

독도 자생식물 번행초로부터 분리한 바실러스 속 식물생장촉진근권세균에 의한 식물병 저항성 유도

김승건^{1,2}, 손진수^{1,2}, 권덕기³, 김사열^{1*}

¹경북대학교 생명과학부

²경북대학교 울릉도 독도연구소

³경북대학교 생물교육과

Received: February 7, 2019 / Revised: April 28, 2019 / Accepted: May 20, 2019

Induced Systemic Resistance in plants by *Bacillus* sp. Isolated from Dok-do Islands

Seung-Kun Kim^{1,2}, Jin-Soo Son^{1,2}, Duck-Kee Kwon, and Sa-Youl Ghim^{1*}

¹School of Life Sciences, BK21 Plus KNU Creative BioResearch Group, ²School of Life Sciences, Research Institute for Dok-do & Ulleung-do Island, ³Department of Biology Education, Kyungpook National University, Daegu 41566, Republic of Korea

In September 2017, the rhizospheric soil of *Tetragonia tetragonoides* (Pall.) Kuntze was further sampled. One hundred and thirty eight species of microorganisms were isolated from the soil. Indole-3-acetic acid (IAA) production, siderophore production, and phosphate degradation were examined in order to confirm bacterial growth from isolated microorganisms. As a result, most strains were able to produce auxins or siderophores and to solubilize phosphate. In addition, 138 isolated strains were treated with tobacco extract and conferred pathogen resistance to host plants upon treatment. As a result, 35 strains that were able to reduce pathophysiology by more the 60% were selected. Among them, 6 strains with high induced systemic resistance (ISR) activity were found. All of these strains belong to the genus *Bacillus* according to the 16S rDNA sequence analysis. *Bacillus aryabhatai* KUDC6619 showed outstanding effects with reduced infection in tobacco and pepper plants. Probably, these *Bacillus* species play a beneficial role by association with *T. tetragonoides* for its survival in the harsh conditions found on the island of Dokdo.

Keywords: *Bacillus*, Dok-do Islands, rhizospheric soil, induced systemic resistance

서론

지구상의 환경은 세균, 진균, 효모, 조류 등과 같이 수많은 종류의 미생물들이 다양한 환경에 존재하며, 복잡한 관계로 영향을 주고 있다. 그 중 식물의 근권에 존재하는 토양 미생물은 식물에 직·간접적인 영향을 주어 식물성장에도 관여한다[1].

식물생장촉진근권세균(Plant growth promoting rhizobacteria, PGPR)은 식물의 뿌리 주위에 서식하는 미생물 중 식물의 성장을 향상시키거나 식물의 질병에 저항성을 높여 주는 임무를 수행하는 근권세균들을 통칭한다. 현재까지 잘 알려진 식

물생장촉진근권세균의 속으로는 *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Rhizobium*, *Alcaligenes*, *Azospirillum*, *Paenibacillus*, *Klebsiella*, *Azotobacter*, *Burkholderia*, *Arthrobacter*, *Serratia* 등이 있다[2].

식물생장촉진근권세균은 식물의 성장에 이로운 영향을 주는 옥신, 사이토키닌, 지베렐린 등과 같이 식물성호르몬을 생성하거나, 난용성 인산 가용화 능력, 대기 중 존재하는 질소를 고정, 철의 흡수를 도와주는 siderophore를 생산하는 등의 여러 방면에서 역할을 한다[3]. 옥신의 한 종류인 IAA (indole-3-acetic acid)는 최초로 발견된 식물 호르몬으로, 줄기와 뿌리 끝에서 합성되며 식물의 축을 따라 운반된다. 생성되는 위치에 따라 줄기 조직과 자엽초 조직의 세포 신장을 촉진하며, 그 외에도 뿌리 발생, 관다발 분화, 굴상 반응 및 결눈, 꽃, 열매의 발달 등을 포함하여 여러 가지 식물의 발달에 영향을 끼친다[4].

*Corresponding author

Tel: +82-53-950-5374, Fax: +82-53-955-5522

E-mail: ghimsa@knu.ac.kr

© 2019, The Korean Society for Microbiology and Biotechnology

또한, 인은 주로 다양성자 인산(H_3PO_4)의 형태로 토양 속에서 존재하며, 식물들은 인을 이용하여 광합성과 중간 단계의 물질대사에 이용한다. 또한 DNA와 RNA를 구성하는 뉴클레오타이드생합성에 필수적이며, ATP, ADP와 Pi, 인산화된 당 및 인산화된 유기산의 형태로서 인은 세포의 에너지 대사에 필수적인 역할을 한다[5].

Siderophore는 미생물 및 식물의 환경에 필수적인 활동을 할 뿐만 아니라 병원균으로부터 보호하는 중요한 역할을 한다[6]. Fe^{3+} 는 가장 풍부한 원소 중 하나이지만, 토양과 같은 환경에서 생물체가 쓰기에는 Fe^{3+} 이온의 낮은 용해도로 인하여 제한적이게 된다[7]. 이러한 열악한 환경에서 식물들은 철 이온의 흡수를 위하여 미생물들이 생산하는 킬레이트를 이용하여 철과 결합한 형태로 흡수하여 철을 사용하거나[8], 식물생장촉진근권세균들이 병원균의 철 흡수에 방해하여 병원균의 성장을 억제하여 사멸시킨다[9].

또한, 식물생장촉진근권세균은 식물의 생물적 및 비생물적 스트레스에 관한 저항성을 유도하는 다양한 기작을 가지고 있다. 대표적인 기작으로는 전신획득저항성(systemic acquired resistance, SAR) [10]과 유도전신저항성(induced systemic resistance, ISR)이다[11].

전신획득저항성은 초기 병원균에 공격지점으로 인해 방어 기작이 발생하여 시발지점뿐만 아니라 병원균이 전염되지 않은 조직에서도 전신적으로 광범위하게 숙주 방어기작을 활성화시키는 특징을 가지고 있다[12].

유도전신저항성은 생물적, 비생물적스트레스 요인에 의하여 활성화되는 기작으로 식물의 저항성을 향상시킨다. 그 작용에서 병원균을 직접 저해하는 것이 아닌 저항을 유도하여 사전에 예방하는 역할을 하고 있다[13]. 식물의 저항은 식물 호르몬의 많은 신호 전달 경로로 인하여 활성화가 일어나게 되며, 신호전달물질 중 병원균에 대한 저항과 관련되어 있는 물질은 자스모닉산(jasmonic acid, JA), 살리실산(salicylic acid, SA), 에틸렌(ethylene, ET)이다[14].

이러한 식물생장촉진근권세균 중 하나인 바실러스는 식물과 상호작용을 한다고 알려진 세균으로 식물의 생장에 필요한 호르몬과 물질들을 다양하게 생성한다. 토마토, 담배, 애기장대 등 여러 작물에서 바실러스 균주에 의해 식물병저항 효과를 보였다는 연구가 많이 진행되었다[15-17]. 바실러스는 내생포자를 형성[18]하여 여러 환경스트레스에서도 생존한다[19]. 또한 현재 생물농약시장에서 27종류의 제품이 사용되고 그 중 19개의 제품이 바실러스 종을 사용하고 있었다.

독도는 대한민국의 가장 동쪽에 위치한 섬으로, 동도와 서도를 포함하여 91개의 크고 작은 섬과 바위로 나누어져 있다[20]. 독도의 연평균 기온은 $12^{\circ}C$ 로, 월평균 최저기온은 $1^{\circ}C$ (1월)이며, 최고기온은 $23^{\circ}C$ (8월)이다. 독도는 화산 활

동으로 생성된 섬으로 토양 내 유기물의 농도가 낮고, 연중 해풍의 영향으로 토양 염분의 농도가 높아 식물이 성장하기에는 매우 불리한 환경이다[21]. 독도는 울릉도 및 내륙과 지리적으로 분리되어, 독자적인 생태환경을 이루고 있다. 현재 독도에 자생하고 있는 식물은 65종류(31과, 52속)이며, 참소리쟁이, 변행초, 별꽃, 개밀, 섬기린초 등 20여 분류군으로 되어 있다. 이러한 독도 자생식물의 근권에 존재하는 미생물들은 식물과의 상호작용을 통하여 열악한 독도의 환경에 적응해 진화해왔을 것으로 추측된다[22].

본 연구에서는 독도의 자생식물인 변행초와 변행초의 근권토양에서부터 분리한 세균 중 식물병 저항성을 유도하는 능력을 갖추는 세균의 분포를 파악하며, 그 중 그람 양성 세균인 바실러스 속 세균에 초점을 맞추어 작물에서의 식물병 저항효과를 증명하려고 한다.

재료 및 방법

식물 근권 미생물의 분리 및 순수배양

식물생장촉진근권세균의 후보균을 분리하기 위하여, 2017년 4월에 독도에서 채취한 변행초와 변행초의 근권토양에서 분리하였다. 근권토양 및 식물체에 있는 미생물을 분리하기 위하여, 토양시료 1g을 9 ml의 0.85% NaCl에 현탁하여 50 rpm으로 20분간 교반하였다. 또한 식물체는 멸균수로 하여 세척하여 표면에 존재하는 미생물시료로 사용하였다. 식물체 내생미생물을 분리하기 위하여 식물체를 70% 에탄올에 30초간 표면살균한 후 멸균된 사발에 으갠다. 교반된 용액은 미생물들을 순수분리하기 위해 현탁액을 10^{-6} 의 농도까지 희석하였으며, 실험에는 10^{-4} - 10^{-6} 의 농도까지 사용하였다. 희석액을 tryptic soy agar (TSA) 배지에 100 μ l씩 분주하여 평판도말을 하여, $30^{\circ}C$ 에서 1주일간 배양하였다. 배지에 형성된 집락을 모양, 크기, 색 등에서 차이를 보이는 균을 순수 분리하였다.

식물 병원성 미생물의 배양

식물병원균인 *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* (PCC)와 *Xanthomonas axonopodis* pv. *vesicatoria* (Xpv)는 한국생명공학연구원 감염병연구센터 류충민 박사 연구팀으로부터 분양받아 실험을 진행하였다.

PCC는 Luria-Bertani broth (LB) 고체배지에 24시간 배양하여, 병원균을 식염수(0.85% NaCl)에 10^8 CFU/ml로 희석하여 실험에 사용한다.

Xpv는 LB 고체배지 24시간 배양을 하여 균락이 형성되면, 병원균을 10 mM magnesium chloride ($MgCl_2$) 용액에 10^9 CFU/ml로 희석하여 실험에 사용한다.

16S rRNA 유전자 염기서열 분석

분리 균의 16S rRNA 유전자 염기서열을 기반으로 비교 분석하기 위하여, 프라이머를 518F(5'-CCAGCAGCCGCG GTAATACG-3')와 800R(5'-TACCAGGGT-ATCTAATCC-3')을 사용하였으며 바이오닉스(<http://www.bionicsro.co.kr/>)에 의뢰하여 분석을 진행하였다. 또한 EZbiocloud (<https://www.ezbio-cloud.net/>)를 이용하여 염기서열 정보를 얻어 비교하였다.

식물생장촉진 특성 조사

분리 균의 식물 호르몬인 IAA를 생산하는 능력에 대해 시험하였다. 분리 균을 실험에 사용하기 위하여 5 ml LB 액체 배지에 24시간 동안 전배양을 진행한 후 옥신의 전구체인 트립토판(0.5 mg/ml)을 첨가한 5 ml의 LB 배지에 20 µl 접종하고, 30°C에서 18시간 동안 180 rpm으로 배양하였다. 상층액은 4°C에서 15분간 8,000 rpm으로 원심분리하여 얻었다. Salkowski 시약(35% HCl, 0.5 M FeCl₃)[23]과 혼합하여 실온에서 20분간 정치하였다. 반응 후, Sensident Scan (Labsystems, Finland)을 사용하여 540 nm에서 흡광도를 측정하였다. IAA 농도는 IAA 표준 곡선을 비교하여 계산하였다.

분리 균의 siderophore 생산능력을 확인을 위해 Schwyn and Neilands [24]에 방법을 참고하여 chrome azurol S (CAS) blue 배지를 사용하였다.

분리 균의 난용성 인산염 가용화 능력을 확인하기 위해 national botanical research institute phosphate (NBRIP) 배지를 사용하였다[25]. NBRIP 배지는 세균의 인산염 분해 능력을 검증한다.

식물체의 배양

담배 종자는 *Nicotiana benthamiana*를 이용하여 실험을 진행하였다. 1.2% sodium hypochlorite (NaOCl) 용액 1 ml에 15분 동안 진탕하여 종자 표면을 소독하였다. 소독한 종자에 멸균 증류수를 이용하여 15분간 2-3회를 진탕하여 세척하였다. 세척한 종자는 MS (Murashige and Skoog salt 0.22 g, sucrose 15 g, plant agar 8 g을 넣고 pH5.8로 조정) 고체 배지에 심어 배양하였다.

고추(녹광고추, 아시아종묘)의 종자 또한 위와 동일한 방법으로 소독하였다. 세척한 씨앗을 멸균한 흙으로 채운 육묘 트레이(50 hole)에 심었다. 고추는 식물 배양실(명조건 12시간/암조건 12시간, 습도 50%)에 4개 잎의 단계가 될 때까지 3주가량 키운 후 9 cm 플라스틱 화분에 옮겨 심었다.

담배에서 뿌리무름병에 대한 유도전신저항성 실험

선별된 세균들로 인하여 식물에 의한 병저항 유도능력을

확인하기 위해 조직부패병인 PCC를 식염수에 10⁸ CFU/ml가 되도록 희석하였다. 균 현탁액을 담배의 잎 중 첫 쌍의 잎에 5 µl씩 분주하였다. 실험 비교를 위해 양성대조군으로 benzothiadiazole (BTH)를 0.5 mM의 농도로 희석하여 사용하였으며, 음성대조군으로 식염수를 사용하였다. 실험군과 대조군은 식물배양실에서 동일한 조건으로 2일간 배양하며 관찰하였다. 유도전신저항성의 효과를 증명하기 위해 뿌리 무름증의 발병 수를 세었고, 수에 따라 평균값을 계산하였다(병 발생여부에 따라 0과 5로 구분하였다; 병증 계산 방법 = 발병갯수 × 5/총 식물갯수).

고추에서 세균성점무늬병에 대한 유도전신저항성 실험

분리 균의 식물촉진효과 및 유도전신저항성의 능력을 확인하기 위해, 4개의 잎의 단계인 고추 근권에 10⁹ CFU/ml의 MgCl₂을 이용한 균현탁액 12 ml를 뿌리에 분주하였다. 그 후 미생물들이 군집을 이룰 수 있도록 5-7일간 배양하였다. 병원균 *Xpv*를 10⁹ CFU/ml의 현탁하여 고추의 잎 면의 30%까지 흡수되도록 잎맥에 주사기를 이용하여 주입시켰다. 실험 비교를 위해 양성 대조군으로 BTH를 0.5 mM의 농도로 희석하여 사용하였으며, 음성대조군으로 10 mM MgCl₂를 사용하였다. 일주일의 배양기간을 거친 후, 식물의 병증에 따라 수치를 측정하였다(0-5; 0 = no symptom, 1 = <10% 이하, 2 = 10-25%, 3 = 25-50%, 4 = 50-75%, 5 = >75%, 시들어 죽음).

통계처리

유도전신저항성 분석에 대한 데이터는 SPSS 버전 22.0 (SPSS Inc., USA)을 사용하여 least significant difference (LSD)으로 분산분석(ANOVA)을 통해 통계적으로 분석하였다.

결론 및 고찰

근권토양으로부터 세균의 분리

독도에 서식하는 번행초와 변행초의 근권토양으로부터 다양한 미생물을 순수분리 하였다. 근권토양에서 52개, 식물체 내생 환경에서 51개, 식물체 표면에서 35개 등을 포함하여 모두 138개가 분리되었다.

식물생장촉진특성 조사

분리 균이 PGPR로써 식물성장촉진능력을 확인하기 위해 옥신 생산능, siderophore 생산능, 인산 가용성 등을 조사하였다. 그 결과, 옥신생산능과 siderophore 생성능, 인산염 분해능 등은 각각 30.4%, 55.7%, 81.9%의 균들이 활성을 보였다. 전체 균에 비교하여 옥신과 siderophore의 활성을 가

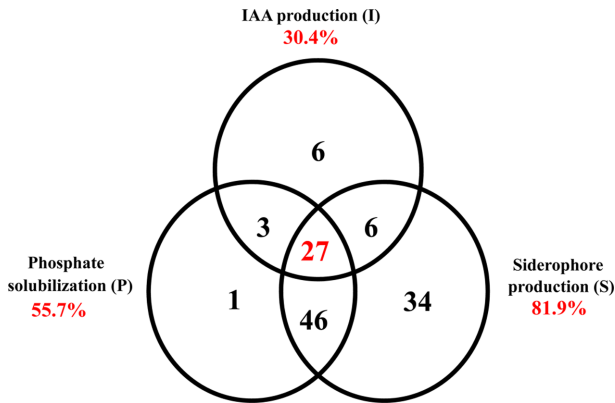


Fig. 1. The number of isolates with plant growth-promoting characteristics: production of siderophore, phosphate solubilization and IAA production.

진 균은 24.6%, 옥신과 인산염의 비율은 21.7%, siderophore와 인산염의 비율은 52.9%로 나타났으며, 3가지의 식물성장 촉진특성을 생산하는 비율은 19.6%로 나타났다(Fig. 1). 식물 성장과 관련된 세균에 의한 이러한 특징적인 능력은 식물이 자라기에 적합하지 않은 환경에서 높은 정착성과 생장성을 높이는 결과를 보여줄 것으로 추측된다.

식물에서 ISR 효과 검증

분리 균을 처리하여 담배가 뿌리무름병에 대한 저항성을 가지게 하는지 ISR 활성을 확인하였다. 실험에 대한 비교를 위하여 음성대조군으로 식염수와 양성대조군으로 BTH를 사용하였다. 뿌리무름병의 발생으로 인하여 식물의 잎이 시들어 버리는 결과가 나타난다. 하지만 분리 균들의 담배에 대한 식물 저항성은 대부분이 음성대조군에 비하여 방제효과가 20% 미만은 59개, 20% 이상 60% 미만은 44개, 60% 이상의 식물 방제 효과를 가지는 균은 35개로 나타났다.

35개 균을 대상으로 하여 16S rRNA 유전자 염기서열을 분석하였고, 그 결과, 저항효과가 높은 6개의 균이 *Bacillus pumilus*, *Bacillus zhangzhouensis*, *Bacillus aryabhatai*,

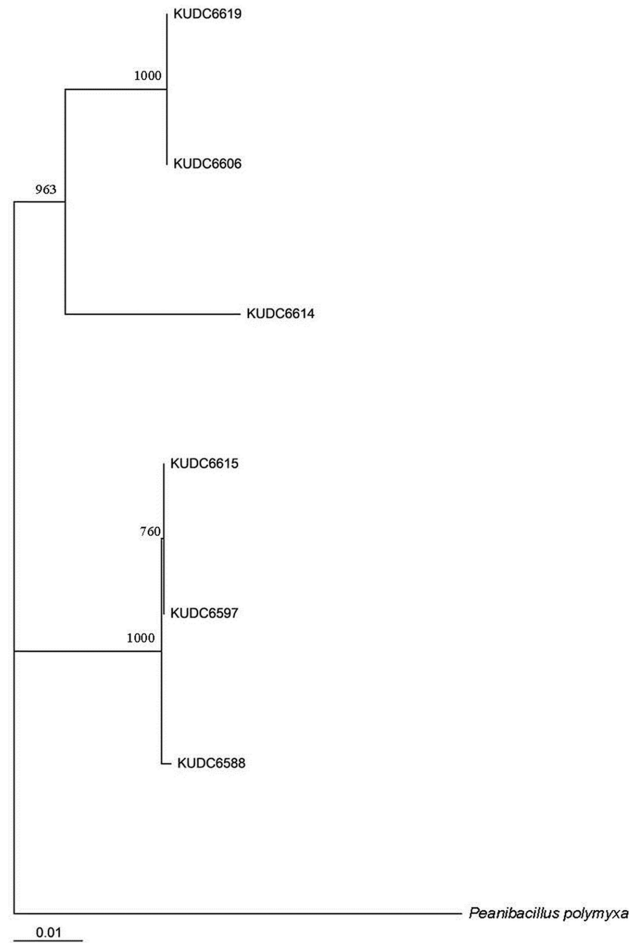


Fig. 2. Phylogenetic tree, based on the neighbor-joining algorithm of the 16S rRNA sequences, showing the relationships between six strains. The sequence of *Paenibacillus polymyxa* was used as outgroup. Bar, 0.01 substitutions per nucleotide position.

Bacillus mobilis, *Bacillus zhangzhouensis* 등으로 부분동정되어, 모두 바실러스 속인 것으로 밝혀졌다(Table 1). 분리된 바실러스의 연관관계를 확인하기 위하여 16S rRNA 염

Table 1. Identification and PGP characteristic selection of isolates.

Strains	Most significant alignment	IAA production	Siderophore production	Phosphate solubilization	Accession number
KUDC6588	<i>Bacillus pumilus</i>	-	-	-	MK131331
KUDC6597	<i>Bacillus zhangzhouensis</i>	-	-	-	MK131332
KUDC6606	<i>Bacillus aryabhatai</i>	-	-	+	MK131333
KUDC6614	<i>Bacillus mobilis</i>	+	-	-	MK131334
KUDC6615	<i>Bacillus zhangzhouensis</i>	-	-	+	MK131335
KUDC6619	<i>Bacillus aryabhatai</i>	-	+	+	MK131336

+, Positive reaction, -, negative reaction.

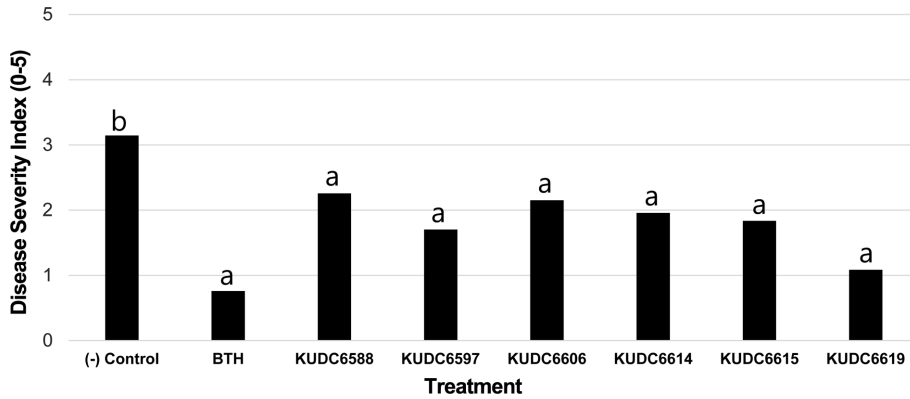


Fig. 3. Biological control assay result using isolated bacteria against *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* on tobacco. Symptom is expressed as number of symptomatic leaves per seedling. Saline (0.85% Sodium chloride) and BTH (0.5 mM) were used as negative and positive control, respectively. The values indicate the mean of three replicated experiments. Mean values of the same letter within each column are not significantly different according to least significant difference (LSD) ($p < 0.05$).

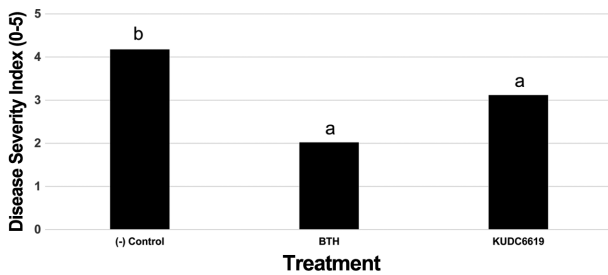


Fig. 4. Biological control assay result using isolated bacteria against *Xanthomonas axonopodis* pv. *vesicatoria*. Symptom is expressed as number of symptomatic leaves per seedling. 10 mM Magnesium chloride (10 mM) and BTH (0.5 mM) were used as negative and positive control, respectively. The values indicate the mean of three replicated experiments. Mean values of the same letter within each column are not significantly different according to least significant difference (LSD) ($p < 0.05$).

기서열을 비교분석하여 균주 간의 계통발생학적 관계를 확인하였다(Fig. 2).

선별된 바실러스 속 세균은 음성대조군에 비하여 높은 병증 감소 효과를 보여주었다(Fig. 3). 그 중 가장 효과가 가장 뛰어났던 KUDC6619에 대한 추가적인 실험으로 다른 작물인 고추로 실험을 진행하였다.

고추에 KUDC6619를 처리하여 고추에서 세균성 점무늬 병증이 대조군 비하여 24.5% 가량 증상이 감소하는 것으로 나타났다(Fig. 4, Fig. 5). 이번 실험을 통하여 총 6종의 바실러스 속 세균이 식물의 면역에 이로운 영향을 주는 것을 알 수 있었다.

분리된 6종의 바실러스가 병원균에 대한 항균효과를 가지고 있는지를 확인하였다. 그 결과, 분리 균들은 대장균과 2가지의 병원균을 포함하여 모두 항균효과는 나타나지 않았

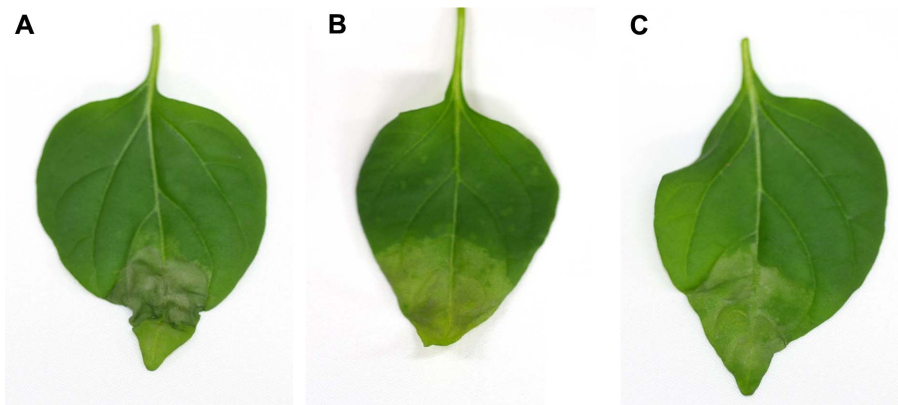


Fig. 5. Disease protection induced by KUDC6619 strain on pepper against bacterial spot disease. (A) SDW (negative control), (B) 0.5 mM BTH (positive control), (C) KUDC6619.

다 (데이터미제시). 이러한 결과를 종합하면 분리 균들은 식물에 SAR을 보이는 것이 아닌 ISR 효과를 나타낸다는 결과를 보여준다는 것을 알 수 있었다.

본 연구에서는 미생물의 식물병저항유도 효과를 확인하기 위해, 독도 자생식물의 근권에서 식물생장촉진세균을 선별하고, 그 중에도 상업적 가치가 높은 바실러스 속 세균에 초점을 맞추어 실험을 진행하였다. 우선 식물생장촉진근권세균들이 가지고 있는 식물생장촉진특성인 옥신생산능과 siderophore 생산능, 난용성 인산 가용성을 확인하여 식물 근권에 균집하여 있는 균들의 PGP 분포비율을 확인하였다. 또한 식물 병에 대한 유도전신저항성 효과를 확인하였고, 효과가 좋은 균을 선별하였다.

현재 사용되고 있는 화학적 농약의 경우 식물병에 대한 효과는 대단히 뛰어나지만 농약으로 인해 식물의 성장이 억제가 일어나서 생산량의 감소로 이어지게 된다. 하지만 생물농약의 사용은 식물병의 감소는 물론이고 친환경적인 자원으로 잔류농약의 위험성도 없어, 기존에 사용하던 농약의 한계를 극복할 수 있는 좋은 대안으로 보인다.

생물농약으로 사용하기에 바실러스는 그람양성균으로 내생포자를 형성한다는 특징으로 다양한 악조건의 환경에서도 생존력이 매우 높아 가장 적합하다고 보이며, 이러한 특징으로 상업적 가치가 높다고 판단된다.

요 약

본 연구는 독도에서 서식하는 자생식물인 번행초와 번행초의 근권에서 미생물들을 분리하였다. 분리 균의 식물생장촉진 특성을 확인하였으며, 식물 병에 대한 저항성을 유도 효과를 가진 균 중 범용성이 좋은 바실러스 속 세균에 초점을 두어 실험을 진행하였다. 번행초의 분리 균들은 근권환경에 52종, 식물체 내생 환경에서 51종, 식물체 표면에서 35종으로 총 138종의 분리 균이 확보되었다.

분리 균의 식물생장촉진특성을 확인하여 보기 위하여, 식물 성장에 필요한 난용성인 가용화와 철의 결합에 사용되는 siderophore의 생산능, 식물생장호르몬인 옥신 생산능을 확인하여 각각의 비율을 확인하였고, 3가지 특성을 모두 가진 균의 비율을 확인하였다. 또한 분리 균을 담배에 처리하여 병원균에 대한 유도전신저항성을 확인하였고, 그 중 효과가 좋았던 균 35종을 부분 동정한 결과, 바실러스 속은 KUDC6588, KUDC6597, KUDC6606, KUDC6614, KUDC6615, KUDC6619로 나타났다. 6종의 바실러스 속 세균들은 모두 저항성 향상에 좋은 효과를 보였으며, 특히 KUDC6619의 경우 현재 화학항생물질인 BTH와도 비슷한 효과를 보였다. KUDC6619는 대표적인 식용작물인 고추에서도 유도전신저항성의 향상에 대한 좋은 결과를 나타내었

다. 따라서 사람과 동물에 대한 안전성, 식물 병원성 등 다양한 테스트를 진행한 후, 안정성이 확보된다면, KUDC6619는 식물의 ISR을 야기하는 생물농약 으로서의 높은 산업적 가치가 있을 것으로 보인다.

Acknowledgments

This research was supported by Basic Research Program through the National Research Foundation of Korea funded by the Ministry of Education (2017R1D1A1B03035936).

Conflict of Interest

The authors have no financial conflicts of interest to declare.

References

- Walker TS, Bais HP, Grootewold E, Vivanco JM. 2003. Root exudation and rhizosphere biology. *Plant Physiol.* **132**: 44-51.
- Babalola OO. 2010. Beneficial bacteria of agricultural importance. *Biotechnol. Lett.* **32**:1559-1570.
- Hayal R, Ali S, Amara U. 2010. Soil beneficial bacteria and their role in plant growth promotion: A review. *Ann. Microbiol.* **60**: 579-598.
- Lebuhn M, Heulin T, Hartmann A. 1997. Production of auxin and other indolic and phenolic compounds by *Paenibacillus polymyxa* strains isolated from different proximity to plant roots. *FEMS Microbiol. Ecol.* **22**: 325-334.
- Karthikeyan AS, Raghothama KG. 2005. Phosphate acquisition. *Plant Soil* **274**: 37-49.
- Weinberg ED. 1978. Iron and infection. *Microbiol. Rev.* **42**: 45-66.
- Bienfait HF. 1989. Prevention of stress in iron metabolism of plant. *Acta Bot. Neerl.* **38**: 105-129.
- Loper JE, Buyer JS. 1991. Siderophore in microbial interactions on plant surfaces. *MPMI* **4**: 5-13.
- Beare PA, For RJ, Martin LW, Lamont IL. 2003. Siderophore-mediated cell signaling in *Pseudomonas aeruginosa*: divergent pathways regulate virulence factor production and siderophore receptor synthesis. *Mol. Microbiol.* **47**: 195-207.
- Ross AF. 1961. Systemic acquired resistance induced by localized virus infections in plants. *Virology* **14**: 340-358.
- Wei G, Kloepper JW, Tuzun S. 1991. Induction of systemic resistance of cucumber to *Colletotrichum orbiculare* by select strains of plant growth-promoting rhizobacteria. *Phytopathology* **81**: 1508-1512.
- Schneider M, Schweizer P, Meuwly P, Métraux JP. 1996. Systemic Acquired Resistance in Plants. *Int. Rev. Cytol.* **168**: 303-340.
- Phi QT, Park YM, Seul KJ, Ryu CM, Park SH, Kim JG, et al. 2010. Assessment of root-associated *Paenibacillus polymyxa* groups on growth promotion and induced systemic resistance in pepper. *J. Microbiol. Biotechnol.* **20**: 1605-1613.

14. Bakker PAHM, Ran LX, Pieterse CMJ, Van LC. 2003. Understanding the involvement of rhizobacteria-mediated induction of systemic resistance in biocontrol of plant disease. *Can. J. Plant Pathol.* **25**: 5-9.
15. Bargabus RL, Zidack NK, Sherwood JW, Jacobsen BJ. 2002. Characterization of systemic resistance in sugar beet elicited by a non-pathogenic, phyllosphere-colonizing *Bacillus mycoides*, biological control agent. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* **61**: 289-298.
16. Murphy JF, Zehnder GW, Schuster DJ, Sikora EJ, Polston JE, Kloepper JW. 2000. Plant growth-promoting rhizobacterial mediated protection in tomato against tomato mottle virus. *Plant Dis.* **84**: 779-784.
17. Zehnder GW, Murphy JF, Sikora EJ, Kloepper JW. 2001. Application of rhizobacteria for induced resistance. *Eur. J. Plant Pathol.* **107**: 39-50.
18. Donk PJ. 1920. A highly resistant thermophilic organism. *Bacteriol.* **5**: 373-374.
19. Wayne LN, Nobuo M, Gerda H, HenryJM, Peter S. 2000. Resistance of *Bacillus* endospores to extreme terrestrial and extra-terrestrial environments. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* **64**: 548-572.
20. Bae SG, Choo CO. 2016. Geological heritage of the Ulleungdo-Dokdo National Geopark and its management system. *J. Geol. Soc. Korea* **52**: 739-761.
21. Hwang SI, Park KG. 2008. In: Research Institute for Ulleungdo & Dokdo Islands. pp. 54-111. Kyungpook National University, editors. Nature of Dokdo. Daegu: Kyungpook University Press.
22. Lee W, Yoon JS, Park JH. 2017. Story of Environment at Dokdo Island, plant. pp. 6-59. Kyungpook National University, editors. Nature of Dokdo. Daegu: Kyungpook University Press.
23. Glickmann E, Dessaux Y. 1995. A critical examination of the specificity of the Salkowski reagent for indolic compounds produced by phytopathogenic bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* **61**: 793-796.
24. Schwyn B, Neilands JB. 1987. University chemical assay for the detection and determination of siderophores. *Anal. Biochem.* **160**: 46-52.
25. Nautiyal CS. 1999. An efficient microbiological growth medium for screening phosphate-solubilizing microorganisms. *FEMS Microbiol. Lett.* **170**: 265-270.