

Stres Koşullarında ACC Deaminaze Üretici Bakteriler Tarafından Bitki Gelişiminin Teşvik Edilmesi

Ramazan ÇAKMAKÇI

Atatürk Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Tarla Bitkileri Bölümü, Erzurum (rcakmak@atauni.edu.tr)

Geliş Tarihi : 29.05.2008

ÖZET: Aminosiklopropan karboksilat deaminaze (ACCD) enzimi içeren bitki gelişimini teşvik eden bakteriler, özellikle farklı çevresel stres koşullarını takiben bitki etilen düzeyini azaltarak bitki büyüme ve gelişmesine katkı sağlamaktadır. Toprak bakterilerinde belirlenen bu enzimin bitki-bakteri birlikteliğinde önemli rol oynadığı ileri sürülmektedir. Bu durumda ACC deaminaze içeren bakteri bitki etilen düzeyini azaltabilirse, uygulama yapılmış bitkilerde stresin engelleyici etkisine karşı koruma sağlanabilecektir. Etilen düzeyinin azalması farklı çevresel streslere karşı bitkilerin daha dayanıklı olmasına imkan sağlamaktadır. Bu derlemede farklı stres çeşitleri, moleküler düzeyde birçok mekanizma ile bitkisel gelişmeyi engelleyen etilen biyosentezi üzerinde durularak tartışılmıştır. ACC deaminaze içeren bitki gelişimini teşvik edici bakteri uygulamalarının tarımdaki faydaları kanıtlanabilen ve sürdürülebilir bitki üretimi için güvenli güçlü bir adım olabilecektir. Mevcut senaryoya göre ACC deaminaze aktivitesi gösteren bitki gelişimini teşvik edici bakterilerin bitkisel etilenin düzenlenmesinde hayati önem taşımaktadır.

Anahtar Kelimeler: Bitki gelişmesini teşvik edici bakteriler, Aminosiklopropan karboksilat deaminaze, etilen, tarımsal stres

Promotion of Plant Growth by ACC Deaminase-Producing Plant Growth Promoting Bacteria under Stress Conditions

ABSTRACT: Plant growth-promoting bacteria that contain the enzyme 1-aminocyclopropane -1-carboxylate deaminase (ACCD) facilitate plant growth and development by decreasing plant ethylene levels, especially following a variety of environmental stresses. This enzyme has been identified in soil bacteria and has been proposed to play a key role in microbe-plant association. If ACC deaminase-containing bacteria can lower plant ethylene levels, treatment of plants with these organisms should provide some protection against the inhibitory effects of these stresses. Decreased ethylene levels allows the plant to be more resistant to a wide variety of environmental stresses. The various kinds of stresses discussed in this review accentuate the biosynthesis of ethylene, which in most cases inhibits plant growth through several mechanisms at molecular level. Application of plant growth-promoting bacteria containing ACC deaminase in agriculture might prove beneficial and could be a sound step towards sustainable crop production. In the present scenario, the application of plant growth promoting rhizobacteria containing ACC deaminase is vital to regulate the plant ethylene.

Keyword: Plant growth-promoting bacteria, 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase ethylene, stress agriculture

GİRİŞ

Toprak mikroorganizmaları, organik ve inorganik besinlerin biyokimyasal döngüsünde önemli rol oynamaktadır. Bakteriler tarafından bitki verim ve gelişmesinin artırılması mekanizmaları bu güne kadar çoğu bitkide tamamen açıklanamamıştır. Bakteriler, ACC deaminaze üretebilme özellikleriyle bitki köklerindeki etilen miktarını azaltarak kök uzama ve gelişmesini teşvik etmektedir (Penrose ve Glick, 2001). Bakterilerce serbest azot fiksasyonu, indol asetik asit, gibberellik asit ve sitokinin gibi hormonların üretimine ilave olarak, bitki taşıma sistemi ve iyon alımının teşvik edilmesi gelişmeyi artırmaktadır (Dobbelaere vd., 2003; Aslantaş vd., 2006; Çakmakçı vd., 2006, 2007a). Bakteriler, organik ve mineral fosfat çözünürlüğü ve diğer bitki besin maddelerinin mineralizasyonu ve alımını artırabilmekte (de Freitas vd., 1997; Çakmakçı vd., 1999, 2001; Şahin vd., 2004) ve siderofor, 1,3 glukanaaz, kitinaz, antibiyotik ve siyanit üretimiyle patojenik mikroorganizmalara karşıt etki göstererek dolaylı olarak bitki gelişmesini teşvik edebilmektedir (Dobbelaere vd., 2003).

Bitki gelişimi; aşırı sıcaklıklar, yüksek ışık, su basması, kuraklık, organik kirleticiler ve toksik

metallerin varlığı, radyasyon, yaralanma, böcek zararı, yüksek tuzluluk, virüs, bakteri ve mantarların dahil olduğu birçok biyotik ve abiyotik stres faktörü tarafından engellenebilmektedir. Yetiştirme sürecinde öldürücü olmayan bir dizi bitki gelişmesini sınırlayıcı stres bitki tarafından etkisizleştirilmekte veya bitki stresle başa çıkmak için metabolizmasını ayarlayabilmektedir. Sonuçta bitki gelişimi maksimum gelişme periyodu ile engellenme periyodu tarafından belirlenmektedir. Öldürücü olmayan stres dönemlerinde gelişme durmakta veya yavaşlamakta ve sonuç olarak gelişim sürecinde gerçek verim stres faktörlerinin yoğunluğu ve sayısının direkt sonucu olarak ortaya çıkmaktadır. Bitkilerin bir dizi savunma proteininin sentezlenmesi dahil fizyoloji ve metabolizmasını değiştirebilme özelliklerine ilave olarak, belli bakteriler de çeşitli çevresel stres faktörlerinden kaçınma ve kısmen de olsa üstesinden gelme bakımından bitkilere yardımcı olmaktadır.

Doğrudan ve dolaylı olarak bitki gelişimini olumlu etkileyen bakteriler “bitki gelişimini teşvik eden bakteriler” olarak adlandırılmaktadır. Bu bakteriler azot fiksasyonu, bitkisel hormon üretimi, bakteriyel siderofor üretimiyle demir ve benzeri iz

elemetlerin alımını etkileme, fosfat çözme gibi doğrudan ve bitki patojenlerini baskılamak gibi dolaylı yollarla bitki gelişimini teşvik etmektedir. Bakteriler bazı enzimlere etki ederek bitkilerde moleküler düzeyde bazı fizyolojik değişikliklere neden olmaktadır. Bu enzimler içinde 1-aminoklopropan-1-karboksilat (ACC) deaminaze bitki etilen hormonunun ayarlanması ile bitki büyüme ve gelişimini değiştirmede önemli rol oynamaktadır. Bitki gelişimini teşvik edici bu bakteriler; bitki besin kaynağı sağlanmasına ilave olarak, ACC deaminaze aktivitesi yoluyla bitki etilen düzeyini azaltarak, bitki gelişmesini doğrudan teşvik etmektedir (Glick, 1995; Glick vd., 1999). ACC deaminaze içeren bakteriler stresin neden olduğu etilenin olumsuz etkilerini azaltmaktadır (Glick vd., 1998; Safronova vd., 2006).

ACC deaminaze aktivitesi *Enterobacter* spp., *Rhizobium* spp., *Pseudomonas* spp., *Variovorax* spp., *Alcaligenes* spp. ve *Bacillus* spp. türlerinde yaygın olmakla birlikte; farklı gruplar tarafından yürütülen araştırmalarda, gram negatif bakteriler (Wang vd., 2000; Babalola vd., 2003), gram pozitif bakteriler (Belimov vd., 2001; Ghosh vd., 2003), endofitik bakteriler (Pandey vd., 2005; Sessitsch vd., 2005), *Rhizobium*'lar (Ma vd., 2003a; Uchiumi vd., 2004) ve mantarlar (Minami vd., 1998; Jia vd., 1999) gibi bir çok mikrobiyal türde ACC deaminaze aktivitesi olduğu belirlenmiştir. Toprak bakterilerinde tanılanan bu enzimin mikroorganizma-bitki birlikteliğinde anahtar rol oynadığı öne sürülmüştür. Özellikle bu endofitik bakterilerin azot kaynağı olarak sadece ACC bulunan besi ortamlarında gelişebildiği bilinmektedir. Bu konuda özellikle *Agrobacterium genomovars* ve *Azospirillum lipoferum* (Blahe vd., 2006), *Alcaligenes* spp. ve *Bacillus* spp. (Belimov vd., 2001), *Burkholderia* spp. (Pandey vd., 2005; Sessitsch vd., 2005; Blahe vd., 2006), *Enterobacter* spp. (Penrose ve Glick, 2002), *Methylobacterium fujisawaense* (Madhaiyan vd., 2006), *Pseudomonas* spp. (Belimov vd., 2001; Hontzeas vd., 2004; Blahe vd., 2006), *Ralstonia solanacearum* (Blahe vd., 2006), *Rhizobium* spp. (Ma vd., 2003ab; Uchiumi vd., 2004), *Rhodococcus* spp. (Stiens vd., 2006), *Sinorhizobium meliloti* (Jacques vd., 1995) ve *Variovorax paradoxus* (Belimov vd., 2001) gibi mikroorganizmalar üzerinde yoğun çalışmalar yapılmıştır.

Aminoklopropan karboksilat deaminaze köklerdeki ACC'yi α -ketobütirat ve amonyuma dönüştürerek, birçok mekanizma ile bitki gelişimini engelleyen, etilen üretimini kontrol edebilmektedir (Honma ve Shimomura, 1978). ACC deaminaze aktivitesi gösteren bakteri uygulanan bitkiler özellikle düşük etilenden dolayı oransal olarak daha fazla kök geliştirmekte ve stres koşullarına daha dayanıklı olmaktadır (Burd vd., 2000; Safronova vd.,

2006a). ACC deaminaze içeren bakteriler, farklı bitkisel süreçleri engelleyen etilen miktarını azaltmak, hücre çoğalmasına katkı yapmak ve bitki etilen seviyesi ve ACC sentez enziminin olumsuz etkisi olmaksızın kök ve gövde uzamasını sağlamak suretiyle, bitki gelişmesini olumlu etkilemektedir. Bitki gelişmesindeki artışın; bakteriyel ACC deaminaze aktivitesi gösteren bakterilerin ACC'yi hidrolize edebilme özellikleri dolayısıyla dahili etilen miktarını azaltmaları sonucu, etilenin gelişmeyi engelleme özelliğinin ortadan kalkmasından kaynaklandığı yönünde bulgular ortaya konulmuştur. ACC deaminaze aktivitesine sahip bakterilerin bitkisel gelişmeyi teşvik edici olarak kullanılabilirliği ve bu özelliğin etkin bitki gelişimini teşvik edici bakteri seçiminde önemli bir ölçüt olabileceği bilinmektedir. Ancak ACC deaminaze aktivitesi gösteren her bakteri bitki gelişmesini artırmamaktadır. Bitki gelişimini teşvik edici bakteri geliştirilmesinde tek başına ACC deaminaze aktivitesinin yeterli kıstas olmayacağı yönünde araştırma bulguları da bulunmaktadır (Dey vd., 2004).

Aşırı su, kuraklık, düşük ve yüksek sıcaklıklar, ağır metal ve tuzluluk gibi stres faktörleri bitki "stres etileni" miktarını artırmaktadır. Abiyotik stres koşullarında oluşan stres etileninin azaltılmasında en etkin strateji ACC deaminaze aktivitesini oluşturan genin kullanılmasıdır. Bitkiler ACC deaminaze aktivitesi gösteren bakterilerle birlikte yetiştirildiğinde, bakteri ACC için alıcı işlevi görmekte ve bitki etilen düzeyini azaltmaktadır (Glick vd., 1998). Bu yola laboratuvar ve tarla koşullarında ACC deaminaze aktivitesi gösteren bitki gelişimini teşvik edici bakteriler kullanılarak yürütülen araştırmalarda; bitki gelişimini engelleyen aşırı su (Grichko ve Glick, 2001a; Farwell vd., 2007), organik kirleticiler (Burd vd., 2000; Glick, 2003; Huang vd., 2004a, b; Reed ve Glick, 2005; Reed vd., 2005); patojen (Wang vd., 2000); nikel, kurşun, çinko, bakır, kadmiyum, kobalt ve arsenik gibi ağır metaller (Burd vd., 1998, 2000; Belimov vd., 2001, 2005; Nie vd., 2002; Glick, 2003; Reed ve Glick, 2005; Reed vd., 2005; Farwell vd., 2006; Safronova vd., 2006); yüksek tuzluluk (Mayak vd., 2004a; Cheng vd., 2007; Saravanakumar ve Samiyappan, 2007; Dell'Amico vd., 2008) ve kuraklık (Mayak vd., 2004b) stresine karşı bitkilerde korunma sağlanmaktadır. Strese karşı bitki dayanıklılığının artırılması için alternatif bir yaklaşım ise bitki antioksidan enzimlerinin bakteriler kullanılarak artırılmasıdır (Oral vd., 2006, 2007; Çakmakçı vd., 2007c). Nitekim bitki gelişimini teşvik eden bakterilerin antioksidan ve pentoz fosfat yolu enzimleri üzerine etkisinin ele alındığı araştırmalarda, izole ettiğimiz bazı bakterilerin, ıspanak yapraklarında oksidatif pentoz fosfat yolu

(6PGD ve G6PD) ve antioksidan (GR ve GST) enzimleri ile birlikte bitki gelişiminin artırılacağı ortaya konulmuştur (Çakmakçı vd., 2007a, b, 2009).

Bitkisel üretim kuraklık ve düşük sıcaklık gibi uygunsuz çevre koşullarından önemli oranda etkilenmektedir. Bitkide stres koşullarına dayanıklılığın artırılması önemli bir araştırma alanı olduğu gibi, bitkilerin stres koşullarına adaptasyonunda antioksidan enzimlerinin büyük öneme sahip olduğu bilinmektedir. Nitekim glutatyon metabolizmasının kilit enzimi olan glutatyon redüktaz ve glutatyon S-transferaz enzimleri serbest radikal hasarına karşı hücreleri korumakta, stres koşullarında hücrelerin zarar görmesini engellemekte, enzimlerin oksidasyonunu önlemek suretiyle düşük ve yüksek sıcaklıklara karşı bitkileri korumakta, antioksidan savunma sisteminde anahtar rol oynamakta, düşük sıcaklık, oksijen düzeyi, hava kirliliği, ağır metaller, yüksek ışık intensitesi, magnezyum noksanlığı ve kuraklık gibi çevresel stres koşullarına dayanıklılıkla ilgili bulunmaktadır (Marrs vd., 1996; Çakmak ve Römhald, 1997; Anderson ve Davis 2004; Gong vd., 2005). Bakteri kullanılarak bitki antioksidan enzim aktivitesi artırılabilirse bitkisel gelişme ile birlikte bitkilerin stres koşullarına dayanıklılığı da artırılabilir (Çakmakçı vd., 2007b). Antioksidan enzimlerinin bitki savunma sisteminde önemi bilinmekle birlikte, doğrudan bakterilerin kullanımı ile enzim aktivitesinin artırılacağına dair araştırma yapılmamıştır (Çakmakçı vd., 2009).

Stres ve Bitkiler Üzerine Etilenin Etkileri

Etilen birçok mekanizma ile bitki gelişim ve fonksiyonlarını koordine etmekte ve olgunlaştırma hormonu olarak bilinmektedir. Etilen; dormansinin kırılması, kök oluşumu ve köklerin uzaması, kök ve gövde farklılaşması, adventif kök formasyonu, yaprak ve meyve dökülmesi, çiçeklenmenin sona ermesi, dioik bitkilerde döllenmenin artması, çiçek ve yaprak yaşlanması, meyve olgunlaşması ve nodül oluşumu gibi olaylarda etkili bitkisel gelişimin fizyolojik göstergesi durumundadır (Abeles vd., 1992; Johnson ve Ecker, 1998; Arshad ve Frankenberger, 2002). Etilen çiçeklerin solmasına neden olduğu gibi, aksine bazı bitkilerde ise çiçeklenmede de rol oynar. Düşük düzeyde etilen kök gelişmesini teşvik ederken, hızlı gelişen kökler tarafından üretilen yüksek miktardaki etilen kök uzamasını engellemektedir (Mattoo ve Suttle 1991; Ma vd., 1998). Etilen bitkiler için önemli olmakla birlikte, stresin teşvik ettiği aşırı etilen gelişmeyi engellemektedir. Biyotik ve abiyotik stres koşullarına tepki olarak köklerdeki etilen üretimi artmaktadır (Abeles vd., 1992; Arshad ve Frankenberger, 1998, 2002; Frankenberger ve Arshad, 1995). Yüksek miktarda etilen kök gelişimini engellemekte ve

anormal gelişmeye neden olmaktadır. Bu durum normal bitki büyüme ve gelişimi için etilen üretiminin düzenlenmesini zorunlu kılmaktadır. Etilen stresin bir parçası olarak kök uzamasını, yumrucuk oluşumunu ve oksin taşınmasını engellemekte, bitki yaşlanması ile yaprak yaşlanma ve dökülmesini hızlandırmaktadır. Bitkiler stres koşullarına maruz kaldığında genellikle "stres etileni" üreterek strese yanıt verir. Farklı bitkilerin strese tepkileri de farklı olmakla birlikte birçoğu etilen hassasiyeti göstermektedir. Ayrıca, etilenle diğer bitkisel hormonlar arasında bitkiden bitkiye biraz değişebilen karmaşık bir interaksiyon ağı bulunduğundan basit bir modelle "stres etileni" fonksiyonunu açıklamak zordur. Ancak, farklı stres çeşitlerinde bitkide ortaya çıkan zararlanmanın artmasının bir sonucu olarak bitki etilen düzeyinin artışı değişmeyen bir sonuç olarak ortaya çıkmaktadır (Hyodo, 1991). Stres koşullarında bitkilerde "stres etileni" üretimi artarken, etilen sentezini engelleyen ve düzenleyici maddeler azalmaktadır. Bu sebeple ACC deaminaze içeren bakteri etilen düzeyini azaltabilirse, bitkilerde stresin engelleyici etkisine karşı koruma sağlanabilir.

Bitkilerde Etilen Miktarının Ayarlanmasıyla İlgili Enzimler

Bitkilerde etilen üretim yolu ile ilgili bilgiler, normal büyüme ve gelişme için, iç etilen seviyesinin bitki tarafından bazı mekanizmalar kullanılarak ayarlandığını ortaya koymuştur. Temel degradasyon enzimleri S-adenozilmetionin (SAM) veya ACC olup, bitki fizyolojisinde önemli değişikliklere yol açmaksızın etilen seviyesini azaltmaktadır (Ingram ve Bartels, 1996; Robison vd., 2001a,b). Bitkilerde etilen düzeyini azaltıcı belli sayıda enzim üzerinde araştırmalar yürütülmüştür. Bu enzimler arasında, SAM hidrolaz ve SAM dekarboksilazın bitkideki etilenin düzenlenmesi ile ilgili sınırlı sayıda araştırma yapılırken (Ferro vd., 1995; Kumar vd., 1996), ACC sentez ve ACC oksidaz üzerinde birçok bitki türünde kapsamlı araştırmalar yapılmıştır (Ross vd., 1992; Lasserre vd., 1996; Higgins vd., 2006; Shan ve Goodwin, 2006). Yüksek bitkilerde SAM, pridoksal 5-fosfata bağımlı ACC sentez enzimi yardımıyla ACC'ye dönüştürülmektedir. Etilen üretiminin son basamağında ACC, ACC oksidaz enzimi vasıtasıyla, etilen, karbondioksit (CO₂) ve siyanit (HCN) oluşturacak şekilde oksidize olmaktadır (Hontzeas vd., 2004).

ACC karboksilat deaminaze aktivitesi gösteren bakteriler bitkisel etilen sentezini azaltırken, kök yakınında bulunan NO₃ ise ACC oksidaz aktivitesini artırarak kökler tarafından daha fazla etilen sentezlenmesine ve bakteri etkinliğinin azalmasına neden olmaktadır. Azot noksanlığında ACC deaminaze mekanizması daha etkin görülmektedir.

Ancak, Shaharoon vd. (2006 a) tarafından yürütülen araştırmalarda, ACC deaminaze aktivitesine sahip *Pseudomonas fluorescens* biotype G suşunun azot gübresi uygulanan ve uygulanmayan koşullarda etkin olabildiği ve mısır bitkisinde optimum azot gübrelemesi durumunda dahi ACC deaminaze içeren bakterinin gelişme ve verimi artırdığı görülmüştür.

ACC Deaminaze ve Biyokimyası

ACC deaminaze enzimatik aktivite için piridoksal 5-fosfat kofaktörü gerektiren geniş bir enzim grubunun bir üyesidir (Walsh vd., 1981). Bu enzimler üç boyutlu yapıları dikkate alınarak sınıflandırılmakta ve dört gruba ayrılmaktadır. Bunlar; (1) triptofan sentez, (2) aspartat aminotransferaz, (3) D-amino asit aminotransferaz ve (4) alanin rasemaz olarak sınıflandırılmaktadır (Jansonius, 1998). Bu sınıflandırmaya göre ACC deaminaze triptofan sentez grubuna uymaktadır. Aminositlopropan karboksilatın amonyum ve α -ketobütirata parçalanmasını katalize eden ACC deaminaze enzimi ilk olarak 1978 yılında Honma ve Shimomura (1978) tarafından keşfedilmiştir. Bu araştırmacılar tarafından pridoksal 5-fosfata (PLP) bağlı polimerik ACC deaminaze üzerinde ilk olarak *Pseudomonas* spp. bakterisinde çalışılmış ve siklopropanoid amino asidi ketobütirat ve amonyuma indirgediğini ortaya koymuşlardır. Böylece ACC deaminaze üzerinde araştırmalar başlamış, bu çalışmalar özellikle stres koşullarında bitki gelişmesinin teşviki ve stresin olumsuz etkilerinin azaltılması amacıyla yönelmiştir. Daha sonradan bu enzimin bir çok bakteri ve mantarda bulunduğu ortaya çıkarılmış (Burd vd., 1998; Minami vd., 1998; Jia vd., 1999; Mayak vd., 2004b; Ghosh vd., 2003; Ma vd., 2003a, b; Dey vd., 2004; Uchiumi vd., 2004; Belimov vd., 2005; Hontzeas vd., 2005; Blaha vd., 2006; Madhaiyan vd., 2006) ve bu türlerin çoğunluğunda "ACC geni" izole ve karakterize edilmiştir. Bitki gelişimini teşvik edici bakterilerin birçoğu ACC deaminaze enzimine sahiptir ve bu bakteriler kök yüzeyinde bulunmakta ve ACC yi amonyum (NH₃) ve α -ketobütirata indirgeyerek karbon ve azot kaynağı olarak kullanmaktadır. ACC'yi azot ve karbon kaynağı olarak kullanabilen bakteriler kök rizosferine kolonize olma bakımından diğer bakterilere kıyasla ilave rekabet şansı yakalamaktadırlar.

ACC deaminazenin varlığı toprak mikroorganizmaları arasında oldukça yaygındır. Örneğin yapılan bir araştırmada, farklı kaynaklardan izole edilen 233 yeni *Rhizobium* suşundan 27 adedi hariç diğerlerinin bu aktiviteyi gösterdiği görülmüştür (Duan vd., 2006). Başka bir çalışmada *Azospirillum*, *Rhizobium*, *Agrobacterium*, *Achromobacter*, *Burkholderia*, *Ralstonia*, *Pseudomonas* ve *Enterobacter* cinslerine ait çok

türün suşlarında ACC deaminaze aktivite genleri bulunmuştur (Blaha vd., 2006). Wang vd. (2001) tarafından dünyanın farklı bölgelerinden izole edilen biyolojik kontrol aktivitesi gösteren *Pseudomonas* spp. bakterilerinin çoğunluğunun ACC deaminaze içerdiği belirlenmiştir.

Transgenik ACC Deaminaze

Çeşitli araştırmacılar tarafından geliştirilen ACC deaminaze aktivitesi gösteren transgenik bitkilerin, laboratuvar koşullarında aşırı su (Grichko ve Glick, 2001a), bitki patojenleri (Robison vd., 2001b), tuzluluk (Sergeeva vd., 2006) ve metal kirliliğine (Grichko vd., 2000; Nie vd., 2002; Stearns vd., 2005) karşı dayanıklılık gösterdiği görülmektedir. Bu bitkilerde ACC Deaminaze, ACC'yi α -ketobütirat ve amonyuma katalize etmekte ve oksidasyonla etilene dönüşebilen ACC miktarını azaltmaktadır. Nitekim transgenik domateste ACC deaminaze aktivitesinin, aşırı su stresini transformasyon yapılmamış bitkilere kıyasla azalttığı ortaya konulmuştur (Grichko ve Glick, 2001a). Bu konuda son yıllarda oldukça kapsamlı araştırmalar yürütülmekle birlikte bu derlemede bu konu kapsamlı olarak tartışılmamıştır.

Bakteriyel ACC Deaminazenin Aksiyon Şekli

Bakteriyel ACC enziminin aksiyon şekli Glick vd., (1998) tarafından ortaya konulmuştur. Bitki gelişmesini teşvik eden bakteriler indol asetik asit üretmekte, üretilen indol asetik asit bitki kök yüzeyleri veya tohumlar tarafından adsorbe edilmekte (Fallik vd., 1994; Hong vd., 1991), tohum ve kök sızıntılarında triptofan ve diğer küçük moleküller bulunması bu sürece katkı sağlamaktadır (Whipp, 1990). Yeni sentezlenen İAA bitki tarafından alınmakta ve içsel İAA ile birleşmekte ve hücre çoğalma ve büyümesini teşvik etmektedir. Bu arada İAA, ACC sentez enziminin aktivitesini teşvik etmekte SAM ACC'ye dönüştürülmektedir (Kende, 1993). Bakteri uygulanmış fidelerde bakteriyel indol asetik asit nedeniyle ACC sentez enzimi aktivitesi artarken, ACC miktarı bakteriyel ACC deaminaze aktivitesinden dolayı azalmaktadır (Glick vd., 1998; Madhaiyan vd., 2006; Saleem vd., 2007). ACC'nin önemli bir bölümü tohum ve köklerden sızmakta ve toprak mikroorganizmalarınca alınmakta veya mikrobiyal ACC deaminaze enzimi tarafından amonyum ve α -ketobütirata hidrolize edilmektedir. Alınma ve mikroorganizmalarca ACC'nin hidrolizi bitkideki harici ACC miktarını azaltmaktadır (Glick vd., 1998). Üstelik daha fazla ACC rizosfere aktığından içsel ve dışsal ACC miktarındaki denge korunabilmektedir. ACC deaminaze aktivitesi gösteren toprak mikroorganizmaları, bitki köklerinden sızan bitkinin gereksinin duyduğu ve teşvik ettiği ACC miktarından daha fazla ACC sentezlenmesine neden olmaktadır. ACC azot

kaynağı olduğu için, ACC deaminaze içeren mikroorganizmalar, diğer toprak mikroorganizmalarına kıyasla, bitki kök bölgesiyle daha sıkı bir ilişkiye girmekte ve gelişmeleri hızlanmaktadır. Bu yolla ACC düzeyi azaldığı gibi aynı zamanda stres hormonu etilenin biyosentezide engellenmektedir (Glick vd., 1998; Saleem vd., 2007). Açıklanan bu modele göre, ACC deaminaze aktivitesi gösteren bakteriyle inokule edilmiş bitki, daha fazla kök gelişimi göstermektedir. Bu konuda yapılan çalışmalar ACC deaminaze aktivitesi

gösteren mikroorganizmalarla inokulasyonunun içsel etilen düzeyini kesinlikle değiştirdiğini ve bu etkinin bitki gelişmesinde değişimler meydana getirdiğini ortaya koymuştur. Kısaca bu hipoteze göre, ACC deaminaze aktivitesi gösteren bakteri aşılama, köklerdeki ACC miktarını azaltmakta ve buna bağlı olarak etilen üretimi azaltılabilmektedir (Burd vd., 1998; Penrose vd., 2001; Belimov vd., 2002; Mayak vd., 2004b). ACC Deaminaze aktivitesine sahip bakteri aşılama bitkilerde söz konusu değişimlere bazı örnekler Tablo 1’de verilmiştir.

Tablo 1. ACC içeren bitki gelişimini teşvik edici bakteri aşılama bitkilerde neden olduğu bazı fizyolojik değişiklikler

Bitki türü	PGPR	Etkiler	Kaynak
<i>Brassica campestris</i>	<i>Methylobacterium fujisawaense</i>	Bakteri kök uzamasını teşvik etmekte	Madhaiyan vd., 2006
<i>Brassica campestris</i>	<i>Bacillus circulans</i> <i>Bacillus firmus</i> <i>Bacillus globisporus</i>	Aşılama kök ve gövde gelişimini artırmış	Ghosh vd., 2003
<i>Brassica napus</i>	<i>Alcaligenes</i> spp. <i>Bacillus pumilus</i> <i>Variovorax paradoxus</i>	Aşılama bitki daha kuvvetli gelişmiş	Belimov vd., 2001
<i>Brassica napus</i>	<i>Enterobacter cloacae</i>	Kök uzunluğu ve gövde yüksekliğinde artış	Saleh ve Glick, 2001
<i>Brassica napus</i>	<i>Acinetobacter</i> spp.	Kök uzunluğunda %35-41 oranında artış	Indiragandhi vd., 2008
<i>Chamaecytisus proliferus</i>	<i>Pseudomonas fluorescens</i>	Kök uzaması ve nodül sayısında artış	Donate-Correa vd., 2004
<i>Dianthus caryophyllus</i>	<i>Azospirillum brasilense</i>	Kök uzamasında artış	Li vd., 2005
<i>Glycine max</i>	<i>Pseudomonas cepacia</i>	Erken gelişimin teşviki	Cattelana vd., 1999
<i>Lycopersicon esculentum</i>	<i>Pseudomonas putida</i> <i>Trichoderma atroviride</i>	Kök, kök-gövde ağırlığı ve meyvede artış	Gravel vd., 2007
<i>Pisum sativum</i>	<i>Rhizobium leguminosarum</i>	Nodül gelişimi teşviki	Ma vd., 2003
<i>Zea mays</i>	<i>Pseudomonas</i> spp.	Kök uzamasında artış	Shaharoon vd., 2006 a, b
<i>Vigna radiata</i>	<i>Bradyrhizobium</i> spp.	Nodülasyonda artış	Mayak vd., 1999
<i>Vigna radiata</i>	<i>Pseudomonas putida</i>	Etilen üretimi azalışı	Mayak vd., 1999
<i>Zea mays</i>	<i>Enterobacter sakazakii</i> <i>Pseudomonas</i> spp. <i>Klebsiella oxytoca</i>	Agronomik parametrelerde artış	Babalola vd., 2003

Etilen Sentezini Engelleyen Kimyasal İnhibitörler ve Bakteriyel ACC Deaminaze

Rizobitoksin, L-riobitoksinin sentetik analogu olan L- α -aminoetoksivinil glisin (AVG), aminooksi asetik asit (AOA) ve etilen inhibitörü metilsiklopropan (MCP) ve analogları gibi farklı kimyasallar etilen düzeyini azaltmak için kullanılmaktadır (Sisler ve Serek, 1997; Yuhashi vd., 2000). Hasat sonrası meyve bozulmaları ve çiçeklerin solmasını sınırlandırmak için ticari olarak kullanımı onaylanan MCP kullanılmaktadır. Ancak çoğu durumda bu kimyasallar pahalı, uygulama olanağı kısıtlı ve çevre üzerine zararlı olabilmektedir (Saleem vd., 2007). Rizosferde doğal olarak bulunan

birçok bitki gelişimini teşvik edici bakterinin, ACC deaminaze aktivitesi göstermesi ve geniş bir etki alanlarına sahip olmaları nedeniyle, uygulanması daha avantajlı olmaktadır. Bu organizmalar ayrıca oksin, giberallin, sitokinin ve poliamin sentezi gibi birçok özelliklere sahip olduklarından bitki gelişimini doğrudan etkilemektedir (Tabor ve Tabor, 1985; Frankenberger ve Arshad, 1995; Patten ve Glick, 2002; Zahir vd., 2004, Çakmakçı vd., 2007a). Bu özellikler ACC deaminaze içeren PGPR seçimini diğer alternatiflerden daha güvenilir kılmaktadır. Ayrıca, ACC deaminaze üretici bitki gelişimini teşvik eden bakterilerden başka, biyotik ve abiyotik stres faktörlerinin etkisini sınırlandırabilmek

amacıyla tarla koşullarında herhangi bir kimyasal etilen inhibitörü kullanılmamaktadır (Glick vd., 2007).

Stres Etileninin Azaltılması ve Bakteriye ACC Deaminazenin Tarımsal Stresteki Rolü

Biyotik ve abiyotik stres faktörlerine tepki olarak bitki tarafından aşırı etilen üretimi kök gelişimini ve dolayısıyla tüm bitki gelişimini engellemektedir. Bitkisel gelişmeyi engelleyen etilen sentezi bir çok çevresel stres veya stres faktörü tarafından teşvik edilmektedir (Abeles vd., 1992). Bitki gelişimini teşvik edici bakterilerin bitki etilen düzeyini azaltabildiği ve böylece bitki gelişimine katkı yaptığı şeklinde bir model öne sürülmüştür (Glick vd., 1998). Bu modelde bitki gelişimini teşvik edici bakteriler bitki yüzeyine yapışmakta (genellikle tohum ve köklere), triptofan veya bitki salgısı küçük moleküllere yanıt olarak, bakteri indol asetik asit sentezlemekte ve salgılamakta, bunun bir kısmı bitki tarafından alınmaktadır. Alınan bu İAA bitkide bulunan içsel İAA ile birlikte hücre çoğalması, bitki hücrelerinin uzaması veya ACC'nin oluşumunu katalize eden ACC sentezenin transkripsiyonunu sağlamaktadır. Tohum, kök ve yapraklardan süzün ACC bir kısmı ile salgılarda bulunan diğer küçük moleküller bakterilerce alınmakta veya belli miktarda ACC sonradan bakteri tarafından ACC deaminaze yardımıyla amonyum ve α -ketobütirata dönüştürülmektedir (Penrose vd., 2001; Grichko ve Glick, 2001a). Bu modelde bakteri bitkide bulunan ACC için alıcı rol oynamakta sonuçta içsel veya İAA tarafından teşvik edilen etilenin azalması sonucunda bitki etilen miktarı azalmaktadır. Bu yolla bitki etilen düzeyi doğrudan azaltıldığı gibi, ACC deaminaze enzim aktivitesi gösteren bitki gelişimini teşvik eden rizobakteriler, özellikle stres koşullarında, bitki gelişimini engelleyen etilen miktarını da azaltabilmektedir. Bu bakteri-bitki birlikteliğinde, bitki kök ve gövde gelişmesi teşvik edilmektedir. Sonuçta stres faktörlerinin teşvik ettiği etilen üretimi tarafından bitki gelişmesinin engellenmesine karşı bitki dayanıklılığı artmaktadır. Konu bütün yönleriyle açıklığa kavuşturulmamış olmakla birlikte, derlemenin bu bölümünde, bazı tarımsal stres faktörlerine karşı ACC deaminaze aktivitesine sahip bakteri kullanımı tartışılmıştır.

Tuzluluk Stresi

Tuzlu topraklarda bitkilerin daha fazla sulanması gereksinimi ortaya çıkmakta ve bu uygulama da sulu koşullarda toprak tuzluluğu problemi daha da artmaktadır. Özellikle sıcak ve kurak bölge topraklarında tuzluluk tarımsal üretimi önemli ölçüde sınırlamaktadır. Bu bölgelerde çoğu bitki sulu koşullarda yetiştirilmekte ve sulama tuzluluk problemini artırmaktadır. Nitekim, dünyada sulanan

tarım alanlarının %20'sinde yetersiz sulamanın ikinci bir tuzlulaşmaya neden olduğu ifade edilmiştir (Mayak vd., 2004a). Tuz stresi çoğu durumda bir stres hormonu olarak görev yapan bitki endojen etilen üretimini teşvik etmektedir (Cuartero ve Fernandez-Munoz, 1999; Blumwald, 2000). Bu bitkide tuzluluğun olumsuz etkilerini azaltıcı herhangi bir mekanizma tarafından başlatılan doğal bir sonuçtur. Araştırmalar ACC deaminaze aktivitesine sahip PGPR'lerle aşılanan bitkilerin normal gelişim deseni gösterdiğini ve tuz stresi sürecinde daha başarılı olabildiğini ortaya koymuştur.

Son yıllarda genetik mühendisliği yoluyla tuzluluğa daha dayanıklı bitki geliştirmede belli bir başarı elde edilmiştir (Apse vd., 1999). Alternatif bir yaklaşım olarak da, İsrail'de bitki kök rizosferinden izole edilen ve ACC deaminaze üretici *Achromobacter piechaudii* gibi bakteriler kullanılarak tuzlu topraklarda yetiştirilen bitkilerde problemin önlenmesi yoluna gidilmektedir (Mayak vd., 2004a). Bu araştırmacılar 172 mM üzerinde NaCl varlığında adı geçen bakterinin domates fidelerinde yaş ve kuru ağırlık artışına neden olduğunu ortaya koymuşlardır. Bu araştırmalarda bitkideki sodyum içeriği azalmazken, fosfor ve potasyum alımının arttığı ve bu durumun tuzluluğun bitkideki olumsuz etkilerinin hafifletilebildiği ortaya konulmuştur. Bu suş yüksek tuz konsantrasyonlarında domatestede etilen düzeyini önemli oranda düşürerek tuz stresinin bitki gelişimini engellemesini önleyebilmiştir.

Tuzluluk bitki gelişimini azaltmaktadır. Ancak bakteriler tuzluluğun olumsuz etkilerini belli düzeyde azaltıcı etki göstermektedir. Mısır bitkisinde özellikle ACC deaminaze aktivitesine sahip *Pseudomonas syringae*, *Enterobacter aerogenes* ve *Pseudomonas fluorescens* bakterileri aşılama çalışmalarının, farklı tuz konsantrasyonlarında tuza karşı bitki depresyonunu azalttığı gelişme ve verim parametrelerini artırdığı görülmüştür (Nadeem vd., 2007). Bakteriler bu etkilerine ilave olarak tuzlu ortamlarda bitki su kullanım etkinliğini artırmakta ve tuzluluğun fotosentez üzerine baskısının azalmasına yardımcı olmaktadır. ACC deaminaze aktivitesi gösteren *Pseudomonas fluorescens* TDK1 suşunun bu aktiviteyi göstermeyen *Pseudomonas* suşlarına kıyasla yerfıstığında (*Arachis hypogea*) tuz stresine dayanıklılığı artırdığı belirlenmiştir (Saravanakumar ve Samiyappan, 2007). Benzer olarak ACC deaminaze aktivitesine sahip bakteri inokulasyonunun tuzlu koşullarda tuza bağlı olarak oluşan etilen miktarını düşürerek kanola gelişimini artırdığı (Cheng vd., 2007) ve tuz stresi altındaki mısır bitkilerinde benzer sonuçların alındığı (Nadeem vd., 2006 a,b) vurgulanmıştır.

Gelecekte, oksidatif pentoz fosfat yolunun temel düzenleyici enzimleri olan glukoz 6-fosfat

dehidrogenaz ve 6-fosfoglukonat dehidrogenaz veya antioksidan enzimlerinin artırılması suretiyle, bitkilerin tuzluluk, patojen enfeksiyonu, oksidatif ve kuraklık stresine dayanıklılığının artırılması alternatif bir yaklaşım olarak ele alınabilecektir. Nitekim azot fikseri, fosfat çözücü ve indol asetik asit üretici *Bacillus cereus* RC18, *B. licheniformis* RC08, *B. megaterium* RC07, *B. subtilis* RC11, *Bacillus* OSU-142, *Bacillus* M-13, *Ps. putida* RC06, *Paenibacillus polymyxa* RC05 ve RC14 bakterileri ile yürütülen araştırmalarda bakterilerin bitki pentoz fosfat yolu enzimlerini artırabildiği sonucuna varılmıştır (Çakmakçı vd., 2007b, 2009).

Kuraklık Stresi

Kuraklık dünyanın birçok bölgesinde görülmekte ve yeryüzünün yarısına yakın bir kısmını etkilemektedir. Kuraklık en önemli çevresel streslerden birisi olup, bitkisel gelişim ve üretimi sınırlandırmaktadır. Bitkiler kuraklığa hücresel ve moleküler düzeyde tepki göstermektedir (Ingram ve Bartels, 1996; Bray, 1997). Diğer birçok olumsuz çevre faktörlerinde görüldüğü gibi, kuraklık bitki dokularında etilen üretimini artırarak anormal bitki gelişmesine neden olmaktadır (Mattoo ve Suttle, 1991; Mayak vd., 2004b). Mayak vd. (2004b) tarafından yürütülen araştırmalarda, ACC deaminaze içeren *Achromobacter piechaudii* ARV8 suşunun etilen miktarını azaltmak suretiyle, kuraklık stresinin neden olduğu yetersiz bitkisel gelişmeyi önleyerek, domates ve biber fidelerinde yaş ve kuru ağırlık artışına yol açtığı vurgulanmıştır. Su noksanlığında bitki su içeriğini etkilemeyen bakteriler, yeniden su uygulandığında bitki su alımını artırabilmektedir. Burada dikkati çeken nokta bakteri aşılama bitkilerin, yeniden su ilave edilmesi uygulamasına benzer olarak, su stresi altında da gelişmeye devam etmesidir.

Sulama ve kuraklık koşullarında ACC deaminaze aktivitesine sahip *Variovorax paradoxus* 5C-2 inokulasyonunun bezelyenin (*Pisum sativum* L.) fizyolojik tepkisini ele alan Dodd vd. (2005), bakteriyel etkinin su stresi koşullarında daha belirgin olduğunu ortaya koymuşlardır. Araştırmada, kısa süreli denemelerde ACC deaminaze içeren bakterinin kök ve gövde biyomasi, yaprak alanı ve trasprasyon üzerine olumlu etki yaptığı gözlenmiştir. Uzun süreli denemelerde ise ACC deaminaze aktivitesi gösteren bakteri aşılamaının, aşılamaına kıyasla, daha fazla tohum verimi, tohum sayısı ve tohum azot birikimine neden olduğu gözlenmiştir. Üstelik bakteri aşılamaı, kuraklık altındaki bezelyede nodülasyonu, yeterli düzeyde sulanan inokule edilmemiş bitkilerde oluşan nodülasyon düzeyine getirmiştir. Benzer olarak saksı ve tarla denemelerinde ACC deaminaze aktivitesine sahip bakteri aşılamaının bezelyede gelişme, verim ve olgunlaşma üzerine kuraklık

stresinin olumsuz etkilerini azalttığı vurgulanmıştır (Saleem vd., 2007). Kuraklığa dayanıklılıkta antioksidan enzimleri de rol oynamakta (Chen vd., 2004), ancak bakteriler kullanılarak bu enzimlerin artırılması ile ilgili yeterli araştırma bulunmamaktadır (Çakmakçı vd., 2007 b, 2009).

Su Basması veya Aşırı Su

Su basması yetiştirme periyodunun belli dönemlerinde karşılaşılabilecek bir problemdir. Aşırı su kök ve gövdede etilenin biyosentezini artırmaktadır. Bu dönemde bitki çevresinde anaerobik koşullar meydana gelmekte ve kök dokularında ACC birikimi oluşmaktadır (Else ve Jackson, 1998). Yeni sentezlenen ACC köklerde etilene dönüşmekte bu durum epinasti, yapraklarda klorosis ve nekrozlara yol açmakta ve verimi azaltmaktadır. Aşırı su basması durumunda köklerde sentezlenen ACC gövdeye taşınmakta ACC oksidaz yardımıyla etilene dönüşmektedir (Else vd., 1995). Moleküler temeli su baskını altındaki domates gövdesinde gözlenmiş olan etilen üretimindeki artışın, su altında kalan köklerde ACC sentez ve gövdedeki ACC oksidaz aktivitesindeki artıştan kaynaklandığı belirlenmiştir (Olson vd., 1995; Chao vd., 1997). Su baskını altındaki bitkilerde görülen anormal gelişimin en önemli nedenini, su baskını altındaki domates gövdelerindeki etilen üretimi artışı olduğu bildirilmiştir (Jackson, 1997). Diğer taraftan su baskınına uğrayan bitkilerde, ACC deaminaze üretici bakteri aşılamaı veya genetik olarak bu enzim özelliği bitkilere aktarıldığında köklerde daha az ACC birikimi olmaktadır. Sonuçta yeni sentezlenen etilen miktarı düştüğünden bitkideki zararlanma azalmaktadır (Grichko ve Glick, 2001 a,b). Yabani domates bitkilerinde ACC deaminaze geni aktarılmış *Pseudomonas putida* UW4, *Enterobacter cloacae* CAL2 ve *P. putida* (ATCC17399/pRKACC) bakterileri veya gen aktarımı yapılmamış *P. putida* (ATCC17399/pRK415) aşılamaında; stresin neden olduğu etilen miktarının bakteriyel ACC deaminaze tarafından azaltılması nedeniyle, su basmasına karşı bitkisel toleransın artırılabilirdiği ortaya konulmuştur (Grichko ve Glick, 2001).

Sıcaklık Stresi

Normal olarak bitkiler sıcaklık değişmelerine hassastır. Mevsimsel varyasyon ve daha çokta günlük değişmelere tepki gösterirler. Global ısınma olarak adlandırılan sıcaklık stresi dünya tarım alanları için ciddi bir tehlikedir (Mendelsohn ve Rosenberg, 1994; Robertson vd., 2000). Sıcaklığın yükselip alçalması bitkide hormonal dengesizliğe neden olmakta ve bitki gelişimini önemli düzeyde etkilemektedir (Cheikh ve Jones, 1994). Diğer biyotik ve abiyotik faktörlere benzer olarak bitki dokularında ve rizosferdeki

mikrobiyal türlerde yüksek ve düşük sıcaklıkların etilen üretimini artırdığına dair önemli sonuçlar elde edilmiştir (Strzelczyk vd., 1994). Diğer çevre streslerinde olduğu gibi bitkiler ACC deaminaze yardımıyla etilen düzeyini azaltarak uygun olmayan sıcaklık koşullarına dayanmaya çalışmaktadırlar. Nitekim patatesten bitki gelişimini teşvik eden *Burkholderia phytofirmans* PsJN aşılamaının yüksek sıcaklık koşullarında normal bitki gelişiminin devam etmesine yardım ettiği belirlenmiştir (Bensalim vd., 1998). Barka vd. (2006) in vitro koşullarda asmada (*Vitis vinifera* L.) *Burkholderia phytofirmans* strain PsJN aşılamaının normal çevre sıcaklığı (26 °C) ve düşük sıcaklık (4 °C) koşullarında bitki gelişimi ve fizyolojik aktiviteyi artırdığını ortaya koymuştur. İnokulasyon, kök gelişmesi ve bitki biomass miktarını artırmıştır. Araştırmacılar bakteri uygulamalarının, uygulanmamışa kıyasla, düşük sıcaklığa toleransı artırdığını belirlemiştir. Cheng vd. (2007), ACC deaminaze aktivitesine sahip *P. putida* UW4 aşılamaının tuz stresi altında düşük sıcaklıklarda kanola gelişimini teşvik ettiğini vurgulamışlardır. Az sayıda da olsa bu araştırmalar açıkça göstermiştir ki, ACC deaminaze, sıcaklık stresi tarafından hızlandırılan etilen üretimini azaltıcı önemli bir potansiyeldir. Antioksidan savunma sisteminde anahtar rol oynayan Glutasyon redüktaz ve Glutasyon S-transferaz gibi antioksidan enzimlerinin artırılarak hücreleri korunması, enzimlerin oksidasyonunu önlemek suretiyle düşük ve yüksek sıcaklıklara karşı bitkilerin dayanıklılığının artırılması alternatif bir yaklaşım olabilecektir. Nitekim Çakmakçı vd. (2007b) tarafından izole edilen bazı bitki gelişimini teşvik edici bakterilerin aşılamaı durumunda ıspanak ve buğday yapraklarında antioksidan enzimlerinin aktivitesi artırılmıştır. Ancak bakterilerin farklı sıcaklık koşullarında antioksidan enzim aktivitesi ve bitki dayanıklılığı üzerine etkileri araştırılmamıştır.

Patojen Stresi

Bitki patojeni mikroorganizmalar dünyanın farklı ekosistemlerinde ve gıda üretim alanlarında en büyük tehlikelerden biridir. Son yıllarda virüs, bakteri ve fungal patojenlere dayanıklılık bitki mühendisliğinde popüler olmuştur. Ancak bütün patojenlere veya diğer stres faktörlerine karşı değişken çevre koşullarında dayanıklılık sağlanması her zaman pratik olmamaktadır. Bu nedenle alternatif olarak farklı patojenlere karşı bitkileri koruyacak biyolojik kontrol bakterileri seçilmekte veya geliştirilmektedir. Toprak ve bitki sağlığına yardımcı olan ve bitki gelişimini teşvik edici ajan olarak kullanılan bakterilere ait çok sayıda araştırma bulunmaktadır (Esitken vd., 2002; Dobbelaere vd., 2003; Altındağ vd., 2006; Domenech vd., 2006; Ji vd., 2006). PGPR tarafından bitkilerin biyolojik

olarak kontrolünün ana mekanizmaları ekolojik ortam ve besin maddeleri bakımından rekabet, engelleyici allelokimyasal madde üretimi ve patojenlere karşı bitkide sistemik dayanıklılık sağlanmasıdır (Bloemberg vd., 2001; Wang vd., 2001; Compant vd., 2005).

Genellikle patojen enfeksiyonu sonucunda bitki etilen miktarı artmaktadır. Bu manada bazı etilen engelleyicilerin bitkilerde patojen enfeksiyonunu önemli derecede azalttığı bilinmektedir (Bashan, 1994). ACC deaminaze aktivitesine sahip rizobakterilerin mikrobiyal patojenlere karşı antagonistik etki gösterdiğine dair birçok araştırma bulunmaktadır. Bu konuda en yaygın strateji ACC deaminaze aktivitesi gösteren bitki gelişmesini teşvik edici ve biyo kontrol amacıyla kullanılacak bakterilerle bitki tohum ve köklerinin muamele edilmesidir. Örneğin, ACC deaminaze üretici biyokontrol ajanları kullanılarak salatalıkta *Pythium ultimum* ve patatesten *Erwinia carotovora* zararı önlenebilmiştir (Wang vd., 2000). Benzer olarak, Yuquan vd. (1999), ACC deaminaze özelliğine sahip suşların *Fusarium oxysporum* patojenine karşı güçlü antagonistik etki gösterdiğini rapor etmişlerdir. Bitki gelişimini teşvik eden ACC deaminaze üretici bakterilerin etkisine benzer etki gösteren, bakteriyel ACC deaminaze geni taşıyan transgenik domatesler, transformasyon yapılmayan bitkilere kıyasla, *Verticillium wilt* zararına karşı daha dayanıklı bulunmuştur (Robison vd., 2001b).

Farklı hastalıklara karşı biyolojik kontrol amacıyla kullanılacak ACC deaminaze içeren bakteri geliştirme amacıyla Wang vd. (2000) tarafından bir dizi araştırma yürütülmüş ve ACC deaminaze geni içeren genetik modifiye bakterilerin, bu enzimi içermeyen bakteriye kıyasla salatalıkta *Pythium ultimum* zararına karşı etkin olduğu ortaya konulmuştur. Benzer olarak ACC deaminaze aktivitesi gösteren *Pseudomonas fluorescens* ve *Chamaecytisus proliferus* bakterilerinin gelişme ortamında *Fusarium oxysporum* ve *Fusarium proliferatum* gelişimi üzerine antagonistik etki gösterdiği belirlenmiştir (Donate-Correa vd., 2004). ACC deaminaze içeren endofitik *Burkholderia* spp. bakterisi, *Rhizoctonia solani* ve *Sclerotinia sclerotiorum*'a karşı antagonistik aktivite göstermiştir (Pandey vd., 2005). ACC deaminaze içeren bakterilerin *Erwinia carotovora* subsp. *atropetica* (Rasche vd., 2006a) ve patatesten zarar yapan *Ralstonia solanacearum* ve *Rhizoctonia solani* (Rasche vd., 2006 b) üzerine antagonistik etki gösterdiği belirlenmiştir.

ACC içeren bakterilerin patojenlere karşı doğrudan antagonistik etki dışında patojen saldırısına karşı bitkiye dayanıklılık sağladığı da açıktır. Bu konuda yürütülen araştırmalarda bazı patojenik bakterilerin de ACC deaminaze aktivitesi gösterdiği

belirlenmiştir (Joardar vd., 2005; Blaha vd., 2006). Ancak patojenik bakterilerde ACC deaminazinin varlığının bu bakterilerin patojenik etkilerini maskeleydiği veya bitki gelişimini teşvik ettiğine dair yeterli kanıt yoktur. Belimov vd. (2007) tarafından yürütülen araştırmalarda, ACC deaminaze içeren patojenik *Pseudomonas brassicacearum* Am3 bakterisinin sadece düşük inokulum düzeylerinde, kendi fitopatojenik özelliklerini maskeleyerek, domates gelişmesini teşvik ettiği belirlenmiştir. Patojenin doğası ve dönemiyle üzerinde bulunduğu bitki türüne bağlı olarak, patojen enfeksiyonunun stres etilenini hafiflettiği ve şiddetlendirdiği bir paradoks olarak öne sürülmektedir (Abeles vd., 1992; Arshad ve Frankenberger, 2002; Van Loon ve Glick, 2004). Bu modelle açıklanan stres etileninin bitki üzerindeki görülen etkisinin birbiriyle çelişkili olduğu öne sürülmüştür (Stearns ve Glick 2003; Pierik vd., 2006; Van Loon vd., 2006).

Etilen sentezinin engellenmesi birçok fungal enfeksiyonu önemli düzeyde azaltmaktadır (Hyodo, 1991, Bashan, 1994). Bu konuda yapılan araştırmalarda ACC deaminaze özelliği aktarılmış transgenik domates bitkilerinin daha az stres etileni miktarına sahip olduğu ve farklı patojenlere karşı korunabildiğini göstermiştir (Lund vd., 1998; Robison vd., 2001b). Diğer taraftan ACC sentez veya ACC oksidaza karşı sens ve antisens özelliklerin aktarıldığı tütün bitkilerinin etilen düzeyini ayarlayarak tütün mozaik virüsü enfeksiyonuna karşı dayanıklılık gösterebildiği vurgulanmıştır (Knoester vd., 1997). Bakteriyel ACC deaminaze bitki hastalıklarına toleransta önemli rol oynayabilir, ancak bu mekanizmanın açıklığa kavuşması için ileri araştırmalara gereksinim vardır.

Ağır Metal Stresi

Tamamı olmasa dahi bazı ağır metaller bitki büyüme ve gelişmesi için zorunlu ve faydalı mikro elementlerdir. Ancak aşırı miktarlarda bulduklarında toksik etki yapmakta ve bitki gelişmesini baskılamaktadır (Ernst, 1998). İlave olarak toprakta yüksek metal konsantrasyonları etilen üretiminin artmasına sebep olmakta (Rodecap vd., 1981; Safronova vd., 2006) ve CO₂ fiksasyonunu azaltarak ve şekerlerin taşınmasını sınırlayarak kök ve gövde gelişmesini engellemektedir (Prasad ve

Strazalka, 2000). Yetiştirme ortamında yüksek oranda ağır metal bulunması durumunda çoğu bitkide gelişimi engelleyen “stres etileni” sentezlenmekte ve şiddetli demir noksanlığı meydana gelmektedir. Laboratuvar ortamlarında ACC deaminaze ve siderofor üretici bitki gelişimini teşvik edici bakteri uygulamaları ile yüksek düzeylerde metallere karşı bitkiler korunabilmektedir (Burd vd., 1998, 2000; Reed ve Glick, 2005). Bakteriyel ACC deaminaze geni aktarılmış transgenik bitkiler taransformasyon yapılmamış bitkilere kıyasla toksik metal etkilerine karşı daha dayanıklı olmaktadır (Grichko vd., 2000; Nie vd., 2002; Stearns vd., 2005). *Pseudomonas putida* aşılmasının ayçiçeğinde kadmiyum toksiditesini azalttığı ve kökler tarafından metal alımını %40 oranında artırdığı (Wu vd., 2006), ACC deaminaze aktivitesine sahip *Pseudomonas putida* UW4 suşunun tütünde gelişmeyi ve nikel kirliliği olan topraklarda metal alımını teşvik ettiği belirlenmiştir (Glick vd., 2007).

Metal kirliliği olan topraklarda yürütülen tarla denemelerinde, yüksek metal konsantrasyonlarında bitki gelişiminin teşvik edilmesi amaçlanmaktadır. Ancak tarla koşulları laboratuvar ortamlarından çok daha karmaşıktır. Tarla çalışmalarında ACC deaminaze üretici bitki gelişimini teşvik edici bakteri uygulamaları ve transgenik bitkiler, bakteri uygulanmamış ve genetik transformasyon yapılmamış bitkilere kıyasla, metal kirliliğine karşı daha uygun sonuçlar vermektedir. Birçok metal kirleticisi tarla koşullarında yüksek oranlarda bulunmakla birlikte, bu koşullarda metaller genellikle biyolojik olarak alınabilir olmadığından bitki tarafından çok az miktarda alınabilmektedir (Farwell vd., 2006). Metal kirliliği olan topraklarda bitki gelişiminin teşvik edilmesi ve aynı zamanda metal kirliliğinin azaltılabilmesi için, ağır metal alımı yüksek bitkilerin kök ve tohumlarına bakteri aşılansarak, ACC deaminaze aktivitesine sahip bakteri popülasyonunun artırılması stratejisi geliştirilmelidir. Diğer taraftan yüksek düzeyde metal akümüle eden bitkilere genetik manipülasyonlarla ACC deaminaze geni aktarımı veya ACC deaminaze genine sahip doğal türlerin seleksiyonu çalışmalarına devam edilmelidir. Ağır metal stresi altında ACC deaminaze içeren bazı bitki gelişmesini teşvik edici bakterilerin bitkilere etkisi Tablo 2’de özetlenmiştir.

Tablo 2. ACC deaminaze içeren PGPR tarafından bitkilerde ağır metal stresinin azaltılması

Bitki türü	ACC deaminaze içeren PGPR	Kirletici	Kaynak
<i>Brassica napus</i> <i>Brassica juncea</i> ve <i>Lycopersicon esculentum</i>	<i>Kluyvera ascorbata</i>	Yüksek Ni ²⁺ , Pb ²⁺ , Zn ²⁺ , ve CrO ₄ ²⁻ toksiditesi yok ve normal bitki gelişimi	Burd vd., 1998, 2000
<i>Brassica juncea</i>	<i>Variovorax paradoxus</i> , <i>Rhodococcus</i> spp.	Aşılama Cd ²⁺ ortamında gelişmeyi teşvik etmiş	Belimov vd., 2005
<i>Brassica juncea</i> ve <i>Pisum sativum</i>	<i>Bacillus pumilus</i> , <i>Alcaligenes xylosoxidans</i> , <i>Pseudomonas brassicacearum</i> , <i>Pseudomonas marginalis</i> , <i>Pseudomonas putida</i> , <i>Pseudomonas oryzihabitans</i> , <i>Rhodococcus</i> spp., <i>Variovorax paradoxus</i>	Bakteri Cd ²⁺ toksiditesine karşı toleranslı ve 300 µM CdCl ₂ solüsyonunda kolza kök uzamasını teşvik etmiş	Belimov vd., 2001
<i>Phragmites australis</i>	<i>Pseudomonas asplenii</i>	Yüksek Cu ²⁺ ve krezot ortamında normal gelişim	Reed vd., 2005
<i>Pisum sativum</i>	<i>Pseudomonas brassicacearum</i> , <i>Pseudomonas marginalis</i>	Aşılama Cd neden olduğu köklerin besin alımının engellemesini önlemiş	Safronova vd., 2006
<i>Brassica napus</i>	<i>Pseudomonas fluorescens</i>	Cd ²⁺ toksik etkisine karşı koruma ve gelişme teşviki	Dell'Amico vd., 2008
<i>Brassica napus</i>	<i>Pseudomonas putida</i>	Aşırı su ve Ni ²⁺ ortamında biomas artışı	Farwell vd., 2007
<i>Helianthus annuus</i>	<i>Pseudomonas putida</i>	Cd ²⁺ toksitesi azalmış kök metal alımı % 40 artırmış	Wu vd., 2006

Organik Kirletici Stresi

Topraktaki organik kirleticiler kabul edilebilir sınırların üzerine çıktığında birçok mekanizma ile bitki gelişimini engellemektedir. Kirli ortamlarda yetiştirilen bitkilerde görülen kök sistemindeki anormal gelişme, etilen üretiminin teşvik edilmesinden kaynaklanmaktadır. Organik kirletici uygulanmış toprak ve bitkilerde etilen üretiminin artışı ile ilgili çok az araştırma bulunmaktadır (Jackson, 1997; de Prado vd., 1999). Kanola tohumlarına bitki gelişimini teşvik edici ACC deaminaze aktivitesi gösteren bakteri aşılması bakır ve krezot içeren toprakta doğal bakterilere kıyasla, bitki gelişimi üzerine daha etkin bulunmuştur (Reed ve Glick, 2005).

Yağ artıkları, polisiklik aromatik hidrokarbonlar ve polisiklik bifenil gibi organik çevre kirleticilerine karşı bitkisel temizleme konusunda oldukça önemli başarılar elde edilmiş ve ticari ürünler geliştirilebilmiştir. Birçok bitki ve ağaç türü bazı organik bileşikler ayrıştırmakta ancak yüksek moleküller ve su noksanlığı deşarasyonu zorlaştırmakta ve bu maddelerin bitki kökleri tarafından ayrıştırılmasını kolaylaştırıcı deşaratif bakteri gerekli olmaktadır. Diğer taraftan, normal topraklarda bulunan bakteri popülasyonu karmaşık organik moleküllerin parçalanmasında etkisiz olurken,

normal rizosfer ayrıştırıcı bakteri popülasyonun 100-1000 katı daha fazla bir popülasyonla çevresel organik kirleticilerin çoğunluğuna parçalanabilmektedir. Parçalayıcı bakterilerle aynı rizosferi paylaşan çoğu bitki, birçok organik kirleticiyi parçalayabilmekte ancak bitki gelişmesi olumsuz etkilenebilmektedir. Bu daha çok stres koşullarında bitki tarafında artan oranlarda sentezlenen stres etileninden kaynaklanmaktadır. Bitkisel gelişimin engellendiği bu koşulların çoğunda, bitki, tohum ve köklerinin ACC deaminaze üretici bitki gelişimini teşvik edici bakterilerle aşılması, bitkisel gelişmeyi normal sınırlarına getirebilmekte ve kirleticilerin parçalanması normal koşullara kıyasla daha hızlı meydana gelebilmektedir (Huang vd., 2004; Huang vd., 2005; Reed ve Glick 2005; Greenberg vd., 2006).

Hava Kirliliği Stresi

Hava kirleticiler olarak CO₂, CO, SO₂, NO_x, CH₄ ve O₃ tarım ve süs bitkilerine ciddi zararlar vermektedir. Hava kirliliği bitkilere zarar vermenin dışında bitki metabolik süreçlerini ve enzim sistemlerini engellemektedir (McCune, 1975). Hava kirliliği koşullarında bitki savunma reaksiyonlarının temel düzenleyicisi olarak değerlendirilen etilen hormonunun artışı ile ilgili çok sayıda araştırma

bulunmaktadır (Tuomainen vd., 1997; Moeder vd., 2002; Wang vd., 2002; Vahala vd., 2003). Araştırmalar etilen biyosentezinin engellenmesinin sonuçta O₃ tarafından oluşturulan yaprak bozukluklarını azalttığını ortaya çıkarmıştır (Moeder vd., 2002). Ozon kimyasal bir kirletici olarak bitki yaprak yüzeylerinde nekrotik lezyonlara neden olmaktadır. Ozona karşı dayanıklı bitki geliştirilmesi çalışmaları etilen sentezine ve özellikle ACC oksidaz ve ACC sentez enzimlerine odaklanmıştır. Nitekim ACC sentez geni antisens aktarımı yapılmış tütün ve patates bitkilerinde ozonun teşvik ettiği etilen miktarı sırasıyla %82 ve %66 azaltılabilmektedir (Nakajima vd., 2002; Sinn vd., 2004). Ancak ACC deaminaze enziminin kirlilik stresini önlemesi ile ilgili yeterli çalışma bulunmamaktadır.

Çiçeklerin Solması

Etilenin en önemli rolü çiçeklerin yaşlanması, meyve olgunlaşması ve bozulması gibi tarla, bahçe ve gıda endüstrisini yakından ilgilendiren konularda ortaya çıkmaktadır. Çiçeklerin solması, koruyucu enzimlerin etkilerinin azalması, oksijen türlerinin aktivasyonu ve membran geçirgenliğinin artmasının bir sonucu olarak ortaya çıkan hücrelerin ölmesinden kaynaklanmaktadır (Rubinstein, 2000). Süs olarak kullanılan bitki ve ağaç türlerinde etilen üretimi tarafından hızlandırılan çiçeklerin solması çiçekçilikte en önemli problemdir. Etilen üretimi çiçeklerin raf ömrünü hızla kısaltmaktadır. Etilen ve onun öncüsü ACC çiçekli türlerde yaşlanma ve çiçeklerin solmasında çok önemli bir role sahiptir (Woltering ve van Doorn, 1988; Reid ve Wu, 1992). ACC deaminaze aktivitesi gösteren bitki gelişimini teşvik edici bakteri süspansiyonlarının çiçeklerin raf ömrünü uzatabildiği ortaya konulmuştur (Nayani vd., 1998). Ticari olarak ACC deaminaze içeren PGPR süspansiyonlarının çeşitli çiçeklerde raf ömrünü uzatabileceği ve bu durumun ticari olarak çiçek ve ornamental bitki yetiştiriciliğinde önemli bir biyoteknolojik yaklaşım olabileceği söylenebilir. Ancak bu konuda gelecekte kapsamlı araştırmalara gereksinim vardır.

Rizobiyal Enfeksiyon

Nodülasyon sürecinde köklerin *Rhizobium* bakterilerince enfekte edilmesi biyotik strese neden olmakta ve sonuçta enfekte edilmiş köklerde ACC düzeyi artmaktadır. Bu durumda, etilen ve onun öncüsü olan ACC, birçok bitkide nodülasyonun olumsuz yönde bir düzenleyicisi olarak görev yapmaktadır (Lee ve La Rue, 1992; Nukui vd., 2000; Oldroyd vd., 2001). Etilen baklagillerdeki rizobial nodülasyonu engellemekte, *Rhizobium* tarafından bitki köklerinin enfekte edilmesinden ötürü etilen üretimi artmakta ve rizobial enfeksiyon adeta kendi kendini engelleyici bir süreç olarak ortaya

çıkmaktadır (Guinel ve Geil, 2002; Ma vd., 2003a). Son araştırmalar ACC deaminaze içeren PGPR'lerin etilen biyosentezini engelleyerek baklagillerde nodülasyonu teşvik etmek suretiyle simbiyotik ilişkiyi ve azot fiksasyonunu artırdığını ortaya koymuştur (Okazaki vd., 2004). Dey vd. (2004) tarafından yürütülen araştırmalarda ACC deaminaze özelliği gösteren *Pseudomonas fluorescens* inokülasyonunun yerfıstığında bitki ağırlığı ve nodül sayısını artırdığı görülmüştür. ACC deaminaze içeren bakterilerin soyada erken gelişme ve nodülasyonu teşvik ettiği (Cattelana vd., 1999); benzer olarak ACC deaminaze aktivitesi gösteren *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* 128C53K bakterisinin bezelyede erken nodülasyon döneminde köklerdeki etilen miktarını hafifleterek nodülasyonu artırdığı belirlenmiştir (Ma vd., 2003). Pandey vd. (2005) tarafından izole edilen endofitik ACC deaminaze aktivitesine sahip süsün küstüm çiçeğinde (*Mimosa pudica*) nodülasyonu artırabildiği ortaya konulmuştur.

Bitki gelişimini teşvik eden rizobakterilerin *Rhizobium* bakterileriyle birlikte aşılmasının, baklagillerde nodülasyonu artırıcı önemli bir potansiyel olduğu görülmektedir. İndol asetik asit üretici ve ACC deaminaze aktivitesine sahip bitki gelişimini teşvik edici bakterilerin özellikle düşük fosfor koşullarında fasulyede nodül oluşumunda önemli rol oynadığı belirlenmiştir (Remans vd., 2007). Yonca üzerine yapılan araştırmalarda ACC deaminazenin doğrudan nodülasyon üzerine etkisi görülmüştür (Ma vd., 2004). *Pseudomonas* bakterisinin *Bradyrhizobium* ile birlikte aşılması durumunda, ACC deaminaze aktivitesine sahip bakterinin, bitkisel ACC'yi etilen yerine amonyum ve alfa ketobütrata dönüştürdüğü ve birlikte aşılmanın tek başına *Rhizobium* aşılmasına kıyasla nodülasyonu artırdığı ifade edilmiştir (Shaharona vd., 2006b). Fosfor noksanlığı gelişmeyi teşvik edici bakterilerin nodülasyon ve bitki gelişimine etkilerini değiştirmektedir. Ayrıca düşük fosfor düzeylerinde bakterilerin oluşturduğu hormon dengesi de değişebilmektedir. Fosfor noksanlığı koşullarında özellikle ACC deaminaze aktivitesi gösteren bakterilerin *Rhizobium*, bakterileriyle birlikte uygulamaları baklagillerde nodül oluşumu ve bitki gelişimini teşvik edebilecek önemli bir adım olacaktır. Bu konuda kapsamlı araştırmalarla özellikle düşük fosfor içerikli topraklar için etkin PGPR-*Rhizobium* kombinasyonlarının ortaya konulması gerekmektedir.

Birçok *Rhizobium* türü ACC sentez enziminin inhibitörü olan rizobitoksin üretmekte veya etilen düzeyini azaltıcı ACC deaminaze üreterek nodülasyonu %25-40 oranında artırabilmektedir (Nukui vd., 2000; Ma vd., 2003b, 2004). Üstelik üzerinde araştırmalar yürütülen ACC aktivitesi

gösteren ticari birçok *Rhizobium* türü bulunmasına karşın tarla koşullarında çok az sayıda *Rhizobium* bu aktiviteyi göstermektedir. Tarla koşullarında doğrudan ACC deaminaze aktivitesi gösteren *Rhizobium* türlerinin seçimi potansiyel ticari inokulant geliştirmede önemli bir atılım olacaktır.

ACC deaminaze aktivitesi aktarılmış *Rhizobium* türleri serbest yaşayan bitki gelişimini teşvik edici bakterilere kıyasla daha az enzim aktivitesi göstermektedir. Bu durum iki ayrı tip ACC deaminaze üretici bakteri olduğu fikrini doğurmaktadır. Birincisi serbest yaşayan, bitki dokularına (özellikle köklere) özgü olmayan ve yüksek düzeyde ACC deaminaze aktivitesi göstererek farklı stres koşullarında bitki etilen düzeyini azaltarak bitkileri koruyan bakteri grubudur. Diğer grup ise sadece belli bitki köklerine özgü, düşük düzeyde enzim aktivitesi gösteren, belli bölgede etilen düzeyini azaltarak nodülasyonu teşvik eden *Rhizobium* bakterileridir. Ancak serbest yaşayan bakterilere kıyasla çok sayıda farklı enzim içeren *Rhizobium* bakterilerinin sentez enzimlerindeki farklılıklar veya farklı bakteri tiplerindeki enzimlerin katalitik etkileri konusunda birçok bilinmeyen olduğu söylenebilir.

Sonuç ve Gelecekteki Beklentiler

Günümüzde tarım birçok biyotik ve abiyotik sresin etkisindedir. Mevcut verilere göre ACC deaminaze üretici bitki gelişimini teşvik eden bakteriler kullanılarak bitki gelişiminin belli ölçüde teşvik edilebileceği söylenebilir. Bakteri-kök birlikteliğinde bakteriler, bitkiye büyük bir fayda sağlamazsa bile, etilen düzeyinin azaltılması yoluyla, bitkilere birçok fayda sağlamaktadır. Bitki gelişimini teşvik eden bakterilerin yaygın olarak kullanımının önündeki en büyük engel; bu organizmaların yüksek konsantrasyonlarda tuz ve kirleticinin bulunduğu ortamlar, aşırı pH ve sıcaklık durumu ve bu bakterilerle yarışan veya onları yok eden bakterilerin bulunması gibi sert çevre koşullarında yaşamlarını sürekli devam ettirememeleridir. Bu problemin olası çözümü, bitki gelişimini teşvik eden endofitik bakterilerin kullanımının yaygınlaştırılması olarak görülmektedir (Sturz ve Nowak, 2000). Gelecekte etkin ACC deaminaze aktivitesi gösteren bakterilere ilave olarak, bitki gelişimini teşvik edici bakterilerle bitki antioksidan enzim aktivitesinin artırılması ve dolayısıyla bitkilerin düşük sıcaklık ve kuraklık stresine karşı dayanıklılığının artırılma olanakları üzerine yoğun araştırmalar yapılmalı ve uygun ve etkin bakteri-bitki kombinasyonları ortaya konulmalıdır.

KAYNAKLAR

- Abeles, F.B., Morgan, P.W., Saltveit, M.E., 1992. Ethylene in Plant Biology. Academic Press, San Diego.
- Altındağ, M., Şahin, M., Eşitken, A., Ercişli, S., Güteryüz, M., Dönmez, M.F., Şahin, F., 2006. Biological control of brown rot (*Moniliana laxa* Ehr.) on apricot (*Prunus armeniaca* L. cv. Hacihaliloglu) by *Bacillus*, *Burkholderia*, and *Pseudomonas* application under in vitro and in vivo conditions. Biological Control, 38: 369-372.
- Anderson, J.V., Davis, D.G., 2004. Abiotic stress alters transcript profiles and activity of glutathione S-transferase, glutathione peroxidase, and glutathione reductase in *Euphorbia esula*. Physiol. Plant., 120: 421-433.
- Apse, M. P., Aharon, G.S., Snedden, W.A., Blumwald, E., 1999. Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na⁺/H⁺ antiport in *Arabidopsis*. Science, 285: 1256-1258.
- Arshad, M., Frankenberger, Jr.W.T., 2002. Ethylene: Agricultural sources and applications. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic/Plenum Publishers New York
- Arshad, M., Frankenberger, W.T., 1998. Plant growth regulating substances in the rhizosphere: microbial production and functions. Adv. Argon., 62:146-151.
- Babalola, O.O., Osir, E.O., Sanni, A.I., Odhaimbo, G.D., Bulimo, W.D., 2003. Amplification of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic (ACC) deaminase from plant growth promoting rhizobacteria in Striga-infested soils. African J. Biotechnol, 2, 157-160.
- Barka, E.A., Nowak, J., Clément, C., 2006. Enhancement of chilling resistance of inoculated grapevine plantlets with a plant growth-promoting rhizobacterium, *Burkholderia phytofirmans* Strain PsJN. Appl Environ Microbiol, 72:7246-7252.
- Bashan, Y., 1994. Symptom expression and ethylene production in leaf blight of cotton caused by *Alternaria macrospora* and *Alternaria alternata* alone and combined. Can. J. Bot., 72, 1574-1579.
- Belimov, A.A., Hontzeas, N., Safronova, V.I., Demchinskaya, S.V., Piluzza, G., Bullitta, S., Glick, B.R., 2005. Cadmium-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria associated with the roots of Indian mustard (*Brassica juncea* L. Czern.). Soil Biol Biochem, 37: 241-250.
- Belimov, A.A., Safronova, V.I., Sergeeva, T.A., Egorova, T.N., Matveyeva, V.A., Tsyganov, V.E., Borisov, A.Y., Tikhonovich, I.A., Kluge, C., Preisfeld, A., Dietz, K.J., Stepanok, V.V., 2001. Characterization of plant growth promoting rhizobacteria isolated from polluted soils and containing 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase. Can. J. Microbiol, 47: 642-652.
- Belimov, A.A., Dodd, I.C., Safronova, V.I., Hontzeas, N., Davies, W.J., 2007. *Pseudomonas brassicacearum* strain Am3 containing 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase can show both pathogenic and growth-promoting properties in its interaction with tomato. J Exp Bot., 58: 1485-1495.
- Belimov, A.A., Safronova, V.I., Mimura, T., 2002. Response of spring rape to inoculation with plant growth-promoting rhizobacteria containing 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase depends on nutrient status of the plant. Can. J. Microbiol, 48:189-199
- Bensalim, S., Nowak, J., Asiedu, S.K., 1998. A plant growth promoting rhizobacterium and temperature effects on performance of 18 clones of potato. Am J Potato Res, 75: 145-152.
- Blaaha, D., Prigent-Combaret, C., Mirza, M.S., Moëne-Loccoz, Y., 2006. Phylogeny of the 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid deaminase-encoding gene *acdS* in phytobeneficial and pathogenic *Proteobacteria* and relation with strain biogeography. FEMS Microbiol Ecol, 56: 455-470.

- Bloemberg, G.V., Lugtenberg, B.J.J., 2001. Molecular basis of plant growth promotion and biocontrol by rhizobacteria. *Curr Opin Plant Biol*, 4:343–350.
- Blumwald, E., 2000. Sodium transport and salt tolerance in plants. *Curr Opin Cell Biol*, 12:431–434.
- Bray, E.A., 1997. Plant responses to water deficit. *Trends Plant Sci*, 2:48–54.
- Burd, G.I., Dixon, D.G., Glick, B.R., 1998. A plant growth-promoting bacterium that decreases nickel toxicity in seedlings. *Appl Environ Microbiol*, 64: 3663–3668.
- Burd, G.I., Dixon, D.G., Glick, B.R., 2000. Plant growth-promoting bacteria that decrease heavy metal toxicity in plants. *Can J Microbiol*, 46: 237–245.
- Cattelana, A.J., Hartela, P.G., Fuhrmann, J.J., 1999. Screening for plant growth-promoting rhizobacteria to promote early soybean growth. *Soil Sci Soc Am J*, 63:1670–1680.
- Chao, Q., Rothenberg, M., Solano, R., Roman, G., Terzaghi, W., Ecker, J.R., 1997. Activation of the ethylene gas response pathway in *Arabidopsis* by the nuclear protein and related proteins. *Cell*, 89:1133–1144.
- Cheikh, N., Jones, R.J., 1994. Disruption of maize kernel growth and development by heat stress (role of cytokinin/abscisic acid balance). *Plant Physiol*, 106:45–51.
- Chen, K.M., Gong, H.J., Chen, G.C., Wang, S.M., Zhang, C.L., 2004. Gradual drought under field conditions influences the glutathione metabolism, redox balance and energy supply in spring wheat. *J. Plant Growth Regul*, 23: 20-28.
- Cheng, Z., Park, E., Glick, B.R., 2007. 1-Aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) deaminase from *Pseudomonas putida* UW4 facilitates the growth of canola in the presence of salt. *Can J Microbiol*, 53: 912-918.
- Compant, S., Duffy, B., Nowak, J., Clément, C., Barka, E.A., 2005. Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects. *Appl Environ Microbiol*, 71:4951–4959.
- Cuartero, J., Fernandez-Munoz, R., 1999. Tomato and salinity. *Sci Hort* 78:83–125.
- Çakmak, I., Römheld, V., 1997. Boron deficiency-induced impairments of cellular functions in plants. *Plant Soil*, 193: 71-83.
- Çakmakçı, R., Kantar, F., Algur, Ö.F., 1999. Sugar beet and barley yield in relation to *Bacillus polymyxa* and *Bacillus megaterium* var. *Phosphaticum* inoculation. *J. Plant Nutr. Soil Sci*, 162: 437-442.
- Çakmakçı, R., Kantar, F., Şahin, F., 2001. Effect of N₂-fixing bacterial inoculations on yield of sugar beet and barley. *J. Plant Nutr. Soil Sci*, 164 (5), 527-531.
- Çakmakçı, R., Dönmez, F., Aydın, A., Şahin, F., 2006. Growth promotion of plants by plant growth-promoting rhizobacteria under greenhouse and two different field soil conditions. *Soil Biol. Biochem*, 38:1482-1487.
- Çakmakçı, R., Dönmez, M.F., Erdoğan, Ü., 2007a. The effect of plant growth promoting rhizobacteria on barley seedling growth, nutrient uptake, some soil properties, and bacterial counts. *Turkish J. Agric. For.*, 31: 189-199.
- Çakmakçı, R., Erat, M., Erdoğan, Ü., Dönmez, F., 2007b. The influence of plant growth-promoting rhizobacteria on growth and enzyme activities in wheat and spinach plants. *J. Plant Nutr. Soil Sci*, 170: 288-295.
- Çakmakçı, R., Erat, M., Dönmez, M.F., 2007c. Bitki gelişimini teşvik edici rizobakteri (PGPR) aşlamalarının bitki gelişimi ve bazı antioksidan enzim aktiviteleri üzerine etkisi. Türkiye VII. Tarla Bitkileri Kongresi, 25-27 Haziran 2007 Erzurum.
- Çakmakçı, R., Erat, M., Oral, B., Erdoğan, Ü., Şahin, F., 2009. Enzyme activities and growth promotion of spinach by indole-3-acetic acid-producing rhizobacteria. *J. Hort. Sci. Biotech*. 84 (4), 375-380.
- de Freitas, J.R., Banerjee M.R., Germida, J.J., 1997. Phosphate solubilizing rhizobacteria enhance the growth and yield but no phosphorus uptake of canola (*Brassica napus* L.), *Biol. Fertl. Soils*, 24: 358–364.
- de Prado, J.L., de Prado, R.A., Shimabukuro, R.H., 1999. The effect of diclofop on membrane potential, ethylene induction, and herbicide phytotoxicity in resistant and susceptible biotypes of grasses. *Pestic Biochem Physiol*, 63:1–14.
- Dell'Amico, E., Cavalca, L., Andreoni, V., 2008. Improvement of *Brassica napus* growth under cadmium stress by cadmium-resistant rhizobacteria. *Soil Biol Biochem*, 40:74–84.
- Dey, R., Pal, K.K., Bhatt, D.M., Chauhan, S.M., 2004. Growth promotion and yield enhancement of peanut (*Arachis hypogaea* L.) by application of plant growth-promoting rhizobacteria. *Microbiol Res*, 159:371–394.
- Dobbelaere, S., Vanderleyden, J., Okon, Y., 2003. Plant growth-promoting effects of diazotrophs in the rhizosphere. *Crit Rev Plant Sci*, 22:107–149.
- Dodd, I.C., Belimov, A.A., Sobeih, W.Y., Safronova, V.I., Grierson, D., Davies, W.J., 2005. Will modifying plant ethylene status improve plant productivity in water-limited environments? 4th International Crop Science Congress.
- Domenech, J., Reddy, M.S., Kloepper, J.W., Ramos, B., Gutierrez-Mañero, J., 2006. Combined application of the biological product LS213 with *Bacillus*, *Pseudomonas* or *Chryseobacterium* for growth promotion and biological control of soil-borne diseases in pepper and tomato. *Biocontrol*, 51:245–258.
- Donate-Correa, J., Leon-Barrios, M., Perez-Galdona, R., 2004. Screening for plant growth-promoting rhizobacteria in *Chamaecytisus proliferus* (tagasaste), a forage tree-shrub legume endemic to the Canary Islands. *Plant Soil*, 266:261–272.
- Duan, J., Müller, K. M., Charles, T. C., Vesely, S., Glick, B. R., 2006. 1-Aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) deaminase genes in *Rhizobia*: Isolation, characterization and regulation. Proceedings of the 7th International PGPR Workshop. Amsterdam.
- Else, M.A., Jackson, M.B., 1998. Transport of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) in the transpiration stream of tomato (*Lycopersicon esculentum*) in relation to foliar ethylene production and petiole epinasty. *Australian J. Plant Physiol*, 25: 453–458.
- Else, M.A., Hall, K.C., Arnold, G.M., Davies, W.J., Jackson, M.B., 1995. Export of abscisic acid, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, phosphate, and nitrate from roots to shoots of flooded tomato plants. *Plant Physiol*, 107:377–384.
- Ernst, W.H.O., 1998. Effects of heavy metals in plants at the cellular and organismic level. In: Schüürmann G, Markert B (eds) *Ecotoxicology*. Wiley, New York, s. 587–620.
- Esitken, A., Karlıdag, H., Ercisli, S., Şahin, F., 2002. Effects of foliar application of *Bacillus subtilis* Osu-142 on the yield, growth and control of shot-hole disease (*Coryneum blight*) of apricot. *Gartenbauwissenschaft*, 67:139-142.
- Fallik, E., Sarig, S., Okon, Y., 1994. Morphology and physiology of plant roots associated with *Azospirillum*. In: Okon Y (ed) *Azospirillum/plant associations*. CRC Press, London, s. 77–86.
- Farwell, A.J., Vesely, S., Nero, V., Rodriguez, H., Shah, S., Dixon, D.G., Glick, B.R., 2006. The use of transgenic canola (*Brassica napus*) and plant growth-promoting bacteria to enhance plant biomass at a nickel-contaminated field site. *Plant Soil*, 288: 309–318.
- Farwell, A.J., Vesely, S., Nero, V., McCormack, K., Rodriguez, H., Shah, S., Dixon, D.G., Glick, B.R., 2007. Tolerance of transgenic canola (*Brassica napus*) amended with ACC deaminase-containing plant growth-promoting bacteria to flooding stress at a metal-contaminated field site. *Environ Poll*, 147: 540-545.
- Ferro, A.J., Bestwick, R.K., Brown, L.R., 1995. Inventors; agritope, assignee. 1995/05/16. Genetic control of ethylene biosynthesis in plants using S-adenosylmethionine hydrolase. US Patent # 05416250.

- Frankenberger, W.T., Arshad, M., 1995. Phytohormones in soil: microbial production and function. Marcel Dekker, New York.
- Ghosh, S., Penterman, J.N., Little, R.D., Chavez, R., Glick, B.R., 2003. Three newly isolated plant growth-promoting bacilli facilitate the growth of canola seedlings. *Plant Physiol Biochem*, 41: 277–281.
- Glick, B.R., 1995. The enhancement of plant growth by free-living bacteria. *Can. J. Microbiol*, 41: 109–117.
- Glick, B.R., 2003. Phytoremediation: Synergistic use of plants and bacteria to clean up the environment. *Biotechnol. Adv.*, 21: 383–393.
- Glick, B.R., Karaturović, D.M., Newell, P.C., 1995. A novel procedure for rapid isolation of plant growth promoting pseudomonads. *Can. J. Microbiol*, 41: 533–536.
- Glick, B.R., Patten, C.L., Holguin, G., Penrose, D.M., 1999. Biochemical and genetic mechanisms used by plant growth promoting bacteria. London: Imperial College Press.
- Glick, B.R., Penrose, D.M., Li, J., 1998. A model for the lowering of plant ethylene concentrations by plant growth-promoting bacteria. *J Theor Biol*, 190:63–68.
- Glick, B.R., 2005. Modulation of plant ethylene levels by the bacterial enzyme ACC deaminase. *FEMS Microbiol Lett*, 251:1–7.
- Glick, B.R., Cheng, Z., Czarny, J., Duan, J., 2007. Promotion of plant growth by ACC deaminase-producing soil bacteria. *European J. Plant Pathol.*, 119: 329–339.
- Gong, H.B., Jiao, Y.X., Hu, W.W., Pua, E.C., 2005. Expression of glutathione-S-transferase and its role in plant growth and development in vivo and shoot morphogenesis in vitro. *Plant Mol. Biol.*, 57: 53–66.
- Gravel, V., Antoun, H., Tweddell, R.J. 2007. Growth stimulation and fruit yield improvement of greenhouse tomato plants by inoculation with *Pseudomonas putida* or *Trichoderma atroviride*: Possible role of indole acetic acid (IAA). *Soil Biol Biochem*, 39: 1968–1977.
- Greenberg, B.M., Huang, X.D., Gurska, Y., Gerhardt, K.E., Wang, W., Lampi, M.A., Zhang, C., Khalid, A., Isherwood, D., Chang, P., Wang, H., Dixon, D.G., Glick, B.R., 2006. Successful field tests of a multi-process phytoremediation system for decontamination of persistent petroleum and organic contaminants, Proceedings of the 29th Arctic and Marine Oil Spill Program Technical Seminar (Vol. 1, s. 389–400).
- Grichko, V. P., Filby, B., Glick, B. R., 2000. Increased ability of transgenic plants expressing the bacterial enzyme ACC deaminase to accumulate Cd, Co, Cu, Ni, Pb and Zn. *J. Biotechnol.*, 81: 45–53.
- Grichko, V.P., Glick, B.R., 2001a. Amelioration of flooding stress by ACC deaminase-containing plant growth-promoting bacteria. *Plant Physiol Biochem*, 39, 11–17.
- Grichko, V. P., Glick, B. R., 2001b. Flooding tolerance of transgenic tomato plants expressing the bacterial enzyme ACC deaminase controlled by the 35S, *rolD* or *PRB-1b* promoter. *Plant Physiol Biochem*, 39: 19–25.
- Guinel, F.C., Geil, R.D., 2002. A model for the development of the rhizobial and arbuscular mycorrhizal symbioses in legumes and its use to understand the roles of ethylene in the establishment of these two symbioses. *Canadian J. Bot.*, 80: 695–720.
- Higgins, J.D., Newbury, H.J., Barbara I, D.J., Muthumeenakshi, S., Puddephat, I.J., 2006. The production of marker-free genetically engineered broccoli with sense and antisense ACC synthase 1 and ACC oxidases 1 and 2 to extend shelf-life. *Mole Breed*, 17:7–20.
- Hong, Y., Glick, B.R., Pasternak, J.J., 1991. Plant-microbial interaction under gnotobiotic conditions: a scanning electron microscope study. *Curr Microbiol*, 23:111–114.
- Honma, M., Shimomura, T., 1978. Metabolism of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. *Agric Biol Chem*, 42: 1825–1831.
- Hontzeas, N., Zoidakis, J., Glick, B.R., Abu-Mar, M.M., 2004. Expression and characterization of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase from the rhizobacterium *Pseudomonas putida* UW4: a key enzyme in bacterial plant growth promotion. *Biochim Biophys Acta*, 1703:11–19.
- Hontzeas, N., Richardson, A.O., Belimov, A.A., Safranova, V.I., Abu-Omar, M.M., Glick, B.R., 2005. Evidence for horizontal gene transfer (HGT) of ACC deaminase genes. *App Environ Microbiol*, 71: 7556–7558.
- Huang, X.-D., El-Alawi, Y., Penrose, D.M., Glick, B.R., Greenberg, B.M., 2004a. Responses of plants to creosote during phytoremediation and their significance for remediation processes. *Environ. Pollut.*, 130: 453–463.
- Huang, X.-D., El-Alawi, Y., Penrose, D.M., Glick, B.R., Greenberg, B.M., 2004b. Multi-process phytoremediation system for removal of polycyclic aromatic hydrocarbons from contaminated soils. *Environ. Pollut.*, 130: 465–476.
- Huang, X.-D., El-Alawai, Y., Gurska, J., Glick, B.R., Greenberg, B.M., 2005. A multi-process phytoremediation system for decontamination of persistent total petroleum hydrocarbons (TPHs) from soils. *Microchem. J.*, 81:139–147.
- Hyodo, H., 1991. Stress/wound ethylene. In A. K. Mattoo, J. C. Shuttle (Eds.), *The plant hormone ethylene* (s. 65–80). Boca Raton: CRC Press.
- Indiragandhi, P., Anandham, R., Madhaiyan, M., Sa, T.M. 2008. Characterization of plant growth-promoting traits of bacteria isolated from larval guts of diamondback moth *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Curr Microbiol.*, 56: 327–33.
- Ingram, J., Bartels, D., 1996. The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 47:377–403.
- Jackson, M.B., 1997. Hormones from roots as signal for the shoots of stressed plants. *Trends Plant Sci*, 2:22–28.
- Jacques, M.A., Kinkel, L.L., Morris, C.E., 1995. Population sizes, immigration, and growth of epiphytic bacteria on leaves of different ages and positions of field grown endive (*Cochorium endivia* var. *latifolia*). *Appl Environ Microbiol*, 61:899–906.
- Jansonius, N. J., 1998. Structure, evolution and action of vitamin B6-dependent enzymes. *Cur Opin Struct Biol*, 8: 759–769.
- Ji, P., Campbell, H.L., Kloepper, J.W., Jones, J.B., Suslow, T.V., Wilson, M., 2006. Integrated biological control of bacterial speck and spot of tomato under field conditions using foliar biological control agents and plant growth-promoting rhizobacteria. *Biol Control*, 36:358–367.
- Jia, Y.J., Kakuta, Y., Sugawara, M., Igarashi, T., Oki, N., Kisaki, M., Shoji, T., Kanetuna, Y., Horita, T., Matsui, H., Honma, M., 1999. Synthesis and degradation of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid by *Penicillium citrinum*. *Biosci Biotechnol Biochem*, 63:542–549.
- Joardar, V., Lindeberg, M., Jackson, R.W., Selengut, J., Dodson, R., Brinkac, L.M. et al., 2005. Whole-genome sequence analysis of *Pseudomonas syringae* pv. phaseolicola 1448A reveals divergence among pathovars in genes involved in virulence and transposition. *J Bacteriol*, 187:6488–6498.
- Johnson, P.R., Ecker, J.R., 1998. The ethylene gas signal transduction pathway: a molecular perspective. *Annu Rev Genet*, 32:227–254.
- Kende, H., 1993. Ethylene biosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 44:283–307.
- Knoester, M., Linthorst, H.J.M., Bol, J.F., Van Loon, L.C., 1997. Modulation of stress-inducible ethylene biosynthesis by sense and antisense gene expression in tobacco. *Plant Sci*, 126: 173–183.
- Kumar, A., Taylor, M.A., Mad Arif, S.A., Davies, H.V., 1996. Potato plants expressing antisense and sense S-adenosylmethionine decarboxylase (SAMDC) transgenes show altered levels of polyamines and ethylene: antisense plants display abnormal phenotypes. *Plant J.*, 9:47–58.

- Lasserre, E., Bouquin, T., Hernandez, J.A., Bull, J., Pech, J.C., Balagua, C., 1996. Structure and expression of three genes encoding ACC oxidase homologs from melon (*Cucumis melo* L.). *Mol Gen Genet*, 251:81–90.
- Lee, K.H., LaRue, T.A., 1992. Exogenous ethylene inhibits nodulation of *Pisum sativum* L. cv Sparkle. *Plant Physiol*, 100:1759–1763.
- Li, Q., Saleh-Lakha, S., Glick, B.R., 2005. The effect of native and ACC deaminase-containing *Azospirillum brasilense* Cd1843 on the rooting of carnation cuttings. *Can J Microbiol*, 51:511–514.
- Lund, S.T., Stall, R.E., Klee, H.J., 1998. Ethylene regulates the susceptible response to pathogen infection in tomato. *Plant Cell*, 10: 371–382.
- Ma, J.H., Yao, J.L., Cohen, D., Morris, B., 1998. Ethylene inhibitors enhance in vitro root formation from apple shoot cultures. *Plant Cell Rep*, 17:211–214.
- Ma, W., Sebastianova, S., Sebastian, J., Burd, G.I., Guinel, F., Glick, B.R., 2003a. Prevalence of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate in deaminase in *Rhizobia* spp. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 83: 285–291.
- Ma, W., Guinel, F.C., Glick, B.R., 2003b. The *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* ACC deaminase protein promotes the nodulation of pea plants. *Appl Environ Microbiol*, 69:4396–4402.
- Ma, W., Charles, T.C., Glick, B.R., 2004. Expression of an exogenous 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase gene in *Sinorhizobium meliloti* increases its ability to nodulate alfalfa. *Appl Environ Microbiol*, 70: 5891–5897.
- Madhaiyan, M., Poonguzhali, S., Ryu, J., Sa, T., 2006. Regulation of ethylene levels in canola (*Brassica campestris*) by 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase-containing *Methylobacterium fissavaense*. *Planta*, 224: 268–278.
- Marrs, K.A., 1996. The functions and regulation of glutathione S-transferases in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant. Mol. Biol.*, 47: 127–158.
- Mattoo, A.K., Suttle, J.C., 1991. *The Plant Hormone Ethylene*. CRC Press, Boca Raton, FL
- Mayak, S., Tivosh, T., Glick, B.R., 1999. Effect of wild type and mutant plant growth-promoting rhizobacteria on the rooting of mungbean cuttings. *J. Plant Growth Regul.*, 18:49–53.
- Mayak, S., Tirosh, T., Glick, B.R., 2004a. Plant growth-promoting bacteria that confer resistance in tomato to salt stress. *Plant Physiol Biochem*, 42: 565–572.
- Mayak, S., Tirosh, T., Glick, B.R., 2004b. Plant growth-promoting bacteria that confer resistance to water stress in tomato and pepper. *Plant Sci*, 166: 525–530.
- McCune, J.M., 1975. Definition of invisible injury in plants. In: Treshow M (ed) *Interaction of air pollutants and plant diseases* (In: *Responses of Plants to Air Pollution* (ed. Mudd, J.B. and Kozlowski, T.T), s. 122:307–334. Academic Press, New York,
- Mendelsohn, R., Rosenberg, N.J., 1994. Framework for integrated assessments of global warming impacts. *Clim Change*, 28:15–44.
- Minami, R., Uchiyama, K., Murakami, T., Kawai, J., Mikami, K., Yamada, T., Yokoi, D., Ito, H., Matsui, H., Honma, M., 1998. Properties, sequence, and synthesis in *Escherichia coli* of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase from *Hansenula saturnus*. *J Biochem* (Tokyo), 123: 1112–1118.
- Moeder, W., Barry, C.S., Tauriainen, A.A., Betz C., Tuomainen, J., Utriainen, M., Grierson, D., Sandermann, H., Langebartels, C., Kangasjärvi, J., 2002. Ethylene synthesis regulated by bi-phasic induction of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid oxidase genes is required for hydrogen peroxide accumulation and cell death in ozone-exposed tomato. *Plant Physiol*, 130:1918–1926.
- Nadeem, S.M., Hussain, I., Naveed, M., Ashgar, H.N., Zahir, Z.A., Arshad, M., 2006a. Performance of plant growth promoting rhizobacteria containing ACC-deaminase activity for improving growth of maize under salt-stressed conditions. *Pak J Agri Sci*, 43:114–121.
- Nadeem, S.M., Zahir, Z.A., Naveed, M., Arshad, M., Shahzad, S.M., 2006b. Variation in growth and ion uptake of maize due to inoculation with plant growth promoting rhizobacteria under salt stress. *Soil Environ*, 25:78–84.
- Nadeem, S.M., Zahir, Z.A., Naveed, M., Arshad, M., 2007. Preliminary investigations on inducing salt tolerance in maize through inoculation with rhizobacteria containing ACC deaminase activity. *Can. J. Microbiol*, 53: 1141–1149.
- Nakajima, N., Itoh, T., Takikawa S., Asai N., Tamaoki M., Aono, M. et al., 2002. Improvement in ozone tolerance of tobacco plants with an antisense DNA for 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase. *Plant Cell Environ*, 25: 727–735.
- Nayani, S., Mayak, S., Glick, B.R., 1998. The effect of plant growth promoting rhizobacteria on the senescence of flower petals. *Ind J Exp Biol*, 36:836–839.
- Nie, L., Shah, S., Burd, G. I., Dixon, D. G., Glick, B. R., 2002. Phytoremediation of arsenate contaminated soil by transgenic canola and the plant growth-promoting bacterium *Enterobacter cloacae* CAL2. *Plant Physiol Biochem*, 40: 355–361.
- Nukui, N., Ezura, H., Yuhashi, K., Yasuta, T., Minamisawa, K., 2000. Effects of ethylene precursor and inhibitors for ethylene biosynthesis and perception on nodulation in *Lotus japonicus* and *Macroptilium atropurpureum*. *Plant Cell Physiol*, 41: 893–897.
- Okazaki, S., Nukui, N., Sugawara, M., Minamisawa, K., 2004. Rhizobial strategies to enhance symbiotic interactions: rhizobitoxine and 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase. *Microbes Environ*, 19:99–111.
- Oldroyd, G.E.D., Engstrom, E.M., Long, S.R., 2001. Ethylene inhibits the Nod factor signal transduction pathway of *Medicago truncatula*. *Plant Cell*, 13:1835–1849.
- Olson, D.C., Oetiker, J.H., Yang, S.F., 1995. Analysis of LE-ACS3, a 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase gene expressed during flooding in the roots of tomato plants. *J Biol Chem*, 270:14056–14061.
- Oral, B., Erat, M., Çakmakçı, R., 2006. Bitki gelişimini teşvik eden rizobakteri aşılamalarının buğday (*Triticum aestivum* L., Konya) ve ıspanak (*Spinacia oleracea* L.) yapraklarında bazı antioksidant enzim aktivitesi üzerine etkisi. XX.Ulusal Kimya Kongresi (4-8 Eylül) Kayseri.
- Oral, B., Dönmez, M.F., Erat, M., Çakmakçı, R., 2007. İndol asetik asit (IAA) üretici bitki gelişimini teşvik eden bakterilerin ıspanakta nitrat redüktaz, katalaz ve peroksidaz aktivitesi üzerine etkisi. 21. Ulusal Kimya Kongresi (23-27 Ağustos) Malatya.
- Pandey, P., Kang, S.C., Maheshwari, D.K., 2005. Isolation of endophytic plant growth promoting *Burkholderia* sp. M5SP from root nodules of *Mimosa pudica*. *Curr Sci*, 89:170–180.
- Patten C.L., Glick, B.R., 2002. Role of *Pseudomonas putida* indole-acetic acid in development of the host plant root system. *Appl. Environ. Microbiol.*, 68 : 3795–3801.
- Penrose, D. M., Moffatt, B. A., Glick, B. R., 2001. Determination of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) to assess the effects of ACC deaminase-containing bacteria on roots of canola seedlings. *Can J Microbiol*, 47: 77–80.
- Penrose, D.M., Glick, B.R., 2001. Levels of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) in exudates and extracts of canola seeds treated with plant growth-promoting bacteria. *Can J Microbiol*, 47:368–372.
- Pierik, R., Tholen, D., Poorter, H., Visser, E.J.W., Voeselek, L.A.C.J., 2006. The Janus face of ethylene: Growth inhibition and stimulation. *Trends Plant Sci*, 11: 176–183.
- Prasad, M.N.V., Strazalka, K., 2000. *Physiology and biochemistry of metal toxicity and tolerance in plants*. Kluwer Academic Publishers, Boston, s. 153–160.

- Rasche, F., Marco-Noales, E., Velvis, H., Overbeek, L.S., López, M.M., Elsas, J.D., Sessitsch, A., 2006b. Structural characteristics and plant-beneficial effects of bacteria colonizing the shoots of field grown conventional and genetically modified T4-lysozyme producing potatoes. *Plant Soil*, 298:123–140.
- Rasche, F., Velvis, H., Zachow, C., Berg, G., Van Elsas, J.D., Sessitsch, A., 2006a. Impact of transgenic potatoes expressing anti-bacterial agents on bacterial endophytes is comparable with the effects of plant genotype, soil type and pathogen infection. *J Appl Ecol*, 43:555–566.
- Reed, M.L.E., Glick, B.R., 2005. Growth of canola (*Brassica napus*) in the presence of plant growth-promoting bacteria and either copper or polycyclic aromatic hydrocarbons. *Can J Microbiol*, 51: 1061–1069.
- Reed, M.L.E., Warner, B., Glick, B.R., 2005. Plant growth-promoting bacteria facilitate the growth of the common reed *Phragmites australis* in the presence of copper or polycyclic aromatic hydrocarbons. *Curr. Microbiol.*, 51 : 425-429.
- Reid, M.S., Wu, M.J., 1992. Ethylene and flower senescence. *Plant Growth Regul* 11:37–43.
- Remans, R., Croonenborghs, A., Gutierrez, R.T., Michiels, J., Vanderleyden, J., 2007. Effects of plant growth-promoting rhizobacteria on nodulation of *Phaseolus vulgaris* L. are dependent on plant P nutrition. *European J. Plant Pathol*, 119: 341-351.
- Robertson, G.P., Paul, E.A., Harwood, R.R., 2000. Greenhouse gases in intensive agriculture: contributions of individual gases to the radiative forcing of the atmosphere. *Science*, 289:1922–1924.
- Robison, M.M., Shah, S., Tamot, B., Pauls, K.P., Moffatt, B.A., Glick, B.R., 2001b. Reduced symptoms of Verticillium wilt in transgenic tomato expressing a bacterial ACC deaminase. *Mol Plant Pathol*, 2: 135–145.
- Robison, M.M., Griffith, M., Pauls, K.P., Glick, B.R., 2001a. Dual role of ethylene in susceptibility of tomato to *Verticillium wilt*. *J Phytopathol*, 2:385–388.
- Rodecap, K.D., Tingey, D.T., Tibbs, J.H., 1981. Cadmium-induced ethylene production in bean plants. *Z Pflanzenphysiol*, 105:65–74.
- Ross, G.S., Knighton, M.L., Yee, M.L., 1992. An ethylene-related cDNA from ripening apples. *Plant Mol Biol*, 19:231–238.
- Rubinstein, B., 2000. Regulation of cell death in flower petals. *Plant Mol Biol*, 44:303–318.
- Safronova, V.I., Stepanok, V.V., Engqvist, G.L., Alekseyev, Y.V., Belimov, A.A. 2006. Root-associated bacteria containing 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase improve growth and nutrient uptake by pea genotypes cultivated in cadmium supplemented soil. *Biol. Fertil. Soils*, 42: 267-272.
- Saleem, M., Arshad, M., Hussain, S., Bhatti, A.S., 2007. Perspective of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) containing ACC deaminase in stress agriculture. *Trends Biotechnol*, 25: 356-362.
- Saleh, S.S., Glick, B.R. 2001. Involvement of *gacS* and *rpoS* in enhancement of the plant growth-promoting capabilities of *Enterobacter cloacae* CAL2 and *Pseudomonas putida* UW4. *Can J Microbiol/Rev Can Microbiol*, 47:698–705.
- Saravanakumar, D., Samiyappan, R., 2007. ACC deaminase from *Pseudomonas fluorescens* mediated saline resistance in groundnut (*Arachis hypogea*) plants. *J Appl Microbiol*, 102:1283–1292.
- Sergeeva, E., Shah, S., Glick, B.R., 2006. Tolerance of transgenic canola expressing a bacterial ACC deaminase gene to high concentrations of salt. *World J. Microbiol Biotechnol*, 22: 277–282.
- Sessitsch, A., Coenye, T., Sturz, A.V., Vandamme, P., Barka, E., Wang-Pruski, G., Faure, D., Reiter, B., Glick, B.R., Nowak, J., 2005. *Burkholderia phytofirmans* sp. Nov., a novel plant-associated bacterium with plant beneficial properties. *Int J Syst Evol Microbiol*, 55:1187–1192.
- Shaharoon, B., Arshad, M., Zahir, Z.A., Khalid, A., 2006a. Performance of *Pseudomonas* spp. containing ACC-deaminase for improving growth and yield of maize (*Zea mays* L.) in the presence of nitrogenous fertilizer. *Soil Biol Biochem*, 38:2971–2975.
- Shaharoon, B., Arshad, M., Zahir, Z.A., 2006b. Effect of plant growth promoting rhizobacteria containing ACC-deaminase on maize (*Zea mays* L.) growth under axenic conditions and on nodulation in mung bean (*Vigna radiata* L.). *Lett Appl Microbiol*, 42:155–159.
- Shan, X.C., Goodwin, P.H., 2006. Silencing an ACC oxidase gene affects the susceptible host response of *Nicotiana benthamiana* to infection by *Colletotrichum orbiculare*. *Plant Cell Rep*, 25:241–247.
- Sinn, J.P., Schlagnhauser, C.D., Arteca, R.N., Pell, E.J., 2004. Ozone-induced ethylene and foliar injury responses are altered in 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase antisense potato plants. *New Phytol*, 164: 267–277.
- Sisler, E. C., Serek, M., 1997. Inhibitors of ethylene responses in plants at the receptor level: Recent developments. *Physiol Plant*, 100: 577–582.
- Stearns, J.C., Shah, S., Dixon, D.G., Greenberg, B.M., Glick, B.R., 2005. Tolerance of transgenic canola expressing 1-aminocyclopropane-carboxylic acid deaminase to growth inhibition by nickel. *Plant Physiol Biochem*, 43: 701–708.
- Stearns, J., Glick, B.R., 2003. Transgenic plants with altered ethylene biosynthesis or perception. *Biotechnology Advances*, 21: 193–210.
- Stiens, M., Schneiker, S., Keller, M., Kuhn, S., Pühler, A., Schlüter, A., 2006. Sequence analysis of the 144-kilobase accessory plasmid psmesml1a, isolated from a dominant *Sinorhizobium meliloti* strain identified during a long-term field release experiment. *Appl Environ Microbiol*, 72:3662–3672.
- Strzelczyk, E., Kampert, M., Pachlewski, R., 1994. The influence of pH and temperature on ethylene production by mycorrhizal fungi of pine. *Mycorrhiza*, 4:193–196.
- Sturz, A. V., Nowak, J., 2000. Endophytic communities of rhizobacteria and the strategies required to create yield enhancing associations with crops. *Applied Soil Ecology*, 15: 183–190.
- Şahin, F., Çakmakçı, R., Kantar, F., 2004. Sugar beet and barley yields in relation to inoculation with N₂-fixing and phosphate solubilizing bacteria. *Plant Soil*, 265: 123-129.
- Tabor, C.W., Tabor, H., 1985. Polyamines in microorganisms. *Microbiol Rev*, 49:81–99.
- Tuomainen, J., Betz, C., Kangasjarvi, J., Ernst, D., Yin, Z.H., Langebartels, C., Sandermann, H. Jr., 1997. Ozone induction of ethylene emission in tomato plants: Regulation by differential transcript accumulation for the biosynthetic enzymes. *Plant J*, 12:1151–1162.
- Uchiumi T., Oowada T., Itakura M., Mitsui H., Nukui N., Dawadi P., Kaneko T., Tabata S. et al., 2004. Expression islands clustered on symbiosis island of *Mesorhizobium loti* genome. *J Bacteriol*, 186:2439–2448.
- Vahala, J., Ruonala, R., Keinänen, M., Kangasjarvi, J., 2003. Ethylene insensitivity modulates ozone-induced cell death in birch. *Plant Physiol*, 132:185–195.
- Van Loon, L.C., Geraats, B.P.J., Linthorst, H.J.M., 2006. Ethylene as a modulator of disease resistance in plants. *Trends Plant Sci*, 11:184–191.
- Van Loon, L.C., Glick, B.R., 2004. Increased plant fitness by rhizobacteria. In Sandermann, H., (Ed.), *Molecular ecotoxicology of plants* (s. 177–205). Berlin: Springer-Verlag
- Walsh, C., Pascal, R. A., Johnston, M., Raines, R., Dikshit, D., Krantz, A., Honma, M., 1981. Mechanistic studies on the pyridoxal phosphate enzyme 1-aminocyclopropane-1-carboxylate from *Pseudomonas* sp. *Biochemistry*, 20: 7509–7519.

- Wang, C., Knill, E., Glick, B.R., Défago, G., 2000. Effect of transferring 1-aminocyclopropane -1-carboxylic acid (ACC) deaminase genes into *Pseudomonas fluorescens* strain CHA0 and its *gacA* derivative CHA96 on their growth promoting and disease-suppressive capacities. *Can J Microbiol*, 46: 898–907.
- Wang, C., Ramette, A., Punjasamrongsong, P., Zala, M., Natsch, A., Moëgne-Loccoz, Y., Défago, G., 2001. Cosmopolitan distribution of *phlD*-containing dicotyledonous crop-associated *pseudomonads* of worldwide origin. *FEMS Microbiol Ecol*, 37:105–116 .
- Wang, K.L., Li, H., Ecker, J.R., 2002. Ethylene biosynthesis and signaling networks. *Plant Cell*, 14:131–151.
- Whipp, J.M., 1990. Carbon utilization. In: Lynch JM (ed) *The rhizosphere*. Wiley, Chichester, pp 59–97.
- Woltering, E.J., van Doorn, W.G., 1988. Role of ethylene in senescence of petals—morphological and taxonomical relationships. *J Expl Bot*, 39:1605–1616.
- Wu, C.H., Wood, T.K., Mulchandani, A., Chen, W. 2006. Engineering plant-microbe symbiosis for rhizoremediation of heavy metal, *Appl. Environ. Microbiol.*, 72: 1129–1134.
- Yuhashi, K. I., Ichikawa, N., Ezura, H., Akao, S., Minakawa, Y., Nukui, N., Yasuta, T., Minamisawa, K., 2000. Rhizobitoxine production by *Bradyrhizobium elkanii* enhances nodulation and competitiveness on *Macroptilium atropurpureum*. *App Environ Microbiol.*, 66: 2658–2663.
- Yuquan, X., Rong ,S., Zhixing, L., 1999. Quickly screening a strain of *Pseudomonas* B8 with both ACC deaminase activity and antagonism against *Fusarium oxysporum*. <http://www.wanfangdata.com.cn/qikan/periodical.articles>.
- Zahir, Z.A., Arshad, M., Frankenberger, W.T. 2004. Plant growth promoting rhizobacteria: applications and perspectives in agriculture. *Adv Agron*, 81:97–168.