



Role of Plant Growth Promoting Bacteria (PGPR) in Plant Growth and Development: Soil-Plant Relationship

Nuriye Meraklı^{1,a}, Abdulrezzak Memon^{1,b,*}

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

*Corresponding author

ARTICLE INFO	ABSTRACT
<p><i>Review Article</i></p> <p>Received : 03/08/2020 Accepted : 17/09/2020</p> <p>Keywords: Plant microbiome Soil biota Rhizosphere Sustainable agriculture Agro-biotechnology</p>	<p>Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) is a beneficial group of free-living soil bacteria that colonize the rhizosphere and are helpful in root growth and development. PGPR plays an important role in plant growth through the production of phytohormones, solubilization of inorganic phosphate, increased iron nutrition via iron-chelating siderophores and volatile compounds that affect the plant metabolism and signalling pathways. Additionally, PGPR shows synergistic and antagonistic interactions with rhizosphere microorganisms and soil which indirectly improve and enhance plant growth rate. Various environmental factors affect the PGPR growth and proliferation in the plants. There are several shortcomings and limitation in the PGPR research which can be addressed through the use of modern approaches and techniques by exploring multidisciplinary research which combines applications in microbiology, biotechnology, nanotechnology, agro-biotechnology, and chemical engineering. Furthermore, PGPR is also known to reduce the emission of greenhouse gases (GHGs), carbon footprint, and also increase the nutrient-use efficiency. Here we describe the importance of PGPR in sustainable agriculture and their role in plant growth and development.</p>

Türk Tarım – Gıda Bilim ve Teknoloji Dergisi, 8(12): 2590-2602, 2020

Bitki Büyümesinde ve Gelişiminde Bitki Büyümesini Teşvik Eden Rizobakterinin (PGPR) Rolü: Toprak-Bitki İlişkisi

MAKALE BİLGİSİ	ÖZ
<p><i>Derleme Makale</i></p> <p>Geliş : 03/08/2020 Kabul : 17/09/2020</p> <p>Anahtar Kelimeler: Bitki mikrobiyomu Toprak biyota Rizosfer Sürdürülebilir tarım Tarımsal biyoteknoloji</p>	<p>Bitki büyümesini teşvik eden rizobakteri (PGPR) rizosferi kolonize eden, kök büyümesine ve gelişimine katkı sağlayan serbest yaşayan toprak bakterilerin yararlı bir grubudur. PGPR, fitohormonların üretimi, inorganik fosfatların çözündürülmesi, demir şelatlayıcı sideroforlar aracılığıyla artan demir alımı, bitki metabolizmasını ve sinyal yollarını etkileyen uçucu bileşiklerin üretimi gibi direkt etki mekanizmalar sayesinde bitki büyümesinde önemli bir rol oynamaktadır. Ayrıca, PGPR, bitki büyüme oranını indirekt olarak iyileştiren veya arttıran rizosfer mikroorganizmaları ve toprak ile sinerjistik veya antogonistik etkileşimler göstermektedir. Bitkilerde PGPR büyümesini ve çoğalmasında çeşitli çevresel faktörler etkilemektedir. PGPR ile ilişkili biyoteknoloji, nanoteknoloji, tarımsal biyoteknoloji ve kimya mühendisliği uygulamalarını birleştiren multidisipliner araştırmaların incelenmesinin yanı sıra yeni yaklaşımların ve tekniklerin kullanılması ile ele alınabilecek birçok boşluk ve sınırlama bulunmaktadır. Dahası, PGPR' nin sera gazlarının (GHG' ler), karbon ayak izinin emisyonunu azalttığı ve ayrıca besin kullanım verimliliğini arttırdığı bilinmektedir. Bu derlemede, sürdürülebilir tarımda PGPR' nin önemi ve onların bitki büyüme ve gelişimindeki rolü tanımlanmıştır.</p>

^a nuriye.merakli@gmail.com

^b <https://orcid.org/0000-0001-5454-7149>

^c armemon@usak.edu.tr

^d <https://orcid.org/0000-0001-9447-6453>



Giriş

Kök eksüdalarından etkilenen, yüksek çeşitlilikte mikroorganizmalar barındıran ve bitki köklerini çevreleyen toprak hacmine sahip rizosfer, mikrobiyal aktivitesi oldukça fazla olan ve iyi karakterize edilmiş ekolojik nişlerden biridir (Mendes ve ark., 2011). Rizosfer, besin açısından zengin eksüdalara sahip, mikrobiyal popülasyonunun doğası gereği bitki tarafından salınan kök eksüdalarıyla doğrudan veya dolaylı ilişki içinde olan biyolojik aktivitenin merkezidir. Topraktaki bazı mikroorganizmalar eksüdalar için özel bitkilerle etkileşime girerek büyüme ve kalıcılıklarını devam ettirmektedir (Hartmann ve ark., 2009). Bitki köklerinde veya rizosferde kolonize olarak direkt besin immobilizasyonu yoluyla bitki büyümesini destekleyen ve savunma düzenleyicisi olarak işlev gören bakteriler, "Bitki Büyümesini Teşvik eden Rizobakteri" (PGPR) olarak adlandırılmaktadır (Klopper ve ark., 1980; Klopper ve ark., 1989). PGPR'lerin bitki büyümesini teşvik etmesi bilinen bir yaklaşımdır. Bu rizobakteriler tarafından çeşitli çevresel koşullarda bitki büyüme ve gelişimini arttırmak için kullanılan birtakım mekanizmalar vardır (Gupta ve ark., 2015). PGPR mekanizmaları geleneksel olarak direkt ve indirekt mekanizmalar olarak gruplandırılmıştır; aralarındaki fark her zaman belirgin olmamakla birlikte, direkt mekanizmalar, bitkinin içinde meydana gelen ve bitki metabolizmasını doğrudan etkileyenler olarak, indirekt mekanizmalar ise bitkinin dışında meydana gelen mekanizmalar olarak tanımlanmaktadır (Goswami ve ark., 2016). Bu mekanizmalar aracılığıyla bitkiler ile etkileşime giren ve onlara birçok yarar sağlayan PGPR'leri genellikle bitki kökleri tarafından salgılanan ve besin olarak kullanılan metabolitler çekmektedir. Diğer bir ifadeyle, bitkiler, kök mikro ortamının kimyasını ve biyolojisini değiştirmek için rizosfere potansiyel olarak önemli düşük molekül ağırlıklı metabolit ya da eksüda olarak tanımlanan çeşitli organik bileşikleri (örneğin karbonhidratlar, karboksilik asitler, fenolikler, amino asitler) ve inorganik iyonları (protonlar ve diğer iyonlar) yaymaktadır (Hartmann ve ark., 2009). Kök eksüdalar, bir enerji kaynağı olarak rizobakteriler için belirgin bir etki göstermekte ve bu eksüdasyon, bitkiye özgü olup, genellikle belirli toprak ortam koşullarına ait fizyolojik adaptasyonu yansıtmaktadır (Crowley ve Rengel, 1999). Karasal bitkilerin yaşadığı en karmaşık kimyasal, fiziksel ve biyolojik etkileşimlerden bazıları, kökler ve çevrelerindeki toprak ortamı (yani rizosfer) arasında meydana gelmekte ve bu etkileşimler, kök-kök, kök-böcek ve kök-mikrop şeklinde gerçekleşmektedir (Bais ve ark., 2006). Diğer yandan, bu etkileşimler pozitif, nötr veya negatif ilişkiler olarak sınıflandırılmakta (Dobbelaere ve ark., 2003) ve genellikle kök-PGPR arasında antogonistik ve simbiyotik ilişki söz konusu olmaktadır (Vacheron ve ark., 2013). Yararlı bitki-mikrop etkileşimleri (PGPR), zararların ve yararların bitkiler ve mikroorganizmalar tarafından paylaşıldığı simbiyotik etkileşimlerdir (Odum ve Barrett, 2005; Bulgarelli ve ark., 2013). Örneğin, rizosferik toprak mikroorganizmaları, bitki emilimine ve besin maddelerinin kullanımına; ek olarak, toprak besinlerinin ayrışması ve bitki tarafından kullanılabilir forma dönüştürerek bitki büyümesini ve gelişimini teşvik etmektedir (Buée ve ark., 2009). Böylece köklerin emilim

alanı artmakta ve direkt olarak bitki beslenmesini iyileştirmektedir (Morris ve ark., 2010). Dahası, bitkiye PGPR tarafından sentezlenen bir bileşik, örneğin fitohormonlar veya bazı besinlerin ortamdan emilimini kolaylaştırmakta, bir veya daha fazla fitopatogenik organizmanın zararlı etkilerini azaltmakta veya önlemekte, atmosferik azot fiksasyonu, topraktaki bazı minerallerin (fosfor) çözünmesi, HCN, antibiyotikler, sideroforlar, ekzopolisakkaritler ve bitki büyümesini harekete geçiren uçucu bileşikler vb. farklı metabolitlerin üretimi gibi farklı süreçlerde rol oynamaktadır. Dolayısıyla PGPR'ler, toprak sürdürülebilirliğini ve toprakta hareketsiz olan bitkilerin sağlığını çevre dostu bir şekilde savunma eğilimindedir (Akhtar ve ark., 2012). Bu mikroorganizmalar, toprak özelliklerini büyük ölçüde etkileyerek toprak kalitesinin ve bitki büyümesinin yeniden canlandırılması ve tarımsal verimliliğinin sağlanmasında hayati bir rol üstlenmektedir (Gabriela ve ark., 2015). Biyotik (bakteriler, virüsler, mantarlar vb.) ve abiyotik (ağır metal, kuraklık, tuzluluk, sıcaklık vb.) strezen kaynaklanan zararların giderimi ve sürdürülebilir tarımsal üretimi için etkili unsurlardan biri olarak giderek artan öneme sahiptirler. Bu bağlamda, toprak verimliliğini ve beslenmesini ölçmek için çok önemli bir gösterge olan toprak mikrobiyal biyokütle, büyük bir ekosistemin (rizosfer mikrobiyomu) ayrılmaz bir parçasını temsil etmektedir.

Toprak Biyota

Yeryüzündeki en karmaşık habitatlardan biri olan toprak, büyük bir yaşam çeşitliliğine ev sahipliği yapmaktadır. Çoğu besinin topraktan elde edilmesi ve bitkiler aracılığıyla azot, fosfor ve eser elementler (Cu, Zn vb.) gibi temel besin maddelerinin insanlara ulaşmasında ana yolu temsil etmektedir (Beavington, 2000; Steffan ve ark., 2018). Bu nedenle, toprak bünyesinde barınan toprak organizmaları son derece çeşitlilik göstermekte ve bunlar doğal ve yönetilen ekosistemlerin sürdürülebilir işlevi için gerekli olan birçok ekosistem hizmetine katkıda bulunmaktadır. Toprak biyota organik madde, enerji ve besin maddelerinin küresel döngüsünde yer almakta ve çok çeşitli makro organizmaları (mikro ve makro eklembacaklıları, solucanları ve termitler) ve mikroorganizmaları (bakteri, mantar, alg, protozoa ve bazı nematodları) içermektedir. Bu da toprak biyoçeşitliliğinin topraktaki canlı organizmaların karışımını yansıttığının önemli bir göstergesidir. Dünyadaki tüm türlerin %25-30'unun yaşamının tamamını veya bir kısmını topraklarda sürdürdüğü tahmin edilmektedir (Orgiazzi ve ark., 2016). Birbirine bağlı ekosistemin kritik bileşenlerinden biri olan toprak biyota, dünyanın biyolojik olarak en farklı topluluğudur ve bu dinamik ortam çok sayıda ekosistem fonksiyonunun önemli düzenleyicilerinden birisidir. Toprak biyota ve onların ilişkili ekosistem fonksiyonlarını düzenleyen diğer bir üye ise bitkilerdir (Eisenhauer ve ark., 2010). Çeşitli bitki topluluklarından toprağa çok sayıda ve çeşitli bitki girişi olmakta ve buna bağlı olarak toprak mikroplarının sayısı da artmaktadır. Bu organizmalar birbirleriyle ve bitkiler ile etkileşime girerek organik maddelerin ayrışmasında, birikmesinde ve hemen hemen

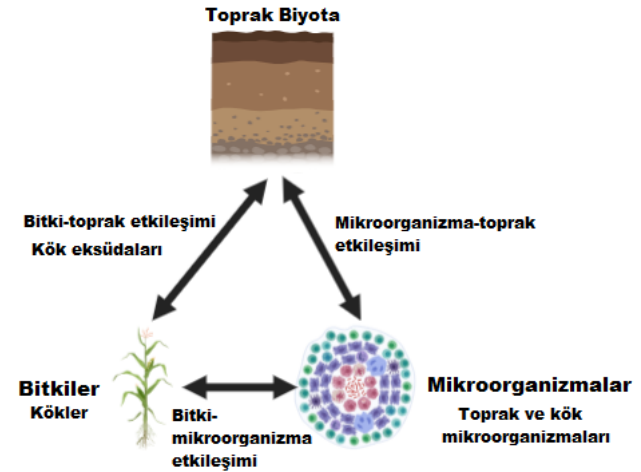
tüm besin dönüşümlerinde; organik olarak bağlı azot ve bazı minerallerin bitkiler için alınabilir forma dönüşmesinde işlev görmektedir (Alexander, 1977a; Apsimon ve ark., 1990). Çoğu mikroorganizma, topraktaki organik maddeleri selüloz, hemiselüloz, diğer polisakkaritler, hidrokarbonlar ve lignin türevlerini parçalayarak alınabilir forma dönüştürebilmektedir. Ayrıca topraktaki azot, kükürt ve bazı mineralleri (Fe^{+3} , Fe^{+2} vb.) kullanılabilir forma dönüştürerek, bitki için gerekli olan bitki besinlerinin yarayışlı hale dönüşmesini sağlamaktadır (İpek ve Eşitken, 2017). Toprak mikrobiyomundaki biyolojik çeşitlilik ve işleyiş, toprak organizmaları tarafından ürün ve hayvancılık üretiminin desteklenmesi, antibiyotikleri ve patojenleri barındırması, topraktaki ve sudaki besin yüklerinin kontrolünün sağlanması, sera gazı döngüsünün ve iklim değişikliğinin dengelenmesi gibi birçok karmaşık süreci dengelemektedir (Jacoby ve ark., 2017) (Şekil 1). Diğer yandan, bu organizmaların fiziksel yapıları ve ürünleri toprak yapısına önemli ölçüde katkı sağlamaktadır. Buna bağlı olarak, toprak kalitesinin sürdürülebilirliği ve besin üretimi ekosistem döngüsünde de rol oynayan mikroorganizmaların hayatta kalması ve aktivitelerinin devamlılığı için oldukça gereklidir.

Şekil 1’ de belirtildiği gibi, toprak sistemindeki yaşam döngüsü öncelikle toprak-bitki ilişkisine dayanmaktadır. Hem bitkiler hem de mikroorganizmalar, sırasıyla organik atık birikimi ve metabolik aktivitelerle besinlerini topraktan karşılamakta ve böylece toprak özelliklerini değiştirmektedir. Mikroorganizmalar, örneğin hormon sinyal uyarımı ve patojenlere karşı direnç yoluyla bitkiler üzerinde birtakım direkt etkiye sahiptir. Bitki mikroorganizmalar ile köklerden salınan metabolitler aracılığıyla iletişim kurmaktadır. Rizosferdeki bitki-mikrop etkileşim mekanizmasının anlaşılmasında özellikle eksüdalardan ve metabolik aktivitelerin detaylı araştırılması gerekmektedir. Bitkilerin yaşamı, toprak koşulları ve süreçler tarafından belirlenirken, bu süreçte toprak da bitkilerden oldukça etkilenmektedir. Bitki, biyolojik döngü boyunca toprakta aktif olarak hareket etme yeteneği olmayan canlı bir organizmadır. Her biri özel bir işlev gören farklı dokulara sahip bitkiler, toprak biyota ve bitki-toprak biyota ilişkisi olumlu veya olumsuz geri bildirim şeklinde gerçekleşmektedir (Park, 1963; Bever ve ark., 1997; Bever, 2002, 2003) (Şekil 3). Diğer bir ifadeyle, toprağın en aktif kısmını oluşturan rizomikrobiyomunda bitki kökleri ve mikroorganizmalar karşılıklı etkileşim içerisindedir. Böylece, bu organizmalar birbirleri ve biyolojik aktivite ağı oluşturan bitkiler ile etkileşime girerek toprak biyota olarak tanımlanan; yani, yeryüzünün biyolojik olarak en renkli kısmını oluşturmaktadır.

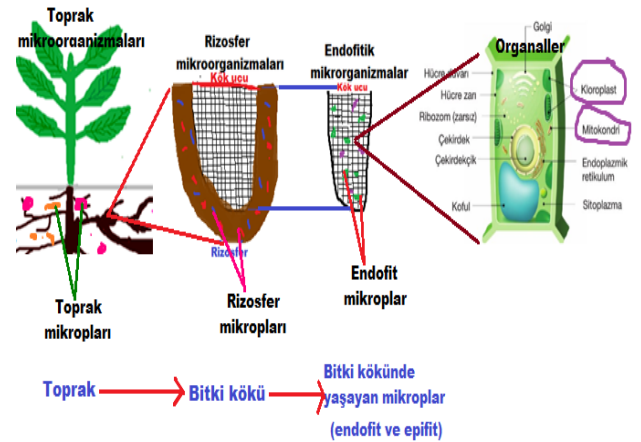
Rizosfer

"Rizosfer" terimi, Yunanca kök anlamına gelen "rhiza" ve etki alanı anlamına gelen "sphere" kelimelerinden türetilmiştir (Hartmann ve ark., 2008). Bu terim, ilk kez 1904’ te Alman bilim adamı Lorenz Hiltner tarafından "yüksek seviyedeki bakteriyel aktiviteyi destekleyen bitki köküne bitişik toprak bölgesi" olarak ifade edilmiştir (Hiltner, 1904). Diğer bir ifadeyle, rizosfer, toprağın bir bitkinin kök sistemine bitişik olan ve kök eksüdalarından etkilenen kısmı olarak tanımlanabilir. Eksüdalar, kökler ve toprak mikroorganizmaları arasındaki etkileşimi uyarır

haberciler olarak fonksiyon görmekte ve kök bölgesinde bulunan mikroorganizmalar üzerinde seçici bir etkiye sahip olmaktadır. Bu bileşikler; karbonhidratlar, şeker, vitaminler, flavonoidler, nükleotitler, enzimler, hormonlar, organik asitler, inorganik iyonlar ve gaz moleküllerini içermektedir (Prasad ve ark., 2017). Bu metabolitlerin nicel ve nitel bileşimi, çeşit, bitki türleri, bitki gelişim evresi, toprak tipi, pH, sıcaklık ve mikroorganizmaların varlığı dahil olmak üzere çeşitli çevresel faktörler tarafından belirlenmektedir (Badri ve Vivanco, 2009; Uren, 2000). Rizosfer bitki köklerini ve çevresindeki toprağı kapsamı nedeniyle bitki, toprak ve mikrofauna arasında oldukça önemli ve yoğun etkileşimlerin gerçekleştiği dinamik bir bölge olarak bilinmektedir. Bu nedenle, topraktaki yüksek mikrobiyal çeşitliliğe sahip en aktif ortam "rizosfer" olarak kabul edilir. Toprakta bitki kökleri ve bitki kökünde yaşayan mikroorganizmalar arasında bir ilişki bulunmakta; bitkinin mikrobiyal topluluk üzerindeki etki derecesi kök yüzeyine yaklaştıkça artmaktadır (Backer ve ark., 2018). Şekil 2’ de belirtildiği gibi, bu bölge rizosfer olarak adlandırılmaktadır.



Şekil 1. Bitkiler, mikrobiyota ve toprak arasındaki etkileşim (Jacoby ve ark., 2017’ den modifiye edilmiştir)
Figure 1. Interaction between plants, microbiota, and soil (modified from Jacoby et al., 2017)



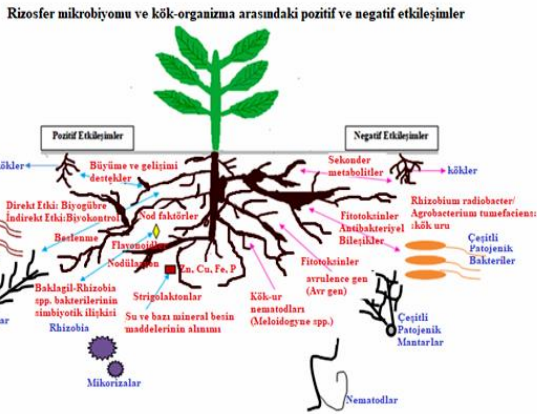
Şekil 2. Toprak, bitki kökleri ve bitki kökünde yaşayan mikroplar arasındaki ilişki (Backer ve ark., 2018’ den modifiye edilmiştir)

Figure 2. Relationship between soil, plants roots, and microbes living in plant root (modified from Backer et al., 2018)

Rizosfer, bitkinin toprak mikroorganizmaları üzerindeki etkilerinin ve mikroorganizmaların bitki üzerindeki etkilerinin etkileşime girdiği ve birbirine bağlı olduğu çok karmaşık bir ortamdır. Bitki kökü eksüdatları ve parçalanma ürünleri mikroorganizmaları çekmekte ve onları beslemektedir.

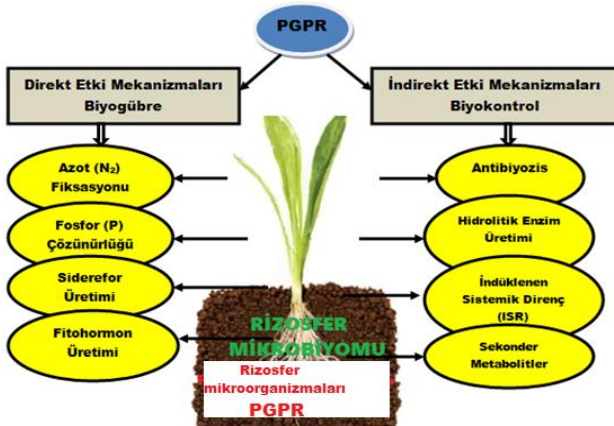
Buna karşılık bitkiler genellikle mikroorganizmalardan yararlanmaktadır. Mikroorganizmalar ve bitkiler arasındaki etkileşimler, bitkinin beslenme gereksinimi için gereklidir. Bitki büyümesi, gelişimi ve verimliliği büyük ölçüde kök bölgesi rizosferindeki toprak ortamına bağlı olarak değişmektedir. Rizosfer; endorizosfer, rizoplan ve ektorizosfer olmak üzere üç farklı bölgeden oluşmaktadır (Pinton ve ark., 2001; Johnson ve ark., 2016; Vos ve Kazan, 2016);

- Endorizosfer: endofitik bakteriler tarafından işgal edilen endodermis ve kortikal tabakasını içermektedir.
- Rizoplan: kök yüzeyine doğrudan bitişik olan bölge rizoplan olarak tanımlanmakta ve epidermis ve müsilajı içermektedir.
- Ektorizosfer: rizoplardan toprağa kadar uzanan bölgedir. Bitki köklerinin etkisi altındaki toprak kısmıdır.



Şekil 3. Rizosfer mikrobiyomu ve bitki kökü-organizma arasındaki pozitif ve negatif etkileşimler (Sharma ve Verma, 2018’ den modifiye edilmiştir)

Figure 3. Positive and negative interactions between the rhizosphere microbiome, and the plant root-microorganisms (modified from Sharma and Verma, 2018)



Şekil 4. PGPR direkt ve indirekt etki mekanizması (Meraklı ve Memon, yayınlanmamış veri)

Figure 4. PGPR direct and indirect mechanism of action (Meraklı and Memon, unpublished data)

Rizosfer bitki kökü, toprak ve mikroplar arasındaki etkileşimleri, toprağın fiziksel ve kimyasal özelliklerini önemli ölçüde etkilemekte ve böylece ortamdaki mikrobiyal popülasyonun birkaç bin ile milyon arasında değişebileceğini göstermektedir (Lynch, 1987). Bu nedenle, çok sayıda organizmanın yoğun olarak bulunduğu bir noktadır ve en karmaşık ekosistemlerden biridir.

Şekil 3’ te belirtildiği gibi, rizosfer mikrobiyomu başta bakteriler olmak üzere mantarlar, nematodlar, rhizobia, mikorizalar yanı sıra oomisetler, protozoalar, algler, virüsler, arkea bakteriler ve eklem bacaklıları içermektedir (Lynch, 1990; Meeting, 1992; Bonkowski ve ark., 2009; Buée ve ark., 2009; Raaijmakers ve ark., 2009) (Şekil 3). Bu mikroorganizmaların çoğu üyesi, bitki tarafından salınan yüksek miktardaki besini kullanan karmaşık besin ağının bir parçasıdır. Bitkiler kök morfolojisini değiştirme, mikroorganizmalarla etkileşime girme ve rizosferdeki kimyasal ortamı değiştirme gibi farklı yollarla besin eksikliğine yanıt vermektedir. Bu olaylar, bitkilerin rizosferdeki redoks koşullarını asitlemesi veya değiştirmesi ya da besin maddesini doğrudan şelatlaması sonucunda kök eksüdatlarına erişimi ile gerçekleşmektedir. Bu bileşikler rizosfere taşınmak ve salgılamak için bitkiler çeşitli taşıma mekanizmaları kullanmaktadır (Badri ve Vivanco, 2009; Weston ve ark., 2012). Genellikle, farklı membranlara bağlı proteinlerin yardımıyla sekonder metabolitler, polisakkaritler ve proteinler gibi kök eksüdatları, bitki kökleri tarafından pasif veya aktif mekanizmalarla salınabilmektedir. Bunlar ATP bağlayıcı kaset taşıyıcılar (ABC) (Loyola-Vargas ve ark., 2007) ve çoklu ilaç ve toksik bileşik ekstrüzyon (MATE) ailesi gibi birçok taşıyıcı protein olabilmektedir (Yazaki, 2005). Bu taşıyıcılar aracılığıyla bitki kökleri, rizosfere çeşitli potansiyele sahip önemli düşük molekül ağırlıklı bileşikler yaymaktadır. Böylece rizosfer, köklerle rekabetçilerin kök sistemleri arasındaki etkileşimleri açısından oldukça dinamik bir tabaka oluşturmaktadır (Hirsh ve ark., 2003). Toprakta bulunan milyonlarca farklı organizma birçok işleve sahiptir. Örneğin kompleks organik maddelerin ayrışması, mineralizasyon, toprak parçacıklarının birleştirilerek toprak yapısına katkı sağlamak ve mikroplarla beslenen toprak faunasına besin oluşturmak gibi en basitinden en karmaşığına kadar birçok rolü üstlenerek topraktaki döngüyü devam ettirmektedir.

Toprak Mikroorganizmaları

Toprak mikrobiyomu makro besin ve mikro besin üretimi yanı sıra bitki büyümesi ve hayvan yaşamı için hayati önem taşıyan diğer elementlerin biyojeokimyasal döngüsünü yönetmektedir (Barrios, 2007). Bu terim, önemli ekosistem işlevleri ve hizmetlerini sağlayan bitkiler, mikroorganizmalar, hayvanlar ve bunların etkileşimleri de dahil olmak üzere toprağın ayrılmaz bir parçası olan toprak mikroorganizmalarını içermektedir. Toprak mikroorganizmaları, bitki verimliliğini, besin ve su döngüsünü, toprak oluşumunu desteklemekten, toprak erozyonunu ve su arıtımını düzenlemekten veya sadece bir biyolojik çeşitlilik havuzunu oluşturmaktan sorumludur (Beck ve ark., 2005; Brussaard, 2012; Mendes ve ark., 2016). Bitki köklerinin toprak ile ilişkisi, bitkinin büyüme ve gelişimi için gerekli besin gereksiniminin

karşılanmasında yetersiz kalmaktadır. Besin ihtiyacını karşılamak için bitkiler toprak biyota topluluğunda önemli rol oynayan mikroorganizmalarla sürekli olarak temas halinde kalmaktadır. Bu mikroorganizmalar dışında toprak ekosisteminde genellikle çeşitli hayvan türleri ve nematodlar yanı sıra her bir toprak katmanında çok sayıda makrofauna türü yaşamını sürdürmektedir (Raaijmakers ve Weller, 2001; Jeffery ve ark., 2010). Toprak, sayı ve biyokütle açısından mikroorganizmaların; yani, bakterilerin ve mantarların egemen olduğu, biyo çeşitliliğin büyük bir kısmını tutan bir rezervuardır (Zak ve ark., 2003; Chen ve ark., 2019). Bitki, rizomikrobiyom bileşimi üzerinde ciddi bir kontrol uygulamakta ve tüm ekolojik olasılıkları kapsayan toprakta yaşayan mikroorganizmalarla çeşitli etkileşimler sergilemektedir (Zhang ve ark., 2017). Bu ortamdaki toprak mikroorganizmalarının %98' i kültüre edilememektedir (Nihorimbere ve ark., 2011). Bu nedenle, bu organizmaların tanımlanması, karakterizasyonu ve özellikle işlevlerini belirlemek oldukça zorlaşmaktadır. Özellikle bakteriler toprak kalitesi, verimi ve bitki üretiminde hayati rol oynamaktadır. Bu, bitki rizosferindeki çeşitliliği ve yapıyı anlamada çeşitli çalışmalara yönlendirmektedir. Topraklar, nötr, negatif (patojenik), allelopatik veya bitkilere yararlı (simbiyotik) olmak üzere çeşitli bakterileri bünyesinde barındırmakta ve bu bakterilerin etkileşimleri toprak matrisi içinde gerçekleşmektedir (Alawiye ve Babalola, 2019). Dolayısıyla, bitki rizosferi, fizyolojiyi ve morfolojiyi değiştirerek düzenlemekte ve bu süreçte hormonların teşvik edilmesiyle bitki büyümesini iyileştiren ve ayrıca bitki patojenlerine karşı koruyucu olarak hizmet eden çeşitli mikroorganizmalardan oluşmaktadır (Philippot ve ark., 2013). Bitki kökünü çevreleyen rizosferik toprak bakterileri, bu besin maddeleri için rekabet eder ve bu da bitkinin büyümesini, verimini ve savunma mekanizmalarını ya serbest yaşayan mikroorganizmalar olarak ya da bitki kökü ile karşılıklı ilişki içinde (endofitik/epifitik) etkilemektedir (Vejan ve ark., 2016). Bu kapsamda rizosfer, yararlı bakterilerin (endofit, epifit vd.) yer aldığı, bitkilerde besin alımının, konakçı direncinin, abiyotik stres oluşumunun geliştiği; bu sayede, bitkilere çeşitli şekillerde yarar sağlayan en önemli ekolojik niş olarak kabul edilmektedir (Hassan ve ark., 2019). Bu nedenle, rizosferdeki bu mikroorganizmalar; hücre büyümesi, hücre farklılaşması ve bitki patojenik mikroorganizmaları inhibe etme dahil üzere karmaşık fizyolojik süreçlere katkıda bulunmaktadır (Hassan ve ark., 2019). Ayrıca, bu kök kolonize edici bakterilerin (endofitik ve epifitik); toprak güvenliği, kuraklık stresinde tohum çimlenmesi ve biyoremediasyon teknikleri üzerinde etkili olduğu kanıtlanmış olup; patojenleri antagonize etmek; bitki hastalıklarını azaltmak; hastalıklara, tuz stresine, soğuğa ve ağır metal toksisitesine karşı bitki direncini arttırmak; hormonları, antibiyotikleri ve diğer sekonder metabolitleri direkt sentezleyerek ve bitki ile ilgili gen ifadelerini ve diğerlerini düzenleyerek ürün büyümesini, gelişimini, verimini ve kalitesini iyileştirmektedir (Vejan ve ark., 2016; Kumari ve ark., 2019).

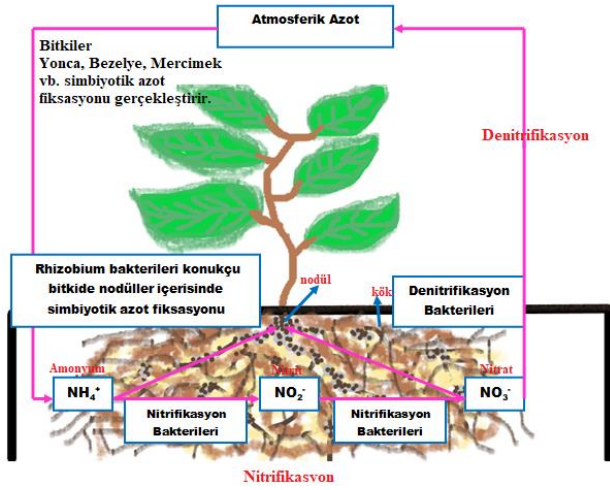
Bitki Büyümesini Teşvik Eden Rizobakteri (PGPR)

Bitki rizosferi bitki büyümesini ve biyolojik kontrol aktivitesini artırma potansiyeline sahip çeşitli rizobakteriyel türleri bünyesinde barındırmaktadır. Bu ortamdaki bitki

kökleri ve mikroorganizmalar arasındaki etkileşimler ürün verimini direkt olarak etkilemektedir. Bu süreçte aktif rol oynayan bitki büyümesine ve gelişimine katkı sağlayan rizobakteriler, PGPR olarak tanımlanmaktadır (Kumari ve ark., 2019). İlk olarak, Kloepper ve Schroth, (1978) tarafından tohumlara aşılana PGPR' ler bitki köklerini başarılı bir şekilde kolonize ederek bitki büyümesini olumlu yönde arttırmıştır. PGPR, rizosferdeki besin maddelerinin kullanılabilirliğini artırmanın yanı sıra bitki büyümesini teşvik etmek için besin emilimi ile ilişkili olarak kök hacmini arttırmak gibi farklı yetenekler sergilemektedir. Örneğin, fitohormon üretme, besin alımını artırma veya patojenik mikroorganizmalara karşı sistemik direnç indüklenme mekanizmaları sayesinde bitki büyümesini direkt olarak uyarılmaktadır (Bhattacharya ve Jha, 2012; Quresh ve ark., 2019). Topraktaki bakteri popülasyonu farklı besin maddelerini kullanarak çok hızlı bir şekilde büyümektedir. Son on yılda, özellikle PGPR' nin rolü, bitkiler üzerindeki olumlu etkileri nedeniyle dikkat çekmiştir (Alawiye ve Babalola, 2019; Quresh ve ark., 2019). Rizosferde yaşayan bakterilerin yaklaşık %2-5' i bitki büyümesini teşvik eden özelliklere sahiptir (Antoun ve Prevost, 2005) (Şekil 4). Şekil 4' te belirtildiği şekilde, kök çevresi ve kök yüzeyinde yaşamını sürdüren PGPR, bitki büyümesini direkt ve indirekt olmak üzere iki farklı şekilde etkilemektedir (Dejordjevic ve ark., 1987; Hassan ve ark., 2019).

Direkt mekanizma, azot fiksasyonu, fitohormon üretimi, fosfat çözündürme ve bitki büyümesini teşvik etmek için kullanılan demir kullanılabilirliğini arttırmayı içerirken; indirekt mekanizma, patojenleri ortadan kaldırmak veya bitki savunma tepkilerini indükleyerek bitki büyümesini arttırmayı içermektedir. Bu mikroorganizmalar tarımsal üretimi geliştirmek ve verimliliği arttırmak için önemli bir ajan olup; mısır, buğday, arpa, yulaf, kanola, soya, patates, domates, mercimek, salatalık vb. tarım ürünlerinde çalışmalar yürütülerek PGPR-bitki ilişkisinin ticari olarak kullanılabilirliği belirtilmiştir (Gray ve Smith, 2005). Bu nedenle, PGPR, gelecekte sürdürülebilir tarım için potansiyel bir araç olarak görülmektedir (Bhattacharya ve Jha, 2012). Birçok PGPR birden fazla mekanizma ile hareket etmekte ve bu mekanizmalar aracılığıyla bitki ile etkileşime girerek aktivitelerini sürdürmektedir. Rizosferde yaşayan PGPR türleri örneğin *Agrobacterium*, *Arthrobacter*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Acetobacter*, *Acinetobacter*, *Alcaligenes*, *Arthrobacter*, *Azoarcus*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Beijerinckia*, *Burkholderia*, *Derxia*, *Enterobacter*, *Gluconacetobacter*, *Herbaspirillum*, *Klebsiella*, *Ochrobacter*, *Pantoea*, *Pseudomonas*, *Rhodococcus*, *Serratia*, *Stenotrophomonas* ve *Zoogloe'* dir ve bunlar üzerinde birçok çalışma yapılmıştır (Gray ve Smith, 2005; Babalola, 2010; Disi ve ark., 2019). Bitki büyümesini teşvik eden bu rizobakteriler, bitki ile ilişkili olan ve bitki büyümesini destekleyen mikroorganizmalardır ve bunların,

- Zengin mineral alımını sağlamak,
- Bitki büyümesini uyarıcı hormonları veya diğer moleküllerini üretmek ve abiyotik ve biyotik streslere karşı başlıca bitki savunma sistemleri veya
- Patojenik mikroorganizmaların hayatta kalmasını etkileyerek bitkilerin patojenlere karşı korunmasını sağlamak gibi birçok işlevi vardır (Lyu ve ark., 2019).



Şekil 5. Rizosferik mikroorganizma tarafından gerçekleştirilen azot fiksasyonu (Umehsha ve ark., 2018’ den modifiye edilmiştir)

Figure 5. Nitrogen fixation by rhizospheric microorganism (modified from Umehsha et al., 2018)

Mikrobiyal biyokütle veya ürün içeren mikroorganizmalardan ve bunların metabolitlerinden türetilen biyolojik olarak aktif maddelerin kullanıldığı biyoformülasyon uygulaması, özellikle PGPR bazlı biyoformülasyon, bitki büyümesini desteklemesi, besin alımını ve bitkinin hastalık kontrolü gibi birçok alanda kullanımı nedeniyle kimyasal gübrelere, biyopestisit/ biyokontrol ajanlara ve diğer kimyasal bazlı uyarıcılara nazaran yüksek potansiyele sahip, alternatif bir çözüm olarak önerilmektedir. Bazı PGPR’lerin kullanımı ile fosfat, azot dönüşümleri ile toprak kalitesinin iyileştirilmesi ve ağır metallerin giderilmesi tarım alanlarında verimli bir şekilde uygulanmaktadır. Böylece, PGPR’lerin, toprak verimliliğini ve ürünlerin büyümesini arttırmak için ekili ürün alanlarında biyogübreler, biyopestisitler ve yapay aşılama ajanları olarak kullanıma uygun olduğu belirtilmiştir (Majeed ve ark., 2018).

PGPR’ nin Direkt Etki Mekanizması

Direkt olarak bitki büyümesini teşvik eden rizobakteri, patojenlerin yokluğunda bitki büyümesini arttırmaktadır. Etki mekanizmasına bağlı olarak, bitki büyümesini teşvik eden bakteriler sınıflara ayrılır. Bu rizobakteriler, farklı süreç ile; azot fiksasyonu, bazı mineral besin maddelerinin (P) çözünmesi, organik bileşiklerin mineralizasyonu ve fitohormonların üretimi ile besin emilimini kolaylaştırarak veya besin kullanılabilirliğini arttırarak katkıda bulunmaktadır (Arora ve ark., 2012; Bhardwaj ve ark., 2014).

Azot Fiksasyonu

Tüm yaşam formları için önemli bir element olan ve ana kaynağı atmosfer olan azot, bitki büyümesi ve verimliliği açısından önemli makro besinlerden biridir. Ancak biyolojik sistem tarafından direkt olarak kullanılmayan azotun bitki büyümesinde ve gelişiminde gerekli kimyasalları oluşturması için hidrojen ile birleşmesi gerekmektedir (Şekil 5). Şekil 5’te özetlendiği gibi, bitkilerin bu kaynaktan faydalanabilmeleri için azot molekülleri arasındaki üçlü bağın ikili bağı indirgenmesi

ve ayrıca hidrojen ve oksijen ile birleşerek; yani, NH_4^+ , NO_2^- , ve NO_3^- formlarına dönüşmesi gerekmektedir (Fritsche, 1990; Umehsha ve ark., 2018). Böylece atmosferik azot, nitrojenaz olarak bilinen karmaşık bir enzim sistemi kullanılarak azot sabitleme mikroorganizmaları tarafından azotu amonyağa dönüştüren biyolojik azot fiksasyonu (BNF) ile bitki tarafından kullanılabilir forma dönüşmektedir (Gaby ve Buckley, 2012).

Azotu gaz halinde kullanamayan bitkiler, ilk olarak azotu nitrit bakterileri aracılığıyla nitrite ve daha sonra nitrat bakterileri tarafından nitriti nitrate dönüştürürler (Reddy, 2014). Bu süreçte, topraktaki mikrobiyal ve fizikokimyasal aktiviteler azotun bitki için kullanılabilir forma dönüşmesinde önemlidir ve ayrıca biyolojik azot fiksasyonu, küresel olarak sabitlenen azotun yaklaşık üçte ikisini oluşturan ilginç bir süreçtir (Gouda ve ark., 2018). Bu biyolojik süreç, mikroorganizmalar ve bitkiler arasındaki simbiyotik veya simbiyotik olmayan etkileşimlerle gerçekleşmektedir (Shridhar, 2012). Simbiyotik azot fiksasyonu, bir mikroorganizma ve bitki arasında karşılıklı bir ilişkidir ve özellikle *Rhizobia* bakterileri (*Rhizobium*, *Mesorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Azorhizobium* vb.) ile baklagiller simbiyotik etkileşimler yapma yeteneğine sahiptir (Ahemad ve Kibret, 2014). Baklagillerdeki *Rhizobia*’nın simbiyotik azot fiksasyonu tarım ve bitki üzerinde önemli bir etkiye sahiptir ve bu ortak yaşam hem bakteri hem de bitkinin değişen morfolojisi ile her iki tarafında karşılıklı etkileşimini içermektedir (Mukerji ve ark., 2006; Salvagiotti ve ark., 2008). Diğer yandan, simbiyotik olmayan azot fiksasyonu, serbest yaşayan diazotroplar tarafından gerçekleştirilmekte ve bu süreç, turp ve pirinç gibi baklagil olmayan bitkilerin büyümesini uyarılmaktadır (Gupta ve ark., 2015). Örneğin bu gruba *Pseudomonas*, *Diazotrophicus*, *Azotobacter*, *Azotobacter*, *Enterobacter*, *Bacillus*, *Acetobacter*, *Gluconacetobacter* vb. dahildir (Bhattacharya ve Jha, 2012; Reddy, 2014). Bu bakteri türleri ve diğerleri, bitki büyümesini ve verimini teşvik etmek için önemli bir yeteneğe sahip azot sabitleme PGPR olarak tanımlanmıştır (Sivasakthi ve ark., 2014; Gupta ve ark., 2015).

Fosfor Çözünümü

Azottan sonra ikinci önemli bitki büyüme sınırlayıcı besin maddesi olan fosfor (P), hem organik hem de inorganik formlarda topraklarda bol miktarda bulunmasına rağmen bitkiler için mevcut formlarının miktarı genellikle düşüktür (Khan ve ark., 2009). Bitkide fotosentez, enerji akışı, sinyal iletimi, makromoleküllerin biyosentezi ve solunum gibi çeşitli metabolik süreçlerde önemli bir rol oynamaktadır (Khan ve ark., 2010). Diğer yandan, bitki verimliliği ve hücrel biyolojik süreçlerde önemli bir diğer faktördür. Toprakta yeterli miktarda bulunmasına rağmen bitkiler tarafından az miktarda alınımı gerçekleşmektedir. Böylece topraktaki kullanılmayan fosfor topraktaki kök bakterileri tarafından çözünerek bitkiler tarafından kullanılabilir forma dönüştürülmektedir (Ahemad ve Kibret, 2014). Bu süreç, bakteriler tarafından salgılanan; sitrik asit, glukonik asit vb. organik asitler ve H^+ (proton) pompalamasıyla toprak pH’ına etki etmekte ve böylece bitki tarafından fosforun alınabilir forma dönüşmesi ile sonuçlanmaktadır (Seshadri ve ark., 2000; Antoun, 2003). Örneğin *Bacillus*, *Enterobacter*,

Pseudomonas, *Burkholderia*, *Flavobacterium*, *Rhizobium*, *Microbacterium*, *Serratia* gibi birçok rizobakteri fosfor çözdürücü olarak işlev görmektedir ve böylece üretilen düşük molekül ağırlıklı organik asitler ile kullanılabilir forma dönüştürülen fosfor, sürdürülebilir tarım için kullanılmaktadır (Zaidi ve ark., 2009). Bu fosfor çözüdüren mikroorganizmaların, önemli bir kısmı rizosfer topraklarından izole edilebilen kültüre edilebilir toprak mikroorganizma popülasyonunun %20-40' unu oluşturduğu tahmin edilmektedir (Chabot ve ark., 1993).

Fitohormon Üretimi

Rizosfer mikroorganizmaları bitki büyümesi ve gelişimi için birçok düzenleyici ve savunucu madde üretebilmektedir. Dolayısıyla, toprak bakterileri tarafından üretilen fitohormonlar, bitki büyümesinde ve aktivitesinde önemli bir etki göstermektedir (Smail ve ark., 2010). Fitohormonlar veya "bitki büyüme hormonları" olarak bilinen, bitki büyümesi ile birlikte bitkinin fizyolojik süreçlerinin düzenlenmesinde oldukça etkili olan ve doğal olarak meydana gelen organik maddelerdir. Bu hormonlar bitki büyümesi, gelişimi ve savunma mekanizması ile ilişkili tüm olayları koordine eden sinyal molekülleri olarak kabul edilmekte ve bitkiler (Bari ve Jones, 2009), mikroorganizmalar (Narayanasamy, 2013) ve algler (Kisileva ve ark., 2012) tarafından üretilmektedir. Örneğin mikroorganizmalardan biri olan PGPR, konukçu bitkinin hormonal dengesini etkileyen bitki dokularındaki fitohormon seviyelerini değiştirerek düzenlemektedir (Figueiredo ve ark., 2016). PGPR, oksin, sitokinin, gibberellin ve etilen gibi fitohormonları üreterek yanal köklerin ve kök kılcallarının artmasını ve böylece besin ve su alımı ile bağlantılı bir şekilde kök yapısında hücre çoğaltımını sağlamaktadır (Arora ve ark., 2013). Bitki, rizosferde yaşayan veya yaşamayan fark etmeksizin mikrobik flora tarafından üretilen herhangi bir fitohormona yanıt vermekte ve bu hormonlar, simbiyotik veya simbiyotik olmayan köklerde bitki hücrelerinin büyümesi, bölünmesi ve gelişmesi gibi birçok sürece aracılık etmektedir (Gupta ve ark., 2015).

Giberellinler (GA), yüksek bitkilerin tohum çimlenmesi, uzaması, çiçeklenmesi ve meyve oluşumunda rol oynayan hormonlardan birisidir. Örneğin *Acetobacter diazotrophicus*, *A. lipoferum*, *A. brasilense*, *Bacillus licheniformis*, *B. pumilus*, *Herbasprillum seropedicea* ve *Rhizobium phaseoli* dahil olmak üzere yedi bakteri türünde dört giberellin hormonu (GA1, GA3, GA4 ve GA20) tanımlanmıştır (MacMillan, 2002). Ayrıca, PGPR oksini de sentezleyebilmekte ve böylece bitkide kök büyümesi, hücre uzaması, doku farklılaşması, bitki büyümesinin gelişimi ve ışığa ve yerçekimine karşı tepkisini etkilemektedir. Oksinler, triptofan metabolizmasından kaynaklanmakta ve etkileri konsantrasyona, etkilenen organa ve bitkinin fizyolojik durumuna bağlı olarak değişiklik göstermektedir. Bitki ve mikroorganizmalar tarafından sentezlenen oksinler, bitkiye ve/veya mikroorganizmaya bağlı olarak sadece biyosentetik yolla farklılık göstermektedir (Ramos ve ark., 2008). En iyi bilinen oksinlerden biri olan İndol-3-asetik asit (IAA), bitki hücre büyümesi, kambiyum hücrelerinin bölünmesi, floem ve ksilem farklılaşması, bitkinin apikal gelişimi, yaprak yaşlanmasının gecikmesi, çiçek gelişiminin artması, etilen üretiminin artması gibi birçok fizyolojik

süreçte aktif rol oynamakta olup, rizosfer bakteri florasının yaklaşık %80' ini IAA üretebilmektedir (Altın ve Bora, 2005).

ACC Deaminaz

Bitki büyüme hormonu olan etilen, hemen hemen tüm bitkiler tarafından endojen olarak üretilen ve konvansiyonel bitkinin büyüme ve gelişmesinde görev alan önemli düzenleyici bir metabolittir. Özellikle bitki stresine karşı tepkide rol oynamakta ve bu hormonun üretimi ışık, sıcaklık, beslenme, yerçekimi ve ayrıca diğer bitki hormonlarının durumu ve seviyeleri ile düzenlenmektedir (Glick, 2005). Etilen, bitki büyümesinin yanı sıra yaprak dökümü ve özellikle biyotik/abiyotik stres koşullarında bitkide gözle görülür farklılıklara yol açması nedeniyle stres hormonu olarak da tanımlanmaktadır (Bhattacharya ve Jha, 2012). Stres koşulları altında, etilenin endojen üretimi önemli ölçüde arttırmakta ve buna bağlı olarak kök büyümesinin yanı sıra tüm bitkinin büyümesini olumsuz yönde etkilemektedir (Saleem ve ark., 2002). Bu durumda, çok çeşitli rizosferik bakteriler tarafından sentezlenen 1-aminosiklopropan-1-karboksilat (AA) deaminaz enzimi (Glick ve ark., 2007), stres altındaki bitkilerde zararlı etki gösteren etilen miktarının azalmasını ve ABA seviyelerini dengelemektedir (Rai ve Nabti, 2017). Diğer yandan, etilen, bitkilerde moleküler düzeyde çok yönlü fizyolojik değişikliklerin indüklenmesinde anahtar rol oynamaktadır (Saleem ve ark., 2002). Bakterilerin bitki büyümesini teşvik etmesinin bir diğer yolu olan etilen öncüsü ACC' yi hidrolize eden ve böylece ürün veriminin artmasını sağlayan ACC deaminazdır (Glick ve ark., 2007). Kök yüzeyindeki bakteriler, karbon ve azot kaynağı olarak kullanılmak için ACC' yi amonyum ve a-ketobutirata indirgemektedir.

PGPR' nin İndirekt Etki Mekanizması

Siderofor Üretimi

Demir, biyosferdeki tüm organizmalar için özellikle bitkinin büyümesinde ve gelişiminde gerekli bir mikro elementtir. Bitki patojenlerinin baskılanmasında rol oynayan, demir sınırlayıcı koşullar altında PGPR tarafından üretilen düşük molekül ağırlıklı bileşikler siderofor olarak tanımlanmaktadır (Rai ve Nabti, 2017). Siderofor olarak bilinen ve PGPR tarafından sentezlenen bu düşük molekül ağırlıklı bileşikler, demiri topraktan çözebilmekte ve parçalayabilmektedir. Bu bileşik, ferrodoksin, sitokrom ve leghemoglobin gibi çeşitli bitkisel proteinin yapısına katılmaktadır (Liu ve ark., 2014). Dahası, bu bileşikler, demirin bitki hücrelerine alınımı sağlamaktadır. Bu bağlamda, sideroforlar, demiri tersinir bir şekilde bağlayabilen fonksiyonel grupları içeren ve genellikle 1 kDa' nın altındaki düşük molekül ağırlıklı bileşiklerdir (Ahemad ve Kibret, 2014). Bu moleküller, ferric iyonunun şelasyonundaki fonksiyonel ligandlara göre; katekolatlar, hidroksamatlar ve karboksilatlar olmak üzere üç ana gruba sınıflandırılmaktadır (Fukuyama, 2004; Xie ve ark., 2006). Ancak kimyasal yapıya göre, sideroforlar beş sınıfa ayrılmakta olup, bunlar katekolatlar, fenolatlar, hidroksamatlar, karboksilatlar ve bu gruplardan en az ikisini içeren sideroforlardır. Günümüzde 270' i yapısal olarak karakterize edilen 500' den fazla farklı siderofor türü bilinmektedir (Cornelis, 2010). Siderofor

üreten rizobakteriler, bitki sağlığını farklı boyutlarda etkileyebilmektedir. Örneğin demir alımını sağlamak, antibiyotik moleküllerinin salınımı ile diğer mikroorganizmaların büyümesini engellemek veya patojen için mevcut demiri genellikle demir-siderofor kompleksi emilimi yapamayan mantarları sınırlandırarak patojenlerin büyümesini engellemek şeklinde gerçekleşmektedir (Rai ve Nabti, 2017). Siderofor üreten bakteriler genellikle *Pseudomonas* cinsine aittir ve bu türün en çok çalışılanları arasında pyochelin ve pyoverdın tipi sideroforları serbest bırakan *Pseudomonas fluorescens* ve *P. aeruginosa*'dır (Saleem ve ark., 2002). Ayrıca *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Agrobacterium*, *Alcaligenes*, *Serratia* gibi rizobakteriler siderofor üretimi ile birçok ürün büyümesini teşvik ettiği bilinmektedir (Ahemad ve Kibret, 2014). Bu nedenle, birçok PGPR tarafından salgılanan sideroforlar, bitki üretimi ile ilişkili bakterilerin seçimi ve uygulamasında spesifik bir özellik olarak kullanılabilir.

Antibiyotik Üretimi

Fitopatogen çoğalımının kontrolü için rizosferik mikroorganizmalar tarafından uygulanan çeşitli yöntemler biri de antibiyotik üretimi ve salgılanmasıdır (Lugtenberg ve ark., 2009). Antibiyotikler, düşük molekül ağırlıklı heterojen organik bileşikler olup, esasen besin kullanılabilirliği ve diğer çevresel faktörler tarafından yönetilen metabolitlerdir. Antibiyotik üretimi, fitopatogenlere karşı bitki büyümesini teşvik eden en güçlü biyokontrol mekanizmaları arasındadır. Tarımsal ürünler için bitki patojenlerine karşı mikrobiyal antagonist kullanımı kimyasal pestisit alternatif olarak ortaya çıkmıştır (Whipps, 2001). Örneğin bazı *Bacillus* spp. antibiyotik üreterek patojenik mikroorganizmaların baskılanmasında aktif rol oynamakta olup, bitki büyümesini desteklemektedir (Choudhary ve Johri, 2009). Bu metabolitler, düşük konsantrasyonlarda bile antimikrobiyal, antifungal, antiviral, böcek öldürücü, antioksidan, antitümör gibi bitki büyümesini teşvik edici özellikler sergilemektedir. Genellikle, bu antibiyotikler, birçok alt sınıfa gruplandırılarak, uçucu ve uçucu olmayan bileşikler olarak sınıflandırılmaktadır. Subtilisin, subtilisin A, TasA ve sublansin iyi bilinen örnekleridir ve bunlar ribozomal kökenlidir. Ancak basilisin, klorotein, mikobakilin, rizosisinler, bakillaen, diffisidin ve

lipopeptitler, surfaktin, iturin ve fengisin familyaları, ribozomal olmayan peptid sentetazlar (NRPS'ler) veya poliketid sentazlar (PKS) tarafından oluşturmaktadır (Leclere ve ark., 2005).

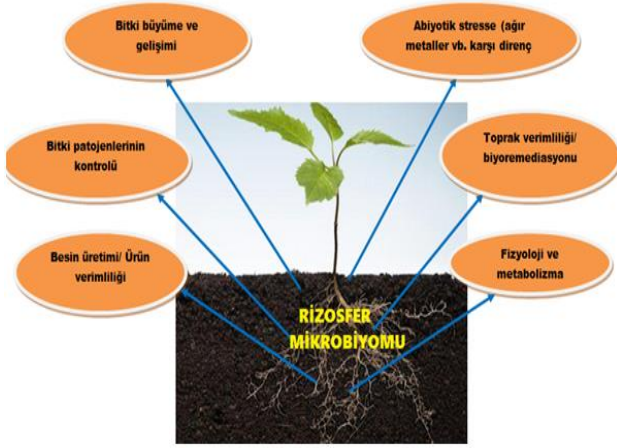
İndüklenen Sistemik Direnç (ISR)

İndüklenen sistemik direnç (ISR), belirli bir çevresel uyarana yanıt olarak uyarılan gelişmiş savunma kapasitesinin fizyolojik bir durumu olarak tanımlanmaktadır (Gouda ve ark., 2018). ISR, bitkinin kök sistemine görünür bir zarar vermeyen *Pseudomonas* cinsine ait suşların en iyi karakterize edildiği bitki büyümesini teşvik eden rizobakteri (PGPR) ile güçlendirilmektedir. Bitkiler, yararlı bakterilerin kolonizasyonu veya patojenik bakterilerin enfeksiyonu nedeniyle bu da mikrop ile ilişkili moleküler modellerin (MAMP) veya efektör proteinlerin tanınmasıyla bağışıklığı tetikleyen ve böylece sistemik dirençle sonuçlanan bölgesel savunma tepkisi geliştirmektedir (Nadarajah, 2016). ISR savunma yanıtı, bakteriyel yüzey bileşenleri (flagellin, lipopolisakaritler vb.), uçucu organik bileşikler (asetoin vb.) ve bakteriyel sekonder metabolitler (DAPG vb.) dahil olmak üzere çeşitli bakteriyel belirleyiciler tarafından ortaya çıkmaktadır (De Vleeschauwer ve Hofte, 2009). Nekroz ve bitki dokusunun ölümüne yol açan patojenlerin aksine, konukçuda sistemik edinilmiş direncin aktivasyonuna yol açan yararlı rizobakteriler, nekroz olmadan sistemik direnci indüklemekte ve ayrıca konukçu bitkilerde bağışıklık tepkisinin indüklenmesini sağlamaktadır (Van Loon ve ark., 1998). Bitkiler, anahtar sinyal molekülü olarak işlev gören salisilik asit (SA), jasmonik asit (JA), etilen (ET) ve absisik asit (ABA) gibi fitohormonlar aracılığıyla ayrıntılı bir sinyal iletim yolu matrisini aktive etmektedir (Nadarajah, 2016). Bitkilerin patojenlere karşı indüklenen sistemik direnci (ISR), savunma yanıtında yer alan ve ilişkili sinyal yollarının yanı sıra bitki korumasında potansiyel kullanımı ile ilgili olarak yoğun bir şekilde araştırılmıştır (Choudhary ve ark., 2007). PGPR-ISR'nin, birçok bitki türünde farklı patojenlere karşı başarılı bir şekilde etkili olduğu ve örneğin patojenik olmayan *Pseudomonas* spp. ve *Bacillus* spp. genellikle ISR'yi indükleyen PGPR olduğu bildirilmiştir (Kloepper ve ark., 2004; Van Loon ve Bakker, 2006).

Çizelge 1. Biyogübrelerin fonksiyonlarına göre gruplandırılması (Umesha ve ark., 2018)

Table 1. Grouping of bio-fertilizers according to their functions (Umesha et al., 2018)

Organizmalar	Fonksiyonları	Örnekler
1. Serbest yaşayan	Azot (N ₂) sabitleyen biyogübreler	<i>Azotobacter</i> , <i>Clostridium</i> , <i>Beijerinckia</i> , <i>Anabaena</i> , <i>Nostoc</i> vb.
2. Simbiyotik		<i>Rhizobia</i> , <i>Frankia</i> , <i>Anabaena azollae</i>
3. Asimbiyotik		<i>Azospirillum</i>
4. Bakteri	Fosfor (P) çözüdüren biyogübreler	<i>B. subtilis</i> , <i>P. striata</i> , <i>B. circulans</i> vb.
5. Mantar		<i>Penicillium</i> sp., <i>Aspergillus awamari</i> vb.
6. Arbüsküler mikoriza	Fosfor (P) bağlı biyogübreler	<i>Glomus</i> sp., <i>Gigaspora</i> sp. vb.
7. Ektomikoriza		<i>Laccaria</i> sp., <i>Pisolithus</i> sp. ve <i>Boletus</i> sp. vb.
8. Erikoid mikoriza		<i>Peizozella ericae</i>
9. Orkide mikoriza		<i>Rhizoctonia solani</i>
10. Silikat ve çinko çözüdüren	Mikro besinler için biyogübreler	<i>Bacillus</i> sp.
11. <i>Pseudomonas</i>	Bitki büyümesini teşvik eden bakteriler	<i>P. fluorescens</i>



Şekil 6. Sürdürülebilir tarımda rizosfer mikrobiyomunun rolü (Umesha ve ark., 2018' den modifiye edilmiştir)

Figure 6. Role of rhizosphere microbiome for sustainable agriculture (modified from Umesha ve ark., 2018)

Biyogübre Olarak PGPR

Bitki büyümesini teşvik eden rizobakteriler, bitki büyümesini iyileştiren ve bitki verimini arttıran hormonlar, vitaminler ve diğer büyüme faktörlerini üreten bakterilerdir. PGPR, atmosferik azotun biyolojik olarak sabitlenmesi, fosfor, potasyum ve bazı çözünemeyen mikro besinlerin biyo-çözündürme yoluyla toprak gübrenmesine katılmaktadır. Gübreler, toprak biyotasını çeşitli şekillerde etkilemektedir. Örneğin, azotun büyük bir kısmı, bitkiler tarafından kullanılmayan gaz halindedir; böylece, azotlu gübreler bitki kalıntılarının ayrışmasını arttırmakta, ancak hem simbiyotik hem de asimbiyotik azot fiksasyonunu azaltmaktadır (Bhardwaj ve Novak, 1978; Cejudo ve Paneque, 1986). Biyolojik azot fiksasyonu, atmosferik azotun amonyağa indirgenmesini katalizleyen enzimatik bir komplekse sahip bakterilerle sınırlıdır. Biyo-gübreler, bitki ve toprağın verimliliğini ve üretkenliğini arttırmak için mikrobiyal veya toprak aşılama ajanları olarak kullanılabilen toprak mikroorganizmasını yapay olarak muhafaza edebilen kültürlerdir (Sing ve ark., 2019). Başka bir deyişle, biyofertilizer veya mikrobiyal gübre, canlı mikroorganizmalardan bitkinin iç kısmı rizosferdeki hücrelerarası boşluklara ana besin maddelerinin ulaşılabilirliğini sağlayarak bitkide büyüme ve verimin artmasına yardımcı olmaktadır (Mazid ve ark., 2011). Ayrıca, bunlar çok düşük çevresel etkiye sahip entegre bir besin yönetim sistemi geliştirmek için kilit faktör olarak kabul edilmektedir (Malusa ve ark., 2016). Genellikle azot fiksasyonu, fosfor çözündürme ve selülitik mikroorganizmaların etkili suşlarını içeren; yani, azot sabitleyici (*Azotobacter*, *Rhizobium*), azot sabitleyici siyanobakter (*Anabaena*), fosfat çözündürücü bakteriler (*Pseudomonas* spp.) ve AM mantarları dahil olmak üzere biyogübre olarak çeşitli mikroorganizmalar yaygın olarak kullanılmaktadır (Sing ve ark., 2019). PGPR, gübre ve böcek ilacı gibi tarımsal kimyasalların azaltılmasına katkıda bulunabilmeleri nedeniyle tarımsal ekosistemlerde potansiyel olarak büyük öneme sahiptir. Çevre koruma ve kimyasal içermeyen gıda ürünlerine olan talebin artması bağlamında, son yıllarda, tek veya ilişkili PGPR suşları veya

mikorial mantarları içeren artan sayıda ticari biyofertilizatör piyasaya çıkmıştır (Owen ve ark., 2015). Bu nedenle, biyogübrelerin etkili kullanımı, toprak mikrobiyal toplulukları üzerindeki etkilerinin ve dolayısıyla toprak biyoçeşitliliği ve bitki sağlığında oynadıkları rolün daha iyi anlaşılmasına dayanmaktadır (Roesti ve ark., 2006; Hart ve ark., 2017). Bu nedenle, tarımı iyileştirmek için biyolojik gübre olarak besin çözündürücü PGPR uygulanması, yapay gübrelerin kullanımını azaltmakta ve çevre dostu bitki üretimini desteklemektedir (Setiawati ve Mutmainnah, 2016). Dahası, PGPR suşlarının çoğu sadece rizosferik toprağı hızla kolonize etmekle kalmaz, aynı zamanda bitkilerin besin alım kabiliyetini arttırmakta ve çoklu mekanizma aktivite ile hastalık baskılanmasına yardımcı olmaktadır (Mehmood ve ark., 2018). Bu bağlamda, toprak ve bitki aşılama ajanları olarak PGPR' ler, dünya çapında on yıldır yaygın olarak kullanılmaktadır ve kimyasal gübre ve böcek ilaçlarının bağımlılığını azaltarak tarımsal ekosistemlerin besin ve verim durumunun iyileştirilmesinde önemli bir rol oynamaktadır (Zandi ve Basu, 2016).

Sürdürülebilir Tarım İçin PGPR

Bitki zararlıları ve hastalıkları ile başa çıkmak için tarım ve bahçe bitkilerinin verimli ve sürdürülebilir üretimi yararlı mikroorganizmaların kullanımını içermektedir. Bitki rizosferinde gelişen çok sayıda toprak bakteri türü, bitki büyümesini hem direkt hem de indirekt olarak uyarmaktadır (Ramjegathesh ve ark., 2012). Bu bağlamda, bitki açısından yararlı rizobakteri (PGPR), dünya çapında gıda güvenliği ve çevresel risk konuları nedeniyle sürdürülebilir tarımın oluşturulmasında potansiyel bir araç olarak ortaya çıkmıştır (Şekil 6). Toprak sağlığı ve bitki büyüme gelişimi üzerinde potansiyel olarak etkili PGPR, bitki toprağında çok çeşitli uygulamalara sahiptir ve böylece olumsuz koşullara karşı koruma sağlamaktadır. Özellikle, son yıllarda, sürdürülebilir tarım, kimyasal pestisitlerin çevre ve insan üzerindeki istenmeyen etkileri nedeniyle dünya genelinde bir gereklilik haline gelmiştir (Sing ve ark., 2019). Bitki üretimini iyileştirmek için PGPR' nin kullanımı bitki beslenmesini, verimini ve hastalık yönetimini iyileştirme fırsatlarını ortaya koyan çeşitli çalışmalarda gösterilmiş ve toprakta PGPR kullanımının topraktaki kimyasalları azalttığı ve çevre kirliliğini yönettiği belirtilmiştir (Kumar ve ark., 2019).

Büyümeyi teşvik eden rizobakteri (PGPR) kullanımı, sürdürülebilir çevre ve tarım için faydalı bir uygulama olarak tanımlanmaktadır. Bu nedenle, çevre dostu PGPR, kimyasal gübre uygulamasını en aza indirmek için alternatif bir araç olarak ortaya çıkmıştır. PGPR, aşağıda belirtilen özellikler dahil olmak üzere çeşitli mekanizmalarla bitki büyümesini teşvik etmektedir (Sharma ve ark., 2019):

- Fitohormonları veya bitki besin maddelerini sentezlemek,
- Karmaşık toprak bileşiklerini mobilize etmek ve bitkiler için kullanılabilir hale getirmek,
- Stres koşullarında stabilite sağlamak, böylece stresin olumsuz etkilerine karşı koymak,
- Birçok bitki patojenine karşı savunma ve bitki hastalıklarını azaltmak.

Tarımda bu organizmalar biyo-gübre olarak uygulanabilmektedir. Dünya çapında bazı PGPR' ler, bitki büyüme teşvikini sağlamanın yanı sıra ürün verimi ve toprak verimliliğini arttırmak için kullanılmaktadır. Böylece, PGPR sürdürülebilir tarıma katkıda bulunmaktadır.

Sonuç

Bu derlemede, PGPR' nin kök çevresindeki bölge olan rizosferde yüksek miktarda bulunduğu ve ayrıca bitki ve tarım için yararlı öneme sahip serbest bakteriler olduğu vurgulanmıştır. Bu bağlamda, bazı PGPR' lerin, enzimlerin, antibiyotiklerin, metabolitlerin, biyoaktif faktörlerin yanı sıra büyüme uyarıcıların üretimini arttıran direkt veya indirekt mekanizmaları sayesinde bitki büyümesini ve gelişimini teşvik ettiği detaylı bir şekilde açıklanmıştır. Sonuç olarak, bazı PGPR' ler yani biyogübre olarak kullanılan yararlı rizobakteriler, tarımsal ürünlerin verimliliğini arttırmak ve inorganik gübrelerin sürdürülebilir şekilde uygulanmasını azaltmak, besinlerin bulunabilirliğini kolaylaştırmak ve toprak sağlığını iyileştirmek için uygulanabilen düşük maliyetli, yenilenebilir ve çevre dostu gübrelere dir. Ekosisteme zarar vermeden tarımsal verimliliği sağlamak için PGPR' nin tarımda uygulanması ürün verimliliği, biyolojik iyileştirme, ekosistem işleyişi ve biyokontrol için oldukça önemlidir. Dolayısıyla, PGPR' nin tarım alanında kullanımının en üst düzeye çıkarılmasının oldukça etkili olacağı ve sürdürülebilir tarım için yenilenebilir bir araç haline geleceği bilinen bir gerçektir.

Teşekkür

Bu çalışma, Abdülrezzak Memon' un MF005 BAP projesi ile desteklenmiştir. Sağladıkları kolaylık ve destekleri için Uşak Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi' ne teşekkür ederiz.

Kaynaklar

Ahemad M, Kibret M. 2014. Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: Current perspective. *Journal of King Saud University-Science*, 26: 1-20. doi: 10.1016/j.jksus.2013.05.001

Akhtar N, Qureshi MA, Iqbal A, Ahmad MJ, Khan KH. 2012. Influence of Azotobacter and IAA on symbiotic performance of Rhizobium and yield parameters of lentil. *J. Agric. Res.*, 50(3): 361-372.

Alawiye TT ve Babalola OO. 2019. Bacterial Diversity and Community Structure in Typical Plant Rhizosphere. *Diversity*, 11(10): 179. doi:10.3390/d11100179.

Altın N ve Bora T. 2005. Bitki Gelişimini Uyarıcı Kök bakterilerinin Genel özellikleri ve etkileri, *Anadolu, J. of AARI*, 15 (2): 87-103.

Antoun H. 2003. Field and Green house Trials Performed with Phosphate Solubilizing Bacteria and Fungi. <http://www.webcd.usal.es/web/psm/abstracts/antoun.htm>.

Antoun H ve Prevost D. 2005. Ecology of plant growth promoting rhizobacteria. In: Siddiqui ZA (ed) PGPR: biocontrol and biofertilization. Springer, Netherlands, pp: 1-38.

Arora NK, Tewari S, Singh R. 2013. Multifaceted Plant-Associated Microbes and Their Mechanisms Diminish the Concept of Direct and Indirect PGPRs. *Plant Microbe Symbiosis: Fundamentals and Advances*, 411-449. doi: 10.1007/978-81-322-1287-4_16.

Arora NK, Tewari S, Singh S, Lal N, Maheshwari DK. 2012. In book: *Bacteria in Agrobiolgy: Stress Management*. Chapter: PGPR for protection of plant health under saline conditions. In: Maheshwari DK (ed.), Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp: 239-258. doi: 10.1007/978-3-662-45795-5_12.

Apsimon H, Thornton I, Fyfe W, Hong Y, Leggett J, Nriagu JO, Pacyna JN, Page AL, Price R, Skinner B, Steinnes E, and Yim W. 1990. Anthropogenically induced global change-report of working group three, IUGS workshop on global change past and present. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 82: 97-111.

Babalola OO. 2010. Beneficial bacteria of agricultural importance. *Biotechnol Lett*, 32(11): 1559-1570. doi: 10.1007/s10529-010-0347-0.

Backer R, Rokem JS, Ilangumaran G, Lamont J, Praslickova D, Ricci E, Smith DL. 2018. Plant Growth-Promoting Rhizobacteria: Context, Mechanisms of Action, and Roadmap to Commercialization of Biostimulants for Sustainable Agriculture. *Frontiers in Plant Science*, 9. doi:10.3389/fpls.2018.01473.

Badri DV ve Vivanco JM. 2009. Regulation and function of root exudates. *Plant, Cell, Environment*, 32(6): 666-681. doi:10.1111/j.1365-3040.2009.01926.x

Bais HP, Weir TL, Perry LG, Gilroy S, Vivanco JM. 2006. The Role of Root Exudates in Rhizosphere Interactions with Plants and Other Organisms. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57(1): 233-66. doi: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105159.

Bari R ve Jones JDG. 2009. Role of plant hormones in plant defence responses. *Plant Mol. Biol.* 69(4): 473-488. doi: 10.1007/s11103-008-9435-0.

Barrios E. 2007. Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecological Economics*. 64(2): 269-285. doi:10.1016/j.ecolecon.2007.03.004.

Bhardwaj KKR ve Novak B. 1978. Effect of moisture and nitrogen levels on the decomposition of wheat straw in soil. *Zentralblatt für Bacteriology, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten und Hygiene. Zweite Naturwissenschaftliche Abteilung: Microbiology Der Landwirtschaft, Der Technology Und Des Umweltschutzes*. 133(6): 477-482. doi: 10.1016/s0323-6056(78)80103-7.

Bhardwaj D, Ansari MW, Sahoo RK, Tuteja N. 2014. Biofertilizers function as key player in sustainable agriculture by improving soil fertility, plant tolerance and crop productivity. *Microbial Cell Factories*. 13(1): 66. doi: 10.1186/1475-2859-13-66.

Bhattacharya PN, Jha DK. 2012. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture. *World Journal of Microbiology Biotechnology*. 28(4): 1327-1350. doi: 10.1007/s11274-011-0979-9.

Beavington F. 2000. Foundation work on soil and human health. *Eur. J. Soil Sci.* 51:365-366.

Beck L, Römbke J, Breure AM, Mulder C. 2005. Considerations for the use of soil ecological classification and assessment concepts in soil protection. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 62(2): 189-200. doi: 10.1016/j.ecoenv.2005.03.024.

Bever JD, Westover KM, Antonovics J. 1997. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology*. 85(5): 561-573. doi: 10.2307/2960528.

Bever JD. 2002. Negative feedback within a mutualism: host-specific growth of mycorrhizal fungi reduces plant benefit. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 269(1509): 2595-2601. doi: 10.1098/rspb.2002.2162.

Bever JD. 2003. Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytologist*. 157(3): 465-473. doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00714.x.

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

- Buée M, De Boer W, Martin F, Van OL, Jurkevitch E. 2009. The rhizosphere zoo: an overview of plant-associated communities of microorganisms, including phages, bacteria, archaea, and fungi, and of some of their structuring factors. *Plant and Soil*. 321(1-2): 189–212. doi: 10.1007/s11104-009-9991-3.
- Brussaard L. 2012. Ecosystem services provided by the soil biota. In: Wall DH, Bardgett RD, Behan-Pelletier V et al (eds), *Soil ecology and ecosystem services*. Oxford University Press., pp: 45–58.
- Bulgarelli D, Schlaeppli K, Spaepen S, van Themaat EVL, Schulze-Lefert P. 2013. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annual Review of Plant Biology*. 64(1): 807–838. doi: 10.1146/annurevplant-050312-120106.
- Cejudo FJ, Paneque A. 1986. Short-term nitrate (nitrite) inhibition of nitrogen fixation in *Azotobacter chroococcum*. *Journal of Bacteriology*. 165(1): 240–243. doi: 10.1128/jb.165.1.240-243.1986.
- Chabot R, Antoun H, Cescas MP. 1993. Stimulation in the growth of corn and romaine lettuce by microorganisms dissolving inorganic phosphorus. *Canadian Journal of Microbiology*. 39(10): 941–947. doi:10.1139/m93-142.
- Chen C, Chen HYH, Chen X, Huang Z. 2019. Meta-analysis shows positive effects of plant diversity on microbial biomass and respiration. *Nature Communications*. 10(1): 1332. doi: 10.1038/s41467-019-09258-y.
- Choudhary DK, Johri BN. 2009. Interactions of *Bacillus* spp. and plants—with special reference to induced systemic resistance (ISR). *Microbiological Research*. 164(5):493–513. doi: 10.1016/j.micres.2008.08.007.
- Cornelis P. 2010. Iron uptake and metabolism in pseudomonads. *Applied Microbiology Biotechnology*. 86(6): 1637–1645. doi: 10.1007/s00253-010-2550-2.
- Crowley DE, Rengel Z. 1999. Biology and chemistry of rhizosphere influencing nutrient availability. In: Rengel Z (ed) *Mineral nutrition of crops: Fundamental mechanisms and implications*. The Haworth Press, New York, p: 1–40.
- Dejordjevic MA, Gabriel DW, Rolfe BG. 1987. Rhizobium—the refined parasite of legumes. *Annu. Rev Phytopathology*. 25(1): 145–168. doi: https://doi.org/10.1146/annurev.py.25.090187.001045.
- De Vleeschauwer D, Hofte M. 2009. Rhizobacteria induced systemic resistance. *Advances Botanical Research*. 51:223–281. doi: 10.1016/s0065-2296(09)51006-3.
- Disi JO, Mohammad HK., Lawrence K, Kloepper J, Fadamiro HA. 2019. soil bacterium can shape belowground interactions between maize, herbivores and entomopathogenic nematodes. *Plant Soil*, 437:83–92.
- Dobbelaere S, Vanderleyden J, Okon Y. 2003. Plant growth promoting effects of diazotrophs in the rhizosphere. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 22(2):107–149. doi: https://doi.org/10.1080/713610853.
- Eisenhauer N, Beßler H, Engels C, Gleixner G, Habekost M, Milcu A, et al. 2010. Plant diversity effects on soil microorganisms support the singular hypothesis. *Ecology*, 91, 485–496. Alexander, M. (1977a). 'Introduction to Soil Microbiology.' (John Wiley: NY.)
- Figueiredo MVB, Bonifacio A, Rodrigues AC, Araujo FF. 2016. Plant growth-promoting rhizobacteria: key mechanisms of action. *Microbial-mediated induced systemic resistance in plants*. pp: 23–37. doi: 10.1007/978-981-10-0388-2_3.
- Fritsche W. 1990. *Mikrobiologie*. Gustav Fischer Verlag. Jena.
- Fukuyama K. 2004. Structure and function of plant-type ferredoxins. *Photosynthesis Research*. 81(3): 289–301. doi: 10.1023/b:pres.0000036882.19322.0a.
- Fasciglione G, Casanovas EM, Quillehauquy V, Yommi AK, Goñi MG, Roura SI, Barassi CA. 2015. *Azospirillum* inoculation effects on growth, product quality and storage life of lettuce plants grown under salt stress. *Scientia Horticulturae*. 195: 154–162. doi:10.1016/j.scienta.2015.09.015
- Gaby JC, Buckley DH. 2012. A comprehensive evaluation of PCR primers to amplify the *nifH* gene of nitrogenase. *PLoS One* 7(7): e42149. doi: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042149.
- Glick BR. 2005. Modulation of plant ethylene levels by the bacterial enzyme ACC deaminase. *FEMS Microbiology Letters*. 251(1): 1–7. doi: 10.1016/j.femsle.2005.07.030.
- Glick BR, Cheng Z, Czarny J, Duan J. 2007. Promotion of plant growth by ACC deaminase-producing soil bacteria. *European Journal of Plant Pathology*. 119(3): 329–339. doi: 10.1007/s10658-007-9162-4.
- Gray EJ, Smith DL. 2005. Intracellular and extracellular PGPR: commonalities and distinctions in the plant bacterium signaling processes. *Soil Biology and Biochemistry*. 37(3): 395–412. doi: 10.1016/j.soilbio.2004.08.030.
- Gouda S, Kerry RG, Das G, Paramithiotis S, Shin HS, Patra JK. 2018. Revitalization of plant growth promoting rhizobacteria for sustainable development in agriculture. *Microbiological Research*, 206: 131–140. doi:10.1016/j.micres.2017.08.016 .
- Goswami D, Thakker JN, Dhandhukia PC. 2016. Portraying mechanics of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): A review. *Cogent Food, Agriculture*. 2: 1127500. http://dx.doi.org/10.1080/23311932.2015.1127500.
- Gupta G, Parihar SS, Ahirwar NK, Snehi SK, Singh V. 2015. Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR): Current and Future Prospects for Development of Sustainable Agriculture. *J Microb Biochem Technol* 7: 096–102. doi:10.4172/1948-5948.1000188.
- Hart MM, Antunes PM, Abbott LK. 2017. Unknown risks to soil biodiversity from commercial fungal inoculants. *Nat. Ecol. Evol*. 1: 0115. doi: 10.1038/s41559-017-0115.
- Hartmann A, Rothballer M, Schmid M. 2008. Lorenz H: A pioneer in rhizosphere microbial ecology and soil bacteriology research. *Plant and Soil*. 312(1-2): 7–14. doi: 10.1007/s11104-007-9514-z.
- Hartmann A., Schmid M., van Tuinen D., Berg G. 2009. Plant-driven selection of microbes. *Plant and Soil*, 321 (1): 235–257. doi: 10.1007/s11104-008-9814-y.
- Hassan MK, McInroy JA, Kloepper JW. 2019. The Interactions of Rhizodeposits with Plant Growth-Promoting Rhizobacteria in the Rhizosphere: A Review. *Agriculture*. 9(7):142. doi:10.3390/agriculture9070142.
- Hassan MK., McInroy JA, Jones J, Shantharaj D, Liles MR, Kloepper JW. 2019. Pectin-Rich Amendment Enhances Soybean Growth Promotion and Nodulation Mediated by *Bacillus velezensis* Strains. *Plants*. 8(5):120. doi: 10.3390/plants8050120.
- Hiltner L. 1904. About new experiences and problems in the field of Bodenbakteriologie. *Works Ger Agric Soc* 98: 59–78.
- Hirsch AM, Bauer WD, Bird DM, Cullimore J, Tyler B, Yoder JI. 2003. Molecular signals and receptors: controlling rhizosphere interactions between plants and other organisms. *Ecology*. 84(4):858–868. doi: 10.2307/3108029.
- İpek M. Eşitken A. 2017. The Actions of PGPR on Micronutrient Availability in Soil and Plant Under Calcareous Soil Conditions: An Evaluation over Fe Nutrition. *Plant-Microbe Interactions in Agro-Ecological Perspectives*. 81–100. doi: 10.1007/978-981-10-6593-4_4.
- Jacoby R, Peukert M, Succurro A, Koprivova A, Kopriva S. 2017. The Role of Soil Microorganisms in Plant Mineral Nutrition—Current Knowledge and Future Directions. *Front. Plant Sci*. 8:1617. doi: 10.3389/fpls.2017.01617.
- Jeffery S, Gardi C, Jones A, Montanarella L, Marmo L, Miko L, Ritz K, Peres G, Roombke J, van der Putten WH (eds). 2010. *The soil environment*. In: *European atlas of soil biodiversity*, European Commission, Publication.
- Johnson SN, Erb M, Hartley SE. 2016. Roots under attack: contrasting plant responses to belowground insect herbivory. *New Phytol*. 210(2): 413–418. doi: https://doi.org/10.1111/nph.13807.

- Khan MS, Zaidi A, Wani PA, Oves M. 2009. Role of plant growth promoting rhizobacteria in the remediation of metal contaminated soils. *Environmental Chemistry Letters*. 7(1): 1–19. doi: 10.1007/s10311-008-0155-0.
- Khan MS, Zaidi A, Ahemad M, Oves M, Wani PA. 2010. Plant growth promotion by phosphate solubilizing fungi - current perspective. *Archives of Agronomy and Soil Science*. 56(1): 73-98. doi: 10.1080/03650340902806469.
- Kiseleva AA, Tarachovskaya ER, Shishova MF. 2012. Biosynthesis of phytohormones in algae. *Russ J Plant Physiol* 59(5): 595–610. doi: 10.1134/S1021443712050081.
- Klopper JW, Leong J, Teintze M, Scroth MN. 1980. Enhancement of plant growth by siderophores produced by plant growth promoting rhizobacteria. *Nature*. 286(5776): 885-886. doi: 10.1038/286885a0.
- Klopper JW, Lifshitz R, Zablotowicz RM. 1989. Free-living bacterial inocula for enhancing crop productivity. *Trends in Biotechnology*. 7(2):39-44. doi: [https://doi.org/10.1016/0167-7799\(89\)90057-7](https://doi.org/10.1016/0167-7799(89)90057-7)
- Klopper JW, Ryu CM, Zhang SA. 2004. Induced systemic resistance and promotion of plant growth by *Bacillus* spp. *Phytopathology* 94(11): 1259–1266. doi: 10.1094/phyto.2004.94.11.1259.
- Kumar Verma D, Pandey A, Mohapatra B, Srivastava S, vd. 2019. Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR): An Eco-Friendly Approach for Sustainable Agriculture and Improved Crop Production, In book: *Microbiology for Sustainable Agriculture, Soil Health and Environmental Protection*, Publisher: Apple Academic Press. pp: 3-80.
- Kumari B, Mallick MA, Solanki MK, Solanki AC, Hora A, Guo W. 2019. Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR): Modern Prospects for Sustainable Agriculture, R. A. Ansari, I. Mahmood (eds.), *Plant Health Under Biotic Stress*. pp: 109-127. doi: https://doi.org/10.1007/978-981-13-6040-4_6.
- Leclere V, Bechet M, Adam A, Guez JS, Wathelet B, Ongena M, Thonart P. 2005. Mycosubtilin overproduction by *Bacillus subtilis* BBG100 enhances the organism's antagonistic and biocontrol activities. *Applied and Environmental Microbiology*. 71(8): 4577–4584. doi:10.1128/aem.71.8.4577-4584.2005.
- Liu J, Chakraborty S, Hosseinzadeh P, Yu Y, Tian S, Petrik I, Bhagi A, Lu Y. 2014. Metalloproteins containing cytochrome, iron–sulfur, or copper redox centers. *Chemical Reviews*. 114(8): 4366–4469. doi: 10.1021/cr400479b.
- Loyola-Vargas V, Broeckling C, Badri D, Vivanco J. 2007. Effect of transporters on the secretion of phytochemicals by the roots of *Arabidopsis thaliana*. *Planta*. 225(2): 301–310. doi: 10.1007/s00425-006-0349-2.
- Lugtenberg B, Kamilova F. 2009. Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annual Review of Microbiology Microbiology*. 63(1): 541–556. doi: 10.1146/annurev.micro.62.081307.162918.
- Lynch JM. 1987. *The rhizosphere*. Wiley Interscience, Chichester, U.K.
- Lynch JM. 1990. *The Rhizosphere*. John Wiley, Sons, New York.
- Lyu D, Backer RG, Robinson W, Smith DL. 2019. Plant-growth promoting rhizobacteria for cannabis production: Yield, cannabinoid profile and disease resistance. *Front. Microbiol*. doi:10.3389/fmicb.2019.01761.
- MacMillan J. 2002. Occurrence of gibberellins in vascular plants, fungi, and bacteria. *J Plant Growth Regul*. 20(4): 387–442. doi: 10.1007/s003440010038.
- Majeed A, Muhammad Z, Ahmad H. 2018. Plant growth promoting bacteria: role in soil improvement, abiotic and biotic stress management of crops, *Plant Cell Reports*. 37:1599–1609. doi: <https://doi.org/10.1007/s00299-018-2341-2>.
- Malusa E, Pinzari F, Canfora L. 2016. Efficacy of biofertilizers: challenges to improve crop production. *Microbial inoculants in sustainable agricultural productivity*. pp:17-40. doi: 10.1007/978-81-322-2644-4_2.
- Mazid M, Khan ZH, Quddusi S, Taqi AK., Firoz M. 2011. Significance of sulphur nutrition against metal induced oxidative stress in plants, *J Stress Physiol Biochem*. 7(3):65-84.
- Meeting FB. 1992. *Soil Microbial Ecology: Applications in Agricultural and Environmental Management*. Marcel Dekker, New York.
- Mehmood U., Inam-ul-Haq M., Saeed M., Altaf A., Azam F., Hayat S. 2018. A Brief Review On Plant Growth Promoting Rhizobacteria (Pgpr): A Key Role in Plant Growth Promotion, *Plant Protection*, 02 (02): 77-82. ISSN: 2617-1287 (Online), 2617-1279 (Print).
- Mendes R, Kruijt M, Bruijin ID, Dekkers E, Voort MVD, Schneider JHM, Piceno YM, DeSantis TZ, Andersen GL, Bakker P, Raaijmakers JM. 2011. Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacterial. *Science* 332:1097–1100. doi: 10.1126/science.1203980.
- Mendes S, Azul AM, Castro P, Römbeke J, Sousa JP. 2016. Chapter 16: Protecting soil biodiversity and soil functions: current status and future challenges. In: Castro P, Azeiteiro UM, Bacelar Nicolau P, Leal Filho W, Azul AM (eds) *Biodiversity and education for sustainable development*, World sustainability series. Springer, Cham.
- Morris RM, Nunn BL, Frazer C, Goodlett DR, Ting YS, Rocap G. 2010. Comparative metaproteomics reveals ocean-scale shifts in microbial nutrient utilization and energy transduction. *The ISME Journal* 4:673–685. doi:10.1038/ismej.2010.4.
- Mukerji KG, Manoharachary C, Singh J. 2006. *Microbial Activity in the Rhizosphere (Soil Biology)* Springer. 6: 199-222.
- Nadarajah KK. 2016. Induced Systemic Resistance in Rice. *Microbial-Mediated Induced Systemic Resistance in Plants*, 103–124. doi:10.1007/978-981-10-0388-2_7.
- Narayanamy P. 2013. Mechanisms of action of fungal biological control agents. In: Narayanamy P (ed) *Biological management of diseases of crops, progress in biological control*. Springer Science + Business Media, Dordrecht, pp: 99–200.
- Nihorimbere V, Ongena M, Smargiassi M, Thonart P. 2011. Beneficial effect of the rhizosphere microbial community for plant growth and health. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ*. 15(2): 327-337.
- Odum EP, Barrett GW. 2005. *Fundamentals of Ecology*, 5th Edn. Belmont, USA: Thomson Brooks/Cole.
- Owen D, Williams AP, Griffith GW, Withers, PJA. 2015. Use of commercial bio-inoculants to increase agricultural production through improved phosphorus acquisition. *Appl. Soil Ecol*. 86:41–54. doi: 10.1016/j.apsoil.2014.09.012.
- Orgiazzi A, Bardgett RD, Barrios E, Behan-Pelletier V, Briones MJI, Chotte JL, De Deyn GB, Eggleton P, Fierer N, Fraser T, Hedlund K, Jeffrey S, Johnson NC, Jones A, Kandeler E, Kaneko N, Lavelle P, Lemanceau P, Miko L, Montanarella L, de Souza Moreira FM, Ramirez KS, Scheu S, Singh BK, Six J, van der Putten WH, Wall DH. 2016. *Global soil biodiversity atlas*. Luxembourg: European Commission, Publications Office of the European Union. doi: <https://doi.org/10.2788/2613>.
- Park D. 1963. The ecology of soil-borne fungal disease. *Annual Review of Phytopathology*. 1(1): 241–258. doi:10.1146/annurev.py.01.090163.001325
- Philippot L, Raaijmakers J, Lemanceau P, Van Der Putten W. 2013. Going back to the roots: The microbial ecology of the rhizosphere. *Nat. Rev. Microbiol*. 11(11):789-799. doi:10.1038/nrmicro3109.
- Pinton R, Varanini Z, Nannipieri P (Editors). 2001. *The rhizosphere: biochemistry and organic substances at the soil–plant interface*. Marcel Dekker, New York.
- Prasad M, Chaudhary M, Choudhary M, Kumar TK, Kumar Jat L. 2017. *Rhizosphere Microorganisms Towards Soil Sustainability and Nutrient Acquisition, Agriculturally Important Microbes for Sustainable Agriculture*. pp: 31-49. doi: 10.1007/978-981-10-5589-8_2.

- Prashar P, Kapoor N, Sachdeva S. 2013. Rhizosphere: its structure, bacterial diversity and significance. *Rev. Environ. Sci. Biotechnol.* doi: 10.1007/s11157-013-9317-z.
- Raaijmakers JM, Weller DM. 2001. Exploiting genotypic diversity of 2,4-diacetylphloroglucinol-producing *Pseudomonas* spp.: characterization of superior root-colonizing *P. fluorescens* strain Q8r1-96. *Appl. Environ. Microbiol.* 67(6): 2545-2554. doi: 10.1128/aem.67.6.2545-2554.2001.
- Raaijmakers JM, Paulitz TC, Steinberg C, Alabouvette C, Moenne-Loccoz Y. 2009. The rhizosphere: a playground and battlefield for soilborne pathogens and beneficial microorganisms. *Plant and Soil.* 321(1-2): 341–361. doi:10.1007/s11104-008-9568-6.
- Rai A, Nabti E. 2017. Plant Growth-Promoting Bacteria: Importance in Vegetable Production. *Microbial Strategies for Vegetable Production.* pp: 23–48. doi:10.1007/978-3-319-54401-4_2
- Ramjagathesh R, Samiyappan R, Raguchander T, Prabakar K, Saravanakumar D. 2012. Plant–PGPR Interactions for Pest and Disease Resistance in Sustainable Agriculture. *Bacteria in Agrobiolology: Disease Management.* pp: 293–320. doi:10.1007/978-3-642-33639-3_11.
- Ramos Solano B, Barriuso Maicas J, Gutiérrez Mañero FJ. 2008. Physiological and Molecular Mechanisms of Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR). *Plant-Bacteria Interactions.* pp: 41 - 54. doi:10.1002/9783527621989.ch3.
- Reddy PP. 2014. Potential role of PGPR in agriculture. *Plant growth promoting rhizobacteria for horticultural crop protection.* pp: 17–34. doi:10.1007/978-81-322-1973-6_2.
- Roesti D, Gaur R, Johri BN, Imfeld G, Sharma S, Kawaljeet K., Aragno M. 2006. Plant growth stage, fertiliser management and bio-inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth promoting rhizobacteria affect the rhizobacterial community structure in rain-fed wheat fields. *Soil Biol. and Biochem.* 38(5):1111–1120. doi: 10.1016/j.soilbio.2005.09.010.
- Saleem M, Arshad M, Hussain S, Bhatti AS. 2007. Perspective of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) containing ACC deaminase in stress agriculture. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology.* 34(10): 635–648. doi:10.1007/s10295-007-0240-6.
- Salvagiotti F, Cassman KG, Specht JE, Walters DT, Weiss A, Dobermann A. 2008. Nitrogen uptake, fixation and response to fertilizer N in soybeans: A review. *Field Crops Research.* 108(1): 1-13. doi:10.1016/j.fcr.2008.03.001.
- Seshadri S, Muthukumarasamy R, Lakshminarasimhan C, Lgnacimuthu S. 2000. Solubilization of inorganic phosphates by *Azospirillum halopraeferans*. *Current science.* 79(5): 565-567.
- Setiawati TC, Mutmainnah L. 2016. Solubilization of Potassium containing mineral by microorganisms from sugarcane Rhizosphere. *Agriculture and Agricultural Science Procedia.* 9: 108-117. doi:10.1016/j.aaspro.2016.02.134.
- Sharma A, Verma RK. 2018. Root–Microbe Interactions: Understanding and Exploitation of Microbiome. *Root Biology.* 323–339. doi:10.1007/978-3-319-75910-4.
- Sharma K, Sharma S, Prasad SR. 2019. PGPR:Renewable tool for sustainable agriculture. *Int.J.Curr.Microbiol. App.Sci.* 8(1): 525-530.
- Shridhar BS. 2012. Review: nitrogen fixing microorganisms. *Int.J.Microbial.Res.* 3(1): 46–52. doi: 10.5829/idosi.ijmr.2012.3.1.61103
- Singh M, Singh D, Gupta A, Pandey KD, Singh PK., Kumar A. 2019. Plant Growth Promoting Rhizobacteria. PGPR Amelioration in Sustainable Agriculture. pp: 41–66. doi:10.1016/b978-0-12-815879-1.00003-3.
- Sivasakthi S, Usharani G, Saranraj P. 2014. Biocontrol potentiality of plant growth promoting bacteria (PGPR)–*Pseudomonas fluorescens* and *Bacillus subtilis*: a review. *Afr. J. Agric.* 9:1265–1277.
- Smail SJ, Leckie AC, Clinton PW, Hickson AC. 2010. Plantation management induces long-term alterations to bacterial phytohormone production and activity in bul soil. *Appl. Soil Ecol.* 45:310-314.
- Steffan JJ, Brevik EC, Burgess LC, Cerda A. 2018. The effect of soil on human health: an overview. *Eur. J. Soil Sci.* 69(1):159-171. doi: https://doi.org/10.1111/ejss.12451.
- Umeha S, Singh PK, Singh RP. 2018. Microbial Biotechnology and Sustainable Agriculture, In: *Biotechnology for Sustainable Agriculture.* pp: 185-205. doi: http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-812160-3.00006-4.
- Uren NC. 2000. Types, amounts, and possible functions of compounds released into the rhizosphere by soil-grown plants. In *The rhizosphere: biochemistry and organic substances at the soil–plant interface.* pp: 19–40.
- Vacheron J, Desbrosses G, Bouffaud ML, Touraine B, Moënneloccoz Y, Legendre L, Wisniewski-Dyé F, Prigent-Combaret C. 2013. Plant growth-promoting rhizobacteria and root system functioning. *Front. Plant Sci.* 4:356. doi: https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00356.
- Van Loon LC, Bakker PAHM, Pieterse CMJ. 1998. Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. *Annu Rev Phytopathol.* 36(1): 453–483. doi:10.1146/annurev.phyto.36.1.453.
- Van Loon LC, Bakker PAHM. 2006. Root-associated bacteria inducing systemic resistance. *Plant-associated bacteria.* pp: 269–316.
- Vejan P, Abdullah R, Khadiran T, Ismail S, Nasrulaq Boyce A. 2016. Role of plant growth promoting rhizobacteria in agricultural sustainability-A review. *Molecules.* 21(5): 573. doi:10.3390/molecules21050573.
- Vos CNF, Kazan K. 2016. Belowground defence strategies in plants, *Signaling and Communication in Plants,* Springer, Berlin.
- Yazaki K. 2005. Transporters of secondary metabolites. *Curr. Opin. Plant Biol.* 8(3): 301–307. doi:10.1016/j.pbi.2005.03.011.
- Zaidi A, Khan M, Ahemad M, Oves M. 2009. Plant growth promotion by phosphate solubilizing bacteria. *Acta Microbiol. Immunol. Hung.* 56(3):263–284. doi:10.1556/amicr.56.2009.3.6.
- Zak DR, Holmes WE, White DC, Peacock AD, Tilman D. 2003. Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: Are there any links? *Ecology.* 84(8): 2042–2050. doi: 10.1890/02-0433.
- Zandi P, Basu SK. 2016. Role of Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR) as biofertilizers in stabilizing agricultural ecosystems. *Organic farming for sustainable agriculture.* pp: 71-87. doi:10.1007/978-3-319-26803-3_3.
- Zhang XX, Zhang RJ, Gao JS, Ma XT, Yin HQ, Zhang CW, Feng K, Deng Y. 2017. Thirty-one years of rice-ricegreen manure rotations shape the rhizosphere microbial community and enrich beneficial bacteria. *Soil Biol. Biochem.* 104:208–217.
- Xie X, Wang J, Yuan H. 2006. High-resolution analysis of catechol-type siderophores using polyamide thin layer chromatography. *J. Microbiol Met.* 67(2): 390–393. doi:10.1016/j.mimet.2006.04.022.
- Weston LA, Ryan PR, Watt M. 2012. Mechanisms for cellular transport and release of allelochemicals from plant roots into the rhizosphere. *J. Exp. Bot.* 63(9): 3445–3454. doi:10.1093/jxb/ers054.
- Whipps JM. 2001. Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere. *J. Exp. Bot.* 52: 487–511. doi:10.1093/jexbot/52.suppl_1.487.
- Quresh MA, Shahzad H, Saeed MS, Ullah S, Ali MA, Mujeeb F, Anjum MA. 2019. Relative potential of rhizobium species to enhance the growth and yield attributes of cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Eurasian J. Soil Sci.* 8(2): 159-166. doi: https://doi.org/10.18393/ejss.544747.