

BAKTERIAL SIDEROFORLAR: TASNIFI, BIOSINTEZI, QISHLOQ XO‘JALIGIDA FOYDALANISH ISTIQBOLLARI

Xojimuratova Mohira Axror qizi

Fundamental va amaliy tadqiqotlar instituti tayanch doktoranti

ORCID: 0009-0000-6408-5056

Annotatsiya. Sideroforlar ko‘plab bakteriyalar, zamburug‘lar va o‘simliklar tomonidan Fe (III) xelyatsiyasi uchun sintezlanadi va ajralib chiqadi. Turli xil o‘simliklarning o‘shirishini rag‘batlantiruvchi bakteriyalar (PGPB) rizosferani kolonizatsiya qiladi va o‘simliklar tomonidan temirning assimilyatsiyasiga hissa qo‘shadi. Ushbu mikroorganizmlar temir tanqisligi sharoitida Fe ionlarini ishlab chiqarish mexanizmlariga ega. Tegishli sharoitlarda ular sideroforlarni sintez qiladi va chiqaradi, shu bilan temirning biologik mavjudligini oshiradi va tartibga soladi. hayot aylanishi, ularning biosintezidan Fe-siderofor kompleksining parchalanishigacha; bakteriyalarda siderofor biosintezining uchta mexanizmi; bakteriyalarning sideroforlar va siderofor hosil qiluvchi faolligini tahlil qilish usullari va bakteriya koloniyalarining siderofor hosil qiluvchi faolligini tekshirish usullari. Bakteriyalar tomonidan siderofor sintezining biokimyoviy, molekulyar-biologik va fiziologik xususiyatlarini yanada tahlil qilish va ulardan o‘simliklar tomonidan foydalanish barqaror qishloq xo‘jaligi uchun juda muhim bo‘lgan tuproq unumdorligini oshirish va o‘simlik biomassasini oshirish uchun samarali mikrobiologik preparatlarni yaratishga imkon beradi.

Kalit so‘zlar: sideroforlar, bakteriyalar, biosintez, PGPB, qishloq xo‘jaligi, tuproq bakteriyalari, tuproq mikrobiomasi, bioo‘g‘itlar, rizosfera, temir

Аннотация. Сидерофоры синтезируются и секретируются многими бактериями, дрожжами, грибами и растениями для хелатирования Fe (III). Различные бактерии, способствующие росту растений (PGPB), колонизируют ризосферу и способствуют усвоению железа растениями. Эти микроорганизмы обладают механизмами для производства ионов Fe в условиях дефицита железа. При соответствующих условиях они синтезируют и выделяют сидерофоры, тем самым увеличивая и регулируя биодоступность железа. Здесь мы обсуждаем разнообразную химическую природу сидерофоров, продуцируемых бактериями корней растений; жизненный цикл сидерофоров от их биосинтеза до деградации комплекса Fe–сидерофор; три механизма биосинтеза сидерофоров в бактериях; методы анализа сидерофоров и сидерофорпродуцирующей активности бактерий и методы скрининга сидерофорпродуцирующей активности бактериальных колоний. Дальнейший анализ биохимических, молекулярно-биологических и физиологических особенностей синтеза сидерофоров бактериями и их использования растениями позволит создать эффективные микробиологические препараты для повышения плодородия почв и увеличения биомассы растений, что весьма актуально для устойчивого земледелия.

Ключевые слова: сидерофоры, бактерии, биосинтез, PGPB, сельское хозяйство, почвенные бактерии, почвенный микробиом, биоудобрения, ризосфера, железо

Abstract. Siderophores are synthesized and secreted by many bacteria, yeasts, fungi, and plants for Fe (III) chelation. A variety of plant-growth-promoting bacteria (PGPB) colonize the rhizosphere and contribute to iron assimilation by plants. These microorganisms possess mechanisms to produce Fe ions under iron-deficient conditions. discuss the diverse chemical nature of siderophores produced by plant root bacteria; the life cycle of siderophores, from their biosynthesis to the Fe–siderophore complex degradation; three mechanisms of siderophore biosynthesis in bacteria; the methods for analyzing siderophores and the siderophore-producing activity of bacteria and the methods for screening the siderophore-producing activity of bacterial colonies. Further analysis of biochemical, molecular–biological, and physiological features of siderophore synthesis by bacteria and their use by plants will allow one to create effective microbiological preparations for improving soil fertility and increasing plant biomass, which is highly relevant for sustainable agriculture.

Keywords: siderophores, bacteria, biosynthesis, PGPB, agriculture, soil bacteria, soil microbiome, biofertilizers, rhizosphere, iron

Kirish. Fe ionlari hujayradagi turli metabolik yo‘llarning asosiy komponentlari hisoblanadi. Fe(II)/Fe(III) juftligi turli oksidlanish-qaytarilish reaksiyalarini katalizlashda va elektron uzatish tizimlarida ishtirok etadi. Fe-S klasterlari yoki gem guruhlari kabi temir o‘z ichiga olgan kofaktorlarga ega bo‘lgan yuzdan ortiq metabolik fermentlar tavsiflangan [1]. Fe o‘simliklarning ko‘plab jarayonlari, jumladan, fotosintez uchun zarurdir [2]: Fe fototizim I, sitoxrom b6f kompleksi va II fototizimning bir qismidir, Fe ionlari xlorofill sintezi va fotosintez apparatining umumiy faoliyati uchun

ham zarurdir [3]. Bundan tashqari, xloroplastlarda fotosintez jarayonida va mitoxondriyalarda oksidlovchi fosforillanish jarayonida elektron tashishda ishtirok etadigan ba’zi boshqa oqsillar va oqsil komplekslari Fe ga bog‘liq: gem bo‘lmagan Fe-S oqsillari (masalan, ferredoksin), gem oqsillari (masalan, katalaza va peroksidaza) va sitoxromlar [4]. Bundan tashqari, Fe ko‘plab o‘simlik gormonlari, masalan, etilen va 1-aminosiklopropan-1-karboksilat sintezida kofaktor bo‘lib xizmat qiladi [5]. Erkin Fe (II) tez oksidlangan Fe (III) ga oksidlanadi, u past eruvchanligi

tufayli biologik mavjud emas, yer qobig'ida Fe (III) ko'p bo'lishiga qaramay, assimilyatsiya qilish uchun Fe miqdori juda cheklangan [1]. O'simliklardagi Fe ning etishmasligi asosiy iqtisodiy muammo bo'lib, ekinlar sifati va hosildorligiga jiddiy ta'sir qiladi [3].

O'simliklar o'sishini rag'batlantiradigan bakteriyalar (PGPB) deb ataladigan turli xil bakteriyalar rizosferani kolonizatsiya qilishga va o'simliklar tomonidan Fe ning o'zlashtirilishini rag'batlantirishga qodir. Ushbu mikroorganizmlar temir tanqisligi sharoitida Fe ionlarini ishlab chiqarishi mumkin. Qiziqarli PGPB tegishli sharoitlarda sideroforlarni sintez qiladi va chiqaradi, shu bilan Fe ning bio-mavjudligini oshiradi va tartibga soladi [6]. Sideroforlar past molekulyar og'irlikdagi birikmalar (500-1500 Da) bo'lib, Fe (III) ga yuqori darajada yaqinlik qiladi ($K_f > 1030$). Sideroforlarning Fe ga yaqinligi shunchalik yuqoriki, Fe ni biriktiruvchi oqsillar molekularidan, masalan, ferritin, transferrin va laktoferrin [7,8]. Shunday qilib, sideroforlarning asosiy vazifasi oqsillar yoki suvda eruvchan birikmalar bilan bog'langan Fe ni mikroorganizmlar uchun qulay shaklga aylantirishdir [9].

Siderofor ishlab chiqaradigan PGPB o'simliklarning o'sishini rag'batlantiradi va o'simliklarning oziqlanishini yaxshilaydi [10], ammo PGPB ning o'simliklar uchun boshqa afzalliklari ham bor. Masalan, ular fosfatlarni [11] eritib, atmosfera azotini [12] fiksatsiya qila oladilar. Siderofor sintezi uchun mineral fosfat ham, mineral (organik) azot ham zarurligini hisobga olsak, bunday PGPB konsorsiumlari potentsial mikroo'g'itlar sifatida qaraladi. Boshqa PGPB mikroblarga qarshi birikmalar va hujayradan tashqari fermentlarni ishlab chiqarish orqali tuproq o'simlik patogenlarining ta'sirini kamaytirish orqali hosilning o'sishiga ta'sir qilishi mumkin [13]. Siderofor ishlab chiqaruvchi mikroblar ko'p sonli Fe-xelatlovchi birikmalarni hosil qiladi [14] va shu bilan noqulay sharoitlarda o'simliklarning fiziologik va biokimyoviy jarayonlarini tezlashtiradi [15,16]. Tuproqqa Fe (III) va sideroforlarni qo'shish faqat Fe (III) ni qo'shish bilan solishtirganda o'simliklarning yaxshi o'sishiga yordam beradi, bu o'simlik vaznining oshishi bilan tasdiqlanadi [17].

Dunyo aholisining muttasil o'sib borishi, ekin maydonlarining qisqarishi, ekinlarning genetik salohiyati kamayib borayotgan bir sharoitda qishloq xo'jaligining yangi texnologiyalarini joriy etish zarurati paydo bo'lmoqda. O'simliklarning noqulay tuproq sharoitlariga chidamliligini oshirish uchun kam ta'sirli agrotehnika echimlaridan foydalanganda yuqori to'yimli oziq-ovqatga yuqori talabni ta'minlash mumkin [18,19]. 2020-yil may oyida Yevropa Ittifoqi pestitsidlar, mikroblarga qarshi vositalar va o'g'itlardan ortiqcha foydalanishga bog'liqlikni kamaytirishga qaratilgan "Farm to Fork" (F2F) strategiyasini e'lon qildi. So'nggi bir necha yil davomida tadqiqotlar agrobiologik xilma-xillikni boshqarishga qaratilgan yangi agroekologik yondashuvlarga qaratilgan [20]. O'simlik biostimulyatorlari barqaror qishloq xo'jaligi uchun samarali bo'lishi mumkin bo'lgan keyingi avlod mahsulotlari. Bunday o'simlik biostimulyatorlari kimyoviy o'g'itlarni mikroorganizmlar bilan birlashtirishi mumkin va shuning uchun mikrobial o'simlik biostimulyatorlari sifatida tasniflanadi [20]. Hozirgi vaqtda ozuqa moddalarining kam bo'lgan taqdirda assimilyatsiyasini yaxshilash uchun o'ziga xos o'sish faolligiga ega mikroorganizmlarni tanlash, shuningdek, sho'rlanish va cho'llanishdan zarar ko'rgan hududlardan ajratilgan PGPBni qo'llash bo'yicha tadqiqotlar olib borilmoqda [20].

Ushbu sharhda asosiy siderofor ishlab chiqaruvchi PGPB ko'rib chiqiladi, qishloq xo'jaligi uchun istiqbolli bo'lgan bakteriyalar tomonidan ishlab chiqarilgan turli xil sideroforlarning tasnifi ko'rib chiqiladi va sideroforlarning bakterial hujayradagi

biosintez sintezidan o'simlikdagi Fe-siderofor kompleksidan Fe ajralib chiqishigacha bo'lgan hayot tsikli tavsiflanadi. Bundan tashqari, sideroforlar va siderofor ishlab chiqaruvchi bakteriyalarni aniqlash usullari ko'rib chiqiladi.

2. Siderofor ishlab chiqaruvchi bakteriyalar va ularning qishloq xo'jaligida qo'llanilishi.

Siderofor ishlab chiqaruvchi bakteriyalar 20 ta avlodda tavsiflangan: *Azotobacter* [21,22], *Azospirillum* [23], *Bacillus* [24], *Dickeya* [25], *Enterobacter* [26], *Klebsiella* [27], *Kosakonia* [28], *Methylobacterium* [29], [21], *Paenibacillus* [22], *Pseudomonas* [23], *Rhodococcus* [26], *Serratia* [24], *Streptomyces* [25] va boshqalar. Bakteriyalar tomonidan sideroforlarni ishlab chiqarish o'simliklar uchun foydalidir va o'simliklarning o'sishiga ta'sir qilishi mumkin bo'lgan PGPB [36] ning muhim xususiyati hisoblanadi [27]. Tuproq mikroorganizmlari tomonidan ishlab chiqarilgan sideroforlar o'simliklarni Fe bilan ta'minlaydi va ularning o'sishiga yordam beradi. Biroq, bakterial sideroforlar o'simliklar uchun patogen bo'lgan ba'zi zamburug'lar va bakteriyalar rivojlanishini cheklash uchun javobgardir [30]. Sideroforlarning biosintezi nafaqat PGPB uchun xarakterlidir, chunki ba'zi siderofor ishlab chiqaruvchi bakteriyalar odamlar uchun patogendir.

Bir vaqtning o'zida sideroforlarni ishlab chiqaradigan va azot fiksatsiyasiga ega bo'lgan PGPB bir qator rizobakteriyalarda tavsiflangan: *Pantoea dispersa* va *P. cypripedii* AF1, *Enterobacter asburiae* [29], *Kosakonia arachidis* EF1 [25] va *K. radicincitans* va *K. radicincitans*. [28]. *Variovorax paradoxus*, *Pseudomonas fluorescens* va *Bacillus megaterium* kabi PGPB o'simliklar o'sishi uchun foydali bo'lgan ko'proq faollikka ega: siderofor ishlab chiqarish, fosfatni eritish, ekzopolisaxaridlarni ishlab chiqarish, indoleasetik kislota ishlab chiqarish va sho'r va normal sharoitda ACC deaminaza faolligi. Ushbu mikroorganizmlar bilan emlash bodring o'sishiga ijobiy ta'sir ko'rsatdi [45].

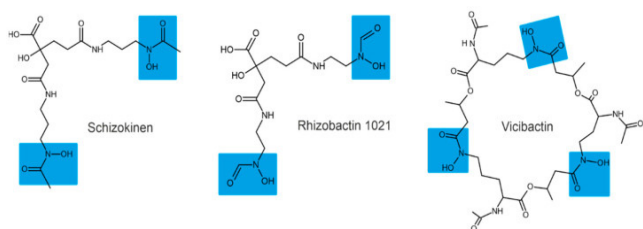
B. subtilis Fe-xelatlovchi birikmalarni ishlab chiqaradi, buning natijasida qurg'oqchilik sharoitida bug'doy o'simliklarining o'sishi yaxshilanadi [26]. *B. subtilis* MF497446 va *P. koreensis* MG209738 makkajo'xori ekinlarida sideroforlar hosil qilishi va *Cephalosporium maydis* kasalligiga chidamliligini keltirib chiqarishi ko'rsatilgan [27]. Kolzadan ajratilgan *Bacillus subtilis* 330-2 shtammi sideroforlarni ishlab chiqarishi va in vitro zamburug'li infeksiyalarni sezilarli darajada bostirishi aniqlandi: *Rhizoctonia solani* AG1-IA, *Botrytis cinerea*, *Fusarium oxysporum*, *Alternaria alternata*, *Cochliobolus heterotrophusporory*. Bu shtamm sholi va makkajo'xori ko'chatlarining o'sishini oshirdi [28]. *B. aryabhattai* MS3 sho'r bo'lmagan va sho'rlangan (200 mM NaCl) sharoitida guruch hosildorligini mos ravishda 60 va 43% ga oshirishi ko'rsatilgan [15].

3. Sideroforlar kimyosi va tasnifi

Barcha sideroforlar istisnosiz Fe (II) ga qaraganda Fe (III) ga yuqoriroq yaqinlikni namoyon qiladi. Bundan tashqari, ularning Fe (III) ga yaqinligi boshqa ikki yoki uch valentli metallarga qaraganda ancha yuqori. Bundan tashqari, sideroforlar ifloslangan tuproqlardan bir nechta og'ir metallarni o'zlashtirishda ishtirok etishi mumkin, bu bioremediatsiya uchun tegishli bo'lishi mumkin [16].

Siderofor molekulasida odatda kislorod atomlari bilan muvofiqlashtirilgan temir atomiga ega, eng keng tarqalgan geometriyasi oktaedral bo'lib, olti ligandni Fe markazi atrofida minimal ligand itarish bilan tartibga solishga imkon beradi. Oktaedral maydon termodinamik jihatdan barqaror yuqori spinli Fe (III) zarrachalarining shakllanishiga yordam beradi. Sideroforning turiga qarab, oktaedral maydon buzilishi mumkin, ba'zan azot yoki oltingugurt koordinatsion atomlar sifatida sideroforga qo'shilishi

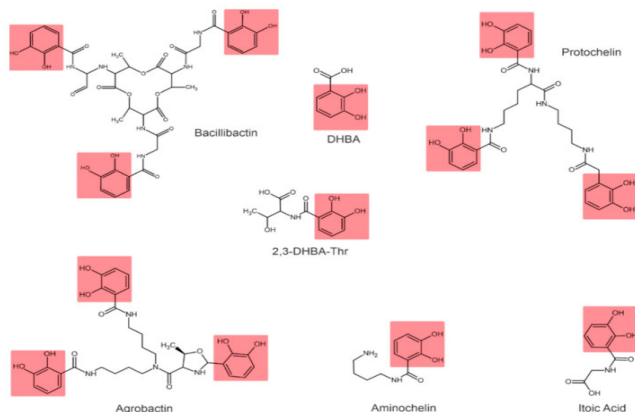
mumkin, bunday siderofor variantlari Fe (III) ga nisbatan pastroq yaqinlikka ega [25]. Siderofor strukturasi Fe (III) gidroksamatlar, a-gidroksikarboksilatlar va katexolatlar kabi bidentat funktsional guruhlari, shuningdek, polidentat fenolatlar, azot geterotsikllari va karboksilatlarining birikmalari bilan muvofiqlashtirilgan bo'lishi mumkin [25]. Kimyoviy tabiatiga ko'ra sideroforlar katexolatlar va fenolatlar, gidroksamatlar, karboksilatlar va aralash tipdagi sideroforlarga bo'linadi [25.23]. Aralash tipdagi sideroforlar o'z tuzilishida bir vaqtning o'zida ikki yoki uchta sinfga mos keladi. Shuning uchun ular alohida sinf sifatida ko'rib chiqiladi. Turli sinfdagi sideroforlarning kimyoviy tuzilmalari 1-rasm va 2-rasm ko'rsatilgan bo'lib, gidroksamat funktsional guruhlari ko'k rangda, katexolat funktsional guruhlari qizil rangda, karboksilat funktsional guruhlari esa yashil rangda belgilangan. Turli sinflardagi sideroforlarning o'ziga xos xususiyatlari keyingi bo'limlarda ko'rib chiqiladi.



1-rasm. Gidroksamat sideroforlariga misollar: shizokinen, rizobaktin, visibaktin. Gidroksamat funktsional guruhlari ko'k rang bilan ta'kidlangan.

3.1. Gidroksamat sideroforlar

Gidroksamat sideroforlari tarkibida $C(=O)N(OH)R$ tuzilmasi mavjud bo'lib, R aminokislota yoki uning hosilasi bo'lib, Fe ionlari bilan bidentat ligand hosil qiluvchi ikkita kislorod atomini o'z ichiga oladi. Har bir siderofor Fe(III) ionlari bilan heksadentat ligandlar va oktaedrik kompleks birikmalar hosil qilishga qodir [28]. Gidroksamat Fe (III) bilan birlashganda, uning funktsional guruhi gidroksilamin guruhidan ($-NOH$) protonni yo'qotib, bidentat ligand hosil qiladi [20].



2-rasm. Katexolat tipdagi sideroforlarga misollar. Katekolat funktsional guruhlari qizil rang bilan ta'kidlangan.

Bacillus megaterium ATCC 19213 bakteriyasi Fe-cheklangan sharoitda ikkita gidroksamat sideroforini (shizokinen va N-deoksishizokinen) ishlab chiqarishi ma'lum [21]. Fe (III) ionlari uchun yuqori yaqinlikdan tashqari, bu sideroforlar alyuminiyni xelatlash qobiliyatiga ega [22]. *Rhizobium leguminosarum* IARI

917 shizokinen sideroforini ishlab chiqarishi ham ma'lum [24]. *Pantoea vagans* C9-1 gidroksamat tipdagi desferiksaminga o'xshash sideroforlarni ishlab chiqaradi [18]. *Rhizobium radiobacter*ning ayrim shtammlari gidroksamat tipdagi sideroforlarni ishlab chiqarishga qodir [26]; masalan, *Rhizobium meliloti* rizobaktin deb ataladigan siderofor ishlab chiqaradi [25]. R. meliloti 1021 rizobaktinning rizobaktin 1021 deb ataladigan variantini ishlab chiqaradi [23]. Visibaktin siklik trihidroksamat sideroforidir va R. leguminosarum va R. phaseoli [26] da topilgan.

3.2. Katekolatli sideroforlar

Katexolat tipdagi sideroforlarda Fe(III) ioni gidroksil yoki katexolat guruhlari bilan bog'lanadi. Fe (III) bilan xelyatsiya qilinganda, har bir katexolat guruhidan ikkita kislorod atomi ishtirok etadigan olti burchakli-oktaedral kompleks hosil bo'ladi [30]. Barcha katexolat sideroforlari salitsil yoki 2,3-dihidroksibenzoy kislotalarining (2,3-DHBA) hosilalaridir [23].

Spirilobaktin deb ataladigan katexolat tipdagi siderofor Azospirillum brasilense tomonidan Fe ni kamaytiruvchi muhitda ishlab chiqariladi [81]. *Azospirillum lipoferum* treonin va lizin bilan konjugatsiyalangan 2,3-dihidroksibenzoy kislota (2,3-DHBA) va 3,5-DHBA ishlab chiqaradi [28], ular ham siderofor faolligini ko'rsatadi.

Azotobacter vinelandii to'rtta katexolat sideroforlarini ishlab chiqarishi ma'lum: aminokolin, nitroxolin, protochelin va 2,3-DHBA [23.24]. *Rhizobium leguminosarum* IARI 102 shuningdek, treonin (2,3-DHBA-Thr) bilan konjugatsiyalangan 2,3-DHBA ishlab chiqaradi [30].

Bacillus subtilis 2,3-dihidroksilbenzoilglisin hosil bo'lishi bilan tavsiflanadi, shuningdek, itoik kislota [14]. Bacillibaktin deb ataladigan ushbu kislotalarning trimerik esteri tasvirlangan [25]. Bacillibaktin ishlab chiqarish *B. thuringiensis* [26] uchun ham tavsiflangan. *Pantoea vagans* C9-1 enterobaktinga o'xshash katekol sideroforini ishlab chiqaradi [17]. *Rhizobium radiobacteri* agrobaktin deb ataladigan trikatexolat sideroforini ishlab chiqaradi [30].

3.3. Karboksilat va aralash tipdagi sideroforlar

Karboksilat tipdagi sideroforlar Fe bilan karboksil va gidroksil guruhlari orqali bog'lanadi [80]. PGPB tarkibidagi karboksilat tipdagi sideroforlar adabiyotda tasvirlanmagan. Biroq, bu sideroforlar aralash tipdagi sideroforlar orasida uchraydi.

Yuqorida aytib o'tilgan turlarga qo'shimcha ravishda, ba'zi sideroforlar bir nechta Fe-xelatlovchi guruhlarni o'z ichiga oladi va shuning uchun aralash tipdagi sideroforlar deb tasniflanadi.

Pseudomonas floresan shtammlari tomonidan ishlab chiqarilgan sideroforlar pyoverdinlardir [29]. Barcha pioverdinlar tarkibida bitta xinolin xromofori, peptid va xromoforga biriktirilgan dikarbon kislota (yoki unga mos keladigan amid) mavjud. Peptid har doim bir xil shtammdagi bakteriyalarda bir xil bo'ladi, lekin shtammlar va turlar bo'yicha farq qilishi mumkin [92]. Masalan, *Pseudomonas fluorescens*dan pyoverdin, pyoverdin 0 va pyoverdin A (yoki ferribaktin) deb ataladigan uch xil pioverdin ajratilgan [30]. *Pseudomonas syringae* kabi *Pseudomonas* jinsining boshqa bakteriyalari ham pioverdin sideroforlarini ishlab chiqarishi ma'lum [94]. Bundan tashqari, *Pseudomonas aureofaciens* pyoverdin sideroforlarini ishlab chiqarishi haqida xabar berilgan [29].

Azotobacter vinelandii dan ajratilgan birinchi siderofor azotobaktin [17], pioverdin tipdagi siderofor edi. A. vinelandii ning pioverdin tuzilishi yadro magnit-rezonans usuli bilan aniqlangan [18]. Xromofor o'ziga xos optik xususiyatlarga ega va mos ravishda 380 va 500 nm da o'ziga xos yutilish va floresansga ega [20].

Xulosa.

O'simliklar sideroforlarni ishlab chiqarishi mumkin bo'lgan foydali va patogen mikroorganizmlar bilan o'zaro ta'sir qiladi. Siderofor sintezi mexanizmlarini tahlil qilish va ularning o'simliklarning o'sishi va rivojlanishiga ta'siri ratsional dehqonchilikning yangi strategiyalarini ishlab chiqishda muhim ahamiyatga ega.

Yangi bioo'g'itlar sifatida siderofor ishlab chiqaruvchi bakteriyalarga katta ilmiy qiziqish bo'lishiga qaramay, hozirgi vaqtda sideroforlarning tabiati va ularning o'simliklarning o'sishi

va rivojlanishiga ta'siri o'rtasidagi bog'liqlik haqida hech qanday tushuncha yo'q. Shuningdek, bakterial sideroforlar yordamida o'simliklar Fe ni assimilyatsiya qilishning aniq mexanizmi haqida tushuncha yo'q.

Siderofor biosintezining biokimyoviy mexanizmlari va molekulyar biologik xususiyatlarini va uning fiziologik rolini keyingi tahlil qilish o'simliklarning mahsuldorligini har tomonlama oshirishga olib keladigan konsortsiumlarni olish uchun rizosfera PGPB ning yangi samarali kombinatsiyalarini topish uchun talab qilinadi.

ADABIYOTLAR:

1. Miethke M., Marahiel M.A. Siderophore-Based Iron Acquisition and Pathogen Control. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2007;71:413–451. doi: 10.1128/MMBR.00012-07. [DOI] [PMC free article] [PubMed] [Google Scholar]
2. Ganz T., Nemeth E. Iron Homeostasis in Host Defence and Inflammation. *Nat. Rev. Immunol.* 2015;15:500–510. doi: 10.1038/nri3863. [DOI] [PMC free article] [PubMed] [Google Scholar]
3. Briat J.-F., Dubos C., Gaymard F. Iron Nutrition, Biomass Production, and Plant Product Quality. *Trends Plant Sci.* 2015;20:33–40. doi: 10.1016/j.tplants.2014.07.005. [DOI] [PubMed] [Google Scholar]
4. Tripathi D.K., Singh S., Gaur S., Singh S., Yadav V., Liu S., Singh V.P., Sharma S., Srivastava P., Prasad S.M., et al. Acquisition and Homeostasis of Iron in Higher Plants and Their Probable Role in Abiotic Stress Tolerance. *Front. Environ. Sci.* 2018;5:86. doi: 10.3389/fenvs.2017.00086. [DOI] [Google Scholar]
5. Singh P., Chauhan P.K., Upadhyay S.K., Singh R.K., Dwivedi P., Wang J., Jain D., Jiang M. Mechanistic Insights and Potential Use of Siderophores Producing Microbes in Rhizosphere for Mitigation of Stress in Plants Grown in Degraded Land. *Front. Microbiol.* 2022;13:898979. doi: 10.3389/fmicb.2022.898979. [DOI] [PMC free article] [PubMed] [Google Scholar]
6. Raymond K.N., Dertz E.A., Kim S.S. Enterobactin: An Archetype for Microbial Iron Transport. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2003;100:3584–3588. doi: 10.1073/pnas.0630018100. [DOI] [PMC free article] [PubMed] [Google Scholar]
7. Li K., Chen W.-H., Bruner S.D. Microbial Siderophore-Based Iron Assimilation and Therapeutic Applications. *BioMetals.* 2016;29:377–388. doi: 10.1007/s10534-016-9935-3. [DOI] [PubMed] [Google Scholar]
8. Ratledge C., Dover L.G. Iron Metabolism in Pathogenic Bacteria. *Annu. Rev. Microbiol.* 2000;54:881–941. doi: 10.1146/annurev.micro.54.1.881. [DOI] [PubMed] [Google Scholar]
9. Dertz E.A., Xu J., Stintzi A., Raymond K.N. Bacillibactin-Mediated Iron Transport in *Bacillus subtilis*. *J. Am. Chem. Soc.* 2006;128:22–23. doi: 10.1021/ja055898c. [DOI] [PubMed] [Google Scholar]
10. Campestre M.P., Castagno L.N., Estrella M.J., Ruiz O.A. Lotus Japonicus Plants of the Gifu B-129 Ecotype Subjected to Alkaline Stress Improve Their Fe²⁺ Bio-Availability through Inoculation with *Pantoea Eucalypti* M91. *J. Plant Physiol.* 2016;192:47–55. doi: 10.1016/j.jplph.2016.01.001. [DOI] [PubMed] [Google Scholar]
11. Timofeeva A., Galyamova M., Sedykh S. Prospects for Using Phosphate-Solubilizing Microorganisms as Natural Fertilizers in Agriculture. *Plants.* 2022;11:2119. doi: 10.3390/plants11162119. [DOI] [PMC free article] [PubMed] [Google Scholar]
12. Pankiewicz V.C.S., do Amaral F.P., Ané J.-M., Stacey G. Diazotrophic Bacteria and Their Mechanisms to Interact and Benefit Cereals. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 2021;34:491–498. doi: 10.1094/MPMI-11-20-0316-FI. [DOI] [PubMed] [Google Scholar]
13. Latha P., Anand T., Ragupathi N., Prakasam V., Samiyappan R. Antimicrobial Activity of Plant Extracts and Induction of Systemic Resistance in Tomato Plants by Mixtures of PGPR Strains and Zimmu Leaf Extract against *Alternaria Solani*. *Biol. Control.* 2009;50:85–93. doi: 10.1016/j.biocontrol.2009.03.002. [DOI] [Google Scholar]
14. Alam A. Soil Degradation: A Challenge to Sustainable Agriculture. *Int. J. Sci. Res. Agric. Sci.* 2014;1:52. doi: 10.12983/ijsras-2014-p0050-0055. [DOI] [Google Scholar]
15. Sultana S., Alam S., Karim M.M. Screening of Siderophore-Producing Salt-Tolerant Rhizobacteria Suitable for Supporting Plant Growth in Saline Soils with Iron Limitation. *J. Agric. Food Res.* 2021;4:100150. doi: 10.1016/j.jafr.2021.100150. [DOI] [Google Scholar]
16. Hofmann M., Heine T., Malik L., Hofmann S., Joffroy K., Senges C.H.R., Bandow J.E., Tischler D. Screening for Microbial Metal-Chelating Siderophores for the Removal of Metal Ions from Solutions. *Microorganisms.* 2021;9:111. doi: 10.3390/microorganisms9010111. [DOI] [PMC free article] [PubMed] [Google Scholar]
17. De Serrano L.O. Biotechnology of Siderophores in High-Impact Scientific Fields. *Biomol. Concepts.* 2017;8:169–178. doi: 10.1515/bmc-2017-0016. [DOI] [PubMed] [Google Scholar]
18. Szparaga A., Kuboń M., Kocira S., Czerwińska E., Pawłowska A., Hara P., Kobus Z., Kwaśniewski D. Towards Sustainable Agriculture—Agronomic and Economic Effects of Biostimulant Use in Common Bean Cultivation. *Sustainability.* 2019;11:4575. doi: 10.3390/su11174575. [DOI] [Google Scholar]
19. Mannino G., Gentile C., Ertani A., Serio G., Berteà C.M. Anthocyanins: Biosynthesis, Distribution, Ecological Role, and Use of Biostimulants to Increase Their Content in Plant Foods—A Review. *Agriculture.* 2021;11:212. doi: 10.3390/agriculture11030212. [DOI] [Google Scholar]
20. Castiglione A.M., Mannino G., Contatese V., Berteà C.M., Ertani A. Microbial Biostimulants as Response to Modern Agriculture Needs: Composition, Role and Application of These Innovative Products. *Plants.* 2021;10:1533. doi: 10.3390/

plants10081533. [DOI] [PMC free article] [PubMed] [Google Scholar]

21. Baars O., Zhang X., Morel F.M.M., Seyedsayamdost M.R. The Siderophore Metabolome of *Azotobacter Vinelandii*. *Appl. Environ. Microbiol.* 2016;82:27–39. doi: 10.1128/AEM.03160-15. [DOI] [PMC free article] [PubMed] [Google Scholar]

22. Romero-Perdomo F., Abril J., Camelo M., Moreno-Galván A., Pastrana I., Rojas-Tapias D., Bonilla R. *Azotobacter Chroococcum* as a Potentially Useful Bacterial Biofertilizer for Cotton (*Gossypium hirsutum*): Effect in Reducing N Fertilization. *Rev. Argent. Microbiol.* 2017;49:377–383. doi: 10.1016/j.ram.2017.04.006. [DOI] [PubMed] [Google Scholar]

23. Mishra A., Baek K.-H. Salicylic Acid Biosynthesis and Metabolism: A Divergent Pathway for Plants and Bacteria. *Biomolecules.* 2021;11:705. doi: 10.3390/biom11050705. [DOI] [PMC free article] [PubMed] [Google Scholar]

24. Kesaulya H., Hasinu J.V., Tuhumury G.N. Potential of *Bacillus* Spp Produces Siderophores Insuppressing The wilt Disease of Banana Plants. *IOP Conf. Ser. Earth Environ. Sci.* 2018;102:012016. doi: 10.1088/1755-1315/102/1/012016. [DOI] [Google Scholar]

25. Sandy M., Butler A. Chrysobactin Siderophores Produced by *Dickeya Chrysanthemi* EC16. *J. Nat. Prod.* 2011;74:1207–1212. doi: 10.1021/np200126z. [DOI] [PMC free article] [PubMed] [Google Scholar]

26. Sah S., Singh R. Siderophore: Structural And Functional Characterisation—A Comprehensive Review. *Agric.* 2015;61:97–114. doi: 10.1515/agri-2015-0015. [DOI] [Google Scholar]

27. Zhang W., Zhang Y., Wang X., Ding F., Fu Y., Zhao J., Song W., Opiyo O.J., Zhang F., Chen X. Siderophores in Clinical Isolates of *Klebsiella Pneumoniae* Promote Ciprofloxacin Resistance by Inhibiting the Oxidative Stress. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 2017;491:855–861. doi: 10.1016/j.bbrc.2017.04.108. [DOI] [PubMed] [Google Scholar]

28. Singh R.K., Singh P., Li H.-B., Guo D.-J., Song Q.-Q., Yang L.-T., Malviya M.K., Song X.-P., Li Y.-R. Plant-PGPR Interaction Study of Plant Growth-Promoting Diazotrophs *Kosakonia radicincitans* BA1 and *Stenotrophomonas maltophilia* COA2 to Enhance Growth and Stress-Related Gene Expression in *Saccharum* Spp. *J. Plant Interact.* 2020;15:427–445. doi: 10.1080/17429145.2020.1857857. [DOI] [Google Scholar]

29. Juma P.O., Fujitani Y., Alessa O., Oyama T., Yurimoto H., Sakai Y., Tani A. Siderophore for Lanthanide and Iron Uptake for Methylo trophy and Plant Growth Promotion in *Methylobacterium Aquaticum* Strain 22A. *Front. Microbiol.* 2022;13:921635. doi: 10.3389/fmicb.2022.921635. [DOI] [PMC free article] [PubMed] [Google Scholar]

30. Hoshino Y., Chiba K., Ishino K., Fukai T., Igarashi Y., Yazawa K., Mikami Y., Ishikawa J. Identification of Nocobactin NA Biosynthetic Gene Clusters in *Nocardia Farcinica*. *J. Bacteriol.* 2011;193:441–448. doi: 10.1128/JB.00897-10. [DOI] [PMC free article] [PubMed] [Google Scholar]