (McNear 2013) b) *Arabidopsis thaliana*'nın rhizobakterium *Bacillus subtilis* FB17 kolonizasyonu tarafından bitki büyümesini teşviki (Lakshmanan ve ark., 2013)

Figure 1. Microorganisms in the rhizosphere.

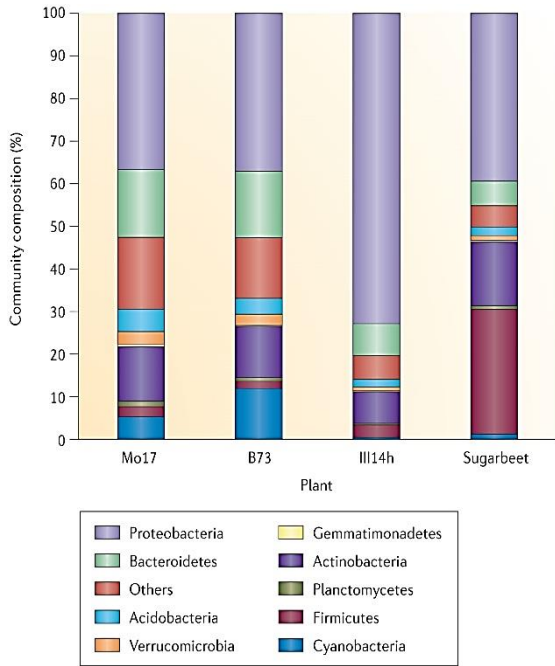
a) Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on a *Zea mays* root. (McNear, 2013) b) Colonization of *Arabidopsis thaliana* by the plant growth-promoting rhizobacterium *Bacillus subtilis* FB17

Bakteri İlişkisi

Bakteriler dünya üzerindeki genetik çeşitliliğin büyük bir bölümünü oluşturmaktadır (Lakshmanan ve ark., 2013; Whitman ve ark., 1998). Yaklaşık olarak bir gram toprakta 10^{10} – 10^{11} bakteri bulunmakta ve bu mikropların biyo-jeokimyasal döngüde önemli roller oynadıkları bilinmektedir (Claire Horner-Devine ve ark., 2003). Bu mikropların bitki kökleri ile ilişkili olan bakterilere kök bakterileri denilmektedir. Kök bakterileri bitki kökleri ile olan etkileşimleri karşılaştırıldığında bazılarının yararlı bazılarının ise zararlı etkilerde bulunmaktadır. Yararlı etkileşimde bulunan kök bakterilerinin bazılarının bitki gelişmesini uyarıcı bir etkide bulunması, bitkilere molekül sağlama veya biyo-kontrol ajanı olarak bitkilere yararlı etkilerde bulunmaktadır. Bu tür yararlı etkide bulunan kök bakterilerine bitki gelişimini uyaran kök bakterileri denilmekte ve PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria) olarak kısaltılmaktadır. Bitki köklerinden zengin besin bileşenlerini rizosfere salgılamasından (karbonhidratlar, organik asitler, vitaminler, nükleotidler, flavonoidler, enzimler, hormon ve uçucu bileşikler ve diğer organik bileşikler) dolayı mikrobiyal aktiviteyi uyarmakta, bu rizobakterilerin yoğun bir şekilde kolonize olmasını sağlamamaktadır (Mendes ve ark., 2013; Hashem ve ark., 2016). Rizobakterilerin aktiviteleri arasında; Patojenik veya

mutualistik olarak kökle ilişkisi açısından bitki üzerindeki direkt etkisi ve serbest yaşayan mikropların besin kaynaklarını parçalaması veya yeni formlara dönüştürmesi açısından ise dolaylı olmak üzere etkisi iki ana mekanizmaya ayrılabilir (Leake ve ark., 2004). Rizosferde bulunan mineralleri bitkinin alabileceği forma dönüştürmesi veya azot fiksasyonu direk etkide bulunabileceği gibi, patojenlere karşı dayanıklılık ve bitki büyümesini teşvik eden hormonların üretilmesi gibi dolaylı etkisi bulunmaktadır (Berg ve ark., 2013; Mendes ve ark., 2013). Bakterilerin ürettiği fitohormonlar, bitki dokusunda bulunan endojen büyüme düzenleyicileri etkilemekte; kuraklık, ağır metal toksisitesi, aşırı sıcaklık ve tuzluluk gibi streslere maruz kalan konak bitkinin bu stres faktörlerine karşı toleransını artırdığı bilinmektedir (Hashem ve ark., 2016; Sorty ve ark., 2016). Ayrıca konak bitki rizosferinde izole edilen *Acinetobacter*, *Pantoea*, *Pseudomonas*, *Rhizobium* ve *Sinorhizobium*, *Bacillus*, *Enterobacter*, *Brevibacillus*, *Cellulosimicrobium*, *Mycobacterium*, *Ochrobactrum* ve *Paenibacillus*'in çeşitli izolatlar (Egamberdieva ve ark., 2016), *Mycobacterium* türleri (Tsavkelova ve ark., 2007) *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Cellulomonas*, *Streptomyces*, *Nocardia*, *Nocardiopsis*, *Spirillospora*, *Microbispora*, *Micromonospora* ve *Mycoplana* (Egamberdieva ve ark 2009) gibi farklı cins ve türlere ait bakterilerin çeşitli fitohormonlar üretmektedir (Piccoli ve ark., 2011; de Santi Ferrara, ve ark., 2012; Gutierrez-Manero ve ark 2001; Yandigeri ve ark 2012). Bu mikroorganizmalar, bitkilerde besinsel ve hormonal dengeyi düzenleyerek, sistemik toleransı indüklemiş, bitkilerin strese karşı tepkilerini azaltmışlardır. Mikroorganizmalar bitki büyümesini ve stres toleransını iyileştirme çeşitli mekanizmalarından yararlanmaktadır. Bu mekanizmalardan biri, rizosfer veya kök dokusunda metabolit ve fitohormon sentezlemesidir (Etesami ve ark., 2015).

Bununla beraber çok sayıda çalışmada, rizosferde ekili ve doğal bitki türlerinin mikrobiyal popülasyonlar ile etkileşiminin bitki türüne özgü olduğu rapor edilmiştir (Costa ve ark., 2006; Dias ve ark., 2012; Smalla ve ark., 2001) (Şekil 2). Birçok bağımsız çalışma, proteobakterileri (*Pseudomonadaceae* veya *Burkholderiaceae*) rizosfer mikrobiyotasının baskın üyeleri olduğunu bildirmiştir (Şekil 2) (DeAngelis ve ark., 2009; Gomes ve ark., 2001; Mendes ve ark., 2011; Peiffer ve ark., 2013; Sharma ve ark., 2005; Uroz ve ark., 2010; Vandenkoornhuysen ve ark., 2007). Bu çalışmaların başlıca örneklerinde, *Avena fatua* bitkisinin rizosferinde ve kütle toprağında 1.917 bakteriyel takson belirlenmiş ve bunlardan 147 (*Firmicutes*, *Actinobacteria* ve *Alphaproteobacteria*) (%7)'sinin kütle topraktakilerden farklı olduğu belirlenmiştir. Farklı bölgelerde yetiştirilmiş 3 Mısır genotipi ve Şeker pancarının rizosferinde bakteri topluluğu bileşiminin birbirinden farklı olduğu tespit edilmiştir (Mendes ve ark., 2011; Peiffer ve ark., 2013) (Şekil 2). Bakteriler rizosferde baskın bir şekilde bulunmaları dışında bitkiler ile etkileşime girerek gen ifadelerinin yeniden düzenlenmesine neden olmaktadır. Örneğin, pirinç kültür bitkisi ile yapılan çalışmada, *A. brasilense*'nin bitkinin köklerinde kolonize olduğu tespit edilmiş ve pirinç köklerinde yüzlerce farklı şekilde ifade edilen genler tanımlanmıştır (Thomas ve ark., 2019). Bunlara ek olarak bu mikropların sekonder metabolitler üzerinde etkileri aşağıda detaylı olarak açıklanmıştır.



Şekil 2. Rizosferdeki bakteri topluluğu bileşimi.

Üç Mısır genotipi (Mo17, B73 ve III14h) ve Şeker pancarı rizosferinde bakteri topluluğu bileşimi (Mendes ve ark., 2011; Peiffer ve ark., 2013)
Figure 2. The composition of the bacterial community in the rhizosphere.

The composition of the bacterial community in the rhizosphere of three maize genotypes (Mo17, B73 and III14h) and of sugarbeet (Mendes ve ark., 2011; Peiffer ve ark., 2013)

Sekonder Metabolit Üzerindeki Etkisi

Bitkisel metabolitler, kimyasal bileşiklerin fonksiyonlarına ve biosentetik yollarının karakterine göre primer ve sekonder metabolitler olmak üzere ikiye ayrılmaktadır. Primer metabolitler canlılar arasında hemen hemen aynı şekilde sentezlenmekte ve yaşam için temel görevler yapmaktadır. Sekonder metabolitler ise bitkinin çevreye adaptasyonunu sağlayan, üretilen kısmi görev alan, bitkinin biyotik ve abiyotik savunmasında önemli görevleri olan organik bileşiklerdir (Alvarez, 2014). Bu bileşikler primer metabolitlere göre daha kompleks yapıdadırlar (Bartwal, 2012). Biyolojide sekonder metabolit kavramı ilk kez Kossel (1891) tarafından kullanılmıştır (Bourgand ve ark., 2001). Sekonder metabolitlerin bulunduğu birçok bitki endemik bitkilerdendir. Bu sebeple sekonder metabolit moleküllerin sürdürülebilir üretimi için yeni yaklaşımlar bulunması bir zorunluluktur. Sekonder metabolitler içerdiği kimyasal yapıdan ötürü genel olarak üç grupta sınıflandırılmaktadır. Bunlar fenolikler, terpen-steroidler ve alkaloidlerdir. Genellikle özelleşmiş hücrelerde, bitkinin belirli bir gelişim safhasında ya da stres esnasında üretilen sekonder metabolitlerin bitkide çok küçük miktarlarda bulunduğu ifade edilmektedir (Alvarez, 2014). Bu sekonder metabolit miktarındaki değişim nedenleri ve mekanizmaları araştırmacılar tarafından merak edilmektedir. Bundan dolayı araştırmacılar bitki mikrop ilişkisinde bitki hücresi içerisinde sekonder metabolitlerin değişimi üzerine birçok çalışma yapmaktadır. Bunlar detaylı olarak aşağıda belirtilmektedir.

Mantar-bitki etkileşimi incelendiğinde, *Rhizopagus irregularis* ile aşıl原因an Plantaginaceae, Fabaceae ve Poaceae familyasına ait bitkilerde yaprakta fosfor

miktarının arttığı ve yaprak metabolomunda değişiklikler meydana geldiği ayrıca sekonder metabolit olan Catalpol'un, *Plantago lanceolata*'da yüksek oranda arttığı, *Veronica chamaedrys*'te ise azaldığı tespit edilmiştir (Schweiger ve ark., 2014). Burada biyoaktif fitokimyasalların bitkinin kendisi tarafından mı yoksa dokularındaki faydalı organizmalar ile karşılıklı ilişkisinin bir sonucu olarak mı oluştuğu sorusu araştırmacıları yeni araştırmalar yapmaya sevk etmiştir. Hem bitkilerden hem de mantarlardan kaynaklanan indükleyici faktörlerin bir kombinasyonun sırasıyla bitkilerde ve mantarlarda sekonder metabolit birikimini arttırdığı anlaşılmıştır (Engels ve ark., 2008).

Bakteri-bitki etkileşimi incelendiğinde, sekonder metabolitlerce zengin fesleğen bitkisinin (*Ocimum basilicum*) *Bacillus subtilis* (GB03) ile aşıl原因masının terpen (α -terpineol ve öjenolden) sentezini büyük oranda artırdığı ifade edilmiştir (Banchio ve ark., 2009). İtalyan kekiği köklerinin toprak bakterileriyle (*P. fluorescens* ve *A. brasilense*) aşıl原因masından sonra monoterpenerin (timol, karvakrol, sabinen hidrat ve terpinen) büyük oranda arttığı rapor edilmiştir (Banchio ve ark., 2010). *Agrobacterium rhizogenes*'in plazmitindeki bakteriyal DNA'da bulunan oksin sentez genlerini (rol genleri) konukçunun dokusuna aktarmasıyla büyük miktarda kök oluşumu meydana gelmektedir (Ambros ve ark., 1986). Aynı zamanda da hastalığa karşı dirençli genlerin uyarılması ile sekonder metabolit sentezlenmesinin artmasına neden olduğu bildirilmiştir (Flores ve ark., 1999). Bitki-mikrop etkileşiminde gen ifadelerinin düzenlenmesinden dolayı araştırmacılar sekonder metabolit ile ilişkili gen ekspresyon değişimini gözlemlemek amacıyla; pervane çiçeğini (*Catharanthus roseus*) bakteriyel suşlar (*Curvularia sp*; *Choanephora infundibulifera*; *Aspergillus japonik*; *Pseudomonas sp.*) ile aşıl原因mışlar ve söz konusu bitkilerde ikincil metabolit üretimi için kullanılan genlerin ekspresyonunun arttığını belirlemişlerdir (Singh ve ark., 2020).

Bitki-Mikrop Etkileşim Önemi

Bitki toprak mikrop etkileşim çalışmaları, tarımsal arazilerde yaygın olarak bulunan türler arasında bitkilerin türlere özgü toprak mikrobiyal toplulukları üretebileceğini göstermiştir (Kourtev et al. 2002; Peiffer ve ark., 2013; Hunter ve ark., 2003). Toprak mikrobiyal topluluklarının bitki topluluklarının kompozisyonunu ve dinamiklerini yapılandırmak için baskın bir güç olabileceği belirtilmektedir (Philippot ve ark., 2013; Van Der Heijden ve ark., 2000). Ayrıca rizosferde mikrobiyal etkileşimlerin bitkilerin fizyolojik ve kimyasal özellikleri üzerindeki etkileri ve bitki-bitki etkileşimleri üzerindeki etkisi tam olarak açıklanamamıştır. Toprak mikrobiyal topluluğu ile bitki etkileşimi, bitki büyümesini ve kimyasını önemli ölçüde etkileyebildiğinden bitki türleri arasında toprak mikrobiyal topluluklarının bileşimindeki varyasyon filogenetik mesafeye göre yanıt verebilmektedir. Bundan dolayı bu etkileşimin tam olarak anlaşılmasının kültür bitkilerinde verim artışına yol açacağı, bu sayede biyotik-abiyotik zarar ve zararlıların zarar seviyelerinin önlenebileceği öngörülmektedir (Hacquard, 2016; Hardoim ve ark., 2015). Örneğin, yaprak biyo-kimyası ve bitki-otobur ilişkisi potansiyel olarak bitki-bitki

etkileşimlerinde önemli bir faktördür. Toprak mikropları yaprak dokusu kimyasını değiştirirse, muhtemelen otçulların, özellikle böceklerin konakçı seçimini ve beslenme davranışlarını etkileyebileceği ifade edilmektedir (Schittko ve Wurst, 2014; Sikes ve ark., 2010).

Tıbbi bitkilerdeki sekonder metabolitlerin drogların etken madde kaynağı olması ayrıca doğal olarak üretilen drogların yan etkilerinin daha az ve doğal bitkisel kaynak olmasından dolayı tıbbi bitkilerin öneminin günden güne arttığı ifade edilmektedir (Çelik ve Çelik, 2007; Faydaoğlu ve Sürücüoğlu, 2013). Son yapılan çalışmalar bitki-mikrop etkileşiminin sekonder metabolit üretimi üzerinde önemli derece etkili olduğunu göstermiştir.

Sonuç

Bitkilerdeki sekonder metabolitlerin kalitesi, çoğunlukla rizosferdeki biyotik ve abiyotik faktörlerinden etkilenmektedir. Rizosferdeki mikrobiyal çeşitlilik, tıbbi aromatik bitkilerin özelliklerinin geliştirilmesinde önemli bir rol oynamaktadır. Mikrobiyal çeşitlilik, kütle toprakla karşılaştırıldığında ve ayrıca farklı çalışmalar arasındaki büyük farklılıklara bakıldığında rizosfer mikrobiyomunun genel bir tanımını yapmak zordur. Ayrıca, rizosfer mikrobiyomunun tanımlayıcı analizlerinin yapılmasına ek olarak, spesifik mikrop popülasyonlarının seçilmesinin altında yatan mekanizmalar üzerinde de araştırmaların detaylı olarak yapılması gerekmektedir. Tıbbi aromatik bitkilerin besin maddesi alımının iyileştirilmesi ve ikincil metabolit üretiminde önemli derecede katkısı olan ve konak bitki rizosferinde bulunan çeşitli bakteri ve mantar türleriyle ilişkisi bilinmektedir. Bitki-mikrob etkileşiminde, konak bitkilerin abiyotik ve biyotik stres toleransını artırmasının yanı sıra organik molekülleri bitkinin alabileceği forma dönüştürmesi, rizosfer toprağını düzenlemesi, bazı moleküllerin mobilizasyonunu artırması, konak bitkilere, karbonhidrat, lipid, amino asit, fitohormonlar, metabolit vb. molekülleri sağlamasından dolayı bu ikili ilişki önemlidir. Ayrıca bitki-mikrob etkileşiminde bitkiler tarafından salgılanmayan bazı lipid, karbonhidrat, amino asit, terpeoidlerin mikroplar aracılığıyla bitkilere verilmesi veya bitkilerin alması, bunun altında yatan mekanizmaların, bitkilerin gen ifadelerinin değişmesi ve bu sinyalizasyonun hangi reseptörler aracılığıyla alındığının detaylı araştırılmasına ihtiyaç vardır.

Teşekkür

Bu çalışma, Uşak Üniversitesi Bilimsel Araştırma Koordinasyon Birimi (BAP) tarafından Prof. Dr. Abdulrezzak MEMON'un MF05 numaralı projesine verilen destek ile yürütülmüştür.

Kaynaklar

Akiyama K, Matsuzaki K, Hayashi H. 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 435 (7043): 824-827. doi:10.1038/nature03608

Alvarez MA. 2014. Plant Biotechnology for Health From Secondary Metabolites to Molecular Farming. Springer International Publishing, ISBN 978-3-319-05770-5.

Ambros PF, Matzke AJM, Matzke MA. 1986. Localization of Agrobacterium rhizogenes T-DNA in plant chromosomes by in situ hybridization. *The EMBO Journal*, 5 (9): 2073-2077. PMID: 16453703.

Banchio E, Bogino PC, Santoro M, Torres L, Zygadlo J, Giordano W. 2010. Systemic induction of monoterpene biosynthesis in *Origanum x majoricum* by soil bacteria. *Journal Agriculture Food Chemical*, 58(1): 650-654. DOI: <https://doi.org/10.1021/jf9030629>

Banchio E, Xie X, Zhang H, Paré P. W. 2009. Soil bacteria elevate essential oil accumulation and emissions in sweet basil. *Journal Agriculture Food Chemical*, 57(2): 653-657. doi: 10.1021/jf8020305

Bartwal A, Mall R, Lohani P, Guru SK, Arora S. 2012. Role of Secondary Metabolites and Brassinosteroids in Plant Defense Against Environmental Stresses. *Journal of Plant Growth Regulation*, 32(1): 216-232. doi: 10.1007/s00344-012-9272-x

Benedetto A, Magurno F, Bonfante P, Lanfranco L. 2005. Expression profiles of a phosphate transporter gene (GmosPT) from the endomycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Mycorrhiza*, 15(8): 620-627. doi: 10.1007/s00572-005-0006-9

Berendsen RL, Pieterse CM, Bakker PA. 2012. The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in plant science*, 17(8): 478-486. doi: 10.1016/j.tplants.2012.04.001

Berg G, Alavi M, Schmidt CS, Zachow C, Egamberdieva D, Kamilova F, Lugtenberg B. 2013. Biocontrol and osmoprotection for plants under salinated conditions. *Molecular microbial ecology of the rhizosphere*, 1: 561-573.

Bonkowski M, Villenave C, Griffiths B. 2009. Rhizosphere fauna: the functional and structural diversity of intimate interactions of soil fauna with plant roots. *Plant Soil*, 321(1-2) 213-233. doi: 10.1007/s11104-009-0013-2

Bourgau F, Gravot A, Milesi S, Gontier E. 2001. Production of plant secondary metabolites: a historical perspective. *Plant Science*, 161(5): 839-851. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(01\)00490-3](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(01)00490-3)

Brader G, Compant S, Vescio K, Mitter B, Trognitz F, Ma LJ, Sessitsch A. 2017. Ecology and genomic insights into plant-pathogenic and plant-nonpathogenic endophytes. *Annual Review of Phytopathology*, 55: 61-83. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080516-035641>

Buée M, Murat C, Frey-Klett P, Martin F. 2010. Pyrosequencing reveals a contrasted bacterial diversity between oak rhizosphere and surrounding soil. *Environmental Microbiology Reports*, 2(2): 281-288. doi: 10.1111/j.1758-2229.2009.00117.x

Caris C, Hördt W, Hawkins HJ, Römheld V, George E. 1998. Studies of iron transport by arbuscular mycorrhizal hyphae from soil to peanut and sorghum plants. *Mycorrhiza*, 8(1): 35-39.

Claire Horner-Devine MC, Leibold MA, Smith VH, Bohannan BJM. 2003. Bacterial diversity patterns along a gradient of primary productivity. *Ecology Letters*, 6(7): 613-622. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00472.x>

Contreras-Cornejo HA, Macías-Rodríguez L, López-Bucio J. 2015. Fungal biomolecules in plant growth promotion. *John Wiley Online Library*. ISBN 9781118958308

Costa R, Götz M, Mrotzek N, Lottmann J, Berg, G, Smalla K. 2006. Effects of site and plant species on rhizosphere community structure as revealed by molecular analysis of microbial guilds. *FEMS microbiology ecology*, 56(2): 236-249. doi: 10.1111/j.1574-6941.2005.00026.x

Çelik E, Çelik GY. 2007. Bitki uçucu yağlarının antimikrobiyal özellikleri. *Orlab On-Line Mikrobiyoloji Dergisi*, 5(2): 1-6.

de Santi Ferrara FI, Oliveira ZM, Gonzales, HHS, Floh EIS, Barbosa, HR. 2012. Endophytic and rhizospheric enterobacteria isolated from sugar cane have different potentials for producing plant growth-promoting substances. *Plant Soil*, 353(1-2): 409-417. doi:10.1007/s11104-011-1042-1

- DeAngelis KM, Brodie EL, DeSantis TZ, Andersen GL, Lindow SE, Firestone MK. 2009. Selective progressive response of soil microbial community to wild oat roots. *ISME Journal*, 3(2): 168-178. doi: 10.1038/ismej.2008.103
- Dias ACF, Hoogwout EF, Silva MDCP, Salles JF, van Overbeek LS, van Elsas JD. 2012. Potato cultivar type affects the structure of ammonia oxidizer communities in field soil under potato beyond the rhizosphere. *Soil Biology and Biochemistry*, 50: 85-95. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.03.006>
- Egamberdieva, D, Kucharova Z. 2009. Selection for root colonising bacteria stimulating wheat growth in saline soils. *Biology Fertilizers Soils*, 45 (6): 561–573. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00374-009-0366-y>
- Egamberdieva D, Wirth S, Behrendt U, Ahmad P, Berg G. 2017. Antimicrobial activity of medicinal plants correlates with the proportion of antagonistic endophytes. *Frontiers in Microbiology*, DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00199>
- Engels B, Dahm P, Jennewein S. 2008. Metabolic engineering of taxadiene biosynthesis in yeast as a first step towards Taxol (Paclitaxel) production. *Metabolic Engineering*, 10(3-4): 201-206. doi: 10.1016/j.ymben.2008.03.001
- Etesami, H, Alikhani HA, Hosseini HM. 2015. Indole-3-acetic acid (IAA) production trait, a useful screening to select endophytic and rhizosphere competent bacteria for rice growth promoting agents. *MethodsX*, 2: 72–78. doi: 10.1016/j.mex.2015.02.008
- Faydaoğlu E, Sürücüoğlu M. 2013. Tıbbi ve aromatik bitkilerin antimikrobiyal, antioksidan aktiviteleri ve kullanım olanakları. *Erzincan üniversitesi fen bilimleri enstitüsü dergisi*, 6(2): 233-265.
- Flores, HE, Vivanci, JM, Loyola-Vargas, MV. 1999. 'Radicle' viohemistry: the biology of root-specific metabolism. *Trends in Plant Science*, 4(6): 220-226. doi: 10.1016/s1360-1385(99)01411-9.
- Gomes NCM, Heuer H, Schönfeld J, Costa R, Mendonça-Hagler L, Smalla K. 2001. Bacterial diversity of the rhizosphere of maize (*Zea mays*) grown in tropical soil studied by temperature gradient gel electrophoresis. *Plant and Soil*, 232(1–2): 167-180.
- Gutiérrez-Mañero FJ, Ramos-Solano B, Probanza AN, Mehouchi JR, Tadeo F, Talon, M. 2001. The plant growth promoting rhizobacteria *Bacillus pumilus* and *Bacillus licheniformis* produce high amounts of physiologically active gibberellins. *Physiologia Plantarum*, 111(2): 206–211. DOI: <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2001.1110211.x>
- Hacquard S. 2016. Disentangling the factors shaping microbiota composition across the plant holobiont. *New Phytologist*, 209(2): 454-457. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13760>
- Hardoim PR, van Overbeek LS, Berg G, Pirttilä AM, Compant S, Campisano A, Döring M, Sessitsch A. 2015. The hidden world within plants: ecological and evolutionary considerations for defining functioning of microbial endophytes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 79(3): 293-320. doi: 10.1128/MMBR.00050-14
- Harrison MJ, Buuren ML. 1995. A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Nature*, 378:626–629. doi: 10.1038/378626a0
- Hashem A, Abd_Allah EF, Alqarawi AA, Al-Huqail AA, Wirth S, Egamberdieva D. 2016. The interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and endophytic bacteria enhances plant growth of *Acacia gerrardii* under salt stress. *Frontiers in Plant Sciences*, 7:1089. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01089>
- Högberg P, Nordgren A, Buchmann N, Taylor AF, Ekblad A, Högberg MN, Nyberg G, Ottosson-Löfvenius M, Read DJ. 2001. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 411: 789-792. doi: 10.1038/35081058
- Hunter MD, Linnen CR, Reynolds BC. 2003. Effects of endemic densities of canopy herbivores on nutrient dynamics along a gradient in elevation in the southern Appalachians. *Pedobiologia*, 47(3): 231-244. DOI: <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00187>
- Jennewein S, Rithner CD, Williams RM, Croteau RB. 2001. Taxol biosynthesis: taxane 13 α -hydroxylase is a cytochrome P450-dependent monooxygenase. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(24): 13595-13600. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.251539398>
- Johansson JF, Paul LR, Finlay RD. 2004. Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. *FEMS Microbiol Ecology*, 48:1–13. doi: 10.1016/j.femsec.2003.11.012
- Kara N, Baydar H. 2013. Determination of lavender and lavandin cultivars (*lavandula* sp.) containing high quality essential oil in Isparta, Turkey. *Turk Journal of Field Crops*, 18(1): 58-65.
- Karuppusamy SA. 2009. review on trends in production of secondary metabolites from higher plants by in vitro tissue organ and cell culture. *Journal of Medical Plants Research*, 3:1222-1239. doi: 10.5897/JMPR
- Kossel A. 1891. Über die chemische Zusammensetzung der Zelle. *Archiv für physiologie*, 4: 181-186.
- Kourtev PS, Ehrenfeld JG, Häggblom M. 2002. Exotic plant species alter the microbial community structure and function in the soil. *Ecology*, 83: 3152-3166. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[3152:EPSATM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[3152:EPSATM]2.0.CO;2)
- Kowalchuk GA, Stephen JR. 2001. Ammonia-oxidizing bacteria: a model for molecular microbial ecology. *Annual Review of Microbiology*, 55: 485-529. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.55.1.485>
- Kredics L, Chen L, Kedves O, Büchner R, Hatvani L, Allaga H, Nagy VD, Khaled JM, Alharbi NS, Vágvölgyi C. 2018. Molecular tools for monitoring *Trichoderma* in agricultural environments. *Frontiers in Microbiology*, DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01599>
- Lakshmanan V, Castaneda R, Rudrappa T, Bais HP. 2013. Root transcriptome analysis of *Arabidopsis thaliana* exposed to beneficial *Bacillus subtilis* FB17 rhizobacteria revealed genes for bacterial recruitment and plant defense independent of malate efflux. *Planta*, 238(4): 657-668. doi: 10.1007/s00425-013-1920-2.
- Leake JR, Johnson D, Donnelly DP, Muckle GE, Boddy L, Read DJ. 2004. Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Canadian Journal of Botany*, 82: 1016-1045. DOI: <https://doi.org/10.1139/b04-060>
- Lemanceau P, Blouin M, Muller D, Moëgne-Loceoz Y. 2017. Let the core microbiota be functional. *Trends in Plant Science*, 22(7): 583-595. doi: 10.1016/j.tplants.2017.04.008
- Li T, Hu YJ, Hao ZP, Li H, Wang YS, Chen BD. 2013. First cloning and characterization of two functional aquaporin genes from an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *New Phytologist*, 197: 617–630. doi: 10.1111/nph.12011
- Maldonado-Mendoza IE, Dewbre GR, Harrison MJ. 2001. A phosphate transporter gene from the extraradical mycelium of an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is regulated in response to phosphate in the environment. *Molecular Plant-Microbe Interactions Journal*, 14: 1140–1148. doi: 10.1094/MPMI.2001.14.10.1140. DOI: <https://doi.org/10.1094/MPMI.2001.14.10.1140>
- McNear Jr, DH. 2013. The rhizosphere-roots, soil and everything in between. *Nature Education Knowledge*, 4(3):1.
- Meena KK, Sorty AM, Bitla UM, Choudhary K, Gupta P, Pareek A, Singh DP, Prabha R, Sahu PK, Gupta VK, Singh HB, Krishanani KK, Minhas P. 2017. Abiotic stress responses and microbe-mediated mitigation in plants: the omics strategies. *Frontiers in Plant Science*, 8: 172. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00172>

- Mendes R, Kruijt M, de Bruijn I, Dekkers E, van der Voort M, Schneider JH, Piceno YM, DeSantis TZ, Andersen GL, Bakker PA, Raaijmakers JM. 2011. Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria. *Science*, 332(6033): 1097–1100. doi: 10.1126/science.1203980
- Mendes R, Garbeva P, Raaijmakers JM. 2013. The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. *FEMS Microbiology Reviews*, 37(5): 634–663. DOI: <https://doi.org/10.1111/1574-6976.12028>
- Muller DB, Voge C, Bai Y, Vorholt JA. 2016. The plant microbiota: systems-level insights and perspectives. *Annual Review of Genetics*, 50: 211–234. DOI:<https://doi.org/10.1146/annurev-genet-120215-034952>
- Olsson PA, Burleigh SH, Aarle IM. 2005. The influence of external nitrogen on carbon allocation to *Glomus* intraradices in monoxenic arbuscular mycorrhiza. *New Phytologist*, 168(3): 677–686. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01532.x>
- Peiffer JA, Spor A, Koren O, Jin Z, Tringe SG, Dangl JL, Buckler ES, Ley RE. 2013. Diversity and heritability of the maize rhizosphere microbiome under field conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(16): 6548–6553. doi: 10.1073/pnas.1302837110
- Philippot L, Raaijmakers JM, Lemanceau P, van der Putten WH. 2013. Going back to the roots: The microbial ecology of the rhizosphere. *Nature Reviews Microbiology*, 11(11): 789–799. doi: 10.1038/nrmicro3109
- Piccolic P, Travaglia C, Cohen A, Sosa L, Cornejo P, Masuelli R, Bottini R. 2011. An endophytic bacterium isolated from roots of the halophyte *Prosopis strombulifera* produces ABA, IAA, gibberellins A1 and A3 and jasmonic acid in chemically-defined culture medium. *Plant Growth Regulation*, 64(2): 207–210. doi: 10.1007/s10725-010-9536-z
- Reinhold-Hurek B, Bünger W, Burbano CS, Sabale M, Hurek T. 2015. Roots shaping their microbiome: global hotspots for microbial activity. *Annual review of phytopathology*, 53: 403–424. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-082712-102342>
- Rillig MC Mummey DL. 2006. Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist*, 171(1): 41–53. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01750.x>
- Schittko C, Wurst S. 2014. Above- and belowground effects of plant-soil feedback from exotic *Solidago canadensis* on native *Tanacetum vulgare*. *Biological Invasions*, 16(7): 1465–1479. doi: 10.1007/s10530-013-0584-y
- Schweiger R, Baier MC, Persicke M, Müller C. 2014. High specificity in plant leaf metabolic responses to arbuscular mycorrhiza. *Nature Communications*, 5: 1–11. doi: 10.1038/ncomms4886
- Sefidkon F, Abbasi K, Khaniki GB. 2006. Influence of Drying and Extraction Methods on Yield and Chemical Composition of the Essential Oil of *Satureja hortensis*. *Food Chemistry*, 99: 19–23. doi: 10.1016/j.foodchem.2005.07.026
- Sharma S, Aneja MK, Mayer J, Munch JC, Schloter M. 2005. Characterization of bacterial community structure in rhizosphere soil of grain legumes. *Microbial Ecology*, 49(3): 407–415. doi: 10.1007/s00248-004-0041-7
- Sieverding E. 1991. *Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae Management in Tropical Agrosystems*. Eschborn press. ISBN 3-88085-462-9
- Sikes BA, Powell JR, Rillig MC. 2010. Deciphering the relative contributions of multiple functions within plant–microbe symbioses. *Ecology*, 91: 1591–1597. DOI: <https://doi.org/10.1890/09-1858.1>
- Singh S, Pandey SS, Shanker K, Kalra A. 2020. Endophytes enhance the production of root alkaloids ajmalicine and serpentine by modulating the terpenoid indole alkaloid pathway in *Catharanthus roseus* roots. *Journal of Applied Microbiology*, 128(4): 1128–1142. doi: 10.1111/jam.14546
- Smalla K, Wieland G, Buchner A, Zock A, Parzy J, Kaiser S, Roskot N, Heuer H, Berg G. 2001. Bulk and rhizosphere soil bacterial communities studied by denaturing gradient gel electrophoresis: plant-dependent enrichment and seasonal shifts revealed. *Applied and Environmental Microbiology*, Oct;67(10): 4742–4751. doi: 10.1128/aem.67.10.4742-4751.2001
- Smith SE, Read DJ. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press. ISBN 9780126528404
- Smith SE, Read D. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press. ISBN 0123705266
- Sorty AM, Meena KK, Choudhary K, Bitla UM, Minhas PS, Krishnani KK. 2016. Effect of plant growth promoting bacteria associated with halophytic weed (*Psoralea corylifolia* L.) on germination and seedling growth of wheat under saline conditions. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 180: 872–882. DOI: 10.1007/s12010-016-2139-z
- Sprent JI, Parsons R. 2000. Nitrogen fixation in legume and non-legume trees. *Field Crops Research*, 65: 183–196. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(99\)00086-6](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(99)00086-6)
- Strange RN, Scott PR. 2005. Plant disease: a threat to global food security. *Annual review of phytopathology*, 43(1): 83–116. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.43.113004.133839>
- Thomas J, Kim HR, Rahmatallah Y, Wiggins G, Yang Q, Singh R, Glazko G, Mukherjee A. 2019. RNA-seq reveals differentially expressed genes in rice (*Oryza sativa*) roots during interactions with plant-growth promoting bacteria. *Azospirillum brasilense*. *PLoS ONE*, 14(5): 1–19. doi: 10.1371/journal.pone.0217309
- Tiedje JM. 1988. Ecology of denitrification and dissimilatory nitrate reduction to ammonium. *Biology of anaerobic microorganisms*, 717: 179–244.
- Tsavkelova EA, Cherdyntseva TA, Klimova SY, Shestakov AI, Botina SG, Netrusov AI. 2007. Orchid-associated bacteria produce indole-3-acetic acid, promote seed germination, and increase their microbial yield in response to exogenous auxin. *Archives of Microbiology*, 188: 655–664. doi: 10.1007/s00203-007-0286-x
- Uroz S, Buée M, Murat C, Frey-Klett P, Martin F. 2010. Pyrosequencing reveals a contrasted bacterial diversity between oak rhizosphere and surrounding soil. *Environmental Microbiology Reports*, 2(2): 281–288. doi: 10.1111/j.1758-2229.2009.00117.x
- Van Der Heijden MGA, Bardgett RD, Van Straalen NM. 2000. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11: 296–310. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x
- Vandenkoornhuysen P, Mahé S, Ineson P, Staddon P, Ostle N, Cliquet JB, Francez AJ, Fitter AH, Young JPW. 2007. Active root-inhabiting microbes identified by rapid incorporation of plant-derived carbon into RNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(43): 16970–16975. doi: 10.1073/pnas.0705902104
- Vorholt JA. 2012. Microbial life in the phyllosphere. *Nature Reviews Microbiology*, 10(12): 828–840. doi: 10.1038/nrmicro2910
- Wang F, Jiang R, Kertesz MA, Zhang F, Feng G. 2013. Arbuscular mycorrhizal fungal hyphae mediating acidification can promote phytate mineralization in the rhizosphere of maize (*Zea mays* L.). *Soil Biology and Biochemistry*, 65: 69–74. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40009-017-0582-1>
- Whitman WB, Coleman DC, Wiebe WJ. 1998. Prokaryotes: the unseen majority. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95: 6578–6583. doi: 10.1038/nrmicro2910
- Yaish MW, Al-Lawati A, Jana GA, Vishwas Patankar H, Glick BR. 2016. Impact of soil salinity on the structure of the bacterial endophytic community identified from the roots of caliph medic (*Medicago truncatula*). *PLOS ONE*, 11(7): 1–19. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159007>

- Yandigeri MS, Meena KK, Singh D, Malviya N, Singh DP, Solanki MK, Yadav AK, Arora, DK. 2012. Drought-tolerant endophytic actinobacteria promote growth of wheat (*Triticum aestivum*) under water stress conditions. *Plant Growth Regulation*, 68: 411–420. doi 10.1007/s10725-012-9730-2
- Yıldırım MU, Bulduk İ, Sarıhan EO, Küçük G, Cin T, İzmirli A. 2019a. Effects of Different Doses of Plant Growth Regulators on Some Characteristics of Summer Snowflakes (*Leucojum aestivum* L.). *Turkish Journal of Agriculture - Food Science and Technology*, 7(2): 163-168, 2019. DOI: <https://doi.org/10.24925/turjaf.v7isp2.163-168.3191>
- Yıldırım MU, Sarıhan EO, Kul H, Khawar KM. 2019b. Diurnal and nocturnal variability of essential oil content and components of *Lavandula angustifolia* Mill. (Lavender). *Mustafa Kemal Üniversitesi Tarım Bilimleri Dergisi*, 24 (3): 268-278. ISSN: 2667-7733.
- Zhang P, Zhou PP, Yu LJ. 2009. An endophytic taxol-producing fungus from *Taxus media*, *Cladosporium cladosporioides* MD2. *Current Microbiology*, 59: 227-232. doi: 10.1007/s00284-008-9270-1
- Zhang Y, Lubberstedt T. Xu ML. 2013. The genetic and molecular basis of plant resistance to pathogens. *J. Genet. Genomics*, 40: 23-35. doi: 10.1016/j.jgg.2012.11.003