



## Doğada Yararlı Mikroorganizmalar Arasındaki Etkileşimler ve Tarımsal Üretimde Önemi

Melis KARAPIRE\*

Hülya ÖZGÖNEN

Süleyman Demirel Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bitki Koruma Bölümü 32260 Isparta

\*Sorumlu Yazar:

E-posta: meliskarapire@sdu.edu.tr

Geliş Tarihi: 01 Aralık 2013

Kabul Tarihi: 31 Aralık 2013

### Özet

Toprakta bulunan mikroorganizmalar doğal ekosistemlerin devamlılığını sağlamada önemli bir yere sahiptir. Mikroorganizmalar, özelleşmiş moleküller ve sinyaller ile bitki ve topraktaki fiziksel, kimyasal ve biyolojik değişimlerde yer almaktadırlar. Toprakta, bitki sağlığı açısından zararlı mikroorganizmalar kadar bitki sağlığına doğrudan ya da dolaylı olarak etki eden mikroorganizmalar bulunmaktadır. Yararlı mikroorganizmaların, bitki patojenlerine karşı etkilerinin yanında birbirleri ile olan etkileşimleri tarımsal açıdan birlikte kullanımları önemlidir. Bu derlemede, günümüze kadar yapılmış olan çalışmalar ışığında yararlı mikroorganizmalar arasındaki etkileşimler ile ilgili bilgiler verilmektedir.

**Anahtar Kelimeler:** Arbusküler mikorizal fungus, Rhizobia, bitki gelişimini teşvik eden bakteriler, PGPR

## Interactions Between Beneficial Microorganisms in Nature and Importance in Agricultural Production

### Abstract

Microorganisms in the soil play an important role in ensuring the continuity of natural ecosystems. With specialized molecules and signals, microorganisms are involved in the physical, chemical and biological changes in plants and soil. In the soil there are microorganisms which act directly or indirectly as hazardous or beneficial to the plant health. Besides the effects against pathogens, the interactions of beneficial microorganisms are also important for the use of agricultural point. In this review, according to the studies up till now, information on the interactions between beneficial microorganisms will be given.

**Keywords:** Arbuscular mycorrhizal fungi, Rhizobia, plant growth promoting rhizobacteria, PGPR

## GİRİŞ

Mikroorganizmalar doğal ekosistemlerin işleyişi ve sürdürülebilirliği açısından önemlidir. Toprak mikrobiyotası, sürdürülebilir sistemin önemli bir bileşenidir. Topraktaki mikrobiyal popülasyon, çoğu zamanda rizosferde yani bitki kökleri etrafında gelişir. Bitki rizosferi köklerden sızan düşük moleküler ağırlıklı bileşiklerin devamlı olarak ortama salındığı bir çevredir. Rizosferde tanımlanan üç ayrı bileşen vardır. Bunlar toprak, rizoplane ve kökün kendisidir. Rizosfer, sözkonusu maddelerin salınımı süresince mikrobiyal aktivitenin de etkilendiği bir toprak katmanıdır. Rizoplane kuvvetli yapışan toprak parçalarını içeren kök yüzeyidir. Belirli mikroorganizmalar, kök dokularında kolonize olabilen endofitler ve kökün kendisi de bu sistemin bir parçasıdır [1,2]. Kökten salınan bileşiklerin etkisiyle kök civarındaki toprakta meydana gelen kolonizasyon, rizosfer kolonizasyonu olarak bilinirken, rizoplane ve kök dokularındaki mikrobiyal kolonizasyon kök kolonizasyonu olarak bilinmektedir [3, 4]. Rizosfer, kendi dışındaki topraktan daha büyük boyuta sahip alanda birkaç farklı takımı kapsayan büyük ve metabolik olarak aktif bir mikrobiyal popülasyonu desteklemektedir [5]. Toprak sistemindeki bu ilişkiler çevresel koşulların etkisiyle fizyolojik, kimyasal ve

biyolojik bileşiklerin arasındaki çok sayıda ve değişik etkileşimler ile belirlenmektedir [6]. Özellikle, mikroorganizmaların temel metabolik faaliyetlerinden olan enzim aktiviteleri yanında yaygın mikrobiyal popülasyonların değişik genetik ve fonksiyonel aktiviteleri toprakta kritik bir etkiye sahiptir [7]. Özelleşmiş moleküller veya sinyaller ile düzenlenen mikrobiyal etkileşimler, besin ve madde biyokimyasal döngüsü ile bitki sağlığı ve toprak kalitesi gibi anahtar çevresel aktivitelerden sorumludur [8].

Toprak kaynaklı mikroorganizmaların kök-toprak, bitki kökleri ve toprak bileşenleri ile birlikte etkileşimde olduğu birçok çalışma ile gösterilmiştir [9, 10, 1, 2, 11]. Toprakla ilişkili kökler, topraksız köklerle karşılaştırıldığında, farklı fiziksel, kimyasal ve biyolojik özelliklere sahip olduğu görülmüştür; dolayısıyla rizosfer, mikro çevresinde bulunan mikrobiyal çeşitlilik ve mikroorganizmaların artan aktivitesi ve sayısındaki farklılıklarla değerlendirilir [1]. Kök eksudatları ve çürüten bitki materyali, heterotrofik toprak biyotası için büyüme maddeleri, yapısal materyal veya kökle ilişkili mikrobiota için sinyal görevi yapan karbon bileşenlerine kaynak sağlar [12]. Buna karşılık, rizosferdeki mikrobiyal aktivite de köklenme biçimleri ve bitkilere uygun besinlerin sağlanmasını etkiler, bunun yanında kök eksudatlarının kalite ve miktarını düzenler [2, 13, 14].

Rizosfer mikrobiyolojisi üzerine özellikle ortak mikrobiyal etkileşimi tanımlayan çoğu çalışma, bakteri ve funguslar üzerine odaklanmıştır [2]. Barea vd. [8] yaptıkları çalışmada, rizosfer mikroorganizmaları, hem bitki patojenlerini hem de daha önemsiz parazitik ve parazitik olmayan bakteri ve fungusları kapsadığını bildirmiştir. Çeşitli mikrobiyal gruplardan biri olan yararlı saprofitler bitki gelişimi ve sağlığını teşvik edebilmektedir. Bunlar (i) organik madde ayrıştırıcıları, (ii) bitki gelişimini teşvik eden rizobakteriler (PGPR) ve (iii) kök patojenlerinin fungal ve bakteriyel antagonistlerini kapsar. Bu mikroorganizmaların bazıları, ve endofitler, kök dokularında kolonize olurlar ve bitki gelişimini teşvik ederler. Yararlı, bitki simbiyotları N<sub>2</sub> bağlayan bakteriler ve arbusküler mikorizal fungusları içerir.

Daha önce yapılan çalışmaların çoğu bitki-mikroorganizma etkileşimlerini kapsarken şimdiki çalışmalarda bitki-mikroorganizma-mikroorganizma etkileşimleri üzerine ağırlık verilmiştir. Sadece organizmaların iki ya da üç elemanlı ilişkilerindeki biyolojik aktivitelerdeki artışı vurgulamak için değil [8] aynı zamanda bu etkileşimleri kapsayan mekanizmaları çözmek için de denemeler yapılmıştır [15].

Bu derlemede rizosferde yaygın olarak görülen yararlı mikroorganizmalardan Arbusküler Mikorizal Fungus (AMF), Bitki Gelişimini Teşvik Eden Rizobakteriler (PGPR) ve Rhizobium arasındaki etkileşimler ele alınacaktır.

## RİZOSFERDE YAYGIN OLARAK GÖRÜLEN YARARLI MİKRO-ORGANİZMALAR

### Arbusküler Mikorizal Funguslar (AMF)

Yunanca'da **mykes**= fungus, **rhiza**= kök anlamına gelen sözcüklerden oluşan mikoriza terimi ilk kez Frank [16] tarafından bitki kökleri ile belli bazı fungusların ortak yaşamları sonucu oluşturdukları yapıları tanımlamak amacıyla kullanılmıştır [17]. Toprak mikroflorasındaki mikroorganizmalar ile bitkiler arasındaki en yaygın simbiyotik yaşam şekillerinden biri olan mikorizal yaşam, dünya üzerindeki hemen hemen bütün karasal bitkilerde görülmektedir.

Bütün bitki türlerinin %80'in den fazlası mikorizalar ile simbiyotik ilişkiler oluşturur [18]. Dikotiledonların %83'ü, monokotiledonların %79'u ve Gymnospermlerin hepsi bu simbiyotik yaşam şekline sahiptirler. Mikorizal yaşama sahip olmayan bitkiler, çok kurak veya çok tuzlu, su altında kalmış, toprak verimliliği oldukça yüksek veya oldukça düşük habitatlarda ortaya çıkarlar. Ayrıca *Cruciferae* ve *Chenopodiaceae* familyasına dahil bitkilerde de, her türlü çevresel koşul altında dahi mikorizal yaşam görülmez [19,20,21].

Mikorizal funguslar genel olarak Ektomikorizal Funguslar ve Endomikorizal Funguslar olarak iki grupta incelenirler. Ektomikorizalar, genellikle odunsu bitkilerin ve bazende çok yıllık yabancı ot ve buğdaygillerin köklerinde ortaya çıkarlar ve iki önemli yapıları ile karakterize edilirler. Birincisi kök yüzeyinin etrafında bulunan ve Hartig ağı olarak tanımlanan fungal miselyum ağı, diğeri de bu fungal miselyum ağından kök korteksinin yüzeyine nüfuz eden hif yapısıdır. Bu gruptaki funguslar toprak içlerine doğru uzanıp, kökün etrafına ve toprağa gayet iyi uzanabilen hifler ve rizomorflar da oluşturmaktadırlar [22, 23, 21].

Endomikorizalar ise ektomikorizaların aksine kortekste hem hücreler arası boşlukta hem de hücre içi boşluklarda oluşturmaktadırlar [24,25]. Fungus kortekste geliştiği lipidce zengin ortamda oluşturduğu, oval görünümlü yapılar "vesikül" olarak adlandırılmaktadır. Vesiküllerin dışarıdan alınan besin elementlerini depo ettiği ve gereksinime göre içeriye saldığı tahmin edilmektedir [26,21]. Ayrıca hücre içlerinde oluşan, ağaçların kök yapılarındaki dallanmayı andıran yapılara da "arbuskül" adı verilmektedir [21, 27]. Endomikorizaların birçok türü olmasına rağmen en yaygın olanları vesikül ve arbuskül oluşturmalarından dolayı bu grup ortak yaşam artık arbusküler mikoriza olarak bilinmekte ve bu funguslara arbusküler mikorizal fungus (AMF) adı verilmektedir [28, 29, 30].

AMF kök korteksi içinde emici hif benzeri olan, dallanma özelliğine sahip arbuskülleri ile fungusun yağ ve besin deposu görevini gören vesikülleri ve toprağı çok iyi saran miselyumları ile karakterize edilmektedirler [31,32].

Bu fungusların varlığı bitki topluluklarının yapısını, gelişmesini [33,34] ve yayılmasını [35,36] dengelerken aynı zamanda patojenlere karşı dayanıklılık sağladığı [37] ve toprak bütünlüğünü dengelediği [38,39] görülmüştür. AMF kolonizasyonu sonucunda, köklerin absorpsiyon kapasitesi genişler ve bu sayede kök gelişimi artarak besin ve su alınımı, köklerde hücre yenilenmesi sağlanır. Mikoriza, bitkinin yararlanamayacağı çözünürlüğü az veya yetersiz durumdaki besin elementlerini, özellikle fosforu absorbe etmekte ve bitkiye kazandırmaktadır [40]. Fosfor dışında, azot (N), kalsiyum (Ca), bakır (Cu), mangan (Mn), kükürt (S) ve çinko (Zn) gibi diğer besin maddelerinin alınımını sağlamaktadır [24,41]. Daha iyi beslenen mikorizalı bitki, zayıf gelişen mikorizasız bitkiye nazaran obligat patojenlere karşı daha dayanıklı olabilmektedir [40]. AMF oluşumunun görüldüğü bitkiler toprak kaynaklı fungal patojenlere ve nematodlara karşı daha dayanıklı hale gelmekte böylelikle mücadelesi oldukça güç olan bu etmenlere karşı savaşında çok önemli bir avantaj elde edilmektedir [42].

### Rhizobia

Simbiyotik yaşayan Rhizobia'lar bitki köklerinde nodüller oluşturular ve atmosferik azotu amonyağa indirgeyen enzim olan nitrojenaza sahip mikroorganizmalar azot bağlar [43,44]. Azot fiksasyonu atmosferden biyosfere azot döngüsü için ilk adım olup bitkisel üretim için azot ihtiyacının anahtarıdır [45]. Rhizobium, Bradyrhizobium, Sinorhizobium, Mesorhizobium ve Azorhizobium cinslerine ait bakterilere toplu olarak rhizobia adı verilmektedir. Bu bakteriler baklagil köklerinde azot bağlayıcı nodüller oluşturarak birbirlerini etkilerler [46]. Bununla birlikte bu bakteriler diğer bitki büyümesini teşvik eden bakteriler (PGPR) ile etkileşimde bulunurlar. Gerçekte, rhizobialar fitohormon, siderofor, HCN üretebilir; eser miktarda organik ve inorganik fosfatı çözebilir ve baklagil dışındaki birçok bitkinin köklerinde kolonize olabilir [47]. Rhizobia'ların baklagil olmayan bitkilerin endofitleri olduğu bildirilmiştir. McInroy ve Kloepper [48] pamuk ve tatlı mısırın köklerinden *Bradyrhizobium japonicum*'u izole etmiştir. *Rhizobium giardinii* [49] ve *Sinorhizobium meliloti* [50] patatestede endofit olarak tanımlanmıştır. Lupwayı vd. [51] arpa, buğday ve kanolanın esas toprak kısmında, rizosferde veya rizoplane'de rhizobia popülasyonunun, bu ürünler monokültürle karşılaştırıldığında bezelyeden sonra rotasyonda yetiştirildiğinde daha büyük olduğunu gözlemlemiştir. Rhizobia bazı bitki patojenlerine karşı biyolojik kontrol etmeni olarakta kullanılmak için iyi bir

potansiyeye sahiptir. *S. meliloti* ırkları *Fusarium oxysporum*'a karşı antagonistiktir [52]. Yapılan bir çalışmada, ticari fasulyeden izole edilen solgunluk etmeni *F. solani* f. sp. *phaseoli*'nin kontrolünde iyi bir potansiyeye sahip olduğu ortaya konulmuştur [53]. *R. leguminosarum* bv. *viciae*'nin R12 ırkı ile doğal olarak inokule edilmiş bezelye ve şekerpancarında ekimden dört hafta sonra *Pythium* spp. nedeniyle fide ölümünde önemli derecede azalma görülmüştür [54].

#### **Bitki Gelişimini Teşvik Eden Rizobakteriler (Plant Growth Promoting Rhizobacteria- PGPR)**

PGPR toprakta serbest yaşayan bakterilerdir [55] ve bazıları canlı bitkilerin dokularını istila ederek görünmeyen ve belirtisiz enfeksiyonlara neden olurlar [56]. PGPR doğrudan ve dolaylı yollardan bitki gelişimini teşvik edebilirler [57, 58, 59, 60]. Doğrudan uyarı mekanizmaları; uyarıcı bakteriyel uçucular ve fitohormonların üretimi, bitkide etilen seviyesinin azalması, bitki besin elementlerinin alınması (çözünmeyen kaynaklardan fosfat ve mikro besin maddelerinin açığa çıkarılması; simbiyotik olmayan azot bağlanması) ve hastalıklara dayanıklılık mekanizmalarının uyarılmasını kapsar. Dolaylı etkileri ise PGPR'ların farklı mekanizmalar ile bitki hastalıklarını azaltmalarıdır. Bu mekanizmalar, diğer yararlı simbiyozların popülasyonunda artış veya azalmalarda uyarıcı etkiler, bulaştırılmış topraklarda ksenebiyotiklerin indirgenmesi yoluyla bitkileri koruma şeklindedir [61]. Diğer etkinliklerine dayanarak Somers vd. [62] biyolojik gübre (bitki için besinlerin alınabilirliklerinin artması), bitki uyarıcıları (bitki gelişiminin teşviki, genellikle fitohormonların üretimiyle), rhizoremediatörler (organik kirleticilerin indirgenmesi) ve biyopestisitler (hastalıkların kontrolü, antibiyotikler ve antifungal metabolitlerin üretilmesiyle) olarak PGPR'ları sınıflandırmıştır.

*Azospirillum* sp. [63], *Azoarcus* sp., *Burkholderia* sp., *Glucanocetobacter diazotrophicus* ve *Herbaspirillum* sp. [64], *Bacillus* sp., [65,66], *Pseudomonas* sp. [67] cinsleri PGPR içerisinde yer almaktadır. Birçok bakteri türü PGPR'ların içinde yer alsa da *Pseudomonas* ve *Bacillus* en yaygın türlerdir. Bunların dışında biyokontrol özelliğine sahip ve PGPR içinde yer alan cinsler *Actinoplanes* sp. [68,69], *Agrobacterium* sp., *Azotobacter* sp., *Cellulomonas* sp., *Pasteuria* sp. [70], *Alcaligenes* sp. [71], *Amorphosporangium* sp. [68], *Arthrobacter* sp. [72], *Enterobacter* sp. [73], *Erwinia* sp. [74], *Flavobacterium* sp. [75], *Hafnia* sp. [76] *Micromonospora* sp. [68], *Serratia* sp. [77], *Streptomyces* sp. [78], *Xanthomonas* sp. [75]'tir.

## **YARARLI MİKROORGANİZMALAR ARASINDAKİ ETKİLEŞİMLERİN BİTKİYE YARARLARI**

### **Rhizobia- PGPR Arasındaki Etkileşimler**

PGPR ve Rhizobia ile birlikte inokulasyon çalışmaları, yonca [79], barbunya [80], maş fasulyesi [81], güvercin bezelyesi [82], nohut [83], bezelye [84], soya fasulyesi [85], börülce [86], yonca [87] ve *Sesbania* [88] gibi çeşitli baklagillerde kök ve filiz kuru ağırlığı, bitki canlılığı, azot bağlanması ve nodül sayısında artış göstermiştir.

Bezelye bitkilerinde, *Rhizobium* sp. *Azospirillum brasilense* [89] ile birlikte inokule edildiğinde nodülasyon artmıştır. Burdman vd. [89] baklagil konukçu tarafından flavanoidlerin artan üretimine fasulye nodülasyonunda *A.brasilense* vasıtasıyla uyarılmasıyla ilişkilendirmiştir. Nohut rizosferinde floresan *Pseudomonas* ve *Bacillus*'a ait

rizobakter varlığı köklerde flavonoid benzeri bileşiklerin seviyesini arttırmış ve bu bakteriler tarafından nodül teşvikinde ekstra bir faktör olabilecek kök flavonoidleri üzerine direkt bir etkiye sahip rizobakteriler olduğu önerilmiştir [90]. *Rhizobium etli* TAL 182 ile birlikte *Bacillus* sp. inokulasyonu *Phaseolus vulgaris*'te saçak kök gelişimini uyardığı ve *Rhizobium* tarafından *P. vulgaris* nodülasyonunu arttırdığı gösterilmiştir [91]. Her iki bakteri cinsinin birlikte inokulasyonu *Phaseolus acutifolius* üzerinde *Rhizobium etli* Tal 182 heterolog nodülasyonunu kolaylaştırmıştır [91]. *Bacillus* sp. CECT 450 *Bradyrhizobium tropici* CIAT 899 ile birlikte inokule edildiğinde bezelye üzerinde nodülasyonu arttırmış, bunun aksine *B. japonicum* USDA 110 ile inokule edildiğinde soya fasulyesi üzerinde nodülasyonu azaltmıştır [92].

Biyokontrol etmeni olarak kullanılan PGPR'ların, baklagil- *Rhizobium* simbiyosisini uyardığı gösterilmiştir. Bazı çalışmalarda da agar ortamında rizosferik bakteriler tarafından rizobianın inhibe edildiği ortaya konulmuştur. Smith ve Miller [93] agar ortamında dokuz rizosferik bakteriden sekizinin *B.japonicum*'u inhibe ettiğini göstermiştir. Çalışmaları bir grup rizosferik organizmaların *B. japonicum* üzerinde rizosferik olmayanlardan daha çok engelleyici etkisi olduğunu ortaya çıkarmıştır. Diğer bir çalışmada 115 rizosferik rizobakteri test edilmiş, bunlarda 23'ü *B. japonicum*' un bir veya daha fazla ırkını inhibe etmiştir. *Bradyrhizobia*'yı engelleyen bütün rizosferik bakteriler florasan, sarı- yeşil, yayılabilen pigment üretmiştir ve florasan *Pseudomonas* olarak sınıflandırılmıştır. *Bradyrhizobia* üzerine *Pseudomonas* sp.'nin inhibitöre tkilerinin çoğu siderofor üretmesi nedeniyle olmuştur [94]. Üç *P. fluorescens* ırkı UP61, UP143 ve UP148 in vitro'da rizobiya karşı antagonistik aktivitesine rağmen gazal boynuzunun filiz kuru ağırlığı ve nodülasyon oranını değiştirmemiştir [95]. Cattelan vd. [96] β-glukanaz ve siyanid üreten ve soya fasulyesi-bradyrhizobium simbiyosis durumunu uyararak birkaç rizosferik izolatu bulmuştur.

Diğer bir çalışmada, sadece *P. fluorescens* F113'ün HCN üreten ırklarının inokulasyonu gnotobiyotik sistemde büyüyen yonca bitkileri üzerine zararlı bir etkiye sahip olduğu görülmüştür. Fakat bu etki *Sinorhizobium meliloti* EFB1 ile birlikte inokule edildiğinde tersine dönmüştür [97]. Yoncada yaprak lekesini kontrolde kullanılan antibiyotik üreten değişik *Streptomyces* ırkları in vitro'da *S. meliloti*'nin gelişimini inhibe edebilmiştir fakat nodül sayısında önemli bir azalma olmamıştır. Bununla birlikte bitki büyümesi üzerine ters bir etkisi olmuştur. Her nodüde *S. meliloti* sayısı veya metabolik aktiviteleri azalmış azot bağlanmasına yol açmayı azaltmış olduğu kabul edilmiştir. *Streptomyces* ırklarının bitki büyümesini inhibe eden bileşikler ürettiği bilinmektedir [98]. *S. lydicus* kolonize olduğu ve sonra nodüllerin yüzey tabakası içerisinde spor oluşturduğu gösterilmiştir. Kolonizasyon bu oluşan nodüllerin ortalama boyutunda bir artışa yönlendirmekte, demir ve muhtemel olan diğer toprak besinlerinin nodüler asimilasyonunu artırma yoluyla nodüller içerisinde bakteriosidlerin canlılığını geliştirmektedir [99]. Maş fasulyesinin rizosferinden izole edilen *Pseudomonas* türleri bazı patojenik fungusların gelişimini inhibe edebilir ve özelleşmiş rhizobia ile birlikte inokulasyonu üzerine maş fasulyesi ve nohutun gelişimi ve nodül sayısını arttırmıştır [100, 83].

PGPR ve rhizobia inokulasyon şekilleri baklagil büyümesi üzerinde değişik etkilerle sonuçlanabilir ve bu PGPR tarafından enfeksiyon, nodülasyon ve azot bağlanması gibi değişim sürecinin aşamalarına bağlı olabilmektedir.

PGPR ırkları (*P. fluorescens*, *Chryseobacterium balusim* ve *Serratia fonticola*) ve *Sinorhizobium fredii* farklı zamanlarda inokule edildiğinde bitki gelişimi üzerine çok önemli artışlar verdiği yapılan çalışma sonuçlarından çıkarılmıştır. Birlikte inokulasyonları olası PGPR ve *S. fredii* arasındaki rekabet yüzünden bitki gelişimi üzerine hiçbir etkisi olmamıştır [101].

#### AMF ve Rhizobia Arasındaki Etkileşimler

Nodülleşmiş baklagillerde AMF simbiyosinin yaygın varlığı ve nodüllerde rhizobial aktivite ve nodülasyon gelişiminde AMF'un rolü ortaya konulmuştur [102]. Besin açısından, AMF'nin köklerdeki aktivitesinin nodülasyon ve azot bağlanması geliştirdiği görülmüştür [103, 104, 105, 106]. Artan Rhizobia aktivitesinde AMF'un esas etkisini gösteren mekanizma, baklagil üretiminde AMF-Rhizobium etkileşimlerinin fizyolojik ve biyokimyasal olarak konukçu beslenmesinin uyarılmasıdır fakat bazı lokalize olmuş etkiler kök veya nodül seviyesinde meydana gelebilmektedir [105]. Nodül sayısı ve kütlesi, iki mikrosimbiyontun birlikte inokulasyonu ile bazı çalışmalarda önemli artış göstermiştir [107,108]. *Acacia laeta*'da Rhizobia ve *Glomus mosseae*'nin ikili inokulasyonu nodül kütlesi ve nodül sayısında sırasıyla %176 ve %305 artışla sonuçlanmıştır [109]. Siyah akasyada (*Robinia pseudoacacia*) mikorizal kolonizasyon nodül kütlesi, nodül sayısı ve azot içeriğini sırasıyla %78,48 ve 300 arttırmıştır [110]. Sreenivasa vd. [111] soya fasulyesinde AM fungus *Bradyrhizobium japonicum* vasıtasıyla nodülasyon desteklerken *Astragalus sinicum* nodülasyon için tamamen AM oluşumuna bağlılık gösterdiğini bildirmiştir. Rhizobia ve AMF arasında bu tür negatif ilişkiler besin rekabeti [112] ve baklagil ilişkili mikrosimbiyontlar arasında seçici uyumluluklar ile [113] ilişkilendirilmiştir.

#### AMF ve PGPR Arasındaki Etkileşimler

Bakteriler fungal spor ve hiflere yapışarak mikorizal fungus ile birleşirler ve böylece rizosfere yayılmaktadırlar [114]. PGPR, çimlenen arbusküler mikorizal sporlardan hiflerin gelişimini [115,116], AMF tarafından bitki köklerinin kolonizasyonu [117] ve eksternal AMF hif ve dehidrojenaz aktivitesinin gelişimini [118] etkileyebilmektedir. *Pseudomonas* ve *Corynebacterium* gibi çeşitli sporla ilişkilendirilmiş bakteriler *Glomus versiforme*'nin ortamda olması halinde spor çimlenmesini uyardığını bildirmiştir [119]. Azospirillum ve Azotobacter gibi serbest yaşayan azotu fiske eden mikroorganizmaların hücresiz ekstraktları *Glomus fasciculatum*'un spor çimlenmesini önemli derecede arttırmıştır. Bununla birlikte, *Pseudomonas putida* ve *P. fluorescens* hariç azotu fiske edemeyen mikroorganizmalar spor çimlenmesinde önemli bir artış göstermemiştir [120]. Aksine *Pseudomonas cepacia* R85 ve *P. putida* ırkları *Glomus clarum* NT4 sporlarının çimlenmesini inhibe ettiği görülmüştür [121]. Mikoriza yardımcı bakteriler miselyal büyümeyi uyardığı ve mikorizal oluşumu arttırdığı bilinmektedir [13]. Toprak mikroorganizmaları kök hücre geçirgenliğini ve kök eksudasyon oranlarını artıran ve sırasıyla rizosferde mikorizal fungal miselyumu uyarıcı ve fungusun kök penetrasyonunu kolaylaştıran bileşikler üretebilir [14]. *Zea mays* veya *Trifolium uterarium* ile *Glomus fasciculatum* birlikteliğinde florasın pseudomonadların (FP) canlı sayısı azalmıştır fakat mikorizasız bitkilerle karşılaştırıldığında toplam bakteri sayısı artarken, Gine çiminin rizoplaninde toplam canlı bakteri *Acaulospora laevis* tarafından azaltılmakta fakat *G. fasciculatum* tarafından

arttırılmaktadır [122]. Toprakta mikrobiyal aktivite kök eksudatları tarafından uyarılmasından sonra AMF tarafından kök kolonizasyonu değişen eksudasyon yapısıyla bakteriyel gelişme değişebilmektedir [123]. Topraklarda mikorizal durum diğer yerel bakterilerin sayısını etkilemesinin yanı sıra bakteriyel inokulantların sürekliliğini seçici olarak etkileyebileceği bildirilmiştir [124]. *Pseudomonas fluorescens* 2-79RL'nin popülasyon yoğunluğu fizyolojik durumu *Glomus deserticola* ile kök sistemi mikorizasyonu nedeniyle %50 gerilemektedir. Aksine *Glomus intraradices* için, *P. fluorescens*'in popülasyon yoğunluğu ve fizyolojik durumunun her ikisi mikoriza ve mikorizasız bitkilerde azalmıştır. Böylece bazı mikorizal funguslar rizosferde belirli bakteriyel grupların popülasyon yoğunluğu ve fizyolojik durumunun her ikisinde azaltılabilir [125].

Ravnskov ve Jakobsen'in [126] yaptığı bir çalışmada hıyar bitkisinde *P. fluorescens* DF57 ırkının iki farklı AMF'un fosfor alımı üzerine etkisi araştırılmıştır. *P. fluorescens* DF57'nin *Glomus caledonum* hif uzunluğu yoğunluğunun arttığını gözlemlemiş ve *P. fluorescens* DF57 sayısının mikorizal hif içeren kökten bağımsız topraklarda AM fungus hifi içermeyen topraklardan önemli derecede daha fazla olduğunu bildirmiştir. Burla vd., [115] yaptığı bir çalışmada, *G. mosseae* tarafından pamukta kolonizasyonun *P. fluorescens*'in iki farklı ırkını etkilemediğini göstermiştir. Taksonomik olarak *P. fluorescens*'e yakın olan *P. putida* [127] AMF'un kökte kolonizasyonunu arttırmıştır [117,118].

Buğday ile yapılan bir çalışmada, *Pseudomonas* spp. ve *Bacillus* spp.'nin bazı ırkları *Gaeumannomyces graminis*'e karşı AMF ile inokule edilmiş toprak kullanıldığında yalnız uygulandığından daha iyi biyokontrol etkisi göstermiştir [128].

Antagonistik veya sinerjistik etkileşimler AMF ve PGPR arasındaki fizyolojik ve kimyasal etkileşimlerle ilişkili olabilmektedir. İlk olarak, AMF'un spor ve hiflerine bağlanma derecesi PGPR ırklarına bağlıdır ve bağlanan bakteri etrafında üretilmiş ekstraselüler çözünür faktörler (bakteriyel materyal) bakteriyel-fungal etkileşimleri yönetebilir ve bu durum rizobakteri tarafından bitki köklerinde kolonizasyon için AMF'a bir araç olduğu fikrini vermektedir [129]. İkinci olarak, mikorizal köklere doğru PGPR'ların kemotaksisi kök kolonizasyonu için bu mikroorganizmalar arasındaki iletişimin önemli bir adımı olabilir ve PGPR için kemoatraktantlar olan mikorizal kök eksudatlarına bağlı olabilir.

#### AM Fungus- Rhizobia ve PGPR Etkileşimleri

AMF, PGPR ve Rhizobia arasındaki etkileşimleri yöneterek bitki büyümesini en iyi hale getirme olasılığı umut verici olarak kabul edilmektedir. Örneğin yoncanın AMF ve PGPR ikili inokulasyonu mikoriza veya PGPR yalnız inokule edildiğinden daha fazla sürgün kuru ağırlığı ve nodülasyon ile sonuçlanmıştır [117].

Ağır metaller ile kirletilmiş topraklardan seçilen PGPR ve AMF bu topraklarda Rhizobium-baklagil simbiyosisini etkili teşvik etmek için değerli bir yaklaşım olarak görülmüştür. Kadmiyum (Cd) ile bulaşık toprakta yonca gelişimi ile ilgili bir denemede, bu toprakta bulunan bir AMF ile bu toprakta bulunan bir PGPR olan *Brevibacillus*, bitki yaş ağırlığını %18'den %35'e ve beslenmeyi (N, P, Zn ve N içeriğini) arttırmış ve Cd'nin topraktan bitkiye taşınımını %37,5 azaltmıştır, burada nodül oluşumunda *Brevibacillus* sp.'nin güçlü bir pozitif etkisi bulunmaktadır [130].

Juga vd. [131] soya fasulyesinde Bradyrhizobium (B), Azospirillum (A) ve arbusküler mikorizanın (M) ikili ve üçlü etkileşimleri denemiştir. Nodül boyutu ve sayısında önemli farklılıklar mikroorganizmaların farklı kombinasyonlarında 56. günde gözlemlenmiştir. B+A+M ve B+M uygulamaları sadece Bradyrhizobia'dan önemli derecede daha az sayıda nodüle sahip olduğu ve nodüllerin boyutları önemli derecede diğer üç uygulamadan daha fazla sayıda büyük nodüle ve B ve B+M'den daha az sayıda küçük nodüle sahip olan B+A+M uygulaması için farklıdır. Kökler üzerindeki Azospirillum sayısında B+A ve B+A+M uygulamaları arasında önemli bir farklılık gözlenmemiştir. B+M uygulamasında mikorizal fungus intraradikal hif, arbuskül ve vesiklların açıkça görüldüğü kök sistemi üzerinde iyi kurulmuştur fakat B+A+M uygulamasında Azospirillum varlığında B+M ile karşılaştırıldığında daha dipteki kökler üzerinde mikorizasyonda önemli derecede azalma görülmüştür.

## SONUÇ

Yararlı mikroorganizmalar bitkisel üretimde önemli bir yere sahiptir. Özellikle son zamanlarda, bitkilerle etkileşim içerisinde olan yararlı mikroorganizmalar arasındaki ilişkilerin mekanizması ve bunun bitkiye yararları konusundaki çalışmalar artmıştır. Bu çalışmalar ışığında mikroorganizmaların birbirleriyle olumlu etkileşimleri gözönünde tutularak tarımsal açıdan değerlendirilerek pratikte bitkilerin gelişimde, bitki besin maddelerinin alınımında ve toprak kaynaklı hastalık etmenlerine karşı etkinlikleri artırılması üzerine önem verilmelidir.

## KAYNAKLAR

[1] Kennedy, A.C., 1998. The rhizosphere and spermosphere. In Sylvia, D. M., Fuhrmann, J. J., Hartel, P. G., Zuberer, D. A. (Ed.), Principles and applications of soil microbiology (389–407). Upper Saddle River, 550p New Jersey: Prentice Hall.

[2] Bowen, G.D., Rovira, A.D., 1999. The rhizosphere and its management to improve plant growth. *Advances in Agronomy*, 66, 1–102

[3] Klopper, J.W., Zablottowick, R.M., Tipping, E.M., Lifshitz, R., 1991. Plant growth promotion mediated by bacterial rhizosphere colonizers. In Keister, D. L., Cregan, P. B. (Ed), The rhizosphere and plant growth (315–326). Dordrecht, 404p, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers.

[4] Klopper, J.W., 1994. Plant growth-promoting rhizobacteria (other systems). In Okon, Y. (Ed), Azospirillum/plant associations (111–118). Boca Raton, 192p, FL, USA: CRC Press.

[5] Schloter, M., Wiehe, W., Assmus, B., Steindl, H., Bekke, H., Hoflick, G., Hartman, A., 1997. Root colonization of different plants by plant-growth promoting *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* R39 studied with monospecific polyclonal antisera. *Appl. Environ. Microbiol.*, 63, 2038–2046.

[6] Buscot, F., 2005. What are soils? In Buscot, F., Varma, S. (Ed.), Microorganisms in soils: roles in genesis and functions (3- 18). Springer-Verlag, 444p, Heidelberg, Germany.

[7] Nannipieri, P., Ascher, J., Ceccherini, M.T., Landi, L., Pietramellara, G., Renella, G., 2003. Microbial diversity and soil functions. *European Journal of Soil Science*, 54, 655–670.

[8] Barea, J. M., Azcoñ, R., Azcoñ-Aguilar, C., 2004. Mycorrhizal fungi and plant growth promoting rhizobacteria. In Varma, A., Abbott, L., Werner, D., Hampp, R., (Ed), Plant surface microbiology (351–371). Springer, 660p, Heidelberg, Germany.

[9] Linderman, R.G., 1992. Vesicular–arbuscular mycorrhizae and soil microbial interactions. In Bethlenfalvai, G.J., Linderman, R.G. (Ed), Mycorrhizae in sustainable agriculture (45–70). ASA Special Publication, 124p, Madison, Wisconsin.

[10] Glick, B.R., 1995. The enhancement of plant growth by free-living bacteria. *Canadian Journal of Microbiology*, 41, 109–117.

[11] Barea, J. M., Gryndler, M., Lemanceau, Ph., Schuëpp, H., Azcoñ, R., 2002b. The rhizosphere of mycorrhizal plants. In Gianinazzi, S., Schuëpp, H., Barea, J.M., Haselwandter, K., (Ed), Mycorrhiza technology in agriculture: from genes to bioproducts (1–18). Birkhäuser, 311p, Basel, Switzerland.

[12] Werner, D., 1998. Organic signals between plants and microorganisms. In Pinton, R., Varanini, Z., Nannipieri, P. (Ed). The rhizosphere: biochemistry and organic substances at the soil-plant interfaces (197–222). Marcel Dekker, 424p, New York.

[13] Gryndler, M., Hrselova, H., Striteska, D., 2000. Effect of soil bacteria on growth of hyphae of the arbuscular mycorrhizal (AM) fungus *Glomus claroideum*. *Folia Microbiol.*, 45, 545–551.

[14] Barea, J.M., 2000. Rhizosphere and mycorrhiza of field crops. In Toutant, J.P., Balazs, E., Galante, E., Lynch, J.M., Schepers, J.S., Werner, D., Werry, P.A. (Ed.), Biological resource management connecting science and policy (110–125). (OECD) INRA Editions and Springer, 328p, Berlin, Heidelberg, New York.

[15] Ma, W., Guinei, F.C., Glick, B.R., 2003. Rhizobium leguminosarum biovar viciae 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase promotes nodulation of pea plants. *Appl. Environ. Microbiol.*, 69, 4396–4402.

[16] Frank, A.B. 1885. Über die auf Wurzelsymbiose Beruhende Ernährung Gewisser Baume Durch Unterirdische Pilze. *Berichte der Deutsche Botanische Gesellschaft*, 3, 128–145.

[17] Moser, M., Haselwandter, K., 1975. Ecophysiology of Mycorrhizal Symbiosis. *Encyclopedia of Plant Physiology*, 12, 391–421.

[18] Sylvia, D. M., 2005. Mycorrhizal symbioses. In Sylvia, D.M., Fuhrmann, J.J., Hartel, P.G. and Zuberer, D.A., (Ed), Principles and Applications of Soil Microbiology 2nd ed (263–282). Upper Saddle River, 550p New Jersey: Prentice Hall

[19] Harley, J.L., 1975. The Mycorrhizal Associations. *Encyclopedia of Plant Physiology*, 17, 148–186.

[20] Brundrett, M. 1991. Mycorrhizas in Naturel Ecosystem. *Advanced in Ecological Research*, 21, 171–313.

[21] Marschner, H., 1995. Mycorrhizas. Mineral Nutrition of Higher Plants (Second Edition) (566–595). Academic Press, 889p

[22] Wilcox, H.E., 1971. Morphology of Ectomycorrhizae in *Pinus resinosa*. In Hacsakaylo, E. (Ed), Mycorrhizae (54 – 68). U.S.D.A. Misc. Publ. 1189, 225 p.

[23] Peterson, R.L., Farquhar, M.L., 1994. Mycorrhizas - Integrated Development Between Root and Fungi . *Mycologia*, 86, 311–326.

- [24] Sieverding, E., 1991. Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae Management in Tropical Agrosystems. Technical Cooperation, 372 p, Germany.
- [25] Harley, J.L., Smith, S.E., 1983. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, 800p, London.
- [26] Bagyaraj, D.J., Manjunath, A., 1981. Influence of soil inoculation with vesicular arbuscular mycorrhizal fungi and phosphate-dissolving bacterium (*Bacillus circulans*) on plant growth and  $^{32}\text{P}$ -uptake. Soil. Biol. Biochem., 13, 105–108.
- [27] Mosse, B., 1981. Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza Research For Tropical Agriculture. Research Bulletin. Hawaii Institute of Tropical Agriculture and Human Resources., 82 p.
- [28] Simpson, D., Daft, M.J., 1990. Spore production and mycorrhizal development in various tropical crop hosts induced with *Glomus clarum*. Plant and Soil., 121, 171–178.
- [29] Ortaş, İ., 1996. The influence of use of different rates of mycorrhizal inoculum on root infection, plant growth, and phosphorus uptake. Commun. Soil Sci. Plant Anal., 27, 2935–2946.
- [30] Ortaş, İ., Ergün, B., Ortakçı, D., Ercan, S., Köse, Ö., 1999. Mikoriza Sporlarının Üretilmesi ve Tarımda Kullanım Olanaklarının İrdelenmesi. Doğa Dergisi, 4, 959–968.
- [31] Bonfante-Fasolo, P., 1984. Anatomy and Morphology of VA Mycorrhizae. In Powel, C.L.I., Bagyaraj D.J (Ed.), VA Mycorrhiza (5 – 33). CRC Press, 240p, Boca Rafon, Florida.
- [32] Brown, M.F., King, E.J. 1982. Morphology and Histology of Vesicular – Arbuscular Mycorrhizae. In Schenck, N. C. (Ed.), Anatomy and Cytology: In Methods and Principles of Mycorrhizal Research, (15–21). Amer Phytopathol. Soc., 224p, St. Paul, Minnesota.
- [33] Grime, J.P., Macky, J.M., Hillier, S.H., Read, D.J., 1987. Mechanisms of floristic diversity: Evidence from microcosms. Nature, 328, 420–422.
- [34] Klironomos, J.N., McCune, J., Hart, M., Neville, J., 2000. The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. Ecology Letters, 3, 137–141.
- [35] Medve, R.J., 1984. The mycorrhizae of pioneer species in disturbed ecosystems in western Pennsylvania. American Journal of Botany, 71, 787–794.
- [36] Gange, A.C., Brown, V.K., Farmer, L.M., 1990. A test of mycorrhizal benefit in an early successional plant community. New Phytologist, 115, 85–91.
- [37] Newsham, K.K., Fitter, A.H., Watkinson. A.R., 1995. Arbuscular mycorrhiza protect an annual grass from root pathogenic fungi in the field. Journal of Ecology, 83, 991–1000.
- [38] Wright, S.F., Upadhyaya, A., 1998. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. Plant and Soil, 198, 97–107.
- [39] Miller, R.M., Jastrow, J.D., 2000. Mycorrhizal fungi influence soil structure. In Kapulnik, Y., Douds, D., (Ed), Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function (3–18). Springer, 378p.
- [40] Demir, S. ve Onoğur, E., 1999. Bitkilerde Vesiküler-Arbüsküler Mikoriza Oluşumunun Bitki Besleme ve Bitki Korumadaki Önemi. Anadolu Dergisi, 9, 12–32.
- [41] Ortaş, İ., 2002. Do Plants Depend on Mycorrhizae In Terms of Nutrient Requirement? International Conference On Sustainable Land Use And Management. 10-13 June, Çanakkale.
- [42] Dehne, H.W. 1982. Interactions Between Vesicular–Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Plant Pathogens. Phytopathology, 72, 1115–1119.
- [43] Postgate, J.R., 1998. Nitrogen fixation. Cambridge University Press, 124p, Cambridge.
- [44] Leigh, G.J., 2002. Nitrogen fixation at the millennium. Elsevier Science, 470p, London.
- [45] Vance, C.P., 2001. Symbiotic nitrogen fixation and phosphorus acquisition. Plant nutrition in a world of declining renewable resources. Plant Physiology, 127, 390–397.
- [46] Spaink, H.P., Kondorosi, A., Hooykaas, P.J.J., 1998. The Rhizobiaceae. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 566p.
- [47] Antoun, H., Beauchamp, C.J., Goussard, N., Chabot, R., Lalande, R., 1998. Potential of *Rhizobium* and *Bradyrhizobium* species as plant growth promoting rhizobacteria on nonlegumes: effect on radishes (*Raphanus sativus* L.). Plant Soil, 204, 57–67.
- [48] McInroy, J.A. and Klopper, J.W., 1995. Survey of indigenous bacterial endophytes from cotton and sweet corn, Plant Soil, 173, 337–342.
- [49] Reiter, B., Pfeifer, U., Schwab, H., and Sessitsch, A., 2002. Response of endophytic bacterial communities in potato plants to infection with *Erwinia carotovora* subsp. *Atroseptica*. Appl. Environ. Microbiol., 68, 2261–2268.
- [50] Sturz, A.V., Christie, B.R., Matheson, B.G., Arsenault, W.J., Buchanan, N.A., 1999. Endophytic communities in the periderm of potato tubers and their potential to improve resistance to soil-borne plant pathogens. Plant Pathol., 48, 360–369.
- [51] Lupwayi, N.Z., Clayton, G.W., Hanson, K.G., Rice, W.A., Biederbeck, V.O., 2004. Endophytic rhizobia in barley, wheat and canola roots, Can. J. Plant Sci., 84, 37–45.
- [52] Antoun, H., Bordeleau, L.M., Gagnon, C., 1978. Antagonisme entre *Rhizobium meliloti* et *Fusarium oxysporum* relation avec l'efficacité symbiotique. Can. J. Plant Sci., 58, 75–78.
- [53] Buonassisi, A.J., Copeman, R.J., Pepin, H.S., and Eaton, G.W., 1986. Effect of *Rhizobium* spp. on *Fusarium solani* f.sp. *phaseoli*. Can. J. Phytopathol., 8, 140–146.
- [54] Bardin, S.D., Huang, H.C., Pinto, J., Amundsen, E.J., and Erickson, R.S., 2004. Biological control of *Pythium* damping-off of pea and sugar beet by *Rhizobium leguminosarum* bv. *viceae*. Can. J. Bot., 82, 291–296.
- [55] Klopper, J.W., Lifshitz, R., Zablutowicz, R.M., 1989. Free-living bacterial inocula enhancing crop productivity, Trends Biotechnol., 7, 39–44.
- [56] Sturz, A.V., and Nowak, J., 2000. Endophytic communities of rhizobacteria and the strategies required to create yield enhancing associations with crops, Appl. Soil Ecol. 15, 183-190.
- [57] Beauchamp, C.J., 1993. Mode of action of plant growth-promoting rhizobacteria and their potential use as biological control agents. Phytoprotection, 71, 19–27.
- [58] Klopper, J.W., 1993. Plant-growth-promoting rhizobacteria as biological control agents. In Metting, F.B. (Ed), Soil Microbial Ecology (255–273). Marcel Dekker, 646p, N.Y.
- [59] Kapulnik, Y., 1996. Plant growth promoting rhizosphere bacteria. In Waisel, Y., Eshel, A. and Kafafi, U., (Ed.), Plant Roots The Hidden Half (769–781). Marcel Dekker, 1002p, N.Y.
- [60] Lazarovits, G., Nowak, J., 1997. Rhizobacteria for improvement of plant growth and establishment, Hort. Science, 32, 188–192.

- [61] Jacobsen, C.S., 1997. Plant protection and rhizosphere colonization of barley by seed inoculated herbicide degrading *Burkholderia (Pseudomonas) cepacia* DBO1(pRO101) in 2,4-D contaminated soil, *Plant Soil*, 189,139-144.
- [62] Somers, E., Vanderleyden, J. Srinivasan, M., 2004, Rhizosphere bacterial signalling: a love parade beneath our feet. *Crit. Rev. Microbiol.*, 30, 205- 240.
- [63] Steenhoudt, O., Vanderleyden, J., 2000. *Azospirillum*, a free-living nitrogen-fixing bacterium closely associated with grasses: genetic, biochemical and ecological aspects. *FEMS Microb.Rev.*, 24, 487-506.
- [64] Vessey, J. K., 2003. Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers, *Plant Soil*, 255, 571-586.
- [65] De Freitas, J.R., Banerjee, M.R., and Germida, J.J., 1997. Phosphate-solubilizing rhizobacteria enhance the growth and yield but not phosphorus uptake of canola (*Brassica napus* L.), *Biol. Fert. Soils*, 24,358-364.
- [66] Kokalis-Burelle, N., Vavrina, C.S., Roskopf, E.N., Shelby, R.A., 2002. Field evaluation of plant growth-promoting Rhizobacteria amended transplant mixes and soil solarization for tomato and pepper production in Florida, *Plant Soil*, 238, 257-266.
- [67] Burr, T.J., Schroth, M.N., and Suslow, T., 1978. Increased potato yields by treatment of seed pieces with specific strains of *Pseudomonas fluorescens* and *P. putida*. *Phytopathology*, 68, 1377-1383.
- [68] Filonow, A.B., and Lockwood, J.I., 1979. Evaluation of several actinomycetes and the fungus *Hyphochytrium catenoides* as biocontrol agent for *Phytophthora* root rot of soybean. *Plant. Dis.* 69,1033-1036.
- [69] Sutherland, E.D., Lockwood, J.L., 1984. Hyperparasitism of oospores of some Peronosporales by *Actinoplanes missouriensis* and *Humicola fuscoatra* and other Actinomycetes and fungi. *Can. J. Plant. Pathol.*, 6,139-145.
- [70] Weller, D.M., 1988. Biological control of soilborne plant pathogens in the rhizosphere with bacteria. *Annual Review of Phytopathology*, 26, 379-407.
- [71] Elad, Y., and Chet, I., 1987. Possible role of competition for nutrients in biocontrol of *Pythium* damping off by bacteria. *Phytopathology*, 77,190- 195.
- [72] Mitchell, R., Hurwitz, E., 1965. Suppression of *Pythium debaryanum* by lytic rhizosphere bacteria. *Phytopathology*, 55,156-158.
- [73] Kwok, O.C.H., Fahy, P.C., Hoitink, H.A.J., Kuter, G.A., 1987. Interactions between bacteria and *Trichoderma* in suppression of *Rhizoctonia* dampingoff in bark compost media. *Phytopathology*, 77, 1206-1212.
- [74] Sneh, B., Dupler, M., Elad, Y., Baker, R., 1984. Clamydospore germination of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum* as effected by flourescent and lytic bacteria from *Fusarium* suppressive soil. *Phytopathology*, 74, 1115-1124.
- [75] Chen, W., Hoitink, H.A.J., and Schmitthenner, A.F., 1987. Factors affecting suppression of *Pythium* damping-off in container media amended with compost. *Pyhtopathology*, 77, 755-760.
- [76] Sneh, B., 1981. Use of rhizosphere chitinolytic bacteria for biological control of *Fusarium oxysporum* f. sp. *dianthi* in carnation. *Phytopathol. Z.*, 100, 251- 256.
- [77] Sneh, B., Agami, O., Baker, R., 1985. Biological control of *Fusarium* wilt in carnation with *Serratia liquefaciens* and *Hafnia alvei* isolated from rhizosphere of carnation. *Phytopathol. Z.*, 113, 271-271.
- [78] Merriman, P.R., Price, R.D., Kollmorgen, J.F., Piggott, T., Ridge, E.H., 1974. Effect of seed inoculation with *Bacillus subtilis* and *Streptomyces griseus* on the growth of cereals and carrots. *Aust. J. Agric. Res.*, 25,219-226.
- [79] Knight, T.J., Langston-Unkefer, P.J., 1988. Enhancement of symbiotic dinitrogen fixation by a toxin releasing plant pathogen. *Science*, 241, 951-954.
- [80] Grimes, H.D., Mount, M.S., 1984. Influence of *Pseudomonas putida* on nodulation of *Phaseolus vulgaris*. *Soil Biol. Biochem.*, 16,27-30.
- [81] Gupta, A., Saxena, A.K., Gopal, M., Tilak, K.V.B.R., 1998. Enhanced nodulation of green gram by introduced *Bradyrhizobium* when co-inoculated with plant growth promoting rhizobacteria. *J. Sci. Indust. Res.*, 57, 720-725.
- [82] Podile, A.R., 1995. Seed bacterization with *Bacillus subtilis* AF1 enhances seedlingemergence, growth and nodulation of pigeonpea. *Indian J. Microbiol.*, 35, 199-204.
- [83] Sindhu, S.S., Suneja, S., Goel, A.K., Parmar Nand Dadarwal, K.R., 2002. Plant growth promoting effects of *Pseudomonas* sp. on coinoculation with *Mesorhizobium* sp. *Cicer* strain under sterile and 'wilt sick' soil conditions. *Appl. Soil. Ecol.*, 19,57-64.
- [84] Bolton, H. Jr., Elliott, L.F., Turco, R.F., Kennedy, A.C., 1990. Rhizoplane colonizing of pea seedlings by *Rhizobium leguminosarum* and a deleterious root colonizing *Pseudomonas* sp. and effects on plant growth. *Plant Soil*, 123, 121-124.
- [85] Dashti, N., Zhang, F., Hynes, R.K., Smith, D.L., 1998. Plant growth promoting rhizobacteria accelerate nodulation and increase nitrogen fixation activity by field grown soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] under short season conditions. *Plant Soil*, 200, 205-213.
- [86] Agarwal, R., Tilak, K.V.B.R., 1989. *Azospirillum brasilense* and *Rhizobium* sp. (cowpea misc) inoculum effect on yield and nitrogen uptake of various minor millets. *Indian J. Microbiol.*, 29, 229-232.
- [87] Burns, T.A., Bishop, P.E., Israd, D.W., 1981. Enhanced nodulation of leguminous plant root by mixed cultures *Azotobacter vinelandii* and *Rhizobium*. *Plant Soil*, 62, 399-412.
- [88] El-Gamai, M.S., 1992. Interactions between *Azotobacter* spp. and *Rhizobium sesbani* in the rhizosphere of *Sesbania sesban* (L.) Merrill plants and itsefficiency on growth and symbiotic nitrogen fixation. *Zbl. Mikrobiol.*, 147,112-118.
- [89] Burdman, S., Volpin, H., Kigel, J., Kapulnik, Y., Okon, Y., 1996. Promotion of nod gene inducers and nodulation in common bean (*Phaseolus vulgaris*) roots inoculated with *Azospirillum brasilense* Cd. *Appl. Environ. Microbiol.*, 62, 3030-3033.
- [90] Parmar, N., Dadarwal, K.R., 1999. Stimulation of nitrogen fixation and incubation of flavonoid like compounds by rhizobacterium. *J. Appl. Microbiol.*, 86, 36-44.
- [91] Srinivasan, M., Petersen, D.J., Holl, E.B., 1996. Influence of indole acetic acid producing *Bacillus* isolates on the nodulation of *Phaseolus vulgaris* by *Rhizobium etli* under gnotobiotic conditions. *Can. J. Microbiol.*, 42, 1006-1014.
- [92] Camacho. M., Santamaria, C., Temprano, F., Rodriguez-Navarro, D.N., Daza, A., 2001. Coinoculation with *Bacillus* sp. CECT 450 improves nodulation in *Phaseolus vulgaris* L. *Can. J. Micobol.*, 47, 1058-1062.



- [93] Smith, R.S., Miller, R.H., 1974. Interactions between *Rhizobium japonicum*, and soybean rhizosphere bacteria. *Agronomy J.*, 66, 564–567.
- [94] Fuhrmann, J., Wollum, A.G., 1989. In vitro growth responses of *Bradyrhizobium japonicum* to soybean rhizosphere bacteria. *Soil Biol. Biochem.*, 21, 131–135.
- [95] De la Fuente, L., Quagliotto, L., Bajsa, N., Fabiano, E., Altier, N., Arias, A., 2002. Inoculation with *Pseudomonas* biocontrol strains does not affect symbiosis between rhizobia and forage legumes. *Soil Biol. Biochem.*, 34, 545–548.
- [96] Cattelan, A.J., Hartel, P.G., Fuhrmann, J.J., 1999. Screening for plant growth promoting Rhizobacteriato promote early soybean growth. *Soil Sci Soc Am J* 63, 1670–1680
- [97] Villacieros, M., Power, B., Sanchez-Contreras, M., Lloret, J., Cruzabal, R.I., Martin, M., Fernandez-Pinas, F., Bonilla, I., Wheln, C., Dowling, D.N., Riilla, R., 2003. Colonization behaviour of *Pseudomonas fluorescens* and *Sinorhizobium meliloti* in the alfalfa (*Medicago sativa*) rhizosphere. *Plant Soil*, 251, 47–54.
- [98] Samac, D.A., Willert, A.M., McBride, M.J., Kinkel, L.L., 2003. Effects of antibiotic producing *Streptomyces* on nodulation and leaf spot in alfalfa. *Appl. Soil. Ecol.*, 22, 55–66.
- [99] Tokala, R.K., Strap, J.L., Jung, C.M., Crawford, D.L., Salove, M.H., Deobald, L.A., Bailey, J.F., Morra, M.J., 2002. Novel plant-microbe rhizosphere interaction involving *Streptomyces lydicus* WYEC108 and the pea plant (*Pisum sativum*). *Appl. Environ. Microbiol.*, 68, 2161–2171.
- [100] Sindhu, S.S., Gupta, S.K., Dadarwal, K.R., 1999. Antagonistic effect of *Pseudomonas* spp. On pathogenic fungi and enhancement of plant growth in green gram (*Vigna radiata*). *Biol. Fertil. Soils*, 29, 62–68.
- [101] Lucas Garcia, J.A., Probanza, A., Ramos, B., Barriuso, J., Gutierrez Menero, F.J., 2004. Effects of inoculation with plant growth-promoting rhizobacteria (PGPRs) and *Sinorhizobium fredii* on biological nitrogen fixation, nodulation and growth of *Glycine max* cv. Osumi. *Plant Soil*, 267, 143–153.
- [102] Barea, J.M., Werner, D., Azcoñ-Aguilar, C., Azcoñ, R., 2005. Interactions of arbuscular mycorrhiza and nitrogen fixing symbiosis in sustainable agriculture. In Werner, D., Newton, W.E., (Ed), *Agriculture, forestry, ecology and the environment (199- 222)*. Springer, 347p, Netherlands.
- [103] Barea, J.M., Azcoñ-Aguilar, C., Azcoñ, R. 1987. Vesicular–arbuscular mycorrhiza improve both symbiotic N<sub>2</sub>-fixation and N uptake from soil as assessed with a 15N technique under field conditions. *New Phytologist*, 106, 717–721.
- [104] Barea, J.M., Azcoñ, R., Azcoñ-Aguilar, C., 1989. Time-course of N<sub>2</sub>- fixation (15N) in the field by clover growing alone or in mixture with ryegrass to improve pasture productivity, and inoculated with vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 112, 299–404.
- [105] Barea, J.M., Azcoñ, R., Azcoñ-Aguilar, C., 1992. Vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi in nitrogen-fixing systems. In Norris, J.R., Read, D.J., Varma, A.K. (Ed.), *Methods in microbiology (391–416)*. Academic Press, 450p, London.
- [106] Barea, J.M., Toro, M., Orozco, M.O., Campos, E., Azcoñ, R., 2002a. The application of isotopic <sup>32</sup>P and <sup>15</sup>N-dilution techniques to evaluate the interactive effect of phosphate-solubilizing rhizobacteria, mycorrhizal fungi and *Rhizobium* to improve the agronomic efficiency of rock phosphate for legume crops. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 63, 35–42.
- [107] Saxena, A.K., Rathi, S.K., Tilak, K.V.B.R., 1997. Differential effect of various endomycorrhizal fungi on nodulating ability of green gram by *Bradyrhizobium* sp. (*Vigna*) strain S 24. *Biol. Fertil. Soils*, 24, 175–178.
- [108] Zhao, B., Trouvelot, A., Gianianzzi, S., Gianinazzi-Pearson, V., 1997. Influence of two legume species on hyphal production and activity of two arbuscularmycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*, 7, 179–185.
- [109] Badji, S., Ducouso, M., Thoen, D., Colonna, J.P., 1989. Effects of double inoculation with *Rhizobium-Glomus mosseae* on the nodulation and growth of young *Acacia laetea*. In *Tress for development in sub-Saharan Africa*. Proceedings of a regional seminar held by the International Foundation of Science (IFS), ICRAF House, 20- 25 February, Nairobi, Kenya, 323–329.
- [110] Olesniewicz, K.S., Thomas, R.B. 1999. Effects of mycorrhizal colonization on biomass production and nitrogen fixation of black locust (*Robinia pseudoacacia*) seedlings grown under elevated atmospheric carbon dioxide. *New Phytol.*, 142, 133–140.
- [111] Sreenivasa, M.N., Basavarga, G.T., Kulkarni, J.M., 1995. Vesicular-arbuscular mycorrhiza assist in nodulation and N<sub>2</sub>-fixation in soybean. *J Maharashtra Agric Univ* 20, 292–293.
- [112] Bethlenfalvay, G.J., 1992. Vesicular-arbuscularmycorrhizal fungi in nitrogenfixing legumes: problems and prospects. *Methods Microbiol*, 24, 375–389.
- [113] Azcon, R., Rubio, R., Barea, J.M., 1991. Selective interactions between different species of mycorrhizal fungi and *Rhizobium meliloti* strains, and their effects on growth, N<sub>2</sub> fixation (15N) and nutrition of *Medicago sativa* L. *New Phytol*, 117, 399–404.
- [114] Bianciotto, V., Bonfante, P., 2002. Arbuscular mycorrhizal fungi: a specialised niche for rhizospheric and endocellular bacteria. *Antonie van Leeuwenhoek*, 81, 365–371.
- [115] Burla, M., Goverde, M., Schwinn, F.J., Wiemken, A., 1996. Influence of biocontrol organisms on root pathogenic fungi and on the plant symbiotic microorganisms *Rhizobium phaseoli* and *Glomus mosseae*. *J. Plant Dis. Prot.*, 103, 156–163.
- [116] Barea, J. M., Andrade, G., Bianciotto, V., Dowling, D., Lohrke, S., Bonfante, P., O’Gara, F., Azcoñ-Aguilar, C., 1998. Impact on arbuscular mycorrhiza formation of *Pseudomonas* strains used as inoculants for biocontrol of soilborne fungal plant pathogens. *Appl. Environ. Microbiol.*, 64, 2304–2307.
- [117] Meyer, J.R., Linderman, R.G., 1986. Response of subterranean clover to dual inoculation with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and a plant growth-promoting bacterium, *Pseudomonas putida*. *Soil Biol. Biochem.*, 18, 185–190.
- [118] Gryndler, M., Vosátka, M., 1996. The response of *Glomus fistulosum*- maize mycorrhiza to treatments with culture fractions from *Pseudomonas putida*. *Mycorrhiza*, 6, 207–211.
- [119] Mayo, K., Davis, R.E., Hotta, J., 1986. Stimulation of germination of spores of *Glomus versiforme* by spore associated bacteria. *Mycologia*, 78, 426–431.
- [120] Tilak, K.V.B.R., Dwivedi, A., Li, C.Y., 1990. Enhancement of spore germination of *Glomus fasciculatum* by bacterial cell free extracts. *Indian J. Exp. Biol.*, 28, 373–375.



- [121] Walley, F.L., Germida, J.J., 1997. Response of spring wheat (*Triticum aestivum*) to interactions between *Pseudomonas* species and *Glomus clarum* NT4. Biol. Fertil. Soils, 24, 365–371.
- [122] Secilia, J., Bagyaraj, D.J., 1987. Bacteria and actinomycetes associated with pot cultures of vesicular-arbuscular mycorrhizas. Can. J. Microbiol., 33, 1069–1073.
- [123] Azaïzeh, H. A., Marschner, A., Romheld, V., Wittenmayer, L., 1995. Effects of a vesicular arbuscular mycorrhizal fungus and other soil microorganisms on growth, mineral nutrient acquisition and root exudation of soil grown maize plants. Mycorrhiza, 5, 321–327.
- [124] Andrade, G., De Leij, F.A.A.M., Lynch, J.M., 1998. Plant mediated interactions between *Pseudomonas fluorescens*, *Rhizobium leguminosarum* and arbuscular mycorrhizae on pea. Lett. Appl. Microbiol., 26, 311–316.
- [125] Marschner, P., Crowley, D.E., 1996. Root colonization of mycorrhizal and nonmycorrhizal pepper (*Capsicum annuum*) by *Pseudomonas fluorescens* 2–79RL. New Phytol., 134, 115–122.
- [126] Ravnskov, S., Jakobsen, I., 1999. Effects of *Pseudomonas fluorescens* DF57 on growth and P uptake of two arbuscular mycorrhizal fungi in symbiosis with cucumber. Mycorrhiza, 8, 329–334.
- [127] Palleroni, N.J., 1984. Pseudomonadaceae. In Krieg, N. R., Holt J. G. (Ed), Bergey's Manual of Systematic Bacteriology (141- 199). The Williams and Wilkins Co., Baltimore
- [128] Ksiezniak, A., Kobus, J., Perzynski, A., 2001. An attempt to use of bacteria and AM fungi in protection of cereal plants against *Gaeumannomyces graminis* var. tritici. Bull. Pol. Acad. Sci.- Biol. Sci., 49, 353–355.
- [129] Bianciotto, V., Minerdi, D., Perotto, S., Bonfante, P., 1996. Cellular interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and rhizosphere bacteria. Protoplasma, 193, 123–131.
- [130] Vivas, A., Biro, B., Campos, E., Barea, J.M., and Azcón, R. 2003, Symbiotic efficiency of autochthonous arbuscular mycorrhizal fungus (*G. mossae*) and *Brevibacillus* sp. isolated from cadmium polluted soil under increasing cadmium levels. Environ. Pollut., 126, 179–189.
- [131] Juge, C., Prévost, D., Bertrand, A., Bipfubusa, M., Chalifour, F.P., 2001. Growth and biochemical responses of soybean to double and triple microbial associations with Bradyrhizobium, Azospirillum and arbuscular mycorrhizae, Applied Soil Ecology, 61, 147–157.