



دکتر محمدرضا میرانصاری مهابادی

شرکت علمی آبتین برکه

عنوان

میکروبهای خاک برای کاهش تنش های خاک (۱)

دکتر محمدرضا میرانصاری مهابادی

شرکت علمی آبتین برکه

اصفهان، خیابان احمد آباد، مجتمع پارسیان، طبقه سوم، واحد ۸، شماره پستی ۸۱۵۴۶۸۵۳۸۹

تلفن: ۳۱۳۲۳۱۷۵۵۵، فاکس: ۳۱۳۲۵۰۴۰۶۸، همراه: ۰۹۱۳۳۰۱۴۸۴۴

ایمیل: info@abtinberkeh.com

AbtinBerkeh.com

Co.AbtinBerkeh.com

Co\AbtinBerkeh.com



شناسنامه کتاب

پروانه انتشار نرم افزار

نام فارسی اثر: میکروبیهای خاک برای کاهش تنش های خاک (۱)

مؤلف: دکتر محمدرض میرانصاری مهابادی، خانم شیرین ادهم

شماره شناسنامه اثر: ۶۹۲۷۹-۰-۳۹۹۱۱-۸

شماره پروانه اثر: ۲۵۴۰۹

تاریخ صدور: ۱۳۹۸/۰۵/۰۱

شماره ویرایش: ۱

تعداد صفحات: ۳۳۱

شمارگان (تیراژ): ۱۰۰۰

قیمت: ۵۵۰۰۰۰ ریال

ناشر اثر: شرکت مشاوره مهندسی آبتین برکه، اصفهان، ایران

<https://www.AbtinBerkeh.com>

فهرست مطالب

عنوان	۲
پیش گفتار	۹
فصل اول	۱۰
عنوان: باکتریهای محرک رشد گیاه: پتانسیل تولید هورمون جیبرلین و افزایش رشد گیاه ..	۱۰
۱.۱ مقدمه	۱۱
۱.۲ بیوسنتز جیبرلین در PGPR	۱۵
۱.۳ آنالیز کمی جیبرلین در محیطهای میکروبی	۱۷
۱.۴ تهیه عصاره و خالص سازی محیط کشت میکروبی فیلتر گردیده برای جیبرلینها	۱۸
۱.۵ استفاده از کروماتوگرافی برای خالص سازی	۲۰
۱.۶ آنالیز هورمونی با استفاده از GC/MS و روش بررسی یون انتخابی	۲۱
۱.۷ رشد محصول در شرایط تنش غیرزیستی	۲۳
۱.۸ باکتریهای PGPR تولید کننده جیبرلین و کنترل کننده تنش در محصول	۲۶
۱.۹ نظرات برای آینده	۳۲
۱.۱۰ قدردانی	۳۳
منابع	۳۳
فصل دوم	۴۸
عنوان: استفاده از قارچهای میکوریزی برای کاهش اثرات نامطلوب تنش خشکی بر رشد گیاه	۴۸
۲.۱ مقدمه	۴۹
۲.۲ استراتژیهای گیاه در نتیجه حضور قارچهای میکوریزی برای کنترل تنش خشکی: اجتناب در برابر تحمل	۵۲
۲.۳ پاسخهای بیوشیمیایی - متابولیزی گیاهان میکوریزی به تنش خشکی	۵۴

- ۲.۳.۱ نقش تغییرات متابولیسمی در تنظیم اسمزی ۵۴
- ۲.۳.۲ محافظت در برابر تنش اکسایشی: متابولیت های آنتی اکسیدان ۵۷
- ۲.۴ پاسخ های فیزیولوژیکی گیاهان میکوریزی به تنش خشکی ۶۱
- ۲.۴.۱ فرایندهای مهم گیاه مؤثر بر روابط گیاه- آب ۶۱
- ۲.۵ نقش ریشه و قارچ های میکوریزی ۶۴
- ۲.۶ بینش های جدید درباره نقش ژنتیک مولکولی روابط آب در همزیستی میکوریزی تحت تنش خشکی: حمل کننده های پروتئینی آب در غشاء ۶۸
- ۲.۷ اثرات اکولوژیکی همزیستی میکوریزی: سرویس های اکوسیستم ۷۱
- ۲.۸ نتایج نهایی ۷۴
- فصل سوم ۸۹
- عنوان: نقش قارچ های میکوریزی در کاهش اثرات تنش اسیدیته بر رشد گیاه ۸۹
- ۳.۱ مقدمه ۹۰
- ۳.۲ دلایل ایجاد اسیدیته خاک ۹۱
- ۳.۳ نتایج اسیدیته خاک ۹۳
- ۳.۴ اثر اسیدیته خاک بر قابلیت استفاده و سمیت آلومینیوم ۹۴
- ۳.۵ اثر اسیدیته خاک بر قابلیت استفاده و سمیت منگنز ۹۵
- ۳.۶ گیاهان مقاوم در خاک های اسیدی ۹۶
- ۳.۷ مکانیزم های گیاه برای تحرک فسفر در خاک های اسیدی ۹۷
- ۳.۸ قارچ های میکوریز آربسکولار ۱۰۰
- ۳.۹ توزیع اسپر قارچ های میکوریزی و فیلوتیپ ها (phylotypes) در خاک های اسیدی ۱۰۱
- ۳.۱۰ تأثیر اسیدیته خاک بر کلنیزاسیون قارچ های میکوریزی ۱۰۳
- ۳.۱۱ اثر اسیدیته خاک بر هیف های خارجی (extraradical) ۱۰۷
- ۳.۱۲ اثر اسیدیته خاک بر جوانه زدن اسپر قارچ ۱۰۹

۱۱۰	۳.۱۳ رشد گیاهان میکوریزی در خاکهای اسیدی
۱۱۸	۳.۱۴ راندمان قارچهای میکوریزی در کاهش سمیت آلومینیوم
۱۲۱	۳.۱۵ راندمان قارچهای میکوریزی در کنترل سمیت منگنز
۱۲۳	۳.۱۶ نقش قارچهای میکوریزی در کنترل کمبود فسفر گیاه
۱۲۵	۳.۱۷ نقش قارچهای میکوریزی در جذب سایر عناصر غذایی
۱۲۶	۳.۱۸ نتایج نهایی و ملاحظات آینده
۱۴۷	فصل چهارم
۱۴۷	عنوان: استفاده از باکتریهای محرک رشد گیاه برای کاهش تنش شوری
۱۴۸	۴.۱ مقدمه
۱۵۰	۴.۲ اثرات شوری خاک بر رشد و فیزیولوژی گیاه
۱۵۳	۴.۳ ریزو باکتری (Rhizobacteria) در خاکهای شور
۱۵۶	۴.۴ کاهش تنش شوری بر رشد گیاه با استفاده از باکتری های محرک رشد گیاه
۱۶۴	ریزوبیوم-لگوم
۱۶۶	۴.۶ مکانیزمهای PGPR برای کاهش اثرات تنش شوری
۱۶۶	۴.۶.۱ تولید فیتوهورمون
۱۶۸	۴.۶.۲ اسمولیت ها
۱۶۹	۴.۶.۳ ACC Deaminase آنزیم
۱۷۱	۴.۶.۴ تلقیح ریشه
۱۷۳	۴.۷ نتایج کلی و بینش های آینده
۱۹۴	فصل پنجم
۱۹۴	عنوان: تنش خشکی و گیاهان میکوریزی
۱۹۵	۵.۱ مقدمه

۱۹۷ گیاه و تنش خشکی
۱۹۸ قارچ های میکوریزی و تنش خشکی
۲۰۴ تنش خشکی و کشاورزی
۲۰۶ بیوجار و تنش خشکی
۲۰۹ نتایج نهایی
۲۱۰ قدردانی
۲۲۱ فصل ششم
	عنوان: استفاده از باکتری های PGPR برای کاهش تنش درجه حرارت خنک ریشه بر رشد گیاهان لگومینوز
۲۲۱
۲۲۲ ۶.۱ اثر درجه حرارت خنک ریشه بر گره زایی و تثبیت ازت گیاهان لگومینوز
۲۲۴ ۶.۲ باکتری های محرک رشد گیاه: مزایا و مکانیزم های افزایش رشد
۲۲۶ ۶.۳ اثرات متقابل PGPR و لگوم و ایجاد همزیستی تحت شرایط خنک ناحیه ریشه
	عنوان: باکتری های محرک رشد گیاه سبب تسریع فرآیند گره زایی، و فعالیت تثبیت ازت، در گیاهان لگومینوز، در درجه حرارت های مختلف ناحیه ریشه میگردند
۲۲۸
	عنوان: استفاده از PGPR برای گیاهان لگوم سبب افزایش پروتئین و وزن خشک محصول تحت شرایط فصل رشد کوتاه می گردد
۲۴۰
۲۴۸ ۶.۶ رشد، بقاء، و تلقیح ریشه توسط PGPR در شرایط فصل کوتاه رشد
۲۵۱ ریشه
۲۵۲ ۶.۸ رشد و بقای PGPR تحت شرایط مزرعه
۲۵۶ ۶.۹ نتایج نهایی
۲۶۷ فصل هفتم
	عنوان: تنش شوری و همزیستی میکوریزی در گیاهان
۲۶۷
۲۶۸ ۷.۱ مقدمه
۲۷۰ ۷.۲ گیاهان میکوریزی تحت تنش شوری

۲۷۲	۷.۳ رشد گیاه و شوری
۲۷۴	۷.۴ میزان کلروفیل
۲۷۷	۷.۵ وضعیت آب
۲۷۸	۷.۶ نفوذپذیری نسبی سلولی
۲۷۸	۷.۷ بتائین ها (Betaines)
۲۷۹	۷.۸ پرولین
۲۸۰	۷.۹ کربوهیدراتها
۲۸۲	۷.۱۰ پلی آمین ها
۲۸۳	۷.۱۱ آنتی اکسیدان ها
۲۸۵	۷.۱۲ آبسیزیک اسید
۲۸۶	۷.۱۳ گره زائی و تثبیت ازت
۲۸۷	۷.۱۴ جذب عناصر
۲۸۹	۷.۱۵ نتایج نهایی و پیش های آینده
۳۱۰	فهرست جداول
۳۱۱	فهرست اشکال
۳۱۳	واژه نامه
۳۳۲	پس گفتار

پیش گفتار

این کتاب ترجمه جلد اول کتاب پرفروش *Using Soil Microbes for the Alleviation of Soil Stresses* می باشد، که توسط دکتر محمدرضا میرانصاری مهابادی (نویسنده و ویراستار) و انتشارات بین المللی Springer به چاپ رسیده است. با توجه به توانایی های قابل توجه میکروبیهای خاک برای کاهش اثرات نامطلوب تنش بر رشد گیاه و میزان محصول، استفاده از این میکروبیها به صورت مایه تلقیح به شدت افزایش یافته است. در این کتاب برخی از مهمترین یافته ها مربوط به اثرات این میکروبیها بر رشد گیاه در شرایط تنش توسط محققین از کشورهای مختلف دنیا ارائه گردیده است. دامنه وسیعی از موضوعات در کتاب شامل گردیده است، که برای محققین و دانشجویان خاک، گیاه، زیست شناسی، اکولوژی، میکروبیولوژی، فیزیولوژی گیاهی، بیوتکنولوژی، بیوشیمی، محیط زیست، و رشته های مربوطه مناسب می باشد.

با احترام،

دکتر محمدرضا میرانصاری مهابادی، خانم شیرین ادهم

شرکت علمی آبتین برکه

اصفهان، ایران

AbtinBerkeh.com

فصل اول

**عنوان: باکتریهای محرک رشد گیاه: پتانسیل تولید
هورمون جیبرلین و افزایش رشد گیاه**

Sang-Mo Kang, Muhammad Waqas, Abdul Latif Khan
and In-Jung Lee

Agronomy, School of Applied Biosciences, Kyungpook
National University, 80 Daehakro,
Bukgu, Daegu, Kyungpook 702-701, Republic of Korea

۱.۱ مقدمه

مشخص گردیده که ریزوسفر، لایه خاک تحت تأثیر ریشه گیاه (Saharan and Nehra; ۲۰۱۱; Antoun and Prévost ۲۰۰۵)، دارای نقش مهمی در رشد و توسعه گیاه می باشد (Hryniewicz and Baum ۲۰۱۲). بیشترین گروههای میکروبی همچون باکتریها، قارچها، نامتدها، پروتوزا، و بندپایان کوچک در ریزوسفر ساکن هستند (Lynch and Whipps ۱۹۹۰; Raaijmakers ۲۰۰۱; Morgan et al. ۲۰۰۵). اعضای گروههای میکروبی دارای اثرات مفید، خنثی و مضر بر رشد گیاه هستند (Nihorimbere et al. ۲۰۱۱; Bais et al. ۲۰۰۶). جمعیت فراوانی از باکتریهای محرک رشد گیاه (PGPR) در ریزوسفر گیاهان یافت می گردند. باکتریهای ریزوسفر از عناصر غذایی قابل استفاده و ترشحات ریشه گیاهان تغذیه می کنند (Bais et al. ۲۰۰۶; Rovira, ۱۹۹۱; Dodd et al. ۲۰۱۰). در حال حاضر از اصطلاح باکتریهای محرک رشد گیاه (PGPB) برای باکتریهایی استفاده می گردد که قادر به افزایش رشد گیاه هستند (Tarkka et al. ۲۰۰۸; Brencic and Winans ۲۰۰۵). در هر صورت، در بین PGPB، باکتریهای محرک رشد گیاه (PGPR) بیشتر مطالعه گردیده اند، که به علت توانایی آنها برای کلینیزاسیون ریشه های گیاه می باشد (Kamilova et al. ۲۰۰۵; Sturz and Nowak ۲۰۰۰). PGPR، محققین در رشته های مختلف مشغول تحقیق درباره مکانیزمهای رشد گیاه هستند. اثرات PGPR بر رشد گیاه از طریق مکانیزمهای مستقیم و غیر مستقیم می باشد. در مکانیزم مستقیم، PGPR سبب تسهیل رشد گیاه می گردد که از طریق جذب عناصر و تغییر در فیزیولوژی تولید سیگنالها، با استفاده از سنتز اجزای فعال زیستی، می باشد (Welbaum ۲۰۰۴; Brimecombe et al. ۲۰۰۷). در صورتیکه در مکانیزم غیر مستقیم، PGPR از طریق مجموعه ای از مکانیزمهای بیوکنترلی سبب بهبود رشد گیاه می گردند.

برخی از باکتری های PGPR با کلنیزاسیون بالای ریشه گیاه سبب کاهش و یا کنترل اثرات نامطلوب پاتوژنها بر رشد گیاه می شوند (Nihorimbere et al. ۲۰۱۱). این باکتری های PGPR قادر به تولید متابولیت هایی همچون آنتی بیوتیک ها (Haas and Défago ۲۰۰۵; Compant et al ۲۰۰۵) ، سیدروفورها (Rodrigueza and Fraga ۱۹۹۹)، HCN (Ahmad et al. ۲۰۰۸)، فنازین (Pierson and Pierson ۲۰۱۰)، پیلوئتورین (Nowak-Thompson et al. ۱۹۹۹) و پیروول نیتروژن می باشد (Hwang et al. ۲۰۰۲). همچنین، باکتری های PGPR بایستی توانایی تولید ترکیبات شیمیایی به میزان لازم، در زمان و مکان مناسب را داشته باشند که بتوانند اثرات نامطلوب پاتوژنها را خنثی کنند (Lugtenberg and Kamilova ۲۰۰۹).

در مورد مکانیزم مستقیم، باکتری های PGPR می توانند سبب تحریک رشد گیاه در غیاب پاتوژن از طریق تولید مواد محرک رشد گیاه شوند. باکتریهای تثبیت کننده ازت همچون بریدریزوبیوم *Bradyrhizobium* و *Rhizobium* می توانند ازت اتمسفری را از طریق احیای آمونیوم تثبیت نمایند، که در نتیجه به عنوان منبع ازت برای گیاهان لگوم قابل استفاده می باشد (Franche ۲۰۰۹). برخی از باکتریهای PGPR از طریق افزایش قابلیت حلالیت فسفات خاک به رشد گیاه کمک می نمایند (Bertrand et al. ۲۰۰۰). اخیراً مشخص گردیده که باکتریهای محرک رشد گیاه همچنین قادر به تولید هورمونهای گیاهی همچون اکسین، سیتوکینین، و جیبرلین، با استفاده از پیش زمینه های گیاهی می باشند (Baca and Elmerich ۲۰۰۳). این هورمونهای گیاهی تولید گردیده توسط باکتریها، از طریق افزایش تقسیم سلول در شرایط مختلف محیطی سبب تسهیل رشد گیاه می گردند. در شرایط تنش غیر زیستی، همچون شوری، خشکی، و فلزات سنگین، تولید اتیلن در گیاه تحریک گردیده، که در نتیجه مانع رشد گیاه می گردد. برخی باکتریهای PGPR دارای توانایی تحریک فعالیت آنزیمهای ۱- آمینوسیکلوپروپان-۱-کربکسیلات دامیناز (ACC) هستند که سبب هیدرولیز ACC به آلفا-کتوتیترات و آمونیم از طریق تنظیم سطح هورمون گیاهی می گردد (Glick ۲۰۰۵; Mayak et al. ۲۰۰۴). مطابق با تحقیقات

Glick et al. (۱۹۹۸) مشخص گردیده که میزان ACC، که بطور پیوسته توسط ترکیبات ریشه در شرایط تنش غیر زیستی تولید می گردد، توسط باکتریها محرک رشد گیاه حاوی ACC دامیناز تغییر یافته و ممکن است برای رشد خود باکتری استفاده شود (Siddikee et al. ۲۰۱۰; Nadeem et al. ۲۰۱۰).

با توجه به تواناییهای جالب PGPR، در این فصل، ما باکتریهای محرک رشد گیاه قادر به تولید جیبرلین، و نقش آنها در شرایط تنش غیر زیستی بخصوص خشکی و شوری، را بررسی نمودیم. جیبرلین ها هورمونهای گیاهی هستند که سبب فعال گردیدن واکنشهای متابولیزی مختلف در مراحل مختلف رشد گیاه همچون رویش بذر، رشد ساقه، فعالیتهای جنسی گیاه، تولید گل و میوه، و ریزش برگ می گردند (Hedden ۱۹۹۷; Hedden and Kamiya ۱۹۹۷).

استفاده خارجی از جیبرلینها (GA^۳ و GA^۴) مشخص نموده که سبب بهبود رشد و بیوماس گیاه، و همچنین کنترل تنشهای غیر زیستی در گیاهان می گردد (Hedden and Kamiya ۱۹۹۷). تولید این تنظیم کننده های رشد همچون اکسین، سیتوکینین، و جیبرلین ها، توسط باکتریهای محرک رشد گیاه سبب افزایش رشد گیاه می گردد.

(Joo et al. ۲۰۰۴, ۲۰۰۵, ۲۰۰۹; Kang et al. ۲۰۰۹, ۲۰۱۰). برخی از مطالعات قبلی (جدول ۱.۱) تولید جیبرلین توسط باکتریهای محرک رشد گیاه را مشخص نموده است (Joo et al. ۲۰۰۴, ۲۰۰۵, ۲۰۰۹; Kang et al. ۲۰۰۹, ۲۰۱۰; Atzhorn et al. ۱۹۸۸; Bastian et al. ۹۹۸; Bottini et al. ۱۹۸۹; Gutierrez- Manero et al. ۱۹۹۴; Mansour et al. ۱۹۹۲; Janzen et al. ۲۰۰۱; et al.)، در این فصل، نقش باکتریهای محرک رشد گیاه در تنظیم رشد گیاه در موقع تنشهای زیستی بررسی می گردد.

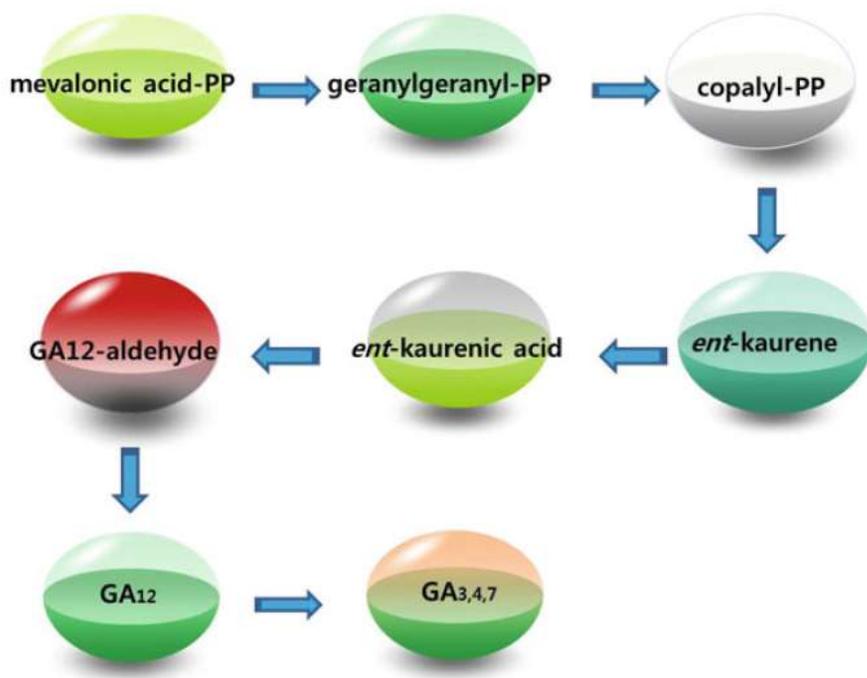
جدول ۱.۱. گونه های PGPR تولیدکننده جیبرلین

منابع	جیبرلین تولیدی	گونه PGPR
Bastian et al. (۱۹۹۸)	GA ^۱ , GA ^۳	<i>Acetobacter diazotrophicus</i>
Bottini et al. (۱۹۸۹)	GA ^۱ , GA ^۳	<i>Azospirillum lipoferum</i>
Janzen et al. (۱۹۹۲)	GA ^۱ , GA ^۳	<i>Azospirillum brasilense</i>
Gutierrez-Manero	GA ^۱ , GA ^۳ , GA ^۴ , GA ^{۲۰}	<i>Bacillus licheniformis</i>
Bastian et al. (۱۹۹۸)	GA ^۳	<i>Herbaspirillum seropedicae</i>
Atzhorn et al. (۱۹۸۸)	GA ^۱ , GA ^۴	<i>Rhizobium phaseoli</i>
Gutierrez-Manero et al. (۲۰۰۱)	GA ^۱ , GA ^۳ , GA ^۴ , GA ^{۲۰}	<i>Bacillus pumilus</i>
Joo et al. (۲۰۰۴)	GA ^۱ , GA ^۳ , GA ^۴ , GA ^۵ , GA ^۷ , GA ^۸ , GA ^۹ , GA ^{۱۲} , GA ^{۱۹} , GA ^{۲۰} , GA ^{۲۴} , GA ^{۴۴}	<i>Bacillus pumilus CJ-69</i>
Joo et al. (۲۰۰۴)	GA ^۱ , GA ^۳ , GA ^۴ , GA ^۷ , GA ^۹ , GA ^{۱۲} , GA ^{۱۹} , GA ^{۲۰} , GA ^{۲۴} , GA ^{۳۴} , GA ^{۳۶} , GA ^{۴۴} , GA ^{۵۳}	<i>Bacillus cereus MJ-1</i>
Joo et al. (۲۰۰۴)	GA ^۱ , GA ^۳ , GA ^۴ , GA ^۷ , GA ^۹ , GA ^{۱۲} , GA ^{۱۹} , GA ^{۲۰} , GA ^{۲۴} , GA ^{۳۴} , GA ^{۳۶} , GA ^{۴۴} , GA ^{۵۳}	<i>Bacillus macroides CJ-29</i>
Kang et al. (۲۰۰۹)	GA ^۱ , GA ^۳ , GA ^۴ , GA ^۹ , GA ^{۱۲} , GA ^{۱۵} , GA ^{۱۹} , GA ^{۲۰} , GA ^{۲۴} , GA ^{۵۳}	<i>Acinetobacter calcoaceticus</i>
Joo et al. (۲۰۰۹)	GA ^۱ , GA ^۳ , GA ^۴ , GA ^۹ , GA ^{۱۲} , GA ^{۱۵} , GA ^{۲۰} , GA ^{۲۴}	<i>Burkholderia cepacia</i>
Kang et al. (۲۰۱۲)	GA ^۱ , GA ^۴ , GA ^۹ , GA ^{۱۲} , GA ^{۱۹} , GA ^{۲۰} , GA ^{۲۴} , GA ^{۳۴} , GA ^{۵۳}	<i>Promicromonospora sp.</i>

۱.۲ بیوستنز جیبرلین در PGPR

هورمونهای گیاهی دارای طبیعت آلی و در میزان ناچیز بسیار مؤثر هستند. این هورمونها معمولاً در بافتهای گیاه تولید و به سمت محل فعالیت در گیاه حرکت می نمایند. همراه با حرکت به اندام مقصد، هورمون سبب تغییرات فیزیولوژیکی همچون رسیدن میوه، تولید ریشه های جانبی، و تولید گل وشکوفه می گردند. هر پاسخ غالباً، نتیجه فعالیت مثبت (synergistic) و یا منفی (antagonistic) همزمان دو یا بیشتر هورمون می باشد. فیزیولوژیستهای گیاهی هورمونها را به پنج دسته تقسیم نموده اند: اکسین ها، جیبرالین ها، اتیلن، سیتوکینین ها، و آبسزیک اسید. اخیراً، دو هورمون جدید نیز مشخص گردیده اند که عبارتند از براسینستروئیدها (brassinosteroids) و استریگولاکتونها (strigolactones).

جیبرلین ها دارای نقش فعال در جوانه زنی بذر، رشد گیاهچه، رشد ساقه و برگ، تولید گل و رشد میوه می باشند. به طور مشابهی، تولید جیبرلین توسط PGPR سبب افزایش رشد و میزان محصول در بیشتر گیاهان می گردد. فقط عده ناچیزی از باکتریهای محرک رشد گیاه قادر به تولید جیبرلین هستند. این باکتریهای محرک رشد گیاه سبب تنظیم سطح هورمون به سه صورت ذیل می گردند: (۱) تولید مستقیم جیبرلین توسط خود، (۲) تجزیه گلکسیل جیبرلین (glucosyl gibberellins)، و (۳) تغییر حالت جیبرلین از غیر فعال به فعال (Lucangeli and Bottini ۱۹۹۷; Piccoli et al. ۱۹۹۷, ۱۹۹۹; Cassán ۲۰۰۱).



شکل ۱.۱. مسیر فرضی و مقایسه ای بیوسنتز جیبرلین در باکتری، بر طبق دانش فعلی از گیاه و قارچ

در باکتریها، مشخص نمودن مسیر بیوسنتز جیبرلین بر طبق دانش موجود از گیاهان و قارچها می باشد. معمولاً، جیبرلین ها از طریق مسیر جرانیل جرانیل-پ پ (-geranylgeranyl-PP) تولید می گردند (شکل ۱.۱)، که به انت-کارین (ent-kaurene) و از طریق انت-کپالیل دی فسفات (ent-copalyl diphosphate) تغییر یافته، و انت-کارین به GA_{12} aldehyde از طریق انت-کارین اکسیداز (ent-kaurene oxidase) و انت-کارنوئیک اسید اکسیداز (ent-kaurenoic acid oxidase) تغییر می یابد. به دنبال این واکنشها، جیبرلین ۱۲-آلدهاید (GA_{12} -aldehyde) به GA_{12} اکسید و یک جیبرلین دیگر تولید می گردد (شکل ۱.۱، Bomke and Tudzynski Baca and Elmerich ۲۰۰۳; Bomke and Elmerich ۲۰۰۹).

تحقیقات (Morrone et al. ۲۰۰۹) وجود یک اُپران (operan) را مشخص نموده اند که ترکیب آنزیمی آن مشخص می نماید که بیوسنتز جیبرلین سبب انجام یک مسیر سوم مستقل در مقایسه با گیاهان و قارچها می گردد. مسیر مشخص گردیده بسیار به گیاهان در مقایسه با قارچها شبیه می باشد. جیبرلین ها در گیاهان عالی، قارچها و باکتریها مشخص و ایزوله گردیده اند. در حدود ۱۳۶ جیبرلین در ۱۲۸ گونه گیاهی، ۲۸ جیبرلین در ۷ گونه قارچی، و فقط ۴ جیبرلین (GA_1 , GA_3 , GA_4 , and GA_{20}) در ۷ گونه باکتری مشخص گردیده اند (جدول ۱.۱، ۲۰۱۲، Hedden and Thomas).

۱.۳ آنالیز کمی جیبرلین در محیطهای میکروبی

متدهای عمومی برای مشخص نمودن میزان و آنالیز جیبرلین توسط میکروبیها تا به امروز یافت نگردیده است. در هر صورت، تکنیکهای جدید آنالیز همچون GC-MS و LC-MS فیزیولوژیستهای گیاهی را قادر نموده که جیبرلین و میزان آن را در هر محیط کشت مشخص نمایند. این وسایل پیشرفته برای تعیین میزان هر هورمون گیاهی، همچون جیبرلین، در مقادیر ناچیز به اندازه کافی دقیق و حساس هستند. برای مشخص نمودن میزان و آنالیز جیبرلین، میکروبیها ابتدا در محیط کشت مایع رشد می نمایند. پس از یک مدت زمان مشخص (یک هفته یا ۱۰ روز)، محیط کشت خالص (CF) از سلولهای میکروبی در حال رشد با استفاده از سانتریفیوژ یا فیلتراسیون مجزا می گردد.

البته، مراحل مختلف و پیچیده ای برای مجزا نمودن ناخالصیها، و آماده نمودن محیط کشت برای آنالیز میزان جیبرلین، بایستی انجام شود. غلظت جیبرلین ($ng\ ml^{-1}$) در محیط کشت مایع حاوی باکتری بسیار ناچیزاست، و برای مشخص نمودن و آنالیز آن متدهای بسیار حساس لازم می باشد. روش آنالیز بایستی قادر به مجزا نمودن جیبرلین از سایر اجزای متابولیتهای ثانویه باشد. همچنین انتخاب روش تهیه عصاره و خالص سازی تابع

آنالیت، نحوه آنالیز، و وسایل موجود می باشد. برای مشخص سازی جیبرلین، خالص سازی فراوان و استاندارد سازی با مواد خالص ضروری می باشد. مراحل که برای آنالیز جیبرلین استفاده می گردد بایستی قادر به حذف ناخالصیهای پتانسیل از آنالیت باشند.

۱.۴ تهیه عصاره و خالص سازی محیط کشت میکروبی فیلتر گردیده برای جیبرلینها

برای تهیه عصاره و خالص سازی محیط کشت میکروبی فیلتر گردیده، لازم است که گونه های باکتریایی لازم در محیط کشت مایع (۱۰۰ میلی لیتر) برای مدت ۷ روز در دمای 30°C و با سرعت ۲۰۰ دور در دقیقه شیک و رشد نمایند (Lee et al. ۱۹۹۸, Kang et al. ۲۰۰۹, ۲۰۱۰). محیط کشت و بیوماس میکروبی از طریق سانتریفیوژ ($2500 \times g$ at 4°C for ۱۵ min) از یکدیگر مجزا می گردند. محیط کشت (۵۰ میلی لیتر) برای استخراج و خالص سازی جیبرلین استفاده می گردد (Kang et al. ۲۰۰۹). جیبرلین ها دارای گروههای فعال هستند، که به شدت اکسید گردیده و ممکن است در اسیدیتته بیش از اندازه در محیطهای مایع غیر قابل استفاده باشد. در محلولهای قلیایی، دلیل دیگری که ضرورت انجام روشهای تهیه عصاره و خالص سازی در دامنه اسیدیتته ۲/۵-۸/۵ را مشخص می نماید اپیمریزاسیون (epimerization) می باشد (Urbanova et al., ۲۰۱۱).

کلیه فرآیندهای مربوط به خالص سازی و بخصوص استفاده از محلول مایع حاوی جیبرلین باید در درجه حرارت کمتر از 40°C درجه سانتی گراد انجام شوند. بنابراین، اسیدیتته CF با استفاده از اسید کلریدریک ۶ نرمال به ۲/۵ کاهش یافته و با استفاده از اتیل استات (EtOAc) عصاره تهیه می گردد. قبل از تهیه عصاره، استانداردهای داخلی پایدار جیبرلین که فاقد هیدروژن هستند (GA_1 , GA_3 , GA_4 , GA_7 , GA_{12} , GA_{19} , GA_{24} , GA_{34} , and GA_{53}) به (۲۰ ng; [$1,2-^3\text{H}_2$]) به CF اضافه می گردند. جیبرلین که حاوی تریتیوم به جای هیدروژن می باشد (tritiated) به عنوان مثال GA_9 [$1,2-^3\text{H}_2$] و GA_{20} [$1,2-^3\text{H}_2$] نیز اضافه می گردند (قابل تهیه از

پروفسور Lewis N. Mander, Australian National University, Canberra, Australia). لایه آلی از طریق خلأ خشک گردیده و با متانل ۶۰٪ (MeOH) تیمار می گردد، در صورتیکه اسیدیتته با استفاده از هیدروکسید آمونیوم (NH₄OH) دو نرمال به ۰/۳ ± ۸.۰ تنظیم می گردد. با استفاده از تکنیکهای کروماتوگرافی و مَس اسپکتروسکوپی می توان نوع و میزان جیبرلین را در محیطهای کشت باکتریایی مشخص نمود (جدول ۱.۲).

جدول ۱.۲. آنالیز GC-MS اجزای اتیل استات، تهیه گردیده با HPLC در محیط کشت باکتریایی

m/z (% relative intensity of base peak)						KRI ^a	GA	شماره جزء
۲۳۸ (۲۸)	۳۷۵ (۱۵)	۳۷۹ (۲۰)	۴۴۸ (۲۵)	۵۹۴ (۱۰۰)	Sample	۲۸۱۸	GA۸	۶-۸
۲۴۰ (۲۶)	۳۷۵ (۱۱)	۳۸۱ (۲۱)	۴۵۰ (۲۴)	۵۹۶ (۱۰۰)	standard	۲۸۱۸		
۳۷۷ (۱۲)	۴۹۱ (۱۳)	۳۱۳ (۱۷)	۴۴۸ (۲۰)	۵۰۶ (۱۰۰)	Sample	۲۶۷۴	GA۱	۱۲-۱۴
۳۷۹ (۱۳)	۴۹۳ (۱۱)	۳۱۵ (۱۴)	۴۵۰ (۱۹)	۵۰۸ (۱۰۰)	standard	۲۶۷۴		
۳۰۱ (۱۳)	۳۵۹ (۱۲)	۴۰۳ (۱۴)	۳۷۵ (۴۵)	۴۱۸ (۱۰۰)	Sample	۲۴۸۵	GA۲۰	۲۴-۲۵
۳۰۳ (۱۱)	۳۶۱ (۱۰)	۴۰۵ (۱۳)	۳۷۷ (۴۵)	۴۲۰ (۱۰۰)	standard	۲۴۸۵		
۲۰۷ (۱۰۰)	۳۷۳ (۱۷)	۴۱۷ (۱۲)	۳۳۸ (۴۱)	۴۳۲ (۶۳)	Sample	۲۷۸۹	GA۴۴	۲۶-۲۸
۲۰۹ (۱۰۰)	۳۷۵ (۱۶)	۴۱۹ (۱۰)	۲۴۰ (۳۹)	۴۳۴ (۶۲)	standard	۲۷۸۹		
۳۷۵ (۵۷)	۴۶۲ (۱۰)	۴۰۲ (۴۱)	۳۷۴ (۵۹)	۴۳۴ (۱۰۰)	Sample	۲۶۰۰	GA۱۹	۲۹-۳۱
۳۷۷ (۵۵)	۴۶۴ (۹)	۴۰۴ (۴۰)	۳۷۶ (۵۷)	۴۳۶ (۱۰۰)	standard	۲۶۰۰		
۲۴۱ (۱۸)	۳۸۹ (۲۵)	۲۳۵ (۳۰)	۲۵۱ (۳۰)	۴۴۸ (۴۷)	Sample	۲۴۵۰	GA۵۳	۳۷-۳۸
۲۴۳ (۱۹)	۳۹۱ (۲۵)	۲۳۷ (۲۸)	۲۵۳ (۲۸)	۴۵۰ (۴۷)	standard	۲۴۵۰		
۲۸۵ (۱۹)	۳۶۰ (۲)	۳۲۸ (۳۱)	۲۴۰ (۳۱)	۳۰۰ (۱۰۰)	Sample	۲۳۳۵	GA۱۲	۴۲-۴۴
۲۸۷ (۲۰)	۳۶۲ (۲)	۳۳۰ (۲۹)	۲۴۲ (۳۲)	۳۰۲ (۱۰۰)	standard	۲۳۳۵		

^a KRI Kovats retention index

^b Identified as methyl ester trimethylsilyl ether derivatives by comparison with reference spectra and KRI data (Gaskin and MacMillan ۱۹۹۱)

۱.۵ استفاده از کروماتوگرافی برای خالص سازی

عصاره ها از یک ستون (Davisil C₁₈ column, ۹۰-۱۳۰; Alltech, Deerfield, IL, USA) گذرانده می شوند. ترکیب تهیه گردیده با استفاده از خلأ در ۴۰ درجه سانتی گراد تقریباً خشک می گردد. نمونه ها را سپس با استفاده از سلیت (celite) خشک نموده و به یک ستون SiO₂ (که با استفاده از آب ۲۰٪ غیر فعال گردیده) هدایت می گردد که در نتیجه سبب مجزا گردیدن گروه جیبرلین از سایر غیر خالصیهای قطبی می گردد. جیبرلینها با ۸۰ میلی لیتر از ۹۵:۵ (نسبت حجم به حجم) EtOAc: هگزان اشباع گردیده با اسید فرمیک شسته می گردد. این محلول در شرایط خلأ و در ۴۰ درجه سانتی گراد خشک گردیده، مجدداً در ۴ میلی لیتر EtOAc حل گردیده، و سه مرتبه با استفاده از ۴ میلی لیتر بافر فسفات ۰/۱ مولار (pH = ۸) مجزا سازی می گردد. اضافه نمودن قطره ای سود (NaOH) ۲ نرمال در مرحله اول مجزا سازی برای خنثی نمودن اسید فرمیک باقیمانده لازم می باشد. یک گرم از پلی وینیل پلی پیر لیدن (polyvinylpolypyrrolidone, PVPP) به فازهای محلول ترکیب گردیده اضافه می گردد و این محلول برای مدت یک ساعت خشک می گردد. اسیدیته محلول با استفاده از اسید کلریدریک (HCl) ۶ نرمال به ۲/۵ کاهش می یابد. عصاره سه مرتبه با استفاده از حجمهای مساوی EtOAc مجزاسازی می گردد. جزء ترکیب گردیده EtOAc در شرایط خلأ خشک گردیده و مواد باقیمانده در ۳ میلی لیتر الکل (MeOH) ۱۰۰٪ حل می گردد. این محلول با استفاده از گاز ازت (Savant) خشک می گردد. اجزای نمونه های خشک گردیده با استفاده از High Pressure Liquid Chromatography (HPLC) مشخص می گردند. برای بهبود راندان خالص سازی، از ۳.۹ x ۳۰.۰ m Bondapak C₁₈ column (Waters Corp, Milford, MA, USA) استفاده می گردد که با استفاده از محلولهای ذیل به میزان ۱ میلی لیتر در دقیقه شسته می گردد: ۵-۰ دقیقه، ایزوکراتیک ۲۸٪ MeOH در ۱٪ اسید استیک محلول، ۳۵-۵ دقیقه، گرادیان خطی از ۲۸ تا ۸۶٪ MeOH، ۳۶-۳۵ دقیقه،

۱۰۰٪-۸۶ MeOH، و ۴۰-۳۶ دقیقه، ایزوکارتیک ۱۰۰٪ MeOH. چهل و هشت جزء یک میلی لیتر برداشت می گردند.

۱.۶ آنالیز هورمونی با استفاده از GC/MS و روش بررسی یون

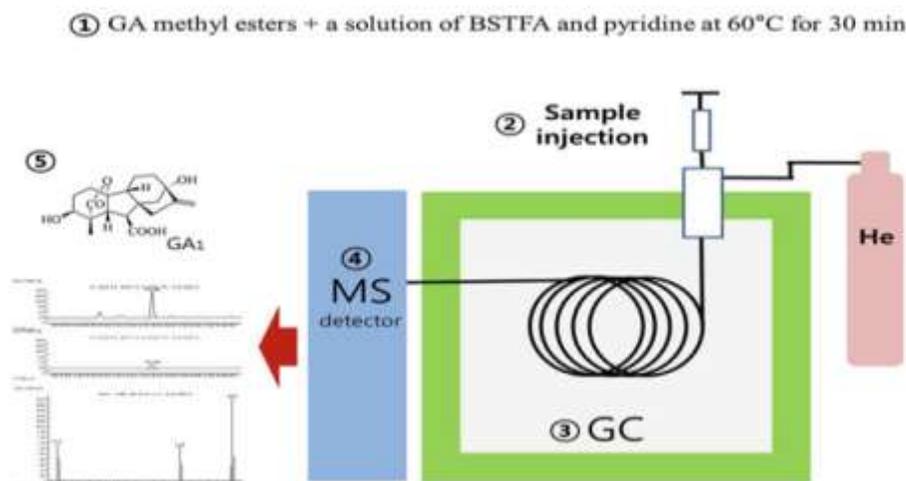
انتخابی

آنالیز کیفی و کمی برای جیبرلین تولید گردیده توسط گونه های باکتریایی بسیار حائز اهمیت است. برای مشخص نمودن جیبرلین به آشکارسازهای فیزیکوشیمیایی نیاز می باشد، که دارای توانایی تشخیص ترکیبات مشخص از یکدیگر می باشند. تنها تکنیکهایی که در چنین شرایطی استفاده می گردند عبارتند از nuclear magnetic resonance (NMR) و mass spectrometry (MS). با توجه به حساسیت بالای روش MS به غلظت بسیار ناچیز جیبرلین، روش MS از روش NMR مفید تر است. در هر صورت، NMR برای مشخص نمودن جیبرلینهای معلوم نگردیده و ساختمان کامل جیبرلینهای مشخص گردیده مفید می باشد. همچنین می توان با استفاده از روش Liquid Chromatography برای آنالیز کیفی جیبرلینهای مجزا گردیده استفاده نمود. لازم به ذکر است، که به علت نبود راندمان برای مشخص نمودن (UV or fluorescence) مشتقات کربکسیلیک اسید، استفاده از روش محدود گردیده است (Urbanova et al. ۲۰۱۱; Crozier and Durley ۱۹۸۳; Reeve and Crozier ۱۹۷۸; Morris ۱۹۷۸; Heftmann et al. ۱۹۷۸). همچنین، دستاورد مهم دیگر MS استفاده از وسایل متوالی می باشد که سبب راحتی بیشتر در مشخص نمودن و آنالیز کیفی جیبرلین گردیده است (Urbanova et al. ۲۰۱۱). در اینجا، توجه بیشتر به آنالیز کیفی جیبرلین با استفاده از MS در ترکیب با GC می باشد، و جزئیات کل فرآیند در شکل ۱.۲ ذکر گردیده است. در روش، GC-MS نمونه ها تزریق گردیده و به گاز تبدیل گردیده و به داخل

منبع یونی MS هدایت گردیده که به عنوان آشکار ساز جامع استفاده می گردد (Urbanova et al. ۲۰۱۱; Hedden ۱۹۸۶).

اجزاء سپس برای GC/MS با استفاده از روش بررسی یون انتخابی (selected ion monitoring, SIM) (۶۸۹۰N Network GC System, and ۵۹۷۳ Network). (Mass Selective Detector; Agilent Technologies, Palo Alto, CA, USA آماده میگردند. در داخل GC، مجزاسازی جیبرلین برای افزایش نوسان جهت تولید گرافهای مناسب حائز اهمیت می باشد. قبل از آنالیز با GC-MS، دیازومتان رقیق گردیده و یا BSTFA (N,O-bis(trimethyl silyl)trifluoroacetamide) یا MSTFA (N-methyl-N-trimethyl silyltrifluoroacetamide) به جیبرلینها اضافه می گردند که در نتیجه قطبیت مولکول تولید گردیده کاهش یابد، و مهمتر اینکه، خصوصیات طیفی ترکیب بهبود یابد (مرحله اول، شکل ۱.۲). برای هر جیبرلین، ۱ میکرولیتر از نمونه به داخل GC/MS تزریق می گردد (مرحله ۲، شکل ۱.۲)، در داخل ستون GC، جیبرلینها مجزا می گردند (مرحله ۳، شکل ۱.۲) و بداخل MS هدایت می گردند (مرحله ۴، شکل ۱.۲)، که در نتیجه مجزاسازی عمیق انجام می گردد (جدول ۱.۲).

محاسبه CF باکتریایی، که حاوی جیبرلین می باشد، با استفاده از نسبت مساحت گراف (پیک) نمونه جیبرلین به استانداردهای داخلی انجام می گردد (مرحله ۵، شکل ۱.۲). زمان حفظ و مشخص نمودن جیبرلین با استفاده از استانداردهای هیدروکربن می باشد، که برای محاسبه نمایه کواتس (Kovats retention index, KRI) استفاده می گردد. جزییات جیبرلین با استفاده از KRI معلوم می گردد. مشخص نمودن میزان جیبرلین بر طبق نسبت مساحت گراف جیبرلین استخراج گردیده به جیبرلین فاقد هیدروژن انجام می گردد (Kovats ۱۹۵۸).



شکل ۱.۲. فرآیند شماتیکی مشخص نمودن جیبرلین با استفاده از آنالیز GC/MS

۱.۷ رشد محصول در شرایط تنش غیرزیستی

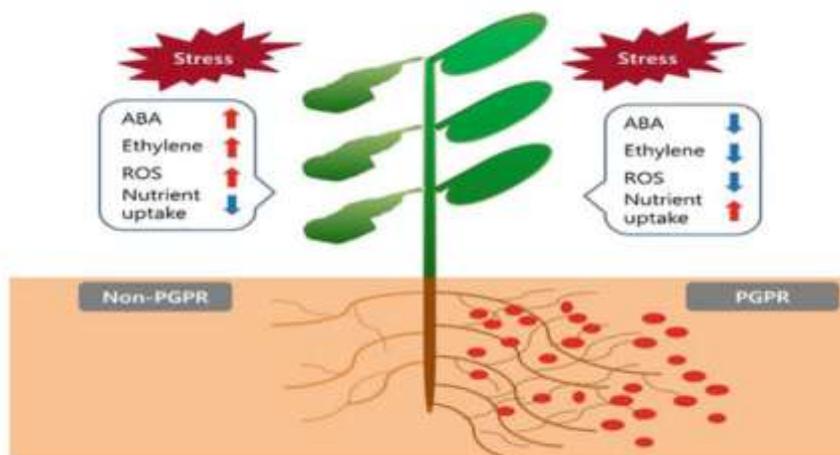
رشد محصول عبارتست از افزایش برگشت ناپذیر تجمعی در گیاهان زراعی. تنش های غیر زیستی و زیستی، که عمدتاً به علت فعالیتهای بشر می باشد، سبب کاهش میزان محصول می گردد. درک این جزییات تا موقع مشخص نمودن اثرات متقابل گیاه با محیط اطراف (که شامل میکروبهای مفید نیز می باشد) در شرایط تنش امکان پذیر نمی باشد (Mittler ۲۰۰۶). معمول ترین تنشهای غیر زیستی در قسمتهای مختلف کره زمین عبارتند از: خشکی، شوری، و درجه حرارت زیاد (Khan et al. ۲۰۱۱). اثرات متقابل در چنین شرایط تنشی، بسیار پیچیده و، با توجه به مراحل رشد در گیاهان مختلف، متفاوت است. اثرات تنش بر رشد گیاه و تولید محصول همچنین بسیار متغیر است (Tuteja ۲۰۰). تنش خشکی سبب کاهش پتانسیل آب سلول و فشار تورژسانس گیاه گردیده و در نتیجه موجب افزایش غلظت نمک در سیتوسل می گردد. در پاسخ به تنش خشکی، میزان هورمون آبسیزیک اسید، و ترکیبات تنظیم کننده پتانسیل آب گیاه،

افزایش، و میزان گونه های فعال اکسیژن بسیار افزایش می یابد. در مجموع، فرآیند مهم برای رشد و توسعه گیاه همچون جذب عناصر و متابولیسمهای سلولی انجام می گردند (Khan et al. ۲۰۱۱; Lisar et al. ۲۰۱۲; Christensen et al. ۲۰۰۷; Munns and Tester ۲۰۰۸).

تنش شوری موجب کاهش تولید محصول در بیش از ۴۵ میلیون هکتار از زمینهای تحت آبیاری در قسمتهای مختلف کره زمین گردیده است (Munns and Tester ۲۰۰۸; Carrillo et al. ۲۰۱۱). اثرات تنش شوری بر رشد گیاه عبارتند از: (۱) افزایش پتانسیل اسمزی، (۲) سمیت یونی، (۳) کمبود عناصر، (۴) تنش اکسایشی، (۵) تغییر در فعالیتهای متابولیزی، (۶) تجزیه غشاء سلولی، (۷) سمیت ژنتیکی، و (۸) اثرات نامطلوب بر تقسیم و توسعه سلول (Mittler ۲۰۰۶; Carrillo et al. ۲۰۰۹; Zhu ۲۰۰۷; Hossain et al. ۲۰۰۷, ۲۰۰۸; Türkan and Demiral ۲۰۰۹). نوسانات در شرایط اقلیمی به علت گرم شدن هوای کره زمین به صورت قابل ملاحظه ای سبب تغییر در الگوی رشد محصول گردیده است (Mahajan and Tuteja ۲۰۰۶; Kohlba ۲۰۰۲; Shah et al. ۲۰۱۱). درجه حرارتهای بالا ممکن است به سرعت سبب آسیب به سلول گیاهی شود (Schöffl et al. ۱۹۹۹; Wahid et al. ۲۰۰۷). در مجموع ترکیب چنین تنشهایی سبب گرسنگی، کندی رشد، توقف حرکت یون، و تولید ترکیبات سمی و گونه های فعال اکسیژن گردیده (Wahid et al. ۲۰۰۷; Howarth ۲۰۰۵; Smertenko et al. ۱۹۹۷; Heidarvand and Amiri ۲۰۱۰; Wang et al. ۲۰۰۳) کاهش رشد گیاه را باعث می شوند.

با استفاده از استراتژیهای مختلف، که شامل تولید مجموعه ای از سیگنالها می گردد، محصولات زراعی اثرات نامطلوب تنش را کنترل می نمایند. در پاسخ اولیه، گیاه سبب حفظ تعادل یونی سلول و پتانسیل اسمزی می گردد، که با پاسخ ثانویه فعال گردیدن هورمونی، و تولید متابولیتهای ثانویه همراه می گردد. همانگونه که قبلا نیز مشخص گردیده است، تنشهای مختلف غیر زیستی دارای علائم شبیه به هم می باشند که بوسیله مکانیزمهای مشابه توسط گیاه کنترل می گردند (Hossain et al. ۲۰۰۷; Mahajan and Tuteja ۲۰۰۶; Wang et al. ۲۰۰۳). برای مثال، تنش خشکی و شوری، سبب تنش یونی و اسمزی می گردد، و در هردو مورد، گیاه

سبب فعال گردیدن ژنهای تحمل تنش، و تعادل یونی و اسمزی از طریق مسیر بسیار حساس نمک یا سایر مسیرهای مربوطه می گردد.



شکل ۱.۳. مکانیزم مربوط به نقش **PGPR** در تحمل گیاه در برابر تنش غیر زیستی. فلش به سمت بالا نشان دهنده اثرات فعال گردیدن می باشد، در صورتیکه فلش به سمت پایین نشان دهنده کاهش می باشد.

تنشهای خشکی و درجه حرارت پایین سبب آسیبهای مشابه گیاه همچون تنش شوری می گردند (تجزیه غشاء سلول، از دست دادن آب، ریزش محلول از غشاء سلول). در دریافت هردو تنش، محصولات گیاهی سبب فعال گردیدن سیگنالهای سم زدایی و یا ژنهای تنش می گردند، که سبب کنترل آسیب و بازسازی غشاء سلول می گردند (شکل ۱.۳) (Lisar et al. ۲۰۱۲; Carrillo et al. ۲۰۱۱; Mahajan and Tuteja ۲۰۰۶; Wahid et al. ۲۰۰۷).

پایدار گردیدن تولید کشاورزی برای تحقق رشد فزاینده جمعیت برای تولید غذا بسیار حائز اهمیت است. در هر صورت، لازم است که با استفاده از روشهای مناسب چنین تنشهای غیر زیستی حداقل شوند (Wang et al. ۲۰۰۳). استفاده از **PGPR** به عنوان یک کنترل کننده بیولوژیکی و یک کود بیولوژیکی، ظاهراً روش مناسبی برای کاهش اثرات نامطلوب شرایط محیطی همچون تنش شوری، خشکی، و درجه حرارت می باشد (شکل ۱.۳).

۱.۸ باکتریهای PGPR تولید کننده جیبرلین و کنترل کننده تنش در محصول

توانایی PGPR برای تولید فیتوهورمونها یکی از مهمترین مکانیزمهایی می باشد که توسط آن باکتریهای محرک رشد گیاه سبب رشد گیاه می گردند (Spaepen et al. ۲۰۰۷; Martínez-Viveros et al. ۲۰۱۰). گونه های مختلف قارچ و باکتری قادر به تولید فیتوهورمونها می باشند (Tsavkelova et al., ۲۰۰۶). بیشتر باکتریهای خاک و گیاهان قادر به تولید فیتوهورمون می باشند. تحقیق در مورد PGPR مشخص نموده که این باکتریها قادر به تحریک رشد گیاه از طریق تولید هورمونهای اکسین، جیبرلین، و سیتوکنین (Timmusk et al. ۱۹۹۹; Bottini et al. ۲۰۰۴; Spaepen et al. ۲۰۰۸) و یا از طریق تنظیم سطوح بالای اتیلن در گیاه هستند (Glick et al. ۱۹۹۸، ۱.۳، جدول ۱.۳).

جدول ۱.۳. گونه های مختلف PGPR و نقش آنها در رشد و توسعه گیاه

منبع	اثرات	گیاه میزبان	گونه PGPR
Anderson and Guerra (۱۹۸۵)	میزان بیشتر لیگنین	لوبیا	<i>Pseudomonas fluorescens</i>
Benhamou et al. (۲۰۰۰)	کنترل پاتوژنها	خیار	<i>Serratia plymuthica</i>
De Meyer et al. (۱۹۹۹)	افزایش فعالیت آنزیم phenylalanine ammonia lyase	لوبیا	<i>Pseudomonas aeruginosa</i>

Chen et al. (۲۰۰۰)	فعال گردیدن آنزیم peroxidase (PO)	خیار	<i>Pseudomonas corrugata</i>
Cassan et al. (۲۰۰۱)	تولید جیبرلین	ذرت و برنج	<i>Azospirillum brasiliense</i> <i>Azospirillum lipoferum</i>
Thimmaraju et al. (۲۰۰۸)	L- افزایش سطح malic acid	<i>Arabidopsis</i>	<i>Bacillus subtilis</i>
Bernardo de et al. (۲۰۰۶)	افزایش مقاومت گیاه	گوچه فرنگی	<i>Bacillus cereus</i>
Belimov et al. (۲۰۰۵)	مقاومت در برابر کادمیوم	خردل هندی	<i>Variovorax paradoxus</i>
Kang et al. (۲۰۰۹)	تولید جیبرلین، حلالیت فسفات	خیار، کلم چینی	<i>Acinetobacter calcoaceticus</i>
Yanni et al. (۲۰۰۱)	تولید اکسین (IAA) و جیبرلین	برنج	<i>Rhizobium</i>
Adesemoye et al. (۲۰۰۹)	جذب عناصر (ازت و فسفات)	گوچه فرنگی	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>
Zarrin and Sharon (۲۰۱۰)	فعالیت‌های ضد قارچی، تولید اکسین	گندم	<i>Azotobacter</i>
Siddikee et al. (۲۰۱۰)	تولید ACC deaminase	فلفل	<i>Brevibacterium Iodinum</i> <i>Bacillus licheniformis</i> <i>Zhihengliuella alba</i>
Domenech et al. (۲۰۰۷)	تولید سیدروفور و	<i>Arabidopsis</i>	<i>Stenotrophomonas</i>

	آنزیم کیتیناز		<i>maltophilia</i>
Rakshapal et al. (۲۰۱۳)	جذب عناصر، کنترل پاتوزن	پیاز شیرین	<i>Pseudomonas monteilii</i> <i>Cronobacter dublinensis</i>
Qudsia et al. (۲۰۱۳)	تجمع اسیدهای آمینه آزاد، قندهای محلول، پروتئین، و پروتئین محلول	ذرت	<i>Bacillus spp.</i> <i>Azospirillum lipoferum</i>
Noorieh et al. (۲۰۱۳)	آنزیمهای آنتی اکسیدان و عناصر ریز مغذی	کلزا	<i>Azospirillum sp.,</i>
Anna et al. (۲۰۱۳)	تثبیت ازت اتمسفری، حفظ گیاه در برابر پاتوژنهای	گوجه فرنگی	<i>Azospirillum brasilense</i> <i>Gluconacetobacter diazotrophicus</i> <i>Herbaspirillum seropedicae</i> <i>Burkholderia ambifaria</i>
Wafae et al. (۲۰۱۳)	محبوس نمودن موثر فلز	شب بویان	<i>Bacillus pumilus</i> <i>Micrococcus spp.</i> <i>Mesorhizobium sp.</i>
Jay et al. (۲۰۱۳)	جذب ازت و فسفر (P) تولید فیتوهورمون اکسین	نخود	<i>Pseudomonas aeruginosa</i>

جزییات ناچیزی در باره باکتریهای PGPR تولید کننده جیبرلین یافت گردیده است. در باکتریهای PGPR، فیتوهورمونها ترکیبات ثانویه هستند و دارای اثرات مثبت بر رشد گیاه هستند. گونه های مختلف PGPR دارای پتانسیل تولید جیبرلین هستند. این گونه ها از ریزوسفر برداشت گردیده و دارای اثرات اولیه بر افزایش رشد گیاه هستند. افزایش رشد گیاه توسط گونه های PGPR که جیبرلین تولید می نمایند قبلاً توسط محققین مشخص گردیده است (Bastian et al. ۱۹۹۸; Gutierrez-Manero et al. ۲۰۰۱; Atzhorn et al. ۱۹۸۸).

مطابق با تحقیقات (Atzhorn et al. ۱۹۸۸) در محیطهای کشت گونه های وحشی و جهش یافته *Rhizobium phaseoli* ترکیبات GA_1 و GA_4 همراه با میزان ناچیز ترکیبات مشابه GA_9 و GA_{20} یافت گردید. در یک آزمایش دیگر، Bastian et al. (۱۹۹۸) وجود هورمونهای گیاهی اکسین و جیبرلین GA_1 و GA_3 را در محیطهای کشت شیمیایی *Acetobacter diazotrophicus* و *Herbaspirillum seropedicae* مشخص نمودند. هر دو باکتری متعلق به گونه های گرامینه به صورت آندوفیتیک هستند و سبب افزایش رشد گیاه می گردند (جدول ۱.۱).

در تحقیقات خود (Gutierrez-Manero et al. ۲۰۰۱) باکتریهای محرک رشد گیاه، *Bacillus pumilus* و *Bacillus licheniformis* را از ریشه های درخت توسکا (*Alnus glutinosa* [L.]) مجزا نمودند. استفاده از GC/MS در محیط کشت باکتریها وجود GA_1 , GA_3 , GA_4 and GA_{20} را علاوه بر ایزومرهای ۳-epi- GA_1 و iso- GA_3 مشخص نمود. مطابق با آنالیزهای بیولوژیکی، هر سه گونه باکتریایی بشدت سبب تحریک رشد گیاه توسکا گردیدند. فعالیت گونه های جدید PGPR در گیاه فلفل قرمز نیز مشخص نمود که علاوه بر افزایش رشد گیاه، باکتری ها سبب افزایش تولید جیبرلین در گیاه نیز گردیدند (Joo et al. ۲۰۰۴, ۲۰۰۵).

اثرات PGPB در سبزیجات نیز بررسی گردید. در یک آزمایش، Kang et al. (۲۰۱۲) اثرات همزیستی باکتریهای محرک رشد گیاه (*Acinetobacter calcoaceticus*)، تولید