

مجله ایمنی زیستی

دوره ۱۲، شماره ۱، بهار ۱۳۹۸

ISSN 2716-9804 الکترونیکی، ISSN 2717-0632 چاپی

مروری بر زیست‌شناسی و توانایی بیماری‌زایی باکتری
Photorhabdus luminescens همزیست نماتد بیمارگر حشرات
Heterorhabditis bacteriophora به‌عنوان عامل مهار زیستی

لاله ابراهیمی

استادیار پژوهشی - بخش تحقیقات کنترل بیولوژیک، موسسه تحقیقات گیاهپزشکی کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج

کشاورزی، تهران، ایران

ebrahimi.laleh@gmail.com

تاریخ دریافت: ۹۸/۰۴/۲۰، تاریخ پذیرش ۹۹/۰۲/۲۳

صفحه ۶۸-۵۷

چکیده

نماتدهای بیمارگر حشرات متعلق به خانواده‌های Heterorhabditidae و Steinernematidae عوامل کنترل زیستی حشرات هستند. باکتری *Photorhabdus luminescens* همزیست نماتد (Heterorhabditidae) *Heterorhabditis bacteriophora* است که در روده نماتد همزیست خود مستقر بوده، فاکتورهای بیماری‌زا، ترکیبات سمی و ضد میکروبی متعددی را تولید می‌کند که امکان کشتن حشرات میزبان و همچنین نماتدهای غیر همزیست از جمله نماتدهای بیمارگر گیاهی را فراهم می‌آورد. با توجه به ویژگی‌های بیماری‌زایی و توانایی آلوده کردن دامنه وسیعی از حشرات آفت، رابطه *H. bacteriophora* - *Ph. Luminescens* گزینه امیدبخشی برای استفاده در کشاورزی در زمینه تولید انبوه عوامل کنترل زیستی است، چراکه با توجه به دامنه وسیع میزبانی و عدم تاثیر روی موجودات غیر هدف و محیط زیست، امکان کنترل موثر گونه‌های مختلف حشرات را با یک ترکیب طبیعی به جای چندین ترکیب شیمیایی فراهم می‌آورد. علاوه بر این، انتقال موفقیت‌آمیز ژن *tcdA* که کدکننده پروتئین کشنده علیه حشرات گیاهخوار است، از *Ph. luminescens* به گیاه *Arabidopsis thaliana* به‌منظور کنترل آفات گیاهخوار نیز احتمال جایگزینی این باکتری با *Bacillus thuringiensis* را در تولید گیاهان تراژن افزایش می‌دهد. در این مقاله به معرفی این باکتری و ویژگی‌های آن برای استفاده در کنترل آفات کشاورزی پرداخته شده است.

واژه‌های کلیدی: *Photorhabdus luminescens*، *Heterorhabditis bacteriophora*، ژن *tcdA*، پروتئین حشره کش، تراژن.

مقدمه

نماتدهای بیمارگر حشرات متعلق به خانواده‌های Heterorhabditidae و Steinernematidae از مؤثرترین و مفیدترین نوع بیمارگرهای حشرات هستند و به ترتیب با باکتری‌های جنس *Photorhabdus* و *Xenorhabdus* رابطه همزیستی دارند (۱، ۲ و ۳). این نماتدها ضمن کنترل حشرات، نسبت به محیط زیست نیز بی‌ضرر هستند. همچنین، می‌توان آن‌ها را از طریق مهندسی ژنتیک دستکاری کرده و بیماری‌زایی و پایداری‌شان را براساس اهداف موردنظر تغییر داد. برخی از زهرابه‌های تولیدی آن‌ها قابل انتقال و بیان در میکروارگانیسم‌ها است و همچنین این نماتدها به‌عنوان عامل کنترل زیستی اشیباعی (inundative) یا تقویتی (augmentative) قابل استفاده هستند (۳). یکی دیگر از مزیت‌های نماتدهای بیمارگر حشرات و باکتری همزیست آن‌ها دامنه وسیع میزبانی است. با این حال، برخی از حشرات دارای سامانه ایمنی موثر علیه حمله نماتدهای بیمارگر حشرات هستند

که شامل دفاع سلولی (از جمله انکپسوله کردن نماتد به وسیله هموسیت‌ها) و غیر سلولی (از جمله آنزیم پروفنلاکسیداز) است (۴، ۵، ۶، ۷ و ۸).

یکی از مسائل مهم و در عین حال مبهم در میکروبیولوژی توانایی برخی از میکروارگانیسم‌ها در ایفای نقش پاتوژن در یک موقعیت خاص و همزیست در موقعیت دیگر است. باکتری *Photorhabdus luminescens* دارای چنین ویژگی بوده و چرخه زیستی آن شامل نقش‌های پاتوژن و همزیست است (۹). این باکتری همزیست *Heterorhabditis bacteriophora* (Heterorhabditidae) از اعضای خانواده Entrobacteriaceae زیر رده گاما- γ (subclass) در *Proteobacteria*، یک باکتری گرم منفی با ویژگی بایولومینسنت است (۱۰، ۱۱، ۱۲، ۱۳) که به صورت همزیست در داخل دستگاه گوارش لاروهای آلوده‌کننده نماتدهای مذکور یافت می‌شود. *Ph. luminescens* دارای پنج میکرون طول و یک میکرون عرض است. مهم‌ترین ویژگی‌های این باکتری

"ابراهیمی، مروری بر زیست‌شناسی و توانایی بیماری‌زایی باکتری *Photorhabdus luminescens* ..."

incognita و *Meloidogyne*
xylophilus و *Bursaphelenchus* دارد
(۱۵). علاوه بر این، مسئله امیدبخش دیگر در مورد این باکتری، انتقال موفقیت‌آمیز ژن *tcdA* که کدکننده پروتئین کشنده علیه حشرات گیاه‌خوار است. از *Ph. luminescens* به گیاه *Arabidopsis thaliana* به منظور کنترل آفات گیاه‌خوار بود که منجر به کنترل کرم شاخدار توتون شد (۱۶).

باکتری‌های فاز یک و فاز دو

سلول‌های فاز یک (سلول‌های اولیه) و فاز دو (سلول‌های ثانویه) از نظر فنوتیپی دارای تفاوت‌هایی هستند. در اصل سلول‌های فاز یک دارای یک سری ویژگی‌هایی هستند که این ویژگی‌ها در سلول‌های فاز دو مختل شده و یا در میزان بسیار کمی وجود دارند. یکی از این ویژگی‌ها مختل شده در سلول‌های فاز دو، توانایی پیوند با رنگ است (۱۷). به طوری که یکی از اولین مراحل کشت و خالص‌سازی باکتری‌های فاز یک رنگ‌آمیزی با رنگ بروموتیمول بلو در محیط کشت اختصاصی NBTA (شامل

عبارتند از: الف) توانایی تولید و ترشح ترکیب‌های سمی با وزن مولکولی بالا که منجر به مرگ سریع حشره (۲۴ تا ۴۸ ساعت) می‌شود، ب) توانایی تولید آنزیم‌هایی که قادر به تبدیل محتوای بدن حشره به مواد مغذی هستند، ج) تولید مواد آنتی‌بیوتیک که مانع از فعالیت باکتری‌های رقیب می‌شود، د) تولید رنگدانه و، ه) بایولو مینسنت بودن. این باکتری دارای چرخه زیستی دو فازی است: یک فاز هم‌زیست با نماتد که باکتری وارد روده نماتد شده و تکثیر می‌شود و یک فاز بیمارگر حشره که باکتری توکسین‌های مختلفی را به منظور کشتن حشره تولید و رهاسازی می‌کند (۱۰، ۱۱، ۱۴). ترکیبات به دست آمده از باکتری هم‌زیست نماتدهای بیمارگر حشرات، علاوه بر قدرت کشندگی روی حشرات آفت کشاورزی، روی کنه‌های گیاهی نیز اثر مشابه دارند (۱۴). همچنین متابولیت‌های تولید شده توسط *Ph. luminescens* اثر کشندگی سریع روی نماتدهای بیمارگر گیاهی از جمله نماتد گـرـه ریشـه

همزیست را درون بدن حشره فراهم می‌آورند (۱۷ و ۱۸).

رابطه همزیستی با نماتد و نحوه بیماری زایی در حشرات

رابطه همزیستی بین *H. bacteriophora* و *Ph. luminescens* برای زنده ماندن نماتد ضروری است. سلول‌های اولیه باکتری (سلول‌های فاز یک) توسط لاروهای آلوده‌کننده نماتد حمل می‌شود. لاروهای آلوده‌کننده نماتد، میزبان‌های حشره‌ای مناسب را جستجو کرده و آن‌ها را مورد تهاجم قرار می‌دهند. این نماتدها از طریق منافذ طبیعی بدن حشره (دهان، مخرج و روزنه‌های تنفسی) وارد میزبان‌های خود می‌شوند. گونه‌های *Heterorhabditis* علاوه بر منافذ طبیعی، با کمک یک زائده دندان‌مانند خود که در قسمت سر نماتد قرار دارد (شکل ۱)، از نواحی غشایی بین بندهای بدن حشرات نیز به میزبان‌های خود نفوذ می‌کنند. نماتد پس از نفوذ، خود را به هموسل میزبان رسانده و باکتری همزیست که در روده‌ی نماتد حمل می‌شود، مستقیماً از دهان نماتد (در اثر عمل پمپ‌زنی مری نماتد)

آگار غذایی، ۰/۰۲۵ درصد بروموتیمول بلو، ۰/۰۰۴ درصد تری فنیل تترازولیوم کلراید) است (۱۷).

سایر ویژگی‌های مختل‌شده در سلول‌های فاز دو شامل تولید رنگ کمتر، تولید آنتی بیوتیک کمتر و تقریباً عدم وجود ویژگی بیولومینسنت است. علی‌رغم مختل‌شدن این صفات، فاز دو دارای قدرت بیماری‌زایی است اما شدت و وسعت کمتری نسبت به فاز یک دارد. باکتری‌های فاز یک قدرت جذب رنگ بروموتیمول آبی را دارند و بنابراین در روی این محیط کشت به رنگ آبی تیره دیده می‌شوند، درحالی‌که باکتری فاز دو رنگ تری فنیل تترازولیوم کلراید را جذب کرده و در محیط به رنگ قهوه‌ای دیده می‌شود. علاوه بر این‌ها، سلول‌های ثانویه یک بازدارنده پروتئاز نیز تولید می‌کنند؛ به همین دلیل در مقایسه با سلول‌های اولیه فاقد فعالیت پروتئازی هستند. وجود پروتئازها در بیماری‌زایی بسیار مهم است، چون پروتئاز به صورت فعال در شکستن پروتئین‌ها در بدن حشرات دخیل هستند و امکان تکثیر و تولیدمثل باکتری و نماتد

"ابراهیمی، مروری بر زیست‌شناسی و توانایی بیماری‌زایی باکتری *Photorhabdus luminescens* ..."

بافت‌های تجزیه شده حشره تغذیه می‌کنند. در نهایت، نسل جدیدی از لاروهای آلوده‌کننده، باکتری‌ها را دوباره در محل مخصوص بدنشان ذخیره کرده و حشره را برای جستجوی میزبان‌های جدید ترک می‌کنند. این باکتری‌ها علاوه بر سمیتی که از طریق رابطه همزیستی با نماتد علیه آفات بروز می‌دهند، به تنهایی و از طریق دهانی نیز علیه آفات حشره‌ای سمی هستند (۱۴ و ۱۹). ژن‌های توکسین‌های خالص‌سازی شده از *Photorhabdus* قابل انتقال به گیاهان برای ایجاد گیاهان تراژن مقاوم به آفات هستند.

به سیستم گردش خون حشره یا هموسل رهاسازی می‌شوند (۱ و ۱۰). این باکتری‌ها به سرعت در داخل بدن حشره تکثیر می‌شوند و ظاهراً تحت تاثیر سیستم ایمنی حشره قرار نمی‌گیرند. *Photorhabdus* ابتدا دستگاه گوارش را کلونیزه می‌کند و در هموسل به سرعت رشد می‌کند و بعد تمام بافت‌های دیگر حشره را کلونیزه می‌کند. آنزیم‌های تولیدشده توسط باکتری، بافت‌های بدن حشره را تجزیه نموده و تبدیل به مواد مغذی برای نماتد و باکتری می‌کنند. نماتدها نیز در داخل لاشه حشره نشو و نما کرده، تکثیر شده، از باکتری و



شکل ۱: زائده دندان‌مانند در قسمت سر *Heterorhabditis bacteriophora* (تصویر از نویسنده)

فاکتورهای بیماری‌زایی

توکسین‌هایی که توسط *Ph. luminescens* تولید می‌شوند، در چهار گروه قرار می‌گیرند، (۱) توکسین‌های (۲) *Mcf* (Makes caterpillars floppy)؛ (۳) ترکیب‌های توکسینی (Tcs)؛ (۴) پروتئین‌های مرتبط با *Photorhabdus* و *Photorhabdus* insect related *Photorhabdus* toxins (Pir) و (۴) *Photorhabdus* virulence cassettes (PVC) و لپازها. در ادامه، هر یک از این چهار گروه شرح داده شده است (۱۴، ۲۰، ۲۱، ۲۲).

۱) توکسین‌های Mcf

توکسین‌های Mcf باعث می‌شوند سلول‌ها فنوتیپی را انتخاب کنند که مشابه سلول‌های تحت آپوپتوز یا مرگ برنامه ریزی شده سلولی هستند. سلول‌های تحت تاثیر این توکسین‌ها تغییراتی را در مورفولوژی خود طی شش ساعت بعد از آلوده شدن نشان می‌دهند. سلول‌های آلوده به دلیل تخریب غشای سلولی متلاشی می‌شوند. مطالعه‌های مختلف نشان داده است که تزریق این توکسین‌ها به درون معده حشرات، در مدت زمان کوتاه (۱۲)

ساعت) علایم شدیدی از متلاشی شدن سلول‌ها را نشان می‌دهد. با توجه به اینکه معده حشرات یکی از مهم‌ترین اندام‌های تنظیم اسمزی است، تخریب این سیستم منجر به صدمات شدید به حشره می‌شود.

۲) ترکیب‌های توکسینی (Tcs)

ترکیب‌های توکسینی تولید شده توسط *Ph. luminescens* به ترکیب‌های توکسینی a تا d (tca, tcb, tcc, tcd) تقسیم می‌شوند. این توکسین‌ها دارای وزن مولکولی بالا و توانایی حشره‌کشی به صورت دهانی (گوارشی) هستند. ترکیب توکسینی Tca بعد از مصرف دهانی یا تزریق فعال می‌شود. بلعیدن Tca منجر به تورم و آماسیدن سلول‌های ستونی دیواره روده و از بین رفتن هسته سلول‌ها می‌شوند. ترکیب‌های توکسینی Tca و Tcd مسئول بخش عمده‌ای از اثرات سمیت دهانی در لاروهای *Manduca sexta* هستند. زمانی که مکان زنی مربوط به تشکیل توکسین‌های Tca و Tcd حذف می‌شود، *Ph. luminescens* سمیت دهانی علیه حشرات را از دست می‌دهد.

"ابراهیمی، مروری بر زیست‌شناسی و توانایی بیماری‌زایی باکتری *Photorhabdus luminescens* ..."

اما سلول‌های ثانویه سطوح پایین‌تری از فعالیت لیپازی را نشان می‌دهند. ژن لیپاز *lip-1* از سلول‌های ثانویه این باکتری جداسازی و کلون شده است. این لیپاز به شکل غیرفعال ترشح می‌شوند و علیه شب‌پره موم‌خوار بزرگ، *Galleria mellonella* خاصیت حشره‌کشی نشان داده است. ترکیبات PVC اثر ضد تغذیه‌ای در حشرات ایجاد می‌کند. مکان ژنی مربوط به این ترکیب‌ها شبه‌فاژ است. *P. luminescens* strain TT01 حاوی کپی‌های متعددی از مکان‌های ژنی شبه پروفاژ است که هر کدام موظف به رمزگذاری پروتئین‌های متفاوتی هستند. تزریق ترکیبات PVC به هموسل حشرات منجر به تخریب سلول‌های خونی حشره می‌شود و در ایجاد صفات بیماری‌زایی علیه حشرات مختلف نقش مهمی ایفا می‌کنند.

ترکیبات ضد میکروبی

برای فراهم آوردن شرایط مناسب جهت تکثیر باکتری و تولیدمثل نماتد همزیست آن، *Ph. luminescens* ترکیبات

۳ پروتئین‌های مرتبط با *Photorhabdus* و حشره (Pir)

پروتئین‌های مرتبط با *Photorhabdus* و حشره (Pir) پروتئین‌های دوتایی هستند که توسط ژن‌های *PirA* و *PirB* رمزگذاری می‌شوند. از نظر ژنتیکی، *PirB* بسیار شبیه ترکیب توکسین حشره‌کش Cry2A است که ممکن است نشان‌دهنده ساختار و یا عملکرد حفاظت‌شده برای این دو پروتئین متفاوت باشد. با این حال، هیچ شباهت ژنتیکی میان *PirA* و هیچ ماده شناخته شده‌ای وجود ندارد. این دو پروتئین صفات بسیار مشابه دلتا-اندوتوکسین در بی‌بی‌تی *Bacillus thuringiensis* (Bt) را از خود نشان می‌دهند. این شباهت‌ها امکان استفاده از *Ph. luminescens* را به عنوان جایگزینی برای بی‌بی‌تی در کنترل آفات کشاورزی محتمل‌تر می‌سازد.

۴ *Photorhabdus* virulence cassettes (PVC) و لیپازها

فعالیت لیپازی به طور عمده در سلول‌های اولیه *Ph. luminescens* مشاهده می‌شود

باکتری *Ph. luminescens* به صورت دهانی و تماسی علیه مگس میوه *Drosophila suzukii* بررسی شد و نتایج نشان‌دهنده مرگ و میر ۷۰ تا ۱۰۰ درصدی لاروها و شفیره‌های این مگس تا ۱۰ روز پس از آلوده‌سازی با هر دو روش بود (۲۵). علاوه بر این، تاثیر توکسین Tca به دو روش آلوده‌سازی دهانی و تزریق مستقیم روی کرم شاخ‌دار توتون *Manduca sexta* اثرات شدید کشندگی روی این آفت شان داد (۲۶). اثر کشندگی این باکتری روی لاروهای سن چهارم پشه *Aedes aegypti* نیز به اثبات رسیده است (۲۷).

نتیجه‌گیری

با توجه به ویژگی‌های بیماری‌زایی و توانایی آلوده‌کردن دامنه وسیعی از حشرات آفت، رابطه *Ph. luminescens*-*H. bacteriophora* گزینه امیدبخشی برای استفاده در کشاورزی در زمینه تولید انبوه عوامل کنترل زیستی است. به نظر می‌رسد استفاده از این باکتری روی انسان، حیوانات، حشرات غیر هدف، گیاهان و محیط‌زیست تاثیر منفی ندارد. اطلاعات

ضدمیکروبی تولید می‌کند که از فعالیت سایر باکتری‌ها در لاشه حشره جلوگیری می‌کند. یکی از ترکیبات ضد میکروبی اصلی که توسط *Ph. luminescens* تولید می‌شود، کارباپنم‌ها هستند که به رده آنتی‌بیوتیک‌های بتا-لاکتام تعلق دارند (۲۳). علاوه بر این، *Ph. luminescens* ترکیب‌هایی نظیر آنتراکینون‌ها و استیلبن‌ها را نیز تولید می‌کند و در اصل، باتوجه به تولید استیلبن‌ها در گیاهان، این باکتری تنها موجودی است که خارج از سلسله گیاهان تولید استیلبن می‌کند (۲۱ و ۲۳).

نتایج زیست‌سنجی *Ph. luminescens* علیه

آفات مختلف

کشندگی توکسین PirAB از طریق آلوده‌سازی دهانی به روش آلوده‌کردن جیره غذایی و تزریق مستقیم به هموسل *Spodoptera* و *Helicoverpa armigera exigua* بررسی شد (۲۴) و نتایج نشان‌دهنده مرگ سریع حشرات در تزریق مستقیم توکسین به هموسل بود. هر چند آلودگی دهانی منجر به مرگ حشرات نگردید (۲۴). در یک مطالعه دیگر تاثیر

"ابراهیمی، مروری بر زیست‌شناسی و توانایی بیماری‌زایی باکتری *Photorhabdus luminescens* ..."

B. thuringiensis یا کاربرد تلفیقی با بی‌تی را در تولید گیاه‌های تراژن افزایش می‌دهد، چرا که گزارش‌هایی مبنی بر بروز مقاومت در برخی آفات در مقابل محصولات بی‌تی ثبت شده است. در نتیجه جایگزینی بی‌تی با ژن این باکتری در ایجاد گیاهان تراژن و یا انتقال هر دو ژن و استفاده تلفیقی از آن‌ها با مکانیسم اثر متفاوت روی حشرات می‌تواند بروز مقاومت در حشرات موردنظر را به تأخیر بیندازد (۲۸).

بسیار دقیق و پیچیده‌ای از ژن‌های مسئول استقرار نماتد و باکتری همزیست آن در بدن حشره میزبان و پیشبرد بیماری‌زایی در حشرات میزبان و همچنین مسیرهای بیان این ژن‌ها وجود دارد که اطلاع از آن‌ها بینش ما را درباره نماتدهای بیمارگر حشرات به‌عنوان عوامل کنترل زیستی غنی‌تر خواهد ساخت. علاوه‌براین، انتقال موفقیت‌آمیز ژن *tcdA* از *Ph. luminescens* به گیاه *A. thaliana* به‌منظور کنترل آفات گیاهخوار نیز احتمال جایگزینی این باکتری با

References

فهرست منابع

1. Forst S., Dowds B., Boemare N. and Stackebrandt E. (1997). *Xenorhabdus* and *Photorhabdus* spp.: bugs that kill bugs. Annual Review of Microbiology. 51: 47–72.
2. Rechcigl J.E. and Rechcigl N.A. (2000). Insect pest management techniques for environmental protection. Lewis Publishers. Boca Raton. 392p.
3. Baur M.E. and Kaya H.K. (2001). Persistence of entomopathogenic nematodes. LSU AgCenter. (Acquired December, 2008). Available: [http:// www. Lsuagcenter.com/s265/baur.htm](http://www.Lsuagcenter.com/s265/baur.htm).
4. Ebrahimi L. and Shiri M. (2016). Entomopathogenic nematodes as biocontrol agents of agricultural pests. Jahad-e-Daneshgahi Press. Ardabil, Iran. (In Persian).
5. Ebrahimi L., Niknam G.H. and Dunphy G.B. (2011). Hemocyte responses of *Leptinotarsa decemlineata* and *Galleria mellonella* to the entomopathogenic nematodes, *Steinernema feltiae* and *Heterorhabditis bacteriophora*. Journal of Insect Science. 11:75 .
6. Ebrahimi L., Niknam G., Dunphy G.B. and Toorchi M. (2014). Side effects of immune response of Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* against the entomopathogenic nematode, *Steinernema carpocapsae* infection. Invertebrate Survival Journal. 11: 132–142 .
7. Ebrahimi L., Niknam G.H. and Lewis E.E. (2011). Lethal and sublethal effects of Iranian isolates of *Steinernema feltiae* and *Heterorhabditis bacteriophora* on the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. BioControl. 56: 781–788.
8. Ebrahimi L., Shiri M. and Dunphy G.B. (2018). Effect of entomopathogenic nematode, *Steinernema feltiae*, on survival and plasma phenoloxidase activity of *Helicoverpa armigera* (Hb)(Lepidoptera: Noctuidae) in laboratory conditions. Egyptian Journal of Biological Pest Control. 28: 12 .
9. Hoinville M.E. and Wollenberg A.C. (2018). Changes in *Caenorhabditis elegans* gene expression following exposure to *Photorhabdus luminescens* strain TT01. Developmental and Comparative Immunology. 82: 165-176.
10. Boemare N.E. (2002) . Biology, taxonomy and systematics of *Photorhabdus* and *Xenorhabdus*. In: Gaugler, R. (ed.). Entomopathogenic nematology. CAB International Publishing. pp.35-56.
11. Janda J.M. (2006). New Members of the family Enterobacteriaceae Prokaryotes. 6: 5-40.
12. Sato K., Yoshiga T. and Hasegawa K. (2016). Involvement of vitamin B6 biosynthesis pathways in the insecticidal activity of *Photorhabdus luminescens*. Applied and Environmental Microbiology. 82: 3546-3553
13. Tobias N.J., Heinrich A.K., Eresmann H., Wright P.R., Neubacher N., Backofen R. and Bode H.B. (2017). *Photorhabdus*-nematode symbiosis is dependent on hfq-mediated regulation of secondary metabolites. Environmental Microbiology. 19:119–29.
14. Eroglu C., Cimen H., Ulug D., Karagoz M., Hazir S. and Cakmak I. (2019). Acaricidal effect of cell-free supernatants from *Xenorhabdus* and *Photorhabdus* bacteria against *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). Journal of invertebrate pathology. 160: 61-66.

"ابراهیمی، مروری بر زیست‌شناسی و توانایی بیماری‌زایی باکتری *Photorhabdus luminescens* ..."

15. Webster J., Li J. and Hu K. (1999). Nematicidal metabolites produced by *Photorhabdus luminescens* (Enterobacteriaceae), bacterial symbiont of entomopathogenic nematodes. *Nematology*. 1: 457-469.
16. Liu D., Burton S., Glancy T., Li Z.S., Hampton R., Meade T. and Merlo D.J. (2003). Insect resistance conferred by 283-kDa *Photorhabdus luminescens* protein *TcdA* in *Arabidopsis thaliana*. *Nature biotechnology*. 21:1222.
17. Han R. and Ehlers R.U. (2001). Effect of *Photorhabdus luminescens* phase variants on the in vivo and in vitro development and reproduction of the entomopathogenic nematodes *Heterorhabditis bacteriophora* and *Steinernema carpocapsae*. *FEMS microbiology ecology*. 35: 239-247.
18. Smigielski A.J., Akhurst R.J. and Boemare N.E. (1994). Phase variation in *Xenorhabdus nematophilus* and *Photorhabdus luminescens*: differences in respiratory activity and membrane energization. *Applied and Environmental Microbiology*. 60: 120-125.
19. Antonello A.M., Sartori T., Correa A.P.L., Brandelli A., Heermann R., Junior L.C.R., Peres A., Romao P.R.T. and Da Silva O.S. (2017). Entomopathogenic bacteria *Photorhabdus luminescens* as drug source against *Leishmania amazonensis*. *Parasitology*. 145: 1065-1074.
20. Goodrich-Blair H. (2007). They've got a ticket to ride: *Xenorhabdus nematophila*-*Steinernema carpocapsae* symbiosis. *Current Opinion in Microbiology* 10: 225-230.
21. Bode H.B. (2009). Entomopathogenic bacteria as a source of secondary metabolites. *Current opinion in chemical biology*. 13: 224-230.
22. Kushwah J. and Somvanshi V.S. (2015). *Photorhabdus*: a microbial factory of insect-killing toxins. In: Kalia VC (Ed.) *Microbial Factories*. Springer, New Delhi. 235-240.
23. Mouammine A., Pages S., Lanois A., Gaudriault S., Jubelin G., Bonabaud M., Cruveiller S., Dubois E., Roche D. and Legrand L. Brillard J. (2017). An antimicrobial peptide-resistant minor subpopulation of *Photorhabdus luminescens* is responsible for virulence. *Scientific reports*. 7: 43670.
24. Li Y., Hu X., Zhang X., Liu Z., Ding X., Xia L. and Hu S. (2014). *Photorhabdus luminescens* PirAB-fusion protein exhibits both cytotoxicity and insecticidal activity. *FEMS microbiology letters*. 356: 23-31.
25. Shower R., Donati I., Cellini A., Spinelli F. and Mori N. (2018). Insecticidal Activity of *Photorhabdus luminescens* against *Drosophila suzukii*. *Insects*. 9: 148.
26. Blackburn M., Golubeva E., Bowen D. and Ffrench-Constant R.H. (1998). A novel insecticidal toxin from *Photorhabdus luminescens*, toxin complex a (Tca), and its histopathological effects on the midgut of *Manduca sexta*. *Applied Environmental Microbiology*. 64: 3036-3041.
27. da Silva O.S., Prado G.R., da Silva J.L.R., Silva C.E., da Costa M. and Heermann R. (2013). Oral toxicity of *Photorhabdus luminescens* and *Xenorhabdus nematophila* (Enterobacteriaceae) against *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *Parasitology research*. 112: 2891-2896.
28. Johnson D.E., Brookhart G.L., Kramer K.J., Barnett B.D. and McGaughey W.H. (1990). Resistance to *Bacillus thuringiensis* by the Indian meal moth, *Plodia interpunctella*: comparison of midgut proteinases from susceptible and resistant larvae. *Journal of Invertebrate Pathology*. 55: 235-244.

An Overview on the Biology and Pathogenicity of the Bacterium *Photorhabdus luminescens*, Symbiont of *Heterorhabditis bacteriophora* as a Biocontrol Agent

Laleh Ebrahimi

Assistant Professor, BioControl Research Department, Iranian Research Institute of Plant Protection, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Tehran, Iran

ebrahimi.laleh@gmail.com

Abstract

Entomopathogenic nematodes belonging to Heterorhabditidae and Steinernematidae families are the most effective insecticidal pathogens. The bacterium *Photorhabdus luminescens* symbiont of *Heterorhabditis bacteriophora* (Heterorhabditidae) is located in the intestines of its symbiotic nematode, and produce several pathogenic agents, toxic and antimicrobial compounds that can kill the host insects as well as non-symbiotic nematodes, including plant pathogenic nematodes. Due to the pathogenicity and the ability to infect a wide range of insect pests, the relationship of *Ph. Luminescens* - *H. bacteriophora* is a promising option for mass production of biological control agents in agriculture, considering the wide range of hosts and non-impact on non-target organisms and the environment, provides effective control of different species of pest insects with a biocontrol agent rather than several chemical compositions. In addition, the successful transferring of the *tcdA* gene, which acts as an insecticidal protein against the herbivorous insects, from *Ph. luminescens* to *Arabidopsis thaliana* in order to control herbivorous pests, increases the possibility of replacing this bacterium with *Bacillus thuringiensis* in production of transgenic plants. In this paper, the introduction of *Ph. luminescens* and its features for use in pest management are discussed.

Keywords: *Photorhabdus luminescens*, *Heterorhabditis bacteriophora*, *tcdA*, Insecticidal Protein, Transgenic.