

Assessing the impact of exopolysaccharide-producing *Streptomyces chartreusis* inoculation on growth, physiology, and yield of tomato under different drought stress levels

Reza Khodadadi¹, Reza Ghorbani Nasrabadi^{*2}, Ali Pakdin-Parizi³,
Seyed Alireza Movahedi Naeini⁴, Mohammadreza Taheri⁵

1. Ph.D Student of Soil Science and Engineering, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran. E-mail: khodadadireza71@gmail.com
2. Corresponding Author, Associate Prof., Dept. of Soil Science and Engineering, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran. E-mail: rgnasr@yahoo.com
3. Assistant Prof. of Genetic and Agricultural Biotechnology Institute of Tabarestan, Sari University Agricultural Sciences and Natural Resources, Sari, Iran. E-mail: a.pakdin@sanru.ac.ir
4. Associate Prof., Dept. of Soil Science and Engineering, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran. E-mail: salirezam@yahoo.com
5. Post Doctoral Scholar, Max Planck Institute, Magdeburg, Germany. E-mail: taheri@biochem.mpg.de

Article Info

Article type:
Research Full Paper

Article history:
Received: 07.22.2024
Revised: 10.18.2024
Accepted: 11.17.2024

Keywords:
Abiotic stress,
Actinobacterium,
Antioxidant enzymes

ABSTRACT

Background and Objectives: Drought, as an uncontrollable stress factor, impacts nearly all stages of plant growth, either directly or indirectly. The genus *Streptomyces* is one of the most well-known groups of actinobacteria, with a remarkable ability to thrive in both saline and arid soils, often found in association with plants native to dry and wet environments. Given this, the present study aims to evaluate exopolysaccharide production by actinobacteria isolates under both normal and drought conditions (induced by polyethylene glycol 6000), select the most effective isolate, and assess its impact on growth, physiology, yield indicators, and phosphorus and potassium concentrations in the tomato variety Y (*Lycopersicon esculentum*) under drought stress.

Materials and Methods: In this study, the growth and exopolysaccharide production of five *Actinobacteria* isolates were evaluated under moisture levels of 0, -0.29, and -0.73 megapascals, at three incubation times (7, 14, and 25 days) under laboratory conditions. The superior isolate was selected for the pot experiment, and its growth-promoting properties, including phosphate solubility and indole acetic acid production, were assessed. The pot experiment was conducted as factorial design arranged in completely randomized design with three replications. The experimental factors included *Streptomyces* (inoculation Bs-47, no inoculation B0) and moisture levels: 80-90% available water (no stress, D0), 45-60% available water (moderate stress, D1), and 20-30% available water (severe stress, D2). After the plant growth period, growth parameters, physiological indicators, nutrient uptake, and tomato yield were evaluated.

Results: According to the results, isolate 47 recorded the highest production of exopolysaccharides under drought stress levels of -0.73, -0.29, and 0 megapascals, with respective amounts of 4.26, 6.18, and 8.5 grams per liter after 25 days of incubation. The analysis showed that the percentage of total carbohydrates increased with the incubation period and drought stress levels in *Streptomyces* isolate 47. However, in isolates 16

and 91, total carbohydrates decreased under severe stress at -0.73 megapascals with increasing incubation time. Sequencing results of the selected isolate 47, which exhibited desirable exopolysaccharide production and growth-promoting characteristics, indicated the highest homology with *Streptomyces chartreusis*, and it was registered in the NCBI database under accession number KJ152149. Infrared spectrum analysis of the exopolysaccharide produced by the superior *Streptomyces* isolate showed a diverse pattern of absorption peaks ranging from 3450 to 820 cm⁻¹, confirming the polysaccharide nature and strong intermolecular and intramolecular interactions within the exopolysaccharide chains. Drought stress led to a reduction in growth characteristics, physiological traits, and phosphorus and potassium concentrations, while increasing leaf proline levels and antioxidant enzyme activity in the plant. Greenhouse monitoring results showed that under relatively severe stress (45-60% of available water), inoculation with *Streptomyces* increased aerial biomass (by 35.4%), root biomass (by 30.7%), stem diameter (by 30.6%), chlorophyll index (by 12.3%), relative water content of leaves (by 6.68%), phosphorus concentration (by 19.04%), potassium concentration (by 28.23%), and yield (by 155.3%) compared to the control (without inoculation). Inoculation with *Streptomyces* under relatively severe and severe stress showed a reduction in catalase enzyme activity by 19.4% and 16.6%, and in superoxide dismutase enzyme activity by 12.5% and 11.6%, compared to the control (non-stress conditions).

Conclusion: The results indicate that inoculation with *Streptomyces*, possessing desirable traits such as exopolysaccharide production and other growth-promoting characteristics, creates favorable conditions for the plant. By enhancing water retention and improving nutrient uptake in the root environment, it reduces drought stress and maintains the plant's physiological stability under stress conditions.

Cite this article: Khodadadi, Reza, Ghorbani Nasrabadi, Reza, Pakdin-Parizi, Ali, Movahedi Naeini, Seyed Alireza, Taheri, Mohammadreza. 2024. Assessing the impact of exopolysaccharide-producing *Streptomyces chartreusis* inoculation on growth, physiology, and yield of tomato under different drought stress levels. *Journal of Water and Soil Conservation*, 31 (3), 1-29.



© The Author(s).

DOI: [10.22069/jwsc.2024.22643.3748](https://doi.org/10.22069/jwsc.2024.22643.3748)

Publisher: Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources

بررسی تأثیر مایه‌زنی استرپتومایسس چارترئوسیس مولد اگزوپلی ساکارید بر شاخص‌های رشدی، فیزیولوژی و عملکرد گوجه‌فرنگی در سطوح تنش خشکی

رضا خدادادی^۱ (id^۱)، رضا قربانی نصرآبادی^{۲*} (id^۲)، علی پاکدین پاریزی^۳ (id^۳)
سید علیرضا موحدی نائینی^۴ (id^۴)، محمدرضا طاهری^۵ (id^۵)

۱. دانشجوی دکتری علوم و مهندسی خاک، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران. رایانامه: khodadadireza71@gmail.com
۲. نویسنده مسئول، دانشیار گروه علوم و مهندسی خاک، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران. رایانامه: rgnasr@yahoo.com
۳. استادیار بیوتکنولوژی کشاورزی، پژوهشکده ژنتیک و زیست‌فناوری طبرستان، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری، ساری، ایران. رایانامه: a.pakdin@sanru.ac.ir
۴. دانشیار گروه علوم و مهندسی خاک، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران. رایانامه: salirezam@yahoo.com
۵. پژوهشگر پسادکتری، مؤسسه ماکس پلانک، ماگدبورگ، آلمان. رایانامه: taheri@biochem.mpg.de

اطلاعات مقاله	چکیده
نوع مقاله: مقاله کامل علمی- پژوهشی	سابقه و هدف: خشکی به‌عنوان یک تنش کنترل‌نشده تقریباً تمام مراحل رشد و نمو گیاه را به‌صورت مستقیم یا غیرمستقیم تحت‌تأثیر قرار می‌دهد. استرپتومایسس از جمله معروف‌ترین جنس اکتینوباکترها بوده که از ظرفیت بالایی برای رشد و تکثیر در خاک‌های شور و خشک برخوردار است. بر این اساس هدف از انجام پژوهش حاضر بررسی میزان تولید اگزوپلی ساکارید در شرایط عادی و سطوح تنش خشکی شبیه‌سازی شده با پلی‌اتیلن‌گلیکول (PEG) ۶۰۰۰ در جدایه‌های منسوب به اکتینوباکتر و انتخاب جدایه برتر و بررسی تأثیر مایه‌زنی آن بر شاخص‌های رشدی، فیزیولوژیکی، عملکرد و غلظت عناصر فسفر و پتاسیم در گیاه گوجه‌فرنگی رقم Y در شرایط تنش خشکی است.
تاریخ دریافت: ۰۳/۰۵/۰۱	
تاریخ ویرایش: ۰۳/۰۷/۲۷	
تاریخ پذیرش: ۰۳/۰۸/۲۷	
واژه‌های کلیدی: اکتینوباکتری، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، تنش غیرزیستی	مواد و روش‌ها: در این پژوهش، رشد و تولید اگزوپلی ساکارید در پنج جدایه اکتینوباکتری تحت سطوح مختلف تنش خشکی ۰/۷۳، -۰/۲۹ و ۰ مگاپاسکال (Mpa) در سه زمان انکوباسیون ۲۵، ۱۴ و ۷ روز در شرایط آزمایشگاهی بررسی شد و جدایه برتر از میان آن‌ها برای آزمایش گلدانی انتخاب و خصوصیات محرک رشدی شامل حلالیت فسفر و تولید ایندول استیک اسید آن مورد ارزیابی قرار گرفت. آزمایش گلدانی به صورت فاکتوریل در قالب طرح کامل تصادفی در سه تکرار اجرا گردید. فاکتورهای آزمایشی شامل استرپتومایسس (مایه‌زنی Bs-47، عدم مایه‌زنی B ₀)، سطوح تنش خشکی (شامل: ۸۰-۹۰ درصد آب قابل استفاده (بدون تنش

(D₀)، ۶۰-۴۵ درصد آب قابل استفاده (تنش نسبتاً شدید D₁)، ۳۰-۲۰ درصد آب قابل استفاده (تنش شدید D₂) تعیین گردید. پس از پایان دوره رشد گیاه، شاخص‌های رشدی، فیزیولوژیک، جذب عناصر غذایی و عملکرد گوجه‌فرنگی ارزیابی شد.

یافته‌ها: بر اساس نتایج جدایه ۴۷ بیش‌ترین میزان تولید آگزوپلی‌ساکارید را در سطوح تنش خشکی ۰/۷۳-، ۰/۲۹- و ۰ مگاپاسکال به ترتیب به میزان ۴/۲۶، ۶/۱۸ و ۸/۵ گرم در لیتر پس از گذشت زمان انکوباسیون ۲۵ روز به ثبت رساند. نتایج نشان داد که درصد کربوهیدرات کل با افزایش زمان انکوباسیون رشد و هم‌چنین سطوح تنش خشکی در جدایه باکتری ۴۷ روند افزایشی داشت. کربوهیدرات کل در دو جدایه ۱۶ و ۹۱ با افزایش زمان در سطح تنش شدید ۰/۷۳- مگاپاسکال روند کاهشی به ثبت رساند. نتایج توالی‌یابی جدایه منتخب ۴۷ که از توانایی مطلوب تولید آگزوپلی‌ساکارید و خصوصیات محرک رشد برخوردار بود نشان داد که بیش‌ترین همولوژی را با گونه *استرپتومایسس چارترئوسیس* داشته و با شماره دسترسی KJ152149 در پایگاه NCBI ثبت گردید. بررسی طیف مادون قرمز آگزوپلی‌ساکارید تولیدی جدایه باکتری برتر، الگوی متنوعی از پیک‌های جذب را از ۳۴۵۰ تا ۸۲۰ سانتی‌متر نشان داد که تأییدکننده ماهیت پلی‌ساکاریدها و برهمکنش‌های قوی بین مولکولی و درون مولکولی در زنجیره‌های آگزوپلی‌ساکارید می‌باشد. تنش خشکی سبب کاهش خصوصیات رشدی، فیزیولوژیک و غلظت فسفر و پتاسیم و هم‌چنین افزایش میزان پرولین برگ و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در گیاه گردید. نتایج پایش گلخانه‌ای نشان داد که در سطح تنش نسبتاً شدید (۶۰-۴۵ درصد آب قابل‌استفاده) مایه‌زنی *استرپتومایسس* سبب افزایش زیست‌توده اندام هوایی و ریشه (۳۰/۷ درصد)، قطر ساقه (۳۰/۶ درصد)، شاخص کلروفیل (۱۲/۳ درصد) و ظرفیت نسبی آب برگ (۶/۶۸ درصد) غلظت فسفر (۱۹/۰۴ درصد)، غلظت پتاسیم (۲۸/۲۳ درصد) و عملکرد (۱۵۵/۳ درصد) در مقایسه با شاهد (عدم مایه‌زنی) شد. مایه‌زنی *استرپتومایسس* در سطوح تنش نسبتاً شدید و شدید روندی کاهشی به ترتیب به میزان ۱۹/۴ و ۱۶/۶ درصد در آنزیم کاتالاز و هم‌چنین روند کاهشی ۱۲/۵ و ۱۱/۶ درصدی در فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز در مقایسه با شاهد (شرایط بدون تنش) نشان داد.

نتیجه‌گیری: بررسی نتایج نشان می‌دهد که مایه‌زنی *استرپتومایسس* با دارا بودن ویژگی مطلوب تولید آگزوپلی‌ساکارید و سایر ویژگی‌های محرک رشد با ایجاد شرایط مناسب برای گیاه و بهبود حفظ آب و جذب بهتر مواد غذایی در محیط ریشه سبب کاهش تنش خشکی و حفظ ثبات فیزیولوژیک گیاه در برابر سطوح تنشی شد.

استناد: خدادادی، رضا، قربانی نصرآبادی، رضا، پاکدین پاریزی، علی، موحدی نائینی، سید علیرضا، طاهری، محمدرضا (۱۴۰۳). بررسی تأثیر مایه‌زنی *استرپتومایسس چارترئوسیس* مولد آگزوپلی‌ساکارید بر شاخص‌های رشدی، فیزیولوژی و عملکرد گوجه‌فرنگی در سطوح تنش خشکی. پژوهش‌های حفاظت آب و خاک، ۳۱ (۳)، ۲۹-۱.

DOI: [10.22069/jwsc.2024.22643.3748](https://doi.org/10.22069/jwsc.2024.22643.3748)



© نویسندگان.

ناشر: دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان

مقدمه

بررسی مدل‌های روند تغییرات اقلیم تا سال ۲۰۵۰ بیانگر کاهش میزان تولیدات کشاورزی در بیش از ۵۰ درصد اراضی قابل کشت در نتیجه اثرات منفی تنش خشکی است (۱). تغییرات اقلیمی با گرمایش زمین همراه است که نتیجه آن کاهش منابع آب در مناطق مختلف بوده و بیش‌ترین مخاطره را برای تولیدات کشاورزی بوجود آورده است (۲). پیش‌بینی می‌شود که تغییرات آب و هوایی بروز و شدت تنش خشکی را افزایش دهد و چالشی مهم برای کشاورزی در سطح جهان باشد (۳). به عبارتی خشکی یک تنش کنترل نشده بوده که تقریباً تمام مراحل رشد و نمو گیاه را مستقیم یا غیرمستقیم تحت‌تأثیر قرار می‌دهد (۴). ایجاد محدودیت در جوانه‌زنی و رشد گیاهچه، کاهش اندازه، سطح و تعداد برگ، محدود شدن تعداد روزنه‌ها، کاهش تعداد گل‌ها، اختلال در رشد، نمو و عملکرد از جمله اثرات منفی تنش خشکی در گیاهان عنوان شده است (۵ و ۶). تنش خشکی بر صفات فیزیولوژیکی پیچیده مانند محتوای نسبی آب برگ، هدایت روزنه‌ای، تعرق و سرعت فتوسنتز و همچنین ظرفیت آنتی‌اکسیدانی گیاه تأثیر منفی می‌گذارد (۷). گیاهان با استفاده از سازوکارهای مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی پاسخ‌های مختلفی به تنش خشکی می‌دهند (۸). تحمل، اجتناب و فرار از خشکی از جمله استراتژی‌های برجسته پاسخ به تنش خشکی توسط گیاهان است (۹). استفاده از باکتری‌های محرک رشد گیاه به عنوان یک روش ارزان، کاربردی و کارآمد در کاهش اثرات تنش خشکی در گیاهان عنوان شده است. که به صورت مستقیم با استفاده از سازوکارهای تغذیه‌ای مانند تثبیت زیستی نیتروژن، حلالیت فسفر، افزایش فراهمی عناصر ریزمغذی، تولید فیتوهورمون‌های محرک رشد، کاهش سطح اتیلن تنشی و تولید آگروپلی‌ساکارید در

بهبود سطح تولیدات کشاورزی نقش دارند (۱۰ و ۱۱). *استرپتومایسس*ها، معروف‌ترین جنس اکتینوباکترها بوده که باکتری‌های گرم مثبت و دارای میسیلیوم هستند. *استرپتومایسس*ها داری ظرفیت زیادی برای سکونت در خاک‌های شور و خاک‌های خشک (۱۲) و در ارتباط نزدیک با گیاهان بومی اراضی خشک و دیم است (۱۳). توانایی حلالیت فسفات‌های معدنی و آلی، تولید ایندول-۳-استیک اسید (IAA)، تولید آگروپلی‌ساکارید (۱۴ و ۱۵) و تثبیت زیستی نیتروژن (۱۶) از ویژگی‌های مهم *استرپتومایسس*ها است. توانایی رشد در تنش‌های اسمزی بالا به عنوان ویژگی‌های تحمل به تنش برای *استرپتومایسس*ها در نظر گرفته شده است (۱۷). ارزیابی باکتری‌های محرک رشد بر سازوکارهای تحمل گیاه به شرایط تنشی اولین قدم برای استفاده از رویکردهای بیوتکنولوژی میکروبی در کاهش یا ایجاد مقاومت به تنش در گیاهان بوده که می‌تواند اثرات باکتری‌های محرک رشد ریزوسفری را افزایش دهند. چندین مطالعه نشان داده است که *استرپتومایسس*های مقاوم به تنش، توانایی افزایش تحمل گیاه به شرایط تنشی را دارند (۱۸، ۱۹ و ۲۰). چرنی و همکاران (۲۰۱۸) در بررسی تأثیر شش جدایه برتر جداسازی‌شده بر اساس ویژگی‌های محرک رشد (PGP) مرتبط با تنش اسمزی در شرایط مختلف فیزیکوشیمیایی خاک بر روی گیاه گوجه‌فرنگی بیان داشتند جدایه‌های *Pseudomonas resinovorans* S4R2.6 و *Ensifer adhaerens* S1B1.5 به واسطه ویژگی‌های محرک رشد شامل تولید هورمون ایندول‌استیک‌اسید و آگروپلی‌ساکارید سبب افزایش وزن خشک ریشه و اندام هوایی در شرایط عادی و تنش خشکی شده است. آن‌ها ویژگی‌های محرک رشد یاد شده را به‌عنوان عوامل کلیدی افزایش شاخص‌های رشدی گیاه به واسطه بهبود جذب آب و عناصر غذایی در

دمای ۱۱۰ درجه سلسیوس به مدت یک ساعت قرار گرفت. برای اطمینان از خالص بودن جدایه‌ها، واکشت آن‌ها بر روی محیط کشت عصاره مخمر-عصاره مالت انجام شد. بررسی تولید اگزوپلی ساکارید جدایه‌ها در سطوح تنش خشکی ۰/۷۳-، ۰/۲۹- و ۰ مگاپاسکال (Mpa) با استفاده از پلی اتیلن گلايکول ۶۰۰۰ ارزیابی شده است. برای این منظور مایه‌زنی اکتینوباکتری‌ها با جمعیت برابر 10^7 سلول در هر میلی‌لیتر در محیط کشت عصاره مخمر-عصاره مالت (در دمای ۲۸ درجه سلسیوس انجام گرفته و به مدت ۷ روز بر روی شیکر (۱۵۰ دور در دقیقه) تکان داده شد.

به منظور جداسازی اگزوپلی ساکارید از بیومس از تیمار شوک دمایی (به مدت ۳۰ دقیقه در دمای ۱۰۰ درجه سلسیوس) استفاده شد. در ادامه محتویات محیط کشت به مدت ۱۰ دقیقه با سرعت ۱۰۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ گردید. سپس اگزوپلی ساکارید تولیدی به تدریج با اتانول سرد (اتانول نگه‌داری شده در یخچال با دمای ۴ درجه سلسیوس) به صورت یک حجم از محلول رویی با سه حجم اتانول رسوب داده و به مدت یک شب در دمای ۴ درجه سلسیوس به حالت سکون قرار داده شد. در ادامه مخلوط حاصل در دمای ۴ درجه سلسیوس سانتریفیوژ (۱۴۰۰۰ دور در دقیقه، به مدت ۳۰ دقیقه) شده و رسوب باقی‌مانده سه بار با مخلوط آب و اتانول ۷۰ درصد (حذف ناخالصی) شسته شد. به منظور حذف ناخالصی (پروتئین‌زدایی) رسوب اگزوپلی ساکارید با استفاده از تری کلرواستیک اسید (۱۲ درصد) در دمای ۴ درجه سلسیوس به مدت ۲۴ ساعت دیالیز شد. در نهایت مقدار اگزوپلی ساکارید حاصل بر حسب گرم در لیتر اندازه‌گیری شد (۲۳). بررسی کیفیت‌سنجی و سنجش عملکرد اگزوپلی ساکارید تولیدی با استفاده از روش فنل- اسید سولفوریک با استفاده از گلوکز به عنوان

گیاه عنوان نمودند (۲۱). ال ترابلی (۲۰۰۸) در بررسی آزمایشگاهی و گلدانی بیش از ۶۰ گونه استریتومایسس جداسازی شده از ریزوسفر گوجه‌فرنگی با ویژگی تولید آنزیم Acc- دامیناز و ایندول‌استیک‌اسید بیان داشتند که جدایه‌های برتر استریتومایسس سبب افزایش طول ریشه، وزن خشک اندام هوایی و بهبود شاخص‌های فیزیولوژیک گوجه‌فرنگی می‌گردد (۲۲). بر این اساس هدف از پژوهش حاضر بررسی میزان تولید اگزوپلی ساکارید در شرایط عادی و سطوح تنش اسمزی ایجاد شده بوسیله پلی اتیلن گلايکول (PEG) جدایه‌های منسوب به اکتینوباکتری و انتخاب جدایه برتر و بررسی تأثیر مایه‌زنی آن بر شاخص‌های رشدی، فیزیولوژیک و غلظت عناصر فسفر و پتاسیم گوجه‌فرنگی در شرایط تنش خشکی بوده است.

مواد و روش‌ها

در این پژوهش تعداد پنج جدایه برتر مقاوم به خشکی و شوری منسوب به اکتینوباکتر از بخش ریزوسفری گیاهان مستقر در زیست‌بوم‌های مختلف زراعی، باغی و مرتعی استان گلستان با رعایت اصول نمونه‌برداری زیستی جمع‌آوری و جداسازی شدند. در ادامه سنجش رشد و تولید اگزوپلی ساکارید در سه سطح مختلف تنش خشکی بررسی شد. به منظور جداسازی اکتینوباکتر از نمونه‌های خاک جمع‌آوری شده، رقت‌های 10^1 تا 10^9 به روش سری رقت تهیه شد و مقدار پنجاه میکرولیتر از رقت‌های 10^6 تا 10^9 در محیط کشت عصاره مخمر-عصاره مالت (ISP₂) که شامل ترکیبات: ده گرم عصاره مالت، چهار گرم گلوکز، چهار گرم عصاره مخمر، دو گرم کربنات کلسیم با pH ۷/۴ کشت گردید و پلیت‌ها در دمای ۲۸ درجه سلسیوس گرماگذاری شد (۱۴). لازم به ذکر است که برای حذف گروه‌های میکروبی با رشد بالا نمونه‌های خاک قبل از شروع جداسازی در آون با

شد. و به مدت ۱۴ روز گرماگذاری بر روی شیکر (۱۵۰ دور در دقیقه) در دمای ۲۸ درجه سلسیوس انجام شد. به منظور سنجش حلالیت فسفر از معرف آمونیوم مولیبدات و انادات در طول موج ۴۷۰ نانومتر با استفاده از منحنی استاندارد KH_2PO_4 بر حسب میلی‌گرم در لیتر استفاده شد (۲۷) برای بررسی تأثیر استریتومایسس مولد اگزوپلی‌ساکارید محرک رشد برتر بر شاخص‌های رشدی، فیزیولوژیک، عملکرد و جذب عناصر غذایی، آزمون گلخانه‌ای به صورت دو آزمایش هم‌زمان، با طرح آماری فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار در مجموع تعداد ۱۸ واحد آزمایشی برای هر آزمایش بر روی گوجه‌فرنگی رقم Y انجام شد. فاکتورهای آزمایشی شامل استریتومایسس (مایه‌زنی، عدم مایه‌زنی)، سطوح تنش خشکی (شامل: ۹۰-۸۰ درصد آب قابل استفاده (بدون تنش)، ۶۰-۴۵ درصد آب قابل استفاده (تنش نسبی شدید)، ۳۰-۲۰ درصد آب قابل استفاده (تنش شدید) تعیین گردید. تیمارهای تنش خشکی به صورت وزنی و با محاسبه ظرفیت زراعی در مرحله چهار برگی (۴ هفته بعد از کاشت) اعمال گردید و به منظور حفظ سطوح تنش خشکی، توزین گلدان‌ها هر روز انجام گرفت. تهیه نشا و کاشت بذر در سینی نشاء ۸۴ خانه (۵×۳×۵ سانتی‌متر) پر شده با خاک، پیت ماس و پرلیت استریل با نسبت ۱:۱:۲ انجام گرفت. گیاهچه‌ها هر روز با آب مقطر آبیاری شدند. انتقال نشاء به گلدان‌ها پس از ۲۵ روز انجام گرفت. گلدان‌ها پر شده از ترکیب خاک با بافت لومی سیلتی و خاکبرگ با نسبت ۱:۲ می‌باشد. پس از انتقال به گلدان‌های اصلی آبیاری بر اساس ظرفیت زراعی تا مرحله اعمال تنش به صورت وزنی انجام گرفت و آزمایش‌ها در شرایط گلخانه تنظیم‌شده با دمای ۲۴ درجه سانتی‌گراد و نسبت روز و شب ۱۶/۸ ساعت و رطوبت نسبی هوا ۸۰-۶۵ درصد نگهداری شدند. آزمایش اول: به منظور

استاندارد تعیین شد. برای این منظور یک گرم از رسوب اگزوپلی‌ساکارید در ۱۰ میلی‌لیتر آب دوبار تقطیر حل شده و سپس مخلوطی از ۰/۵ میلی‌لیتر از محلول اگزوپلی‌ساکارید، ۰/۵ میلی‌لیتر فنل پنج درصد، ۲/۵ میلی‌لیتر اسید سولفوریک غلیظ تهیه شد. مخلوط حاصل به خوبی مخلوط شده و سپس جذب نمونه‌ها در طول موج ۴۹۰ نانومتر توسط دستگاه اسپکتروفوتومتر اندازه‌گیری شد. با استفاده از منحنی استاندارد گلوکز مقدار کربوهیدرات کل تعیین شد (۲۴). به منظور بررسی گروه‌های ساختاری و عملکردی اگزوپلی‌ساکارید تولیدی جدایه استریتومایسس منتخب از دستگاه طیف‌سنج مادون قرمز تبدیل فوریه (FTIR) استفاده شد. برای این منظور ۱۰ میلی‌گرم اگزوپلی‌ساکارید خالص شده با پودر برومید پتاسیم آسیاب و فشرده‌سازی شده و سپس طیف IR در محدوده فرکانس ۴۰۰۰-۴۰۰ سانتی‌متر تعیین گردید (۲۵).

هم‌چنین برخی ویژگی‌های محرک رشدی مرتبط با تنش خشکی در جدایه برتر شامل: تولید ایندول استیک‌اسید در حضور تریپتوفان با غلظت ۱۰۰ میلی‌گرم در لیتر به عنوان پیش‌ماده تولید اکسین در محیط کشت عصاره مخمر- عصاره مالت اندازه‌گیری شد. پس از تهیه پیش‌کشت و رسیدن به رشد مطوب به میزان دو درصد حجمی مایه‌زنی انجام شد. و گرماگذاری بر روی شیکر (۱۵۰ دور در دقیقه) در دمای ۲۸ درجه سلسیوس به مدت ۱۰ روز انجام گرفت. میزان تولید ایندول استیک‌اسید با استفاده از معرف سالکووسکی در طول موج ۵۳۰ نانومتر و منحنی استاندارد ایندول ۳- استیک اسید تعیین شد (۲۶). توانایی حلالیت فسفر در محیط کشت عصاره مخمر- عصاره مالت به همراه تری‌کلسیم‌فسفات به مقدار ۱۰ گرم در لیتر اندازه‌گیری شد. پس از تهیه پیش‌کشت و رسیدن به رشد مطوب به میزان دو درصد حجمی مایه‌زنی به محیط کشت مذکور انجام

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس بیانگر معنی‌داری اثرات اصلی و متقابل تیمارهای مایه‌زنی اکتینوباکتر، زمان انکوباسیون و سطوح پلی‌اتیلن‌گلیکول (PEG) در سطح احتمال یک درصد است. تمامی جدایه‌های باکتریایی تولیدکننده آگروپلی‌ساکارید، توانایی رشد در سطوح پلی‌اتیلن‌گلیکول (PEG) را داشتند. همبستگی مثبت و معنی‌داری بین میزان تولید آگروپلی‌ساکارید باکتری‌های محرک رشد و تحمل به خشکی وجود دارد (۳۱). بیش‌ترین میزان تولید آگروپلی‌ساکارید که در جدول ۱ نشان داده شده است در سطوح تنش خشکی $0/73$ ، $-0/29$ و 0 مگاپاسکال (Mpa) به‌ترتیب به میزان $4/26$ ، $6/18$ و $8/5$ گرم در لیتر در جدایه ۴۷ با زمان انکوباسیون ۲۵ روز حاصل شد. بررسی نتایج نشان داد که جدایه‌های ۱۶، ۹۱ و ۴۷ به‌ترتیب با تولید آگروپلی‌ساکارید به مقدار $3/39$ ، $4/16$ و $4/26$ گرم در لیتر بیش‌ترین میزان تولید را در سطح تنش شدید ($0/73$ - مگاپاسکال) داشتند. اعمال تنش خشکی سبب کاهش میزان تولید آگروپلی‌ساکارید در جدایه‌های باکتریایی شد. به‌طوری‌که در جدایه ۴۷ که بیش‌ترین میزان تولید را در سطوح تنش نسبی شدید ($0/29$ - مگاپاسکال) و شدید ($0/73$ - مگاپاسکال) با انکوباسیون ۲۵ روز به ثبت رساند، سطوح تنش $0/73$ و $0/29$ - مگاپاسکال (Mpa) به ترتیب سبب کاهش $50/17$ و $27/7$ درصدی آگروپلی‌ساکارید شد. مقدار کربوهیدرات کل به عنوان شاخص کیفیت سنجی در سه جدایه ۱۶، ۹۱ و ۴۷ که از نظر تولید آگروپلی‌ساکارید برتر بودند مورد بررسی قرار گرفت. بیش‌ترین میزان درصد کربوهیدرات کل در جدایه ۴۷ پس از گذشت ۱۴ روز در سطح تنش $0/29$ - مگاپاسکال (Mpa) با میانگین $86/42$ درصد ثبت گردید. بررسی نتایج نشان داد که درصد کربوهیدرات کل با افزایش زمان انکوباسیون

بررسی تیمارهای آزمایشی بر شاخص‌های رشدی، فیزیولوژیک و جذب عناصر غذایی در گلدان‌هایی با ارتفاع ۱۵ سانتی‌متر و قطر ۱۹ سانتی‌متر با وزن دو کیلوگرم به مدت دوره رشد ۴۵ روزه انجام گرفت. پس از پایان دوره رشد رویشی گیاه پارامترهای مختلف شامل زیست‌توده اندام‌هوایی و ریشه، ارتفاع بوته، شاخص اسپد، محتوی نسبی آب برگ (۲۷)، انباشت اسمولیت‌ها مانند پرولین (۲۸)، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی کاتالاز (۲۹)، سوپراکسید دیسموتاز (۱۳) و جذب برخی عناصر غذایی (فسفر و پتاسیم) اندازه‌گیری شد (۳۰). آزمایش دوم که با هدف بررسی تأثیر تیمارهای آزمایشی بر شاخص عملکرد در گلدان‌هایی با ارتفاع $21/5$ سانتی‌متر و قطر $22/5$ سانتی‌متر با وزن پنج کیلوگرم تا پایان دوره رشد گیاه و برداشت محصول (۹۵ روز) انجام گرفت. مایه تلقیح جدایه *استریتومایسس* منتخب، با رشد در فلاسک‌های 250 میلی‌لیتری حاوی 100 میلی‌لیتر محیط کشت *ISP2* استریل تهیه شده و به مدت ۷ روز بر روی شیکر با دور (۱۵۰ دور در دقیقه) در دمای 28 ± 2 درجه سلسیوس گرم‌گذاری شد. پس از رشد کافی، محیط کشت به مدت ۲۰ دقیقه با دور 10000 دور در دقیقه سانتریفیوژ شده و پلت حاصل از زیست‌توده میکروبی جمع‌آوری و دوبار با آب مقطر استریل شسته شد. در ادامه پلت میکروبی حاصل در بافر فسفات ($0/01$ مولار) مجدداً معلق شده و مقدار جذب نوری آن در طول موج 600 نانومتر تنظیم گردید. مایه‌زنی با جدایه *استریتومایسس* منتخب با شماره دسترسی *Kj152149* قبل از انتقال نشاء به گلدان اصلی با جمعیت 10^7 سلول در هر میلی‌لیتر انجام شد. تجزیه و تحلیل داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS, 9.1 انجام شد. هم‌چنین برای مقایسه میانگین داده‌ها از روش دانکن در سطح احتمال پنج درصد استفاده گردید. رسم نمودارها و اشکال با استفاده از نرم‌افزار Excel 2013 انجام گرفت.

جدایه‌ها و هم‌چنین سطوح تنش خشکی در جدایه باکتری ۴۷ روند افزایشی داشت. این در صورتی بود که کربوهیدرات کل در دو جدایه ۱۶ و ۹۱ با افزایش زمان در سطح تنش شدید ۰/۷۳- مگاپاسکال (Mpa) روند کاهشی به ثبت رساند، که نتایج آن در جدول ۲ نشان داده شده است.

جدول ۱- نتایج تولید اگزوپلی ساکارید جدایه‌های منسوب به اکتینوباکتری در سطوح مختلف تنش خشکی.

Table 1. The results of exopolysaccharide production of actinobacterial isolates at different levels of drought stress.

تولید EPS (گرم در لیتر) EPS Production (g/l)	تنش خشکی (مگاپاسکال) Drought Stress (MPa)	زمان انکوباسیون Incubation period (Day)	جدایه Isolated strains	تولید EPS (g/l) EPS Production (g/l)	تنش خشکی Drought Stress (MPa)	زمان انکوباسیون Incubation period (Day)	جدایه Isolated strains	تولید EPS (g/l) EPS Production (g/l)	تنش خشکی Drought stress (MPa)	زمان انکوباسیون Incubation period (Day)	جدایه Isolated strains
2.42 ^{jmkno}	0			3.18 ^{jkgh}	0			2.32 ^{jknop}	0		
1.15 ^{qrsop}	-0.29	7		2.31 ^{jknop}	-0.29	7		1.1 ^{qrsop}	-0.29	7	
0.41 ^{rs}	-0.73			1.1 ^{qrsop}	-0.73			0.3 ^{rs}	-0.73		
3.62 ^{jfegh}	0			4.4 ^{fed}	0			4.09 ^{fed}	0		
2.89 ^{klgh}	-0.29	14	79	3.16 ^{jkgh}	-0.29	14	47	3.37 ^{jkgh}	-0.29	14	24
1.62 ^{qmrnop}	-0.73			2.1 ^{qmknop}	-0.73			1.3 ^{qmrnop}	-0.73		
5.2 ^{cd}	0			8.5 ^a	0			7.25 ^{ab}	0		
4.65 ^{ed}	-0.29	25		6.18 ^{bc}	-0.29	25		4.5 ^{fed}	-0.29	25	
2.9 ^{klgh}	-0.73			4.26 ^{egdl}	-0.73			3.2 ^{jkgh}	-0.73		
2.8 ^{klgh}	0							1.11 ^{qrsop}	0		
1.15 ^{qrsnop}	-0.29	7						0.81 ^{qrs}	-0.29	7	
0.41 ^{rs}	-0.73							0 ^s	-0.73		
5.21 ^{cd}	0							3.54 ^{jkgh}	0		
3.2 ^{jkgh}	-0.29	14	91					0.97 ^{qrs}	-0.29	14	16
2.5 ^{jmklni}	-0.73							2.16 ^{qmknop}	-0.73		
3.19 ^{jkgh}	0							3.83 ^{fegh}	0		
4 ^{fegdl}	-0.29	25						4.38 ^{fed}	-0.29	25	
4.16 ^{fegdl}	-0.73							3.39 ^{jkgh}	-0.73		

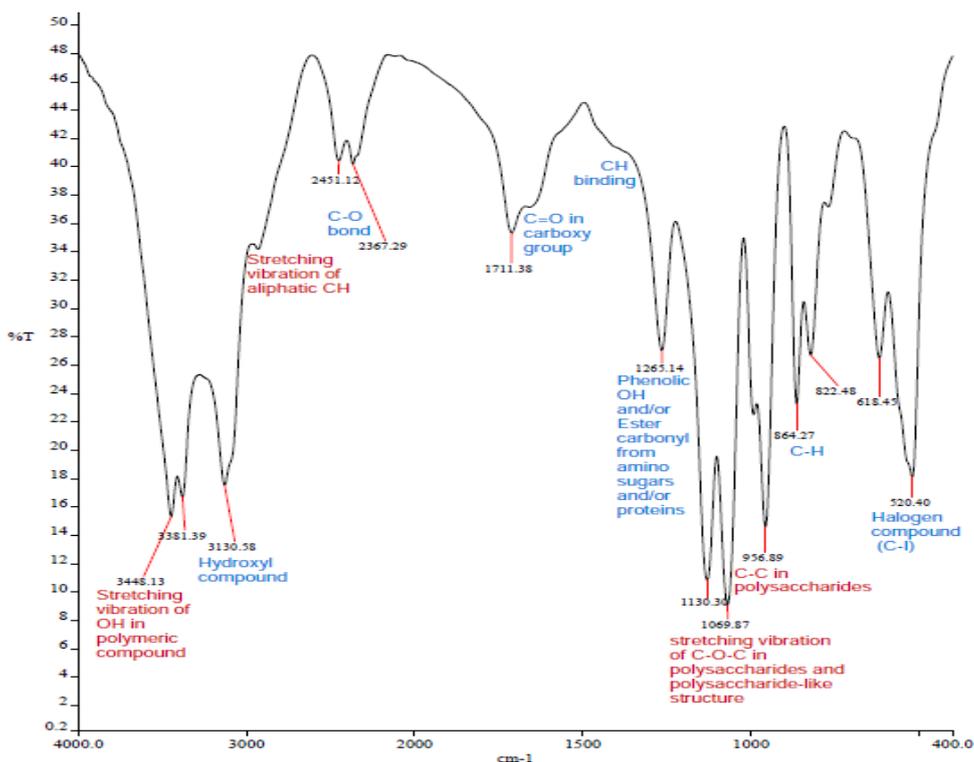
جدول ۲- مقدار نسبی کربوهیدرات کل در آگزوپلی ساکارید تولیدی جدایه‌های اکتینوباکتری منتخب در سطوح مختلف تنش خشکی.

Table 2. Quality measurement results of exopolysaccharide produced by selected actinobacterial isolates at different levels of drought stress.

کربوهیدرات کل Total Carbohydrates (%)	تنش خشکی Drought Stress (Mpa)	دوره انکوباسیون Incubation period (Day)	جدایه‌ها Strains	کربوهیدرات کل Total Carbohydrates (%)	تنش خشکی Drought Stress (Mpa)	زمان انکوباسیون Incubation period (Day)	جدایه‌ها Strains	کربوهیدرات کل Total Carbohydrates (%)	تنش خشکی Drought Stress (Mpa)	زمان انکوباسیون Incubation period (Day)	جدایه‌ها Strains
77.85 ^{dc}	0			75.71 ^{de}	0			73.8 ^{fed}	0		
69.28 ^{gh}	-0.29	7	47	82.14 ^{abc}	-0.29	7	91	64.2 ^{ij}	-0.29	7	16
73.09 ^{ge}	-0.73			65.95 ^{ih}	-0.73			81.1 ^{bc}	-0.73		
83.57 ^{ab}	0			83.57 ^{ab}	0			77.61 ^{dc}	0		
86.42 ^a	-0.29	14	47	81.42 ^{bc}	-0.29	14	91	69.04 ^{gh}	-0.29	14	16
80.47 ^{bc}	-0.73			60.71 ^j	-0.73			64.28 ^{ij}	-0.73		

دارد مطابقت دارد (۳۳). بر اساس نتایج به دست آمده، یک باند متوسط در محدوده ۲۹۱۳ سانتی‌متر مشاهده گردید که نشان‌دهنده کشش C-H می‌باشد. بررسی نتایج نشان داد که تشکیل باند در ناحیه ۳۴۴۸ و ۸۴۲ بیانگر وجود پلی‌ساکاریدها می‌باشد. پیک جذب قوی که در محدوده ۱۰۷۰ سانتی‌متر ثبت گردید، وجود بخش‌های ساکاریدی را تأیید می‌کند (۳۴). همچنین باند جذب در ۸۶۴ سانتی‌متر، نشان‌دهنده پیوند β -گلیکوزیدی بین باقی‌مانده‌های گلیکوزیل می‌باشد (۱۲).

بررسی طیف مادون قرمز آگزوپلی ساکارید تولیدی نشان داده شده در شکل ۱، الگوی متنوعی از پیک‌های جذب را از ۳۴۵۰ تا ۸۲۰ سانتی‌متر نشان می‌دهد. حضور گروه‌های هیدروکسیل (O-H) با پیک‌های کششی گسترده و شدید O-H در حدود ۳۴۰۰-۳۱۰۰ سانتی‌متر ماهیت پلی‌ساکاریدها را تایید می‌کند و نشان‌دهنده برهمکنش‌های قوی بین مولکولی و درون مولکولی در زنجیره‌های آگزوپلی ساکارید است (۳۲). جذب در ناحیه مذکور با حلقه‌های کربوهیدراتی که وظیفه حلالیت در آب آگزوپلی ساکارید را بر عهده



شکل ۱- طیف مادون قرمز فوریه اگزوپلی ساکارید جدایه اکتینوباکتری ۴۷.

Figure 1. Fourier infrared spectrum of exopolysaccharide of actinobacterium isolate 47.

مایه‌زنی استرپتومایسیس و اعمال تنش خشکی در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار بود (جدول ۳). بیش‌ترین میزان زیست‌توده اندام هوایی (۸/۰۳ گرم) و ریشه (۲/۷۳ گرم) در تیمار مایه‌زنی استرپتومایسیس و سطح بدون تنش ثبت گردید. تنش خشکی سبب کاهش معنی‌دار میزان زیست‌توده اندام هوایی و ریشه به ویژه در سطح تنش شدید شد. به‌طوری‌که در سطوح تنش نسبی شدید و شدید به ترتیب کاهش ۶۳/۲ و ۴۳/۲ درصدی زیست‌توده اندام هوایی و همچنین کاهش ۷۸/۳ و ۵۸/۳ درصدی زیست‌توده ریشه در مقایسه با تیمارهای شاهد (بدون تنش) ثبت گردید که نتایج آن در شکل ۲ آمده است. تنش خشکی موجب محدودیت جوانه‌زنی و رشد گیاهچه، اختلال در طول ساقه، ارتفاع بوته و ریشه و همچنین کاهش زیست‌توده گیاه می‌گردد (۹). بررسی نتایج پژوهش حاضر نشان داد که مایه‌زنی استرپتومایسیس

بر اساس نتایج حاصل از بررسی توانایی تولید اگزوپلی ساکارید و نتایج کیفیت‌سنجی در شرایط درون‌کشتگاهی در این پژوهش، جدایه ۴۷ به عنوان جدایه برتر انتخاب و برای ارزیابی کارایی آن در قالب انجام آزمون گلخانه‌ای، برخی ویژگی‌های محرک رشد آن به صورت کمی مورد بررسی قرار گرفت. که نتایج آن شامل: توانایی حالیت فسفر در حضور تری‌کلسیم فسفات به میزان ۲۲/۲ میلی‌گرم در لیتر، و همچنین توانایی تولید متوسط ایندول استیک اسید به میزان ۱۸/۱۲ میلی‌گرم در لیتر می‌باشد. بر اساس نتایج توالی‌یابی 16 SrRNA جدایه ۴۷ دارای بیش‌ترین همولوژی با جدایه استرپتومایسیس چارترئوسیس (*Streptomyces chartreusis*) بوده و با شماره دسترسی KJ152149 در پایگاه NCBI ثبت شده است. بر اساس نتایج تجزیه واریانس زیست‌توده اندام هوایی و ریشه اثرات اصلی و متقابل تیمارهای

بررسی نتایج بیانگر کارایی مطلوب مایه‌زنی با جدایه *استریپتومایسس* در افزایش زیست‌توده اندام هوایی در شرایط تنش شدید در مقایسه با دو سطح خشکی دیگر می‌باشد. به طوری که در شرایط بدون تنش، تنش نسبتاً شدید و تنش شدید مایه‌زنی به ترتیب سبب افزایش ۳۵/۴، ۱۷/۶۴ و ۳۴ درصدی زیست‌توده اندام هوایی شد.

چارترئوسیس بهبود شاخص‌های رشدی در شرایط عادی و تنش را به همراه دارد. بر این اساس تیمار مایه‌زنی با جدایه *استریپتومایسس* بیش‌ترین میزان زیست‌توده اندام هوایی در شرایط تنش نسبی شدید (با میانگین ۴ گرم) و شدید (با میانگین ۲/۹۸ گرم) و همچنین بیش‌ترین میزان زیست‌توده ریشه در شرایط تنش نسبی شدید (با میانگین ۱/۲۲ گرم) و شدید (با میانگین ۰/۵۱ گرم) را به ثبت رساند.

جدول ۳- نتایج تجزیه واریانس تأثیر تیمارهای آزمایشی بر شاخص‌های رشدی و فیزیولوژیک گوجه‌فرنگی.

Table 3. The results of variance analysis of the effect of experimental treatments on growth and physiological indicators of tomato.

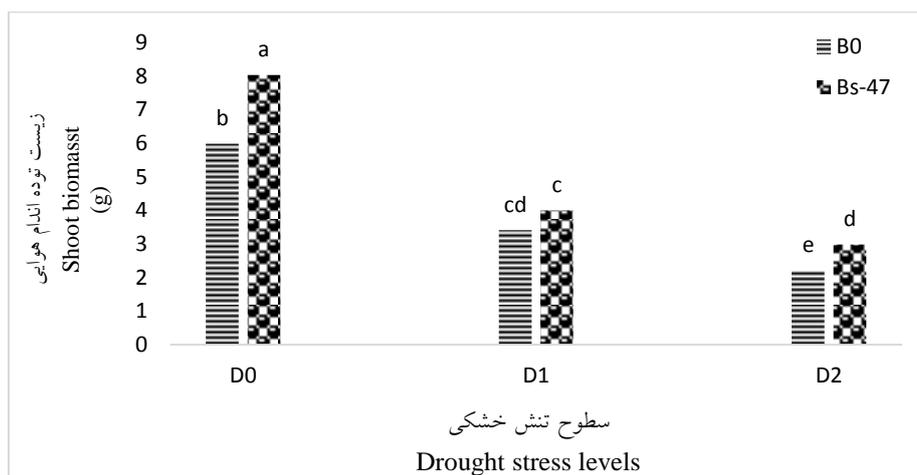
آنزیم سوپراکسیددیسموتاز Superoxide dismutase enzyme (U.mg/fw)	پروترین برگ Leaf proline (µg/g.fw)	آنزیم کاتالاز Catalase enzyme (nm/g.fw)	ظرفیت نسبی آب برگ Relative water content (%)	شاخص اسپد SPAD index	حجم ریشه Root volume (Cm ³)	قطر ساقه stem diameter (mm)	زیست‌توده ریشه Root biomass (g/pot)	زیست‌توده اندام هوایی Shoot biomass (g/pot)	درجه آزادی Df	منابع تغییر S.O.V
22.116**	19.95**	0.003**	271.98**	114.27**	114.76**	2.332**	1.175**	5.82**	1	<i>استریپتومایسس</i> <i>streptomycetes</i>
3027.74**	239.2**	0.12**	2435.5**	520.55**	273.04**	15.33**	5.23**	31.72**	2	تنش خشکی Drought Stress
34.3**	28.37**	0.0023**	150.7**	19.8**	2.91 ^{n.s}	0.21**	0.24**	0.94**	2	<i>استریپتومایسس</i> × تنش خشکی Streptomycetes × Drought stress
0.3	1.61	0.0000006	1.51	1.59	1.22	0.041	0.022	0.18	12	خطا error
2.12	6.76	0.43	2.44	5.39	7.41	5.08	12.11	9.71		ضریب تغییرات C.V (%)

خاک بر روی گیاه گوجه‌فرنگی بیان داشتند جدایه‌های *Pseudomonas resinovorans* S4R2.6 و *Ensifer adhaerens* S1B1.5 به واسطه ویژگی‌های محرک رشدی (شامل تولید هورمون ایندول استیک اسید و آگروپلی ساکارید) سبب افزایش وزن خشک ریشه و اندام هوایی در شرایط عادی و در سطوح تنش خشکی شده است. آن‌ها ویژگی‌های محرک

هم‌چنین در بررسی وزن خشک ریشه، مایه‌زنی *استریپتومایسس* در سطوح بدون تنش، تنش نسبتاً شدید و تنش شدید به ترتیب افزایش ۳۰/۷، ۶۲/۶ و ۵۱/۶ درصدی را به ثبت رساند (شکل ۳). چرنی و همکاران (۲۰۱۸) در بررسی تأثیر شش جدایه برتر جداسازی‌شده بر اساس ویژگی‌های محرک رشدی مرتبط با تنش اسمزی در شرایط مختلف فیزیوشیمیایی

بیان داشتند که مایه‌زنی با جدایه‌های *استرپتومایسس* کارآمد که توانایی تولید ایندول استیک‌اسید و آنزیم ACC-دآمیناز را دارند سبب افزایش طول ریشه و زیست‌توده اندام هوایی گوجه‌فرنگی شد (۲۲).

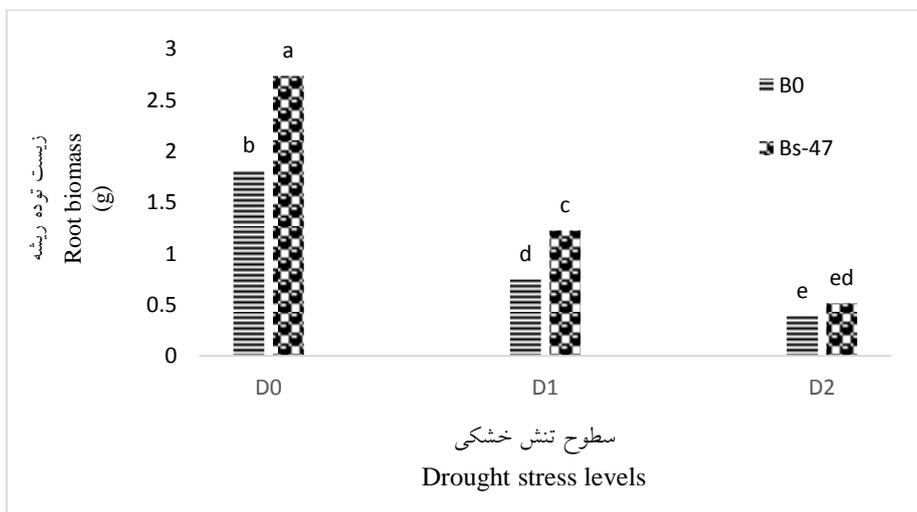
رشدی یاد شده را به عنوان عوامل کلیدی افزایش شاخص‌های رشدی گیاه به واسطه بهبود جذب آب و عناصر غذایی در گیاه عنوان نمودند (۲۱). ال ترابلی و همکاران (۲۰۰۸) در بررسی بیش از ۶۰ گونه *استرپتومایسس* جداسازی‌شده از ریزسفر گوجه‌فرنگی



شکل ۲- اثر مایه‌زنی *استرپتومایسس* بر زیست‌توده اندام هوایی در سطوح مختلف تنش خشکی.

D₀: بدون تنش، D₁: تنش نسبی شدید، D₂: تنش شدید.

Figure 2. The effect of *Streptomyces* (*Bs-47*) inoculation on shoot biomass at different levels of drought stress. D₀: no stress condition, D₁: moderate stress, D₂: severe stress.



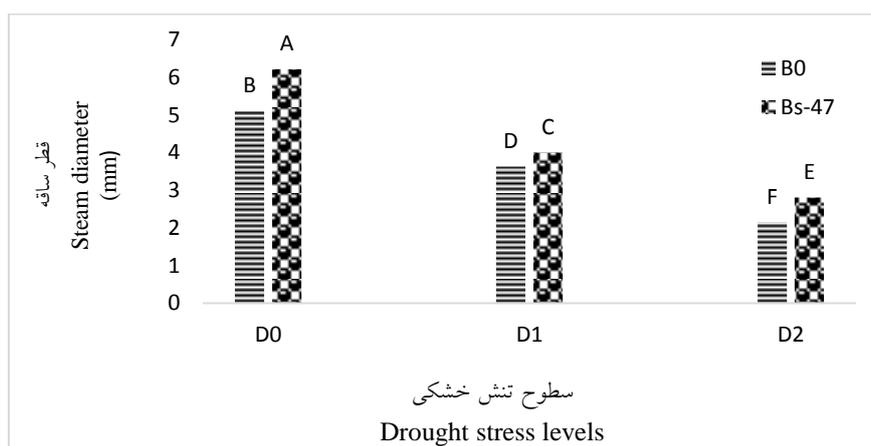
شکل ۳- اثر مایه‌زنی *استرپتومایسس* بر زیست‌توده ریشه در سطوح مختلف تنش خشکی.

D₀: بدون تنش، D₁: تنش نسبی شدید، D₂: تنش شدید.

Figure 3. The effect of *Streptomyces* (*Bs-47*) inoculation on root biomass at different levels of drought stress. D₀: no stress condition, D₁: moderate stress, D₂: severe stress.

میانگین ۶/۲۲ میلی‌متر ثبت گردید. تنش خشکی، خصوصیات مورفولوژیک و آناتومی گیاهان را به شدت تحت تأثیر قرار می‌دهد (۳۵). در شرایط تنش خشکی، تقسیم سلولی و به دنبال آن گسترش سلول‌ها کند یا متوقف شده و رشد گیاه به تاخیر می‌افتد. این در صورتی است که کاهش ذخیره آب خاک در نتیجه تنش، سبب کاهش دسترسی به عناصر غذایی ضروری برای رشد و نمو گیاه شده، که در نتیجه آن کاهش شاخص‌های مختلف رشدی مانند: ارتفاع، تعداد برگ در بوته و قطر ساقه را به دنبال دارد (۳۶). بررسی نتایج پژوهش حاضر بیانگر اثر مطلوب مایه‌زنی *استرپتومایسس* در بهبود قطر ساقه می‌باشد.

بر اساس نتایج تجزیه واریانس اثرات اصلی و متقابل تیمارهای مایه‌زنی *استرپتومایسس* و اعمال تنش خشکی بر شاخص قطر ساقه در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود. این در صورتی بود که تنها اثرات اصلی مایه‌زنی *استرپتومایسس* و تنش خشکی برای شاخص حجم ریشه در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار شد (جدول ۳). تنش خشکی سبب کاهش میزان قطر ساقه به ترتیب به میزان ۵۸/۸ و ۲۸/۸ درصد در سطوح تنش نسبتاً شدید و شدید در مقایسه با سطح بدون تنش شد. بر اساس نتایج ارائه شده در شکل ۴ بیش‌ترین میزان قطر ساقه در تیمار مایه‌زنی *استرپتومایسس* در شرایط بدون تنش خشکی با



شکل ۴- اثر مایه‌زنی *استرپتومایسس* بر قطر ساقه در سطوح مختلف تنش خشکی. D_0 : بدون تنش، D_1 : تنش نسبی شدید، D_2 : تنش شدید.

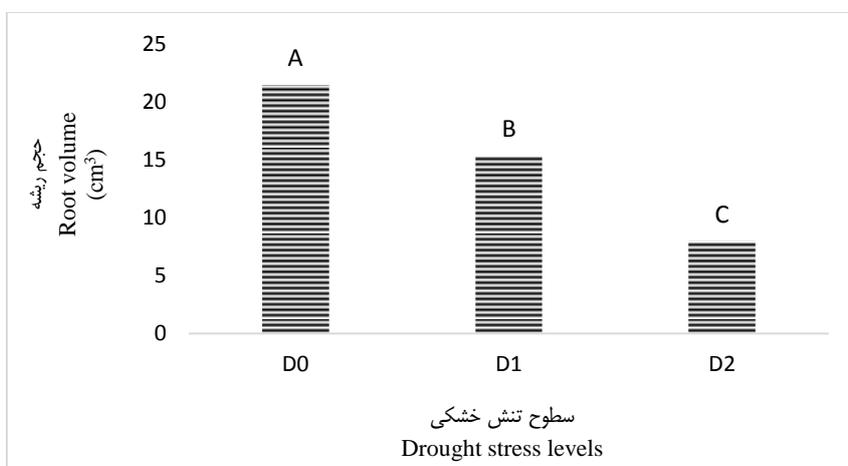
Figure 4. The effect of *Streptomyces* (*Bs-47*) inoculation on stem diameter at different levels of drought stress. D_0 : no stress condition, D_1 : moderate stress, D_2 : severe stress.

خصوصیات فیزیولوژیک و محرک رشدی مرتبط با تنش خشکی مطابقت دارد. توران و همکاران (۲۰۲۳) در بررسی تأثیر محرک‌های رشدی مختلف که شامل باکتری‌های ازتوباکتر کروکوکوم و آزوسپریلیوم برازیلینس با جمعیت 1×10^9 CFU/mL بر روی گوجه‌فرنگی بیان داشتند که کاربرد محرک‌های رشد سبب افزایش ۷ درصدی قطر ساقه در شرایط تنش

به‌طوری‌که مایه‌زنی به ترتیب افزایش ۳۰/۶، ۱۰/۱ و ۲۱/۸ درصدی قطر ساقه در شرایط بدون تنش، تنش نسبتاً شدید و تنش شدید را به همراه داشت. که درصد افزایش در شرایط تنش شدید (۳۰/۶ درصد) بیش‌تر بود که این موضوع نشان‌دهنده فعالیت بهتر جدایه *استرپتومایسس* در شرایط تنش خشکی بوده که با نتایج ارزیابی میزان تولید آگروپلی‌ساکارید و

اول با تولید ایندول استیک اسید و تحریک جوانه‌زنی بهبود تشکیل ریشه و افزایش حجم و طول ریشه را به همراه دارند (۳۸). هم‌چنین عنوان شده است که اگزوپلی‌ساکارید تولیدی توسط باکتری‌های محرک رشد با افزایش نگه‌داشت آب در ناحیه ریشه، خاکدانه‌سازی مطلوب و بهبود جذب عناصر غذایی سبب افزایش حجم و بیومس ریشه در شرایط عادی و تنشی می‌شود (۳۹).

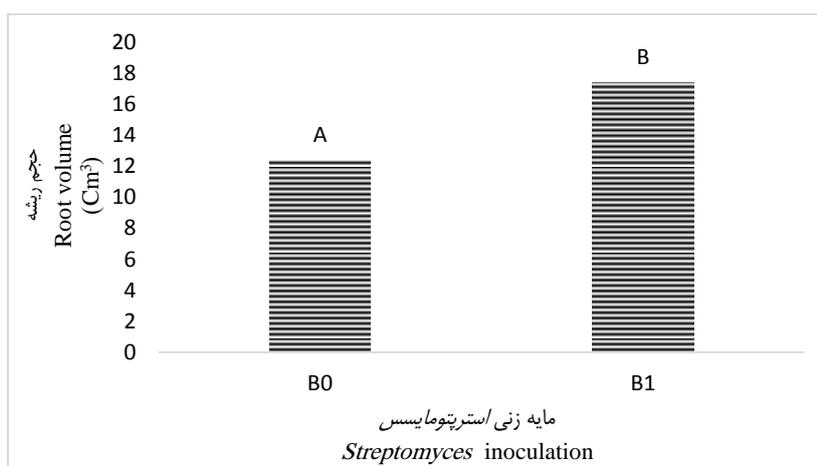
خشکی (۵۰ درصد آبیاری) شد (۳۷). بر اساس نتایج تنش خشکی سبب کاهش معنی‌داری میزان حجم ریشه شده که میزان آن با توجه به سطح تنش متفاوت بود (شکل ۵). بررسی نتایج نشان داد که مایه‌زنی *استرپتومایسس* با میانگین حجم ریشه ۱۷/۴۲ سانتی‌مترمکعب، افزایش ۴۰ درصدی میزان حجم ریشه در مقایسه با شاهد (بدون مایه‌زنی) را به دنبال داشت (شکل ۶). باکتری‌های محرک رشد در وهله



شکل ۵- اثر سطوح تنش خشکی بر حجم ریشه.

D₀: بدون تنش، D₁: تنش نسبی شدید، D₂: تنش شدید.

Figure 5. The effect of drought stress levels on root volume. D₀: no stress condition, D₁: moderate stress, D₂: severe stress.



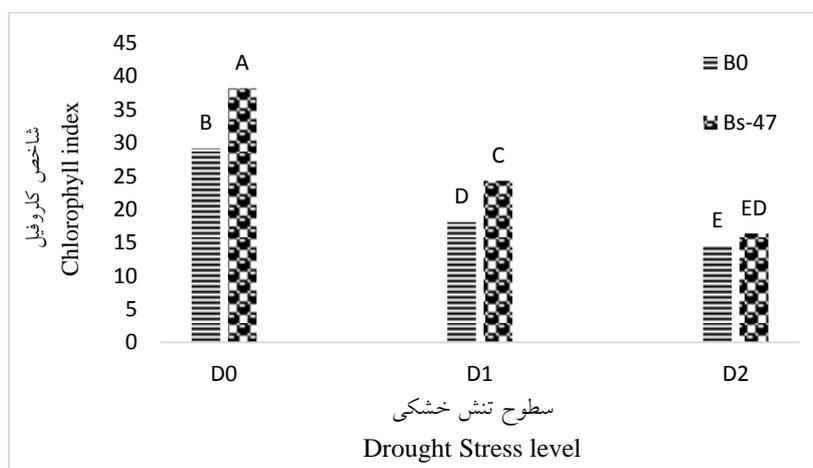
شکل ۶- اثر مایه‌زنی *استرپتومایسس* بر حجم ریشه.

D₀: بدون تنش، D₁: تنش نسبی شدید، D₂: تنش شدید.

Figure 6. The effect of *Streptomyces* (Bs-47) inoculation treatment on root volume. D₀: no stress condition, D₁: moderate stress, D₂: severe stress.

(۴۱). بر اساس نتایج پژوهش حاضر مایه‌زنی *استرپتومایسس* در سطوح تنش خشکی سبب کاهش مقدار خسارت حاصل از تنش بر میزان کلروفیل گیاه گردید. بر این اساس، مایه‌زنی در سطوح تنش نسبتاً شدید و شدید به ترتیب سبب افزایش ۱۲/۳ و ۳۴ درصدی میزان این شاخص در مقایسه با شاهد گردید. طاهیر و همکاران (۲۰۱۹) در بررسی اثر مایه‌زنی باکتری‌های محرک رشد در شرایط تنش خشکی عنوان داشتند که در شرایط عادی و تنش، شاخص اسپد در مقایسه با شاهد روند افزایشی به ثبت رساند. آن‌ها بیان داشتند که باکتری‌های محرک رشد با دارا بودن ویژگی‌های محرک رشدی (تولید ایندول‌استیک اسید، آنزیم ACC-دآمیناز و تولید آگروپلی‌ساکارید) سبب افزایش ریشه‌زایی، کاهش میزان اتیلن تنشی و افزایش کلنی‌زاسیون ریشه و در نتیجه سبب بهبود جذب و انتقال مواد غذایی در گیاه و همچنین کاهش اثرات منفی تنش خشکی شده است (۴۲).

نتایج مقایسه میانگین شاخص اسپد بیانگر معنی‌داری اثرات اصلی و متقابل تیمارهای مایه‌زنی *استرپتومایسس* و سطوح تنش خشکی در سطح احتمال یک درصد است (جدول ۳). بر اساس نتایج نشان داده شده در شکل ۷ بیش‌ترین میزان (۳۸/۱۷) در تیمار مایه‌زنی *استرپتومایسس* و سطح بدون تنش ثبت شد که با افزایش ۳۰/۷ درصدی تفاوت آماری معنی‌دار با شاهد داشت. این موضوع نشان‌دهنده تأثیر مطلوب کاربرد جدایه *استرپتومایسس* در بهبود شاخص سبزیگی گیاه می‌باشد. با افزایش سطوح تنش خشکی میزان شاخص اسپد گیاه کاهش یافت. تنش خشکی سبب محدود نمودن نرخ سرعت فتوسنتز با کاهش میزان کلروفیل در گیاه می‌گردد (۴۰)، که از جمله دلایل اصلی کاهش فتوسنتز می‌توان به عوامل روزنه‌ای (بسته شدن روزنه به دلیل کاهش CO₂) و غیر روزنه‌ای (کاهش فعالیت فتوسنتزی در بافت مزوفیل) یا مجموع هر دو عامل اشاره نمود



شکل ۷- اثر مایه‌زنی *استرپتومایسس* بر شاخص کلروفیل گیاه در سطوح مختلف تنش خشکی.

D₀: بدون تنش، D₁: تنش نسبی شدید، D₂: تنش شدید.

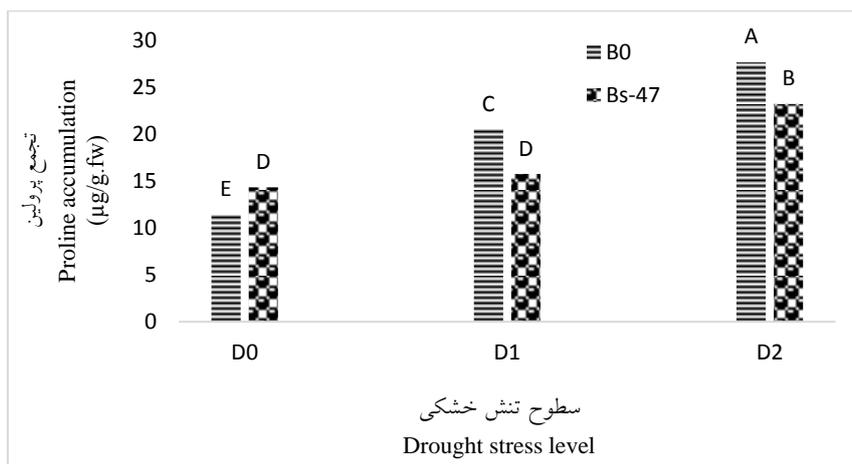
Figure 7. The effect of *Streptomyces* (Bs-47) inoculation on plant chlorophyll index at different levels of drought stress. D₀: no stress condition, D₁: moderate stress, D₂: severe stress.

توسط باکتری‌های محرک رشد سبب بهبود ریشه‌زایی و به این واسطه افزایش دسترسی و جذب آب و مواد غذایی در گیاه شده که به صورت غیرمستقیم بر بهبود شاخص سبزیگی گیاه اثر خواهد داشت (۴۳).

آندری و همکاران (۲۰۲۱) در بررسی تأثیر باکتری‌های محرک رشد بر خصوصیات فیزیولوژیک مرتبط با فتوسنتز در گوجه‌فرنگی تحت شرایط کمبود آب بیان داشتند که تولید هورمون ایندول‌استیک اسید

تولید آگروپولی‌ساکارید و حلالیت فسفر مطلوب بوده که بر اساس پژوهش‌های مرتبط می‌توان احتمال داد که افزایش شاخص سبزی‌نگی گیاه به علت افزایش فراهمی عناصر غذایی در ریزوسفر و انتقال آن به گیاه و نیز کاهش مواد سمی مؤثر بر تخریب کلروفیل در گیاه به واسطه مایه‌زنی باشد.

همچنین گزارش شده است که کاربرد باکتری‌های تولیدکننده آگروپولی‌ساکارید به واسطه بهبود خصوصیات فیزیکی و خاکدانه‌سازی خاک سبب افزایش ۲۱ درصدی میزان فتوسنتز شد (۴۴). بر اساس نتایج، جدایه *استرپتومایسس* مورد استفاده در این پژوهش دارای ویژگی محرک رشد تولید ایندول‌استیک‌اسید،



شکل ۸- اثر مایه‌زنی *استرپتومایسس* بر تجمع پرولین برگ در سطوح مختلف تنش خشکی.

D₀: بدون تنش، D₁: تنش نسبی شدید، D₂: تنش شدید.

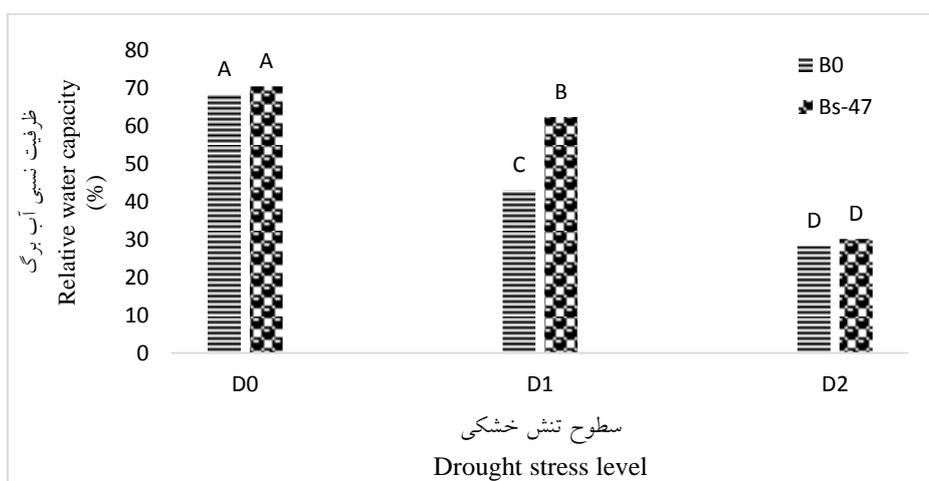
Figure 8. Effect of *Streptomyces (Bs-47)* inoculation on leaf proline accumulation at different levels of drought stress. D₀: no stress condition, D₁: moderate stress, D₂: severe stress.

مایه‌زنی *استرپتومایسس* سبب کاهش ۶۸ درصدی میزان پرولین برگ گندم در شرایط تنش خشکی در مقایسه با شاهد (عدم مایه‌زنی) شد (۴۶). اولاه و همکاران (۲۰۱۶) در بررسی مایه‌زنی باکتری محرک رشد (*Citrobacter freundii* J118) بر روی گیاه گوجه‌فرنگی در دو سطح تنش خشکی (۳۵ و ۴۵ درصد ظرفیت زراعی) بیان داشتند که مایه‌زنی به ترتیب سبب کاهش ۳۰/۳ و ۲۱/۱۲ درصدی پرولین در سطوح تنش خشکی نسبی شدید و شدید گردید (۴۷). که با نتایج پژوهش حاضر مطابقت دارد. به نظر می‌رسد مایه‌زنی *استرپتومایسس* ممکن است به واسطه تولید آگروپولی‌ساکارید مطلوب و سایر خصوصیات محرک رشدی (حلالیت فسفر، تولید ایندول‌استیک اسید)، شرایطی فراهم آورد که تجمع پرولین به عنوان نشانگر تنش کاهش یابد. بر اساس نتایج تجزیه واریانس

نتایج تجزیه واریانس پرولین برگ نشان‌دهنده معنی‌داری اثرات اصلی و متقابل تیمارهای مایه‌زنی *استرپتومایسس* و تنش خشکی در سطح احتمال یک درصد است (جدول ۳). بر اساس نتایج ارائه شده در شکل ۸، اعمال تنش خشکی سبب افزایش میزان تجمع پرولین در برگ گردید. بیش‌ترین میزان پرولین در تیمار شاهد (بدون مایه‌زنی) در سطح تنش شدید با میانگین ۲۷/۶۵ میکروگرم بر گرم وزن تر ثبت شد. سنتز پرولین و افزایش تجمع آن در بافت گیاهی به‌عنوان مهم‌ترین علامت تأثیر منفی تنش بر روی گیاه در نظر گرفته می‌شود (۴۵). بر اساس نتایج پژوهش حاضر مایه‌زنی *استرپتومایسس* در سطوح تنش نسبتاً شدید و شدید به ترتیب سبب کاهش ۱۳/۵۶ و ۲۳/۲۷ درصدی میزان تجمع پرولین برگ در مقایسه با تیمار شاهد شد. لی و همکاران (۲۰۲۰) بیان داشتند که

برگ در سطح تنش خشکی شدید به طور چشمگیری (۵۸/۶ درصد) در مقایسه با شاهد کاهش یافت. مقایسه نتایج بیانگر بهبود ظرفیت نسبی آب برگ در نتیجه مایه‌زنی *استرپتومایسس* در شرایط تنش خشکی است. به طوری‌که در سطوح تنش نسبتاً شدید و شدید به ترتیب افزایش ۶/۶۸ و ۴۵/۰۵ درصدی در مقایسه با شاهد (عدم مایه‌زنی) را به ثبت رساند (شکل ۹).

اثر اصلی و متقابل تیمارهای مایه‌زنی *استرپتومایسس* و تنش خشکی در سطح احتمال یک درصد بر شاخص ظرفیت نسبی آب برگ معنی‌دار بود (جدول ۳). بررسی نتایج مقایسه میانگین ارائه شده در شکل ۹ نشان داد که بیش‌ترین میزان ظرفیت نسبی آب برگ در تیمار مایه‌زنی *استرپتومایسس* در سطح بدون تنش با میانگین ۷۰/۳۵ درصد ثبت گردید. ظرفیت نسبی آب



شکل ۹- اثر مایه‌زنی *استرپتومایسس* بر ظرفیت نسبی آب برگ در سطوح مختلف تنش خشکی.

D₀: بدون تنش، D₁: تنش نسبی شدید، D₂: تنش شدید.

Figure 9. The effect of *Streptomyces* (*Bs-47*) inoculation on the relative water capacity of leaves at different levels of drought stress.

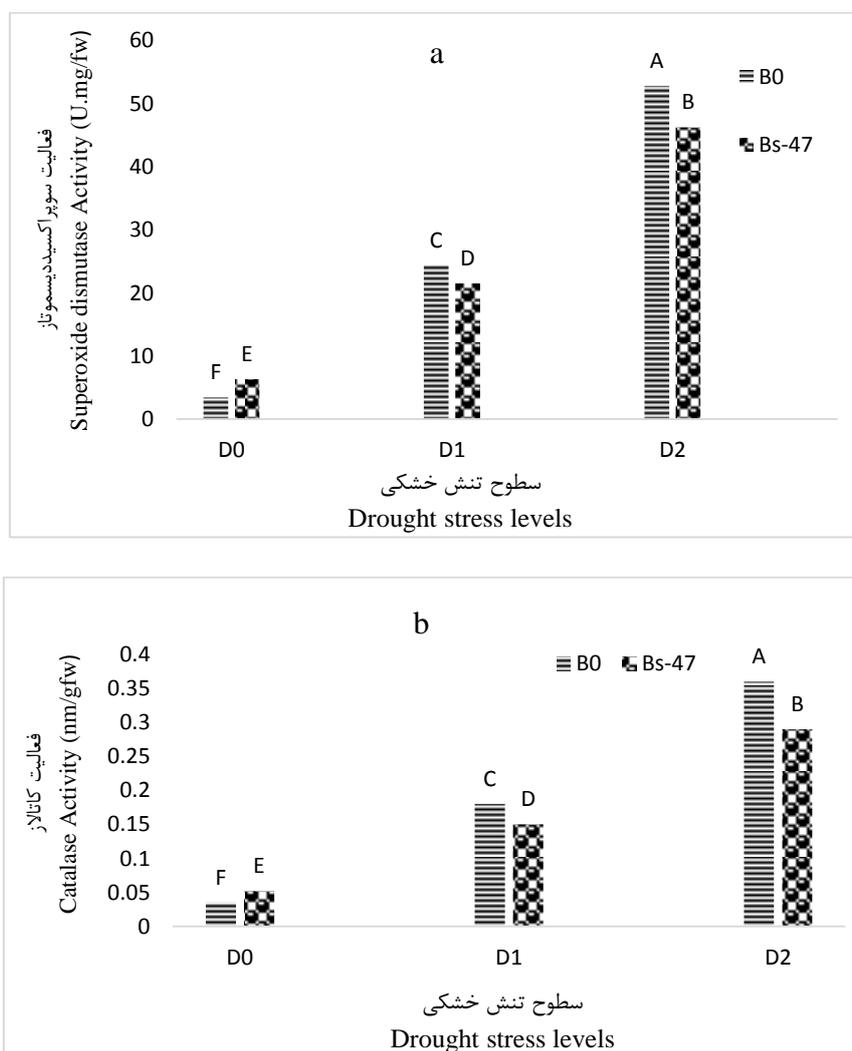
D₀: no stress condition, D₁: moderate stress, D₂: severe stress.

خشکی گردید. این در صورتی بود که خشکی سبب کاهش ۱۵/۴ درصدی ظرفیت نسبی آب برگ شده بود. آن‌ها بیان داشتند که مایه‌زنی *استرپتومایسس* به واسطه تقویت تقسیم سلولی و کاهش هدایت روزنه‌ای از طریق تولید آبسیزیک اسید و کیتین در گیاه سبب حفظ ظرفیت آب برگ و کاهش اثرات تنش خشکی می‌گردد (۴۶). نتایج تجزیه واریانس بیانگر معنی‌داری اثرات اصلی و متقابل مایه‌زنی *استرپتومایسس* و تنش خشکی بر فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز در سطح احتمال یک درصد است (جدول ۳). بررسی نتایج نشان داد که اعمال تنش خشکی سبب افزایش فعالیت هر دو آنزیم در تیمارهای مایه‌زنی و عدم مایه‌زنی شد. بر اساس

گوتام و همکاران (۲۰۲۰) بیان داشتند که مایه‌زنی *Bacillus subtilis* Rhizo SF 48 با توجه‌فرنگی را در نگهداری مقادیر بیش‌تری از محتوای آب در شرایط تنش شدید خشکی افزایش می‌دهد. به طوری‌که افزایش ۳۸ و ۷/۵ درصدی ظرفیت نسبی آب برگ به ترتیب در شرایط بدون تنش و تنش شدید گزارش شده است. آن‌ها ایجاد سازوکار مؤثر محافظتی گیاه در برابر تنش خشکی در نتیجه مایه‌زنی را از جمله نتایج کاربرد باکتری‌های محرک رشد در شرایط تنش خشکی عنوان نمودند (۴۸). هم‌چنین نتایج لی و همکاران (۲۰۲۰) نشان داد که مایه‌زنی *استرپتومایسس* سبب افزایش ۲/۳ درصدی ظرفیت نسبی آب برگ در گیاه گندم در شرایط تنش

حاصل از تنش، در گیاهان منجر به تخریب شدید اندامک‌ها و عملکردهای سلولی شده که آسیب پراکسیداسیونی غشای سلولی، تخریب درشت مولکول‌های زیستی و در نهایت مرگ سلولی را به همراه دارد. آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی به عنوان اولین خط دفاعی در برابر آسیب‌های ناشی از رادیکال‌های آزاد بوده که فعالیت آن‌ها برای رشد و نمو گیاه حیاتی می‌باشد.

نتایج بیش‌ترین میزان آنزیم کاتالاز (0.36 nm/gfw) و سوپراکسیددیسموتاز ($52/88 \text{ U.mg/fw}$) در تیمار شاهد (عدم مایه‌زنی) در سطح تنش شدید ثبت گردید (شکل ۱۰). رشد و نمو گیاه تحت تأثیر تنش‌های محیطی، سبب اختلال در هموستاز و توزیع یون در سلول‌های گیاهی و القای استرس اسمزی در نتیجه افزایش تجمع گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) در گیاه می‌شود (۴۹). تولید و تجمع گونه‌های فعال اکسیژن



شکل ۱۰- اثر مایه‌زنی *استرپتومایسس* بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی برگ: (a) آنزیم سوپراکسیددیسموتاز، (b) آنزیم کاتالاز در سطوح مختلف تنش خشکی.

D₀: بدون تنش، D₁: تنش نسبی شدید، D₂: تنش شدید.

Figure 10. The effect of *Streptomyces* (*Bs-47*) inoculation on the activity of leaf antioxidant enzymes: a) superoxide dismutase enzyme, b) catalase enzyme at different levels of drought stress.

D₀: no stress condition, D₁: moderate stress, D₂: severe stress.

میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در تیمار شاهد عدم مایه‌زنی ثبت گردید (۵۲). که با نتایج پژوهش حاضر مطابقت دارد. عباسی و زاهدی (۲۰۱۳) در مطالعه تأثیر باکتری‌های محرک رشد بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی تحت رژیم‌های مختلف آبیاری (قطع آبیاری تا تبخیر ۱۲۰، ۸۰ و ۴۰ میلی‌متر از تشت تبخیر) در سویا بیان داشتند که مایه‌زنی باکتری سبب کاهش فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز در گیاه گردید (۵۳). به‌نظر می‌رسد استرپتومایسس استفاده شده در این پژوهش با دارا بودن ویژگی مطلوب تولید آگروپلی‌ساکارید و همچنین توانایی تولید ایندول‌استیک‌اسید، حلالیت فسفر و تحمل به خشکی، با ایجاد شرایط مناسب برای رشد گیاه و بهبود حفظ آب در محیط ریشه به‌واسطه تولید آگروپلی‌ساکارید، سازوکار اجتناب از خشکی در گیاه را فراهم آورده است. گزارش شده است که باکتری‌های محرک رشد مولد آگروپلی‌ساکارید با ایجاد ریزمحیط‌های نگه‌دارنده آب، سبب محافظت گیاه و باکتری از تنش خشکی می‌گردد (۵۴ و ۵۵).

در این زمینه آنزیم سوپراکسید دیسموتاز با حذف O_2^- و تغییر آن به O_2 و H_2O_2 شروع فرآیند دفاعی بوده و در ادامه آنزیم کاتالاز H_2O_2 را به آب و اکسیژن آزاد تبدیل می‌کند (۵۰ و ۵۱). بر اساس نتایج پژوهش حاضر در سطوح تنش خشکی مختلف مایه‌زنی استرپتومایسس رفتار متفاوتی در فعالیت آنزیم‌ها از خود به ثبت رساند. به طوری که فعالیت آنزیم‌ها در سطوح تنش نسبی شدید و شدید روندی کاهش به ترتیب به میزان ۱۹/۴ و ۱۶/۶ درصد در آنزیم کاتالاز و همچنین روند کاهش ۱۲/۴ و ۱۱/۶ درصدی در فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در مقایسه با شاهد (بدون تنش) نشان داد. این در صورتی بود که در شرایط بدون تنش، مایه‌زنی استرپتومایسس به‌ترتیب افزایش ۸۱/۸ و ۴۸/۵ درصدی فعالیت آنزیم کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز را به همراه داشت. تالپراگادا و همکاران (۲۰۱۶) در مطالعه تأثیر باکتری محرک رشد (*Burkholderia seminalis*) در گوجه‌فرنگی بیان داشتند که مایه‌زنی باکتری سبب کاهش ۴۶/۳ درصدی فعالیت آنزیم کاتالاز در گوجه‌فرنگی شد. نتایج آن‌ها نشان داد که بیش‌ترین

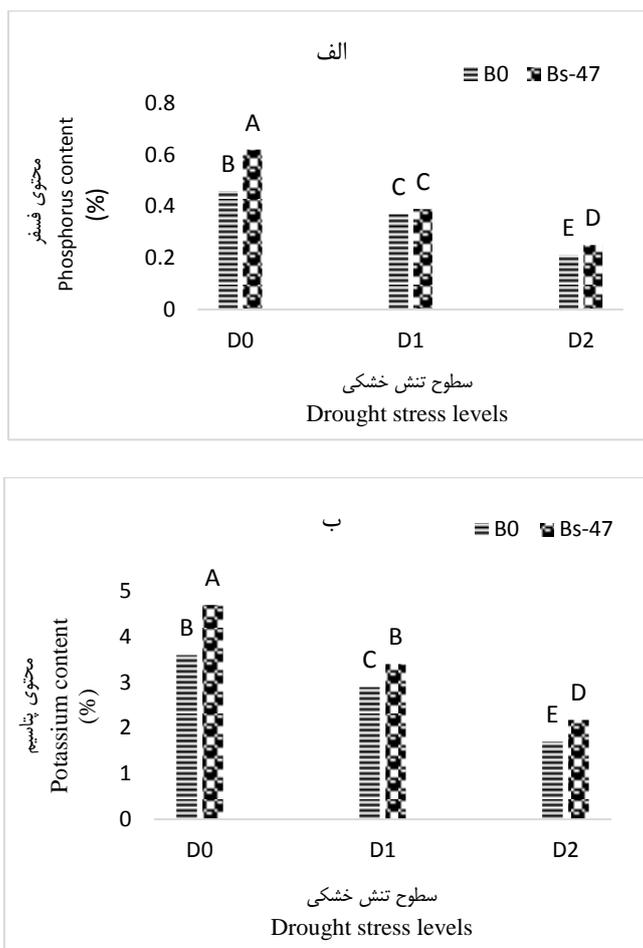
جدول ۴- نتایج تجزیه واریانس تأثیر تیمارهای آزمایشی بر غلظت عناصر غذایی و عملکرد گوجه‌فرنگی.

Table 4. ANOVA results for the effects of experimental treatments on the content of nutrients and yield of tomato.

عملکرد میوه Fruit yield (g/pot)	محتوی پتاسیم Potassium content (%)	محتوی فسفر Phosphorus content (%)	درجه آزادی Df	منابع تغییر S.O.V
7410.31**	2.101**	0.021**	1	استرپتومایسس <i>Streptomyce</i>
21784.13**	7.22**	0.146**	2	تنش خشکی Drought Stress
3063.37**	0.196**	0.0078**	2	استرپتومایسس × تنش خشکی <i>Streptomyces</i> × Drought Stress
2.92	0.014	0.00015	12	خطا error
2.85	3.83	3.19	-	ضریب تغییرات C.V (%)

سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۴). بیش‌ترین مقدار فسفر و پتاسیم به ترتیب با میانگین‌های ۴/۷ و ۰/۶۲ درصد در تیمار مایه‌زنی/استریتومایسس در شرایط بدون تنش ثبت گردید. بررسی نتایج بیانگر اثر منفی و کاهش اعمال تنش خشکی بر میزان غلظت عناصر غذایی در برگ می‌باشد (شکل ۱۱). در شرایط تنش خشکی به واسطه کاهش فراهمی، تغییر ترکیب شیمیایی و کند شدن حرکت عناصر غذایی در خاک (۵۸) و همچنین کاهش فعالیت و تغییر ساختار، کاهش فعالیت آنزیم‌های جذب و تجمع یون‌ها در ریشه (۵۹) دسترسی و انتقال عناصر غذایی به ویژه فسفر و پتاسیم در گیاه کاهش می‌یابد. بررسی‌ها نشان می‌دهد که همبستگی مثبت و معنی‌داری بین کاهش محتوی فسفر گیاه با کاهش مقدار و فعالیت پروتئین‌های جذب فسفات در ریشه وجود دارد (۶۰).

اجتناب از خشکی از جمله استراتژی‌های مورفولوژیک و فیزیولوژیک گیاه در شرایط تنش خشکی بوده که با توسعه سیستم ریشه و بهبود هدایت روزنه‌ای سبب کاهش اثرات منفی تنش خشکی در گیاه می‌گردد (۵۶). سانديا و همکاران (۲۰۱۰) در بررسی تأثیر باکتری‌های محرک رشد سودوموناس در شرایط تنش خشکی بر روی گیاه ذرت بیان داشتند که مایه‌زنی باکتری سبب کاهش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی به ویژه کاتالاز شده است. در تفسیر نتایج آن‌ها بیان شده است که تولید آگزوپلی‌ساکارید توسط باکتری و در نتیجه آن تشکیل بیوفیلم مناسب و شرایط مطلوب جذب آب و عناصر غذایی، منجر به ایجاد تحمل به خشکی در گیاه و کاهش اثرات منفی تنش خشکی شده است (۵۷). بر اساس نتایج تجزیه واریانس، اثرات اصلی و متقابل تیمارهای آزمایشی در محتوی فسفر و پتاسیم در



شکل ۱۱- اثر مایه‌زنی *استرپتومایسس* بر محتوی عناصر غذایی الف) فسفر و ب) پتاسیم برگ در سطوح مختلف تنش خشکی. D₀: بدون تنش، D₁: تنش نسبی شدید، D₂: تنش شدید.

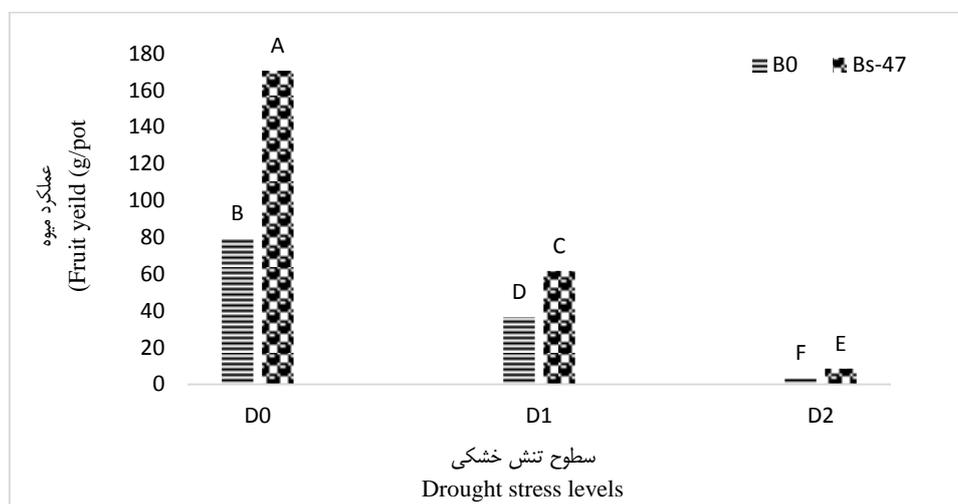
Figure 11. The effect of *Streptomyces (Bs-47)* inoculation on the content of nutrients a) phosphorus and b) potassium in leaves at different levels of drought stress. D₀: no stress condition, D₁: moderate stress, D₂: severe stress.

استرپتومایسس در سطوح تنش خشکی شاهد، تنش نسبی شدید و تنش شدید به ترتیب سبب افزایش ۱۹/۰۴، ۵/۴۸ و ۳۴/۷ درصدی محتوی فسفر و هم‌چنین افزایش ۲۸/۲۳، ۱۷/۲۴ و ۳۰/۵ درصدی محتوی پتاسیم گردید. درک سازوکار مثبت و نزدیک بین گیاهان و باکتری‌های محرک رشد برای جذب مطلوب عناصر غذایی و آب رابطه‌ای پیچیده می‌باشد. باکتری‌های محرک رشد مقاوم به تنش خشکی علاوه بر تأثیر در بهبود جذب عناصر غذایی و شاخص‌های رشدی گیاه به واسطه افزایش سیستم ریشه، دارای سازوکارهای فراهمی عناصر غذایی در

به عبارتی، به واسطه تنش خشکی با کاهش غلظت و فعالیت پروتئین‌های جذب‌کننده فسفر در ریشه، جذب فسفر کاهش می‌یابد (۶۱). هم‌چنین تنش خشکی، جذب پتاسیم را به واسطه کند شدن جریان آب به سمت ریشه کاهش می‌دهد (۶۲). از طرفی بخش بزرگی از فسفر و پتاسیم در خاک برای گیاهان در دسترس نبوده و بخش قابل‌توجهی از فسفات و پتاسیم که به عنوان کود به خاک اعمال می‌شود به سرعت تثبیت شده و به عبارتی راندمان مصرف کود به ویژه برای فسفر پایین می‌باشد (۶۳) و (۶۴). بر اساس نتایج پژوهش حاضر مایه‌زنی

بیش‌ترین مقدار محتوی فسفر برگ مربوط به تیمار تلفیقی مایه‌زنی باکتری و سطح ۵۷ میلی‌گرم بر کیلوگرم سنگ فسفات بود. بهبود محتوی فسفر برگ به رابطه کاهش pH خاک در نتیجه تولید اسیدهای آلی توسط باکتری‌های محرک رشد مایه‌زنی شده و ریشه نسبت داده شده است (۶۸). بخشنده و غلامحسینی (۲۰۲۰) بیان داشتند که مایه‌زنی باکتری‌های محرک رشد *باسیلوس* بر روی گیاه سویا تحت تنش خشکی (۱۷/۰- مگاپاسکال) سبب بهبود محتوی پتاسیم برگ به میزان (۶/۰۷-۷/۱۷) میلی‌گرم بر کیلوگرم) گردید. آن‌ها سازوکار تولید اسیدهای آلی توسط باکتری محرک رشد و سایر ویژگی‌های محرک رشد مرتبط با افزایش ریشه‌زایی گیاه را علت افزایش محتوی پتاسیم برگ عنوان نمودند (۶۹). نتایج تجزیه واریانس بیانگر معنی‌داری اثرات اصلی و متقابل تیمارهای *استرپتومایسس* و تنش خشکی بر عملکرد در گلدان در سطح احتمال یک درصد است (جدول ۴).

گیاه شامل: ترشح اسیدهای آلی با وزن مولکولی پایین، ترشح سیدروفور، پروتون، هیدروکسیل‌ها و ترشح آنزیم‌های خارج سلولی و تثبیت زیستی نیتروژن می‌باشند (۶۵ و ۶۶). موسوراجا و همکاران (۲۰۲۳) در بررسی کاربرد باکتری محرک رشد (*Bacillus licheniformis*) و قارچ (*Aspergillus violaceofuscus*) در گیاه گوجه‌فرنگی در دو خاک آلی سول و ورتی سول اصلاح شده با میکا بیان داشتند که مایه‌زنی باکتری با بهبود محتوی پتاسیم برگ سبب حفظ فشار تورمی سلول و کاهش تنش اکسیداتیو گردید (۶۷). کریم زاده و همکاران (۲۰۲۱) در مطالعه مایه‌زنی باکتری‌های حل‌کننده فسفات در سطوح خشکی ۸۸ و ۵۵ درصد ظرفیت زراعی و شوری ۴ درصد سدیم کلرید بیان داشتند که مایه‌زنی سبب افزایش معنی‌دار محتوی فسفر برگ در شرایط تنش و عدم تنش گردید. هم‌چنین آن‌ها بیان داشتند که در سطح تنش خشکی ۵۵ درصد ظرفیت زراعی،



شکل ۱۲- اثر مایه‌زنی *استرپتومایسس* بر عملکرد میوه در سطوح مختلف تنش خشکی.

D₀: شرایط بدون تنش، D₁: تنش نسبتاً شدید، D₂: تنش شدید.

Figure 12. The effect of *Streptomyces* (*Bs-47*) inoculation on fruit yield at different levels of drought stress. D₀: no stress condition, D₁: moderate stress, D₂: severe stress.

و ریشه، قطر ساقه، ظرفیت نسبی آب برگ، شاخص کلروفیل، غلظت فسفر و پتاسیم و همچنین بهبود عملکرد گوجه‌فرنگی در شرایط تنش خشکی شد. این موضوع بیانگر تأثیر مثبت مایه‌زنی *استرپتومایسس* چارترئوسیس محرک رشد در بهبود شاخص‌های رشدی، مورفولوژیک، ثبات فیزیولوژیک گیاه در شرایط تنشی است. همچنین می‌توان گفت که بهبود شاخص‌های مذکور در تنش ممکن است به واسطه تولید اگزوپلی‌ساکارید، ایندول‌استیک‌اسید و حلالیت فسفر مطلوب جدایه *استرپتومایسس* مورد استفاده و تأثیر مثبت آن در بهبود جذب آب و عناصر غذایی در این پژوهش باشد. بر اساس نتایج پژوهش حاضر، مایه‌زنی *استرپتومایسس* می‌تواند به عنوان یک روش بهینه و کارا در بهبود شاخص‌های رشدی، فیزیولوژیک، عملکردی در شرایط تنش خشکی مورد استفاده قرار گیرد. هر چند که آزمایش‌های مزرعه‌ای برای اثبات کارایی آن‌ها ضروری است.

تقدیر و تشکر

نویسندگان از دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان بابت تامین بخشی از هزینه‌های این پژوهش در قالب گرنت دانشجویی کمال تشکر را دارند.

داده‌ها و اطلاعات

این پژوهش بر اساس داده‌ها و اندازه‌گیری‌های آزمایشگاهی رساله دکتری نویسنده اول نگارش شده است. آزمایش‌ها و اندازه‌گیری‌ها در آزمایشگاه‌های گروه علوم و مهندسی خاک و آزمایشگاه مرکزی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان انجام شده است.

مشارکت نویسندگان

نویسنده اول: اندازه‌گیری‌های آزمایشات و آنالیز داده‌ها، تحلیل داده‌ها و نگارش پیش نویس مقاله

بر اساس نتایج ارائه شده در شکل ۱۲ بیش‌ترین مقدار عملکرد گوجه‌فرنگی در تیمار مایه‌زنی *استرپتومایسس* در سطح بدون تنش با میانگین (۱۷۰/۶ گرم) ثبت گردید. بررسی نتایج نشان داد که تنش خشکی سبب کاهش میزان عملکرد در گلدان شد. بر اساس نتایج بیش‌ترین مقدار عملکرد (۸/۴ گرم) در سطح تنش خشکی شدید مربوط به تیمار مایه‌زنی باکتری بود. شینتو و همکاران (۲۰۱۵) در بررسی تأثیر *Bacillus polymyxa* در گوجه‌فرنگی تحت تنش خشکی گزارش نمودند که مایه‌زنی باکتری محرک رشد سبب افزایش عملکرد و تعداد میوه در بوته در مقایسه با شاهد گردید. آن‌ها بیان داشتند که باکتری محرک رشد با بهبود وضعیت آبی گیاه سبب افزایش عملکرد و کاهش تنش خشکی می‌شود (۷۰). بر اساس نتایج پژوهش حاضر مایه‌زنی باکتری سبب افزایش عملکرد به ترتیب به میزان ۱۵۵/۳، ۶۹/۰۶ و ۱۱۵/۵ درصد در سطوح بدون تنش، تنش نسبی شدید و تنش شدید گردید. که به نظر می‌رسد کاربرد *استرپتومایسس* محرک رشد به واسطه ویژگی‌های محرک رشد به ویژه تولید اگزوپلی‌ساکارید سبب بهبود شرایط مناسب رشد، فیزیولوژیک و جذب عناصر غذایی و در نتیجه آن بهبود عملکرد را به همراه دارد.

نتیجه‌گیری کلی

جدایه‌های اکتینوباکتریایی مورد بررسی در این پژوهش دارای توانمندی تولید اگزوپلی‌ساکارید بوده و از توانایی متفاوتی برای رشد در سطوح پلی‌اتیلن گلایکول (PEG) برخوردار بودند. بر اساس نتایج بیش‌ترین میزان تولید اگزوپلی‌ساکارید در سطوح تنش خشکی در جدایه ۴۷ حاصل شد. بر این اساس به‌عنوان جدایه برتر برای آزمون گلدانی انتخاب شد. مایه‌زنی *استرپتومایسس* محرک رشد تولیدکننده اگزوپلی‌ساکارید سبب افزایش زیست‌توده اندام هوایی

تعارض منافع

در این مقاله تعارض منافی وجود ندارد و این مساله مورد تأیید همه نویسندگان است.

حمایت مالی

این پژوهش با حمایت مالی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان در قالب گرنت اختصاص یافته به رساله دکتری است.

نویسنده دوم: طرح تحقیق، نظارت بر اندازه‌گیری آزمایشات و نگارش پژوهش، اصلاح و بازبینی نهایی مقاله

نویسنده سوم، چهارم و پنجم: مشارکت در آنالیزها و روش‌شناسی پژوهش

اصول اخلاقی

نویسندگان اصول اخلاقی را در انجام و انتشار این اثر رعایت نموده‌اند و این موضوع مورد تأیید همه نویسندگان است.

منابع

1. Mancosu, N., Snyder, R. L., Kyriakakis, G., & Spano, D. (2015). Water scarcity and future challenges for food production. *Water*, 7 (3), 975-992.
2. Huang, J., Yu, H., Guan, X., Wang, G., & Guo, R. (2016). Accelerated dryland expansion under climate change. *Nature climate change*, 6 (2), 166-171.
3. Hone, H., Mann, R., Yang, G., Kaur, J., Tannenbaum, I., Li, T., & Sawbridge, T. (2021). Profiling, isolation and characterisation of beneficial microbes from the seed microbiomes of drought tolerant wheat. *Scientific Reports*, 11 (1), 11916.
4. Hu, Y., Xie, G., Jiang, X., Shao, K., Tang, X., & Gao, G. (2020). The relationships between the free-living and particle-attached bacterial communities in response to elevated eutrophication. *Frontiers in Microbiology*, 11, 504658.
5. Abdelaal, K., AlKahtani, M., Attia, K., Hafez, Y., Király, L., & Künstler, A. (2021). The role of plant growth-promoting bacteria in alleviating the adverse effects of drought on plants. *Biology*, 10 (6), 520.
6. Khan, N., Ali, S., Shahid, M. A., Mustafa, A., Sayyed, R. Z., & Curá, J. A. (2021). Insights into the interactions among roots, rhizosphere, and rhizobacteria for improving plant growth and tolerance to abiotic stresses: a review. *Cells*, 10(6), 1551.
7. Liu, Y., Liu, D., Zhang, H., Gao, H., Guo, X., Wang, D., & Zhang, A. (2007). The α - and β -expansin and xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase gene families of wheat: Molecular cloning, gene expression, and EST data mining. *Genomics*, 90 (4), 516-529.
8. Moretti, C. L., Mattos, L. M., Calbo, A. G., & Sargent, S. A. (2010). Climate changes and potential impacts on postharvest quality of fruit and vegetable crops: A review. *Food Research International*, 43 (7), 1824-1832.
9. Ilyas, M., Nisar, M., Khan, N., Hazrat, A., Khan, A. H., Hayat, K., & Ullah, A. (2021). Drought tolerance strategies in plants: a mechanistic approach. *Journal of Plant Growth Regulation*, 40, 926-944.
10. Mustafa, S., Kabir, S., Shabbir, U., & Batool, R. (2019). Plant growth promoting rhizobacteria in sustainable agriculture: from theoretical to pragmatic approach. *Symbiosis*, 78, 115-123.
11. Mishra, J., Singh, R., & Arora, N. K. (2017). Plant growth-promoting microbes: diverse roles in agriculture and environmental sustainability. *Probiotics and plant health*, 71-111.
12. Yu, L., Xu, S., Deng, C., Li, H., Yang, Q., Xu, Z., & Chen, J. (2016). Preparation and partial structural characterization of the exopolysaccharide from *Bacillus*

- mucilaginosus SM-01. *Carbohydrate polymers*, 146, 217-223.
13. Goudjal, Y., Toumatia, O., Sabaou, N., Barakate, M., Mathieu, F., & Zitouni, A. (2013). Endophytic actinomycetes from spontaneous plants of Algerian Sahara: indole-3-acetic acid production and tomato plants growth promoting activity. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 29, 1821-1829.
 14. Ghorbani Nasrabadi, R., Greiner, R., Mayer-miebach, E., & Menezes-Blackburn, D. (2023). Phosphate solubilizing and phytate degrading *Streptomyces* isolates stimulate the growth and P accumulation of maize (*Zea mays*) fertilized with different phosphorus sources. *Geomicrobiology Journal*, 40 (4), 325-336.
 15. Anwar, S., Ali, B., & Sajid, I. (2016). Screening of rhizospheric actinomycetes for various in-vitro and in-vivo plant growth promoting (PGP) traits and for agroactive compounds. *Frontiers in microbiology*, 7, 203732.
 16. Dahal, B., NandaKafle, G., Perkins, L., & Brözel, V. S. (2017). Diversity of free-living nitrogen fixing *Streptomyces* in soils of the badlands of South Dakota. *Microbiological Research*, 195, 31-39.
 17. Mohammadipanah, F., & Wink, J. (2016). Actinobacteria from arid and desert habitats: diversity and biological activity. *Frontiers in microbiology*, 6, 1541.
 18. Sadeghi, A., Karimi, E., Dahaji, P. A., Javid, M. G., Dalvand, Y., & Askari, H. (2012). Plant growth promoting activity of an auxin and siderophore producing isolate of *Streptomyces* under saline soil conditions. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 28, 1503-1509.
 19. Karimi, E., Sadeghi, A., Abbaszadeh Dahaji, P., Dalvand, Y., Omidvari, M., & Kakuei Nezhad, M. (2012). Biocontrol activity of salt tolerant *Streptomyces* isolates against phytopathogens causing root rot of sugar beet. *Biocontrol science and technology*, 22 (3), 333-349.
 20. Palaniyandi, S. A., Damodharan, K., Yang, S. H., & Suh, J. W. (2014). *Streptomyces* sp. strain PGPA39 alleviates salt stress and promotes growth of 'Micro Tom' tomato plants. *Journal of applied microbiology*, 117 (3), 766-773.
 21. Cherni, M., Ferjani, R., Mapelli, F., Boudabous, A., Borin, S., & Ouzari, H. I. (2019). Soil parameters drive the diversity of *Citrus sinensis* rhizosphere microbiota which exhibits a potential in plant drought stress alleviation. *Applied soil ecology*, 135, 182-193.
 22. El-Tarabily, K. A. (2008). Promotion of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plant growth by rhizosphere competent 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid deaminase-producing streptomycete actinomycetes. *Plant and soil*, 308, 161-174.
 23. Manivasagan, P., Sivasankar, P., Venkatesan, J., Senthilkumar, K., Sivakumar, K., & Kim, S. K. (2013). Production and characterization of an extracellular polysaccharide from *Streptomyces violaceus* MM72. *International journal of biological macromolecules*, 59, 29-38.
 24. DuBois, M., Gilles, K. A., Hamilton, J. K., Rebers, P. T., & Smith, F. (1956). Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical chemistry*, 28 (3), 350-356.
 25. Vinothini, G., Latha, S., Arulmozhi, M., & Dhanasekaran, D. (2019). Statistical optimization, physio-chemical and bio-functional attributes of a novel exopolysaccharide from probiotic *Streptomyces griseorubens* GD5. *International journal of biological macromolecules*, 134, 575-587.
 26. Mehta, S., & Nautiyal, C. S. (2001). An efficient method for qualitative screening of phosphate-solubilizing bacteria. *Current microbiology*, 43, 51-56.
 27. Ritchie, S. W., Nguyen, H. T., & Holaday, A. S. (1990). Leaf water content and gas-exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance. *Crop science*, 30 (1), 105-111.

28. Bates, L. S., Waldren, R. P., & Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and soil*, 39 (1), 205-207.
29. Siminis, C. I., Kanellis, A. K., & Roubelakis-Angelakis, K. A. (1994). Catalase is differentially expressed in dividing and nondividing protoplasts. *Plant Physiology*, 105 (4), 1375-1383.
30. Walinga, I., Van Der Lee, J. J., Houba, V. J., Van Vark, W., & Novozamsky, I. (2013). *Plant analysis manual*. Springer Science & Business Media.
31. Vardharajula, S. (2014). Exopolysaccharide production by drought tolerant *Bacillus* spp. and effect on soil aggregation under drought stress. *The Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Sciences*, 4 (1), 51.
32. Li, W., Ji, J., Rui, X., Yu, J., Tang, W., Chen, X., & Dong, M. (2014). Production of exopolysaccharides by *Lactobacillus helveticus* MB2-1 and its functional characteristics in vitro. *LWT-Food Science and Technology*, 59 (2), 732-739.
33. Imran, M. Y. M., Reehana, N., Jayaraj, K. A., Ahamed, A. A. P., Dhanasekaran, D., Thajuddin, N., & Muralitharan, G. (2016). Statistical optimization of exopolysaccharide production by *Lactobacillus plantarum* NTMI05 and NTMI20. *International Journal of Biological Macromolecules*, 93, 731-745.
34. Sathiyarayanan, G., Yi, D. H., Bhatia, S. K., Kim, J. H., Seo, H. M., Kim, Y. G., & Yang, Y. H. (2015). Exopolysaccharide from psychrotrophic Arctic glacier soil bacterium *Flavobacterium* sp. ASB 3-3 and its potential applications. *RSC advances*, 5 (103), 84492-84502.
35. Vandana, U. K., Singha, B., Gulzar, A. B. M., & Mazumder, P. B. (2020). Molecular mechanisms in plant growth promoting bacteria (PGPR) to resist environmental stress in plants. In *Molecular aspects of plant beneficial microbes in agriculture* (pp. 221-233). Academic Press.
36. Singh, P. K., Indoliya, Y., Agrawal, L., Awasthi, S., Deeba, F., Dwivedi, S., & Tripathi, R. D. (2022). Genomic and proteomic responses to drought stress and biotechnological interventions for enhanced drought tolerance in plants. *Current Plant Biology*, 29, 100239.
37. Turan, M., Ekinci, M., Argin, S., Brinza, M., & Yildirim, E. (2023). Drought stress amelioration in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) seedlings by biostimulant as regenerative agent. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1211210.
38. Ahemad, M., & Kibret, M. (2014). Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: current perspective. *Journal of King saud University-science*, 26 (1), 1-20.
39. Naseem, H., Ahsan, M., Shahid, M. A., & Khan, N. (2018). Exopolysaccharides producing rhizobacteria and their role in plant growth and drought tolerance. *Journal of basic microbiology*, 58 (12), 1009-1022.
40. Zhang, F., Zhu, K., Wang, Y. Q., Zhang, Z. P., Lu, F., Yu, H. Q., & Zou, J. Q. (2019). Changes in photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics of sorghum under drought and waterlogging stress. *Photosynthetica*, 57 (4).
41. Ghotbi-Ravandi, A. A., Shahbazi, M., Shariati, M., & Mulo, P. (2014). Effects of mild and severe drought stress on photosynthetic efficiency in tolerant and susceptible barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 200 (6), 403-415.
42. Tahir, M., Khalid, U., Khan, M. B., Shahid, M., Ahmad, I., Akram, M., & Ahmad, N. (2019). Auxin and 1-aminocyclopropane- 1- carboxylate deaminase activity exhibiting rhizobacteria improved maize quality and productivity under drought conditions.
43. Andryei, B., Horváth, K. Z., Agyemang Duah, S., Takács, S., Égei, M., Szuvandzsiev, P., & Neményi, A. (2021). Use of plant growth promoting rhizobacteria (PGPRs) in the mitigation of water deficiency of tomato plants (*Solanum lycopersicum* L.). *Journal of Central European Agriculture*, 22 (1), 167-177.

44. Dar, A., Zahir, Z. A., Iqbal, M., Mehmood, A., Javed, A., Hussain, A., & Ahmad, M. (2021). Efficacy of rhizobacterial exopolysaccharides in improving plant growth, physiology, and soil properties. *Environmental Monitoring and Assessment*, 193, 1-15.
45. Ashraf, M. F. M. R., & Foolad, M. R. (2007). Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and experimental botany*, 59 (2), 206-216.
46. Li, H., Guo, Q., Jing, Y., Liu, Z., Zheng, Z., Sun, Y., & Lai, H. (2020). Application of *Streptomyces pactum* Act12 enhances drought resistance in wheat. *Journal of Plant Growth Regulation*, 39, 122-132.
47. Ullah, U., Ashraf, M., Shahzad, S. M., Siddiqui, A. R., Piracha, M. A., & Suleman, M. (2016). Growth behavior of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) under drought stress in the presence of silicon and plant growth promoting rhizobacteria. *Soil Environ*, 35(1), 65-75.
48. Gowtham, H. G., Singh, B., Murali, M., Shilpa, N., Prasad, M., Aiyaz, M., & Niranjana, S. R. (2020). Induction of drought tolerance in tomato upon the application of ACC deaminase producing plant growth promoting rhizobacterium *Bacillus subtilis* Rhizo SF 48. *Microbiological Research*, 234, 126422.
49. Herbette, S., de Labrouhe, D. T., Drevet, J. R., & Roeckel-Drevet, P. (2011). Transgenic tomatoes showing higher glutathione peroxidase antioxidant activity are more resistant to an abiotic stress but more susceptible to biotic stresses. *Plant Science*, 180 (3), 548-553.
50. Gill, S. S., & Tuteja, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant physiology and biochemistry*, 48 (12), 909-930.
51. Bartels, D., & Sunkar, R. (2005). Drought and salt tolerance in plants. *Critical reviews in plant sciences*, 24 (1), 23-58.
52. Tallapragada, P., Dikshit, R., & Seshagiri, S. (2016). Influence of *Rhizophagus* spp. and *Burkholderia seminalis* on the growth of tomato (*Lycopersicon esculatum*) and bell pepper (*Capsicum annuum*) under drought stress. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 47 (17), 1975-1984.
53. Abbasi, S., & Zahedi, H. (2013). Effect of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on antioxidative enzymes of soybean subjected to different irrigation regimes. *Res Crops*, 14, 189-193.
54. Vurukonda, S. S. K. P., Vardharajula, S., Shrivastava, M., & SkZ, A. (2016). Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth promoting rhizobacteria. *Microbiological research*, 184, 13-24.
55. Hepper, C. M. (1975). Extracellular polysaccharides of soil bacteria. In: Walker N, editor. *Soil Microbiology*. New York: Wiley; 1975. pp. 93-111.
56. Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N. S. M. A., Fujita, D. B. S. M. A., & Basra, S. M. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Sustainable agriculture*, 153-188.
57. Sandhya, V. S. K. Z., Ali, S. Z., Grover, M., Reddy, G., & Venkateswarlu, B. (2010). Effect of plant growth promoting *Pseudomonas* spp. on compatible solutes, antioxidant status and plant growth of maize under drought stress. *Plant growth regulation*, 62, 21-30.
58. Noctor, G., Mhamdi, A., & Foyer, C. H. (2014). The roles of reactive oxygen metabolism in drought: not so cut and dried. *Plant physiology*, 164 (4), 1636-1648.
59. Abdelaal, K. A., Attia, K. A., Alamery, S. F., El-Afry, M. M., Ghazy, A. I., Tantawy, D. S., & Hafez, Y. M. (2020). Exogenous application of proline and salicylic acid can mitigate the injurious impacts of drought stress on barley plants associated with physiological and histological characters. *Sustainability*, 12 (5), 1736.
60. Bista, D. R., Heckathorn, S. A., Jayawardena, D. M., Mishra, S., & Boldt, J. K. (2018). Effects of drought on nutrient uptake and the levels of nutrient-uptake proteins in roots of

- drought-sensitive and-tolerant grasses. *Plants*, 7 (2), 28.
61. Nussaume, L., & Kanno, S. (2024). Reviewing impacts of biotic and abiotic stresses on the regulation of phosphate homeostasis in plants. *Journal of Plant Research*, 137 (3), 297-306.
62. Bahrami-Rad, S., & Hajiboland, R. (2017). Effect of potassium application in drought-stressed tobacco (*Nicotiana rustica* L.) plants: Comparison of root with foliar application. *Annals of Agricultural Sciences*, 62 (2), 121-130.
63. Munsif, F., Shah, T., Arif, M., Jehangir, M., Afridi, M. Z., Ahmad, I., & Alansi, S. (2022). Combined effect of salicylic acid and potassium mitigates drought stress through the modulation of physio-biochemical attributes and key antioxidants in wheat. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 29 (6), 103294.
64. Kochian, L. V. (2012). Rooting for more phosphorus. *Nature*, 488 (7412), 466-467.
65. Ahmad, F., Ahmad, I., & Khan, M. S. (2008). Screening of free-living rhizospheric bacteria for their multiple plant growth promoting activities. *Microbiological research*, 163 (2), 173-181.
66. Mishra, B. K., Dubey, P. N., Aishwath, O. P., Kant, K. R. I. S. H. N. A., Sharma, Y. K., & Vishal, M. K. (2017). Effect of plant growth promoting rhizobacteria on coriander (*Coriandrum sativum*) growth and yield under semi-arid condition of India. *Indian J. Agric. Sci.* 87 (5), 607-612.
67. Muthuraja, R., Muthukumar, T., & Natthapol, C. (2023). Drought tolerance of *Aspergillus violaceofuscus* and *Bacillus licheniformis* and their influence on tomato growth and potassium uptake in mica amended tropical soils under water-limiting conditions. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1114288.
68. Karimzadeh, J., Alikhani, H. A., Etesami, H., & Pourbabaei, A. A. (2021). Improved phosphorus uptake by wheat plant (*Triticum aestivum* L.) with rhizosphere fluorescent pseudomonads strains under water-deficit stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 40, 162-178.
69. Bakhshandeh, E., Gholamhosseini, M., Yaghoobian, Y., & Pirdashti, H. (2020). Plant growth promoting microorganisms can improve germination, seedling growth and potassium uptake of soybean under drought and salt stress. *Plant Growth Regulation*, 90, 123-136.
70. Shintu, P. V., & Jayaram, K. M. (2015). Phosphate solubilising bacteria (*Bacillus polymyxa*)-An effective approach to mitigate drought in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Trop. Plant Res*, 2 (1), 2349-9265.

