میکروبیوم خاک: تنوع، مزایا و برهم‌کنش با گیاهان

چکیده: ریشه‌های گیاه به رشد و عملکرد چندین نوع از میکروارگانیسم‌ها از جمله ریزوباکتری‌های محرک رشد گیاه، قارچ‌های میکوریزا، باکتری‌های اندوفیت، اکتینومیست‌ها، نماتودها و پروتوزوآها کمک می‌کنند که می‌توانند تأثیرات قابل‌توجهی بر سلامت و رشد گیاه داشته باشند. برهم‌کنش گیاه، خاک و میکروب، فرآیندی پیچیده، مداوم و پویا است که در منطقه‌ای متمایز به نام ریزوسفر رخ می‌دهد. گیاهان به روش‌های مختلفی با این میکروب‌های خاک تعامل دارند که شامل روابط رقابتی، بهره‌کشانه، خنثی، هم‌سفرگی و همزیستی است. مشخص شده است که هم نوع گیاه و هم نوع خاک بر تنوع و ساختار جامعه میکروبی ریزوسفر تأثیر می‌گذارند و بالعکس.

تنوع میکروارگانیسم‌ها در خاک برای مدیریت سلامت و کیفیت خاک ضروری تلقی می‌شود؛ زیرا این ارگانیسم‌ها دارای اثرات مختلف محرک رشد یا کنترل زیستی هستند که می‌تواند برای گیاه میزبان بسیار سودمند باشد و فیزیولوژی و تغذیه گیاه را تغییر دهد. ترکیب جامعه میکروبی تحت تأثیر نوع خاک و نوع گیاه است. علاوه بر این میکروب‌های مفید، خاک همچنین میزبان میکروارگانیسم‌هایی است که برای گیاهان مضر بوده، برای جذب مواد مغذی و فضا رقابت کرده و باعث ایجاد بیماری می‌شوند. تعداد بی‌شماری از میکروارگانیسم‌ها دارای فعالیت آنتاگونیستی و توانایی دفاع از گیاهان در برابر بیماری‌های خاک‌زاد هستند.

مطالعه میکروبیوم خاک برای تدوین راهبردهایی جهت تغییر محیط ریزوسفر به نفع گیاهان امری ضروری است. این مقاله مروری، تأکید ویژه‌ای بر انواع جمعیت‌های میکروبی در خاک و چگونگی تأثیر آن‌ها بر رشد گیاه، جذب مواد مغذی، روابط متقابل بین میکروب‌های خاک و گیاهان، مقاومت در برابر تنش، ترسیب کربن و گیاه‌پالایی دارد.

کلمات کلیدی:

- باکتری‌های محرک رشد گیاه
- میکوریزا
- تحمل تنش
- سلامت خاک
- اندوفیت‌ها

۱. مقدمه

شرایط محیطی در خاک پویا بوده و به‌طور مداوم در حال تغییر است. به دلیل وجود مواد مغذی متنوع و اجزای حیاتی در گیاخاک، خاک زیستگاه طیف گسترده‌ای از میکروارگانیسم‌هاست. قارچ‌ها، باکتری‌ها، ویروس‌ها، اکتینومیست‌ها، جلبک‌های سبز-آبی، پروتوزوآها و غیره، از جمله میکروارگانیسم‌های بی‌شمار خاک هستند که در ریزوسفر حضور دارند. این میکروارگانیسم‌ها عملکردهای متعددی را بر عهده دارند که از آن جمله می‌توان به تجزیه زیستی آلاینده‌ها، حفظ ساختار خاک و چرخه عناصر زیستی که مواد مغذی گیاهان را تأمین می‌کنند، اشاره کرد. ریزوسفر به منطقه‌ای از خاک در اطراف ریشه گیاهان گفته می‌شود که ویژگی‌های خاک در آن تحت تأثیر فعالیت‌های ریشه قرار می‌گیرد. حفظ تنوع زیستی و اکوسیستم‌ها تا حد زیادی به تنوع میکروبی بستگی دارد. برهم‌کنش‌های گیاه-میکروب برای عملکرد اکوسیستم ضروری هستند. سیستم ریشه علاوه بر کمک به استقرار گیاه در زمین، جذب آب و یون‌ها و ذخیره مواد مغذی، تعامل نزدیکی با مجموعه‌ای از جمعیت‌های میکروبی خاک دارد [۱].

تعاملات میکروبی با ریشه‌ها می‌تواند از نظر ماهیت به صورت همزیستی، تجمعی یا تصادفی باشد و میکروارگانیسم‌های اندوفیت یا آزادزی را در بر بگیرد. تجمعات همزیستی شامل دیازوتروف‌ها با حبوبات و قارچ‌های میکوریزا است. برهم‌کنش بین میکروارگانیسم‌های خاک و ریشه‌ها پیامدهای عمیقی برای تغذیه و رشد گیاه دارد [۲]. لورنز هیلتنر برای نخستین بار اصطلاح «ریزوسفر» را معرفی کرد و از آن به عنوان ریزمحیطی یاد نمود که در آن باکتری‌های شکوفا شده (باکتریوریزا) می‌توانند با ریشه درگیر شده و تأثیر بسزایی بر تغذیه گیاه داشته باشند [۳]. علاوه بر این، هیلتنر پیشنهاد کرد که ترکیب میکروبیوتای ریزوسفر به تاب‌آوری گیاهان در برابر بیماری‌ها بستگی دارد [۴]. در مقایسه با خاک توده‌ای، ریزوسفر معمولاً سطوح بالاتری از فعالیت، تنوع و فراوانی باکتریایی را نشان می‌دهد [۵]. این امر به این دلیل است که ترشحات ریشه حاوی طیف گسترده‌ای از مواد شیمیایی فنلی، اسیدهای آلی، اسیدهای آمینه، قندها و سایر مولکول‌های کوچک هستند که به عنوان جذب‌کننده‌های شیمیایی عمل کرده و باعث جذب و تسهیل تشکیل میکروبیوتای اختصاصی گیاه می‌شوند [۶-۹].

بسته به نوع گونه گیاهی، ریشه‌ها ترکیبات شیمیایی خاصی از ترشحات را برای جذب جوامع میکروبی ویژه تولید می‌کنند [۱۰،۱۱]. ریزوسفر تحت تأثیر این ترشحات ریشه‌ای، با تغییر در ترکیب بیوشیمیایی خاک و همچنین ایجاد محیطی مناسب برای رشد میکروارگانیسم‌های خاص خاک، دگرگون می‌شود [۱۲]. این ترکیبات

شامل اسیدهای آلی، قندها، اسیدهای آمینه، پلی‌فنول‌ها، فلاونوئیدها، هورمون‌ها و مواد مغذی هستند که به عنوان منابع غذایی برای میکروارگانیسم‌های اطراف ریشه عمل می‌کنند [۱۳]. ترکیبات رها شده در ترشحات ریشه عبارتند از کربوهیدرات‌ها، اسیدهای آمینه، اسیدهای آلی، فلاونول‌ها، قندها، لیگنین‌ها، کومارین‌ها، آنتوسیانین‌ها، اسیدهای چرب، پروتئین‌ها، آنزیم‌ها، ترکیبات ایندولی، گلوکوزینولات‌ها، آلومون‌ها و آورون‌ها. به‌طور کلی پذیرفته شده است که روش اصلی تولید این ترکیبات توسط ریشه‌های گیاه، یک فرآیند غیرفعال است که توسط سه مسیر متمایز انجام می‌شود: انتشار، کانال‌های یونی و انتقال وزیکولی. مولکول‌های قطبی کوچک و بدون بار از طریق نفوذپذیری غشاهای لیپیدی و به روش انتشار منتقل می‌شوند. ترکیباتی مانند قندها، اسیدهای آمینه و آنیون‌های کربوکسیلات با کمک پروتئین‌ها از عرض غشاها عبور می‌کنند؛ جهت حرکت آن‌ها توسط شیب الکتروشیمیایی تعیین می‌شود که به آن‌ها اجازه می‌دهد از سیتوپلاسم سلول‌های ریشه سالم عبور کنند [۱۴].

گونه‌های مختلف گیاهی، ژنوتیپ‌های مرتبط و اجزای ترشحات ریشه بر ساختار و سازماندهی میکروبیوم ریزوسفری تأثیر می‌گذارند [۱۵,۱۶]. گزینش خاص جمعیت‌های میکروبی ریزوسفری را می‌توان در ترشحات ریشه اختصاصی گیاه مشاهده کرد؛ برای مثال، گیاه خیار اسیدهای سیتریک از ریشه‌های خود ترشح می‌کند که بر جذب باسیلوس آمیلولیکوفاسینس تأثیر می‌گذارد و گیاه موز اسید فوماریک ترشح می‌کند که باسیلوس سوبتیلیس را به سمت ریشه‌ها جذب کرده و منجر به تشکیل زیست‌لایه می‌شود [۱۷]. گونه‌های میکروبی متعددی در ریزوسفر یافت می‌شوند که اهداف متنوعی را دنبال کرده و بر رشد گیاه تأثیر می‌گذارند. آن‌ها در چرخه مواد مغذی، محافظت از گیاهان در برابر تنش‌های زنده و غیرزنده کمک می‌کنند و برخی حتی می‌توانند به عنوان بیمارگر گیاهی عمل کنند [۱۸]. باکتری‌های ریزوسفری علاوه بر افزایش دسترسی به مواد مغذی برای ریشه‌ها، ممکن است با تولید فیتوهورمون‌ها باعث افزایش رشد گیاه شوند و تحمل گیاه را در برابر تنش‌های زنده و غیرزنده افزایش دهند [۱۹]؛ این امر از طریق تولید مواد محافظ اسمزی در سیتوپلاسم تحت شرایط تنش شوری، مانند ترهالوز، اگزوپلی‌ساکاریدها، پرولین، ترکیبات آمونیوم چهارگانه و مولکول‌های آلی فرار انجام می‌شود [۲۰,۲۱]. شوری خاک بر رشد و عملکرد گیاه تأثیر می‌گذارد، باعث عدم تعادل در مواد مغذی خاک می‌شود، جذب عناصر را کاهش می‌دهد و فشار اسمزی منفی بر سلول‌های گیاهی را افزایش می‌دهد [۲۲].

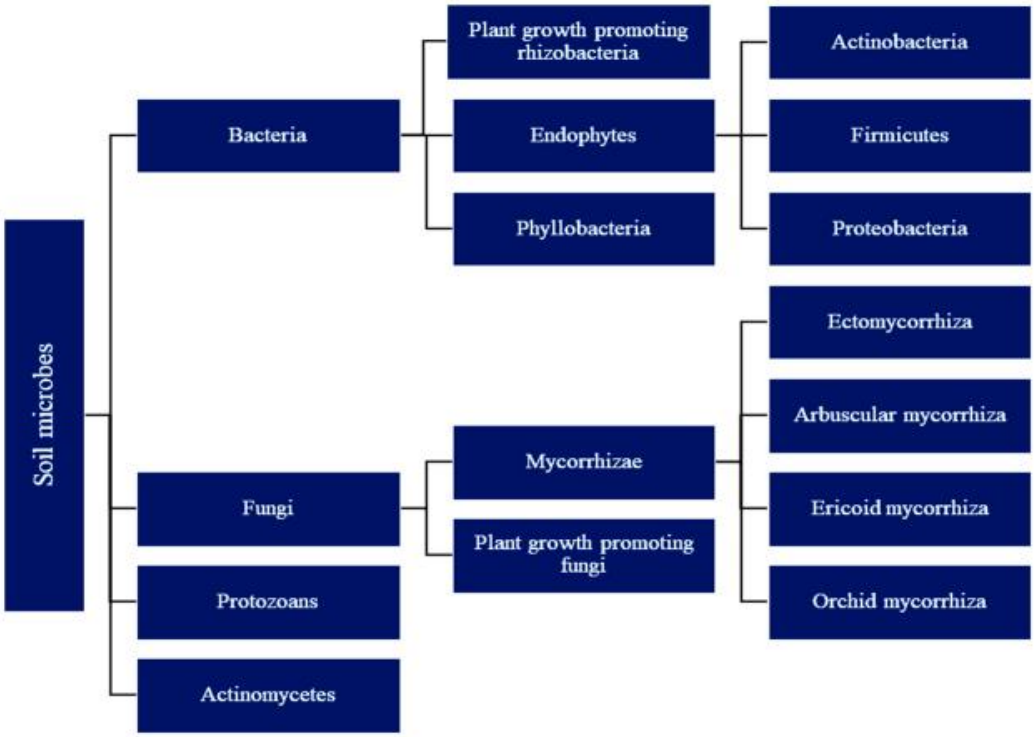
مطالعات متعددی نشان داده‌اند که میکروارگانیسم‌های خاک، از جمله باکتری‌های اندوفیت و ریزوسفری، رشد و بقای گیاه را در شرایط تنش غیرزنده تقویت می‌کنند [۲۳]. مزایای بالقوه اندوفیت‌ها و میکروبیوتای بخش هوایی شامل افزایش مقاومت در برابر بیماری، کاهش تنش و تحریک توسعه گیاه است [۲۴]. استفاده از میکروب‌های

مفید به جای حشره‌کش‌ها و کودهای مصنوعی و شیمیایی محبوبیت بیشتری پیدا کرده است [۲۵]. تلقیح بذرها با میکروب‌های مفید که توانایی کلونیزه کردن ریشه‌ها را دارند، به محافظت در برابر بیماری‌ها کمک می‌کند [۲۶]. میکروب‌های مفید می‌توانند به‌طور غیرمستقیم با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، تنش کمبود مواد مغذی گیاه را کاهش داده و از گیاهان در برابر تجمع گونه‌های فعال اکسیژن ناشی از تنش محافظت کنند [۲۷]. در مجموع، میکروب‌های خاک با بهبود ساختار خاک، افزایش دسترسی به مواد مغذی، تولید مواد محرک رشد و القای مقاومت سیستمیک، نقش حیاتی در کاهش اثرات منفی تنش‌های غیرزنده بر گیاهان ایفا می‌کنند. میکروب‌های خاک می‌توانند به گیاهان کمک کنند تا کم‌آبی را بهتر تحمل کرده و بهره‌وری خود را در شرایط خشکسالی حفظ کنند.

در این مقاله مروری، مزایای مختلف میکروبیوتای خاک بر گیاهان تدوین شده است، از جمله اینکه چگونه میکروب‌های خاک از طریق تولید فیتوهورمون به رشد و توسعه گیاهان کمک می‌کنند، در جذب مواد مغذی یاری می‌رسانند و در انجمن‌های همزیستی متقابل میکوریزا شرکت می‌کنند. تنوع میکروب‌های خاک در ریزوسفر، باکتری‌های محرک رشد گیاه، قارچ‌ها، اندوفیت‌ها و انواع مختلف برهم‌کنش‌های مثبت و منفی بین گیاهان و میکروب‌های خاک مورد بحث قرار گرفته است. همچنین نقش میکروبیوتای خاک در جذب ریزمغذی‌ها و درشت‌مغذی‌ها، ترسیب کربن برای افزایش کربن آلی خاک، گیاه‌پالایی و برهم‌کنش بیوچار با میکروب‌ها برجسته شده است. این مقاله مروری همچنین بر چگونگی نقش میکروب‌های خاک در مقاومت به تنش‌های زنده و غیرزنده در گیاهان تأکید می‌کند.

۲. تنوع میکروب‌های خاک در ریزوسفر

خاک میزبان تنوعی از میکروب‌ها مانند باکتری‌های محرک رشد گیاه، اندوفیت‌ها، قارچ‌ها، اکتینومیست‌ها، پروتوزوآها و غیره است (شکل ۱).



شکل ۱. انواع مختلف میکروب‌های سودمند موجود در ریزوسفر.

ترجمه کلمات داخل شکل:

ترجمه تخصصی فارسی	متن انگلیسی
میکروب‌های خاک	**Soil microbes**
باکتری‌ها	**Bacteria**
ریزوباکتری‌های محرک رشد گیاه	**Plant growth promoting rhizobacteria**
اندوفیت‌ها (درون‌رست‌ها)	**Endophytes**
فیلوباکتری‌ها	**Phyllobacteria**
اکتینوباکتریا	**Actinobacteria**
فیرمیکوت‌ها	**Firmicutes**
پروتئوباکتریا	**Proteobacteria**
قارچ‌ها	**Fungi**
میکوریزاها (قارچ‌ریشه‌ها)	**Mycorrhizae**
قارچ‌های محرک رشد گیاه	**Plant growth promoting fungi**
اکتومیکوریزا	**Ectomycorrhiza**
میکوریزای آربوسکولار	**Arbuscular mycorrhiza**
میکوریزای اریکوئید	**Ericoid mycorrhiza**
میکوریزای ارکیده	**Orchid mycorrhiza**
پروتوزوآها (تک‌یاختگان)	**Protozoans**
اکتینومیست‌ها	**Actinomycetes**

۲.۱. (ریزو)باکتری‌های محرک رشد گیاه

در سال ۱۹۷۸، کلوپر اصطلاح «ریزوباکتری‌های محرک رشد گیاه» را ابداع کرد [۲۸]. این ریزوباکتری‌ها یا باکتری‌های محرک رشد گیاه، گروه مهمی از باکتری‌های مفید و مستقر شونده در ریشه هستند که در ریزوسفر گیاه شکوفا می‌شوند. باکتری‌های محرک رشد گیاه به عنوان باکتری‌های همزیست یا آزادزی در خاک توصیف می‌شوند که می‌توانند به‌طور مؤثری در ریشه‌ها ساکن شده و اثرات سودمندی بر گیاه میزبان داشته باشند. نشان داده شده است که هم باکتری‌های ریزوسفری که اغلب در اطراف ریشه گیاه یافت می‌شوند و هم باکتری‌های اندوفیت، توانایی عمل به عنوان باکتری‌های محرک رشد گیاه را دارند [۲۹]. تفاوت کلیدی در این است که باکتری‌های محرک رشد گیاه اندوفیت، پس از استقرار در بافت‌های گیاه میزبان، دیگر تحت تأثیر تغییرات ناگهانی و نامطلوب شرایط خاک قرار نمی‌گیرند [۲۹]. دما، اسیدیته خاک، محتوای رطوبت و جمعیت باکتری‌های خاک که ممکن است برای محل‌های اتصال روی سطح ریشه گیاه میزبان رقابت کنند، از جمله شرایط متغیری هستند که می‌توانند مانع عملکرد و رشد باکتری‌های محرک رشد گیاه ریزوسفری شوند [۳۰].

ریزوباکتری‌هایی که باعث تشویق رشد گیاه می‌شوند را می‌توان به دو دسته تقسیم کرد: ریزوباکتری‌های محرک رشد گیاه برون‌سلولی که در ریزوسفر یا فضاهای بین‌سلولی قشر ریشه ساکن هستند، و ریزوباکتری‌های محرک رشد گیاه درون‌سلولی که در داخل سلول‌های ریشه وجود دارند [۳۱]. تخمین زده می‌شود که حدود ۲ تا ۵ درصد از ریزوباکتری‌ها به عنوان محرک رشد گیاه عمل می‌کنند [۳۲]. آن‌ها گروه مفیدی از میکروارگانیسم‌های ریزوسفر هستند که می‌توانند از طریق مکانیسم‌های مختلفی به توسعه گیاه کمک کنند؛ این مکانیسم‌ها شامل سنتز آنزیم ای‌سی‌سی دیمیناز، جذب مواد مغذی، افزایش حجم ریشه، سنتز فیتوهورمون‌ها، سنتز سیدروفور، تثبیت بیولوژیکی نیتروژن، حلال‌سازی فسفر و القای ژن‌های تحمل سیستمیک، تجمع متابولیت‌های مرتبط با تنش مانند گلیسین بتائین، پلی‌ساکاریدها، پرولین، ترکیبات آلی فرار مختلف و افزایش بیان آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مانند کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز، سوپراکسید دیسموتاز، گلوتاتیون، اسید آسکوربیک، گلوتاتیون ردوکتاز و آلفا-توکوفرول است [۳۳–۳۶].

گروه‌های آرایه‌شناختی اصلی باکتری‌های محرک رشد گیاه به شاخه‌های پروتئوباکتریا و فیرمیکوت‌ها تعلق دارند [۳۷,۳۸]. شناخته‌شده‌ترین سرده‌های فیرمیکوت‌ها و پروتئوباکتریا برای پیشبرد توسعه گیاه به ترتیب باسیلوس و سودوموناس هستند. سویه‌های منسوب به سرده‌های ریزوبیوم، آکروموباکتر، آزوسپیریلوم، آزوتوباکتر، سودوموناس، بورخولدریا، اسینتوباکتر، سراشیا، انتروباکتر، پانتوآ و راهنلا از سرده‌های نماینده اصلی شاخه

پروتئوباکتریا می‌باشند [۳۹–۴۱]. سویه‌های منسوب به سرده‌های استافیلوکوکوس، اوسیانوباسیلوس و پنی‌باسیلوس نیز از سرده‌های نماینده اصلی شاخه فیرمیکوت‌ها هستند [۴۱]. ریزوباکتری‌های محرک رشد گیاه همچنین با سایر میکروارگانیسم‌ها مانند قارچ‌های میکوریزا آربوسکولار برای حمایت از رشد گیاه برهم‌کنش دارند [۴۲]. گونه‌های باسیلوس و سودوموناس به‌طور گسترده‌ای به عنوان ریزوباکتری‌های محرک رشد گیاه مورد بررسی قرار گرفته‌اند [۴۳]. ریزوباکتری‌های برخاسته از سرده‌های خاصی همچون آرتروباکتر، آزوسپیریلوم، آلکالیژنز، باسیلوس، آزوتوباکتر، برادی‌ریزوبیوم، بورخولدریا، فلاووباکتریوم، سراشیا، انتروباکتر، استرپتومایسس، سودوموناس، رودوکوکوس، مزوریزوبیوم، کلبسیلا و غیره از کارآمدترین‌ها هستند [۴۴]. ریزوبیوم‌های همزیست تثبیت‌کننده نیتروژن به ۳۶ گونه طبقه‌بندی می‌شوند که در هفت سرده (آلوریزوبیوم، برادی‌ریزوبیوم، آزوریزوبیوم، مزوریزوبیوم، ریزوبیوم، متیلوباکتریوم و سینوریزوبیوم) توزیع شده‌اند [۴۵]. برخی از باکتری‌های مهم تثبیت‌کننده نیتروژن غیرهمزیست شامل آکروموباکتر، آلکالیژنز، استوباکتر، آرتروباکتر، آزوسپیریلوم، آزوموناس، آزوتوباکتر، بیجرینکیا، باسیلوس، کلستریدیوم، درکسیا، کورینه باکتریوم، انتروباکتر، کلبسیلا، هرباسپیریلوم، رودوسودوموناس، سودوموناس، رودوسپیریلوم و گزانتوباکتر می‌باشند [۴۶].

۲.۲. قارچ‌ها

قارچ‌ها ارگانیسم‌هایی یوکاریوت و هتروتروف هستند که به چرخه مواد مغذی، تجزیه بقایا، افزایش دسترسی به مواد مغذی در خاک و رشد گیاه کمک می‌کنند [۴۷].

میکوریزا

میکوریزاها قارچ‌هایی هستند که در ارتباط همزیستی با ریشه‌های گیاه رشد می‌کنند. قارچ‌های میکوریزا را می‌توان در حال زندگی در داخل کورتکس ریشه گیاه، روی سطح ریشه یا در اطراف سلول‌های اپیدرمی ریشه یافت. ریشه‌های این قارچ‌ها رشته‌هایی (هیف) تولید می‌کنند که در خاک گسترش یافته و در آنجا به جستجو و جذب مواد معدنی که رشد گیاه را تقویت می‌کنند، به‌ویژه فسفات‌ها و نیترات‌ها، می‌پردازند. بر اساس ساختار و عملکرد، چهار نوع اصلی میکوریزا توصیف شده است که شامل انواع اکتومیکوریزا، اندومیکوریزا، اریکوئید و ارکیدئوس است [۴۸]. اصطلاح «میکوریزای آربوسکولار» به نوع خاصی از میکوریزا اشاره دارد که در آن قارچ همزیست وارد سلول‌های کورتکسی ریشه گیاهان آوندی می‌شود تا آربوسکول‌ها را ایجاد کند.

نوعی ارتباط همزیستی که به عنوان اکتومیکوریزا شناخته می‌شود، بین ریشه‌های گونه‌های مختلف گیاهی و یک قارچ‌همزیست (میکوبیونت) ایجاد می‌گردد. شبکه هارتیگ زمانی تشکیل می‌شود که هیف‌ها (که معمولاً از

منطقه داخلی پوشش محصورکننده آن منشأ می‌گیرند) به داخل ریشه گیاه میزبان نفوذ می‌کنند. هیف‌ها به منظور ایجاد شبکه‌ای که سلول‌های بیرونی محور ریشه را به هم متصل می‌کند، در جهت عرضی نسبت به محور ریشه نفوذ کرده و رشد می‌کنند [۴۹]. ناحیه‌ای که سلول‌های قارچ و ریشه به هم متصل می‌شوند، محلی است که تبادل مواد مغذی و کربن در آن صورت می‌گیرد [۵۰]. این تجمعات در سلسله گیاهان بسیار شایع هستند. بر اساس مطالعات، قارچ‌های گروه گلومرومیکوتا با ۷۴ درصد از تمام گونه‌های گیاهی میکوریزای آربوسکولار تشکیل می‌دهند، میکوریزاهای ارکیده در ۹ درصد گیاهان حضور دارند، ۸ درصد گیاهان کاملاً غیرمیکوریزایی هستند، ۷ درصد دارای تعاملات غیرمیکوریزایی و میکوریزایی متغیر هستند، ۲ درصد تجمعات اکتومیکوریزا تشکیل می‌دهند و ۱ درصد گیاهان میکوریزای اریکوئید ایجاد می‌کنند [۵۱,۵۲]. تجمعات اکتومیکوریزا بیشتر در تیره کاجیان، راشیان، توس‌سانان، بیدیان، گردوییان، موردیان و خلنگیان یافت می‌شوند. اکثریت قارچ‌های میکوریزا به گروه‌های آسکومیست‌ها و بازیدیومیست‌ها تعلق دارند [۵۳].

۲.۳. قارچ‌های محرک رشد گیاه در خاک

قارچ‌های ریزوسفر قارچ‌های مرتبط با گیاه هستند که از مواد مغذی تولید شده توسط گیاه میزبان برای ایجاد برهم‌کنش‌های قارچی ریزوسفری استفاده می‌کنند؛ این برهم‌کنش‌ها برای رشد اکوسیستم‌های سالم و پایداری محیط زیست ضروری هستند [۵۴]. بسیاری از گونه‌های قارچ محرک رشد گیاه مانند تریکودرما، فوزاریوم، تالارومایسس، فیتوفتورا و پنی‌سیلیوم برای تقویت رشد گیاه، ایمنی ذاتی آن‌ها و برخی متابولیت‌های ثانویه مهم شناخته شده‌اند [۵۵]. قارچ‌های محرک رشد گیاه هم می‌توانند مقاومت سیستمیک را تقویت کنند و هم به عنوان یک عامل کنترل زیستی در برابر بیمارگرهای گیاهی عمل کنند. معدنی‌شدن عناصر اصلی و جزئی ضروری برای حمایت از توسعه و تولید گیاه، مکانیسم عمل احتمالی این قارچ‌هاست. علاوه بر این، قارچ‌های محرک رشد گیاه آنزیم‌های مرتبط با دفاع، مقاومت القایی و فیتوهورمون‌ها را برای جلوگیری یا توقف تهاجم باکتری‌های مضر تولید می‌کنند، یا به عبارت دیگر، از گیاهان تحت تنش حمایت می‌کنند [۵۶].

۲.۴. اندوفیت‌ها

گروهی از میکروارگانیسم‌ها که در داخل بافت‌های گیاهان ساکن هستند و بدون آسیب رساندن به آن‌ها، تعاملات «نزدیک‌تری» با آن‌ها دارند، به عنوان اندوفیت شناخته می‌شوند. اکثریت قریب به اتفاق گیاهان شامل اندوفیت‌ها هستند [۵۷]؛ در واقع، هر گونه گیاهی که مورد بررسی قرار گرفته است، میزبان اندوفیت‌های میکروبی بوده است. یافتن گیاهی بدون اندوفیت در طبیعت بسیار نادر است [۵۸]. به‌طور کلی، اندوفیت‌ها را

می‌توان به دو گروه سیستمیک و غیرسیستمیک تقسیم کرد. اندوفیت‌های غیرسیستمیک، اختیاری و گذرا هستند و اندازه جمعیت و غنای گونه‌ای آن‌ها با گذشت زمان تغییر می‌کند. تحت شرایط دشوار محیطی، آن‌ها همچنین می‌توانند از حالت همیاری به حالت انگلی تغییر وضعیت دهند. برعکس، اندوفیت‌های سیستمیک همیار به‌طور نزدیکی با گیاه میزبان تکامل یافته‌اند [۵۹]. اندوفیت‌ها عملکردهای متنوعی را در گیاه میزبان انجام می‌دهند که شامل کسب مواد مغذی، تولید فیتوهورمون و سیدروفور و محافظت در برابر تنش‌های زنده و غیرزنده است [۶۰].

۲.۴.۱. اندوفیت‌های قارچی

قارچ‌های متعددی از جمله قارچ‌های اندوفیت و میکوریزا، ریشه‌های گیاهان را کلونیزه می‌کنند. روابط اندوفیت‌های قارچی برخلاف همزیستی‌های میکوریزایی، فاقد ساختارهای تخصصی برای تبادل مواد مغذی، توسعه هماهنگ و مزایای قابل‌توجه برای هر دو طرف هستند [۶۱]. شناخته‌شده‌ترین اعضای گروه وسیع قارچ‌هایی که تعاملات ریشه-اندوفیت را تشکیل می‌دهند، اندوفیت‌های تیره دیواره‌دار هستند. اندوفیت‌ها می‌توانند از طریق بذردهی عمودی یا انتقال افقی به بافت‌های گیاه میزبان نفوذ کرده و آن‌ها را کلونیزه کنند. شناسایی و جذب اندوفیت‌ها توسط گیاه میزبان توسط سیگنال‌های شیمیایی مانند ترشحات ریشه و مولکول‌های پیام‌رسان میانجی‌گری می‌شود. اندوفیت‌ها از راهبردهای مختلفی مانند تحرک و تخریب دیواره سلولی برای کلونیزه کردن فعال بافت‌های گیاهی استفاده می‌کنند و همچنین فیزیولوژی و بیوشیمی گیاه را به نفع خود تنظیم می‌کنند. زمانی که اندوفیت‌ها وارد گیاه شدند، می‌توانند ترکیباتی تولید کنند که توسعه گیاه را تحریک کرده و به گیاهان در مقابله با تنش کمک کند [۶۲].

تأثیر کلونیزاسیون اندوفیت‌های قارچی ریشه طیف کاملی از تغییرات را از مضر تا مفید نشان می‌دهد [۶۳]. گزارش شده است که بسیاری از گیاهان میزبان به‌طور طبیعی دارای اندوفیت‌های قارچی هستند [۶۴]. گروه‌های بازیدیومیست‌ها به عنوان غالب‌ترین اندوفیت‌ها در میان قارچ‌ها یافت شدند. در حالی که برخی به‌طور آشکار به گیاهان میزبان سود می‌رسانند، برخی دیگر ممکن است عملکرد گیاه را مختل کنند [۶۵,۶۶]. درجه کلونیزه شدن ریشه‌ها توسط قارچ‌ها ممکن است متفاوت باشد که نشان‌دهنده سازگاری هم قارچ‌های منفرد و هم اندوفیت‌ها به‌طور کلی است. کلونیزاسیون اغلب گسترده، بین‌سلولی یا درون‌سلولی است و گاهی به کورتکس یا اپیدرم محدود می‌شود [۶۷]. سرده‌های رایج قارچ‌های اندوفیت شامل آسپرژیلوس، کیتومیوم، بیپولاریس، کلادوسپوریوم، فوزاریوم، دیاپورته، آلترناریا، موکور و غیره هستند.

۲.۴.۲. اندوفیت‌های باکتریایی

ریزوباکتری‌ها به عنوان باکتری‌های اندوفیتی شناخته می‌شوند که گیاه میزبان خود را کلونیزه می‌کنند [۶۸]. رایج‌ترین سرده‌های باکتریایی اندوفیت شامل سودوموناس، بورخولدریا، باسیلوس، میکروکوکوس، استنوتروفوموناس، پانتوآ و میکروباکتریوم هستند [۶۹]. از نظر آرایه‌شناختی، آن‌ها در ۱۶ شاخه با بیش از ۲۰۰ آرایه طبقه‌بندی می‌شوند. اکثریت آن‌ها به سه شاخه اکتینوباکتریا، پروتئوباکتریا و فیرمیکوت‌ها تعلق دارند [۷۰]. برخی از باکتری‌های اندوفیت، مانند ریزوبیوم‌های تثبیت‌کننده نیتروژن، از طریق برهم‌کنش با سایر باکتری‌ها، اثرات مثبت دیگر باکتری‌های مفید را افزایش می‌دهند. باکتری‌های اندوفیت در هر دو شرایط عادی و تنش‌زا، با کمک به گیاهان در جذب مواد مغذی و ترویج رشد از طریق تنظیم هورمون‌های رشد، به‌طور مستقیم به گیاه سود می‌رسانند [۷۱]. آن‌ها همچنین می‌توانند با مقابله با بیمارگرهای گیاهی یا تقویت پاسخ دفاعی گیاه از طریق تولید سیدروفورها، کیتینازها و پروتئازها، به‌طور غیرمستقیم رشد گیاه را ترویج دهند [۷۲,۷۳]. در مقایسه با بسیاری از باکتری‌های ریزوسفری، باکتری‌های اندوفیت معمولاً اثرات مثبت قوی‌تری بر گیاهان میزبان دارند؛ زیرا اقامت در داخل بافت‌های گیاهی به آن‌ها اجازه می‌دهد تا برای تبادل آسان مواد مغذی، در تماس نزدیک با گیاه میزبان باشند [۷۴].

۳. ریزوسفر به عنوان کانون برهم‌کنش گیاه و میکروب

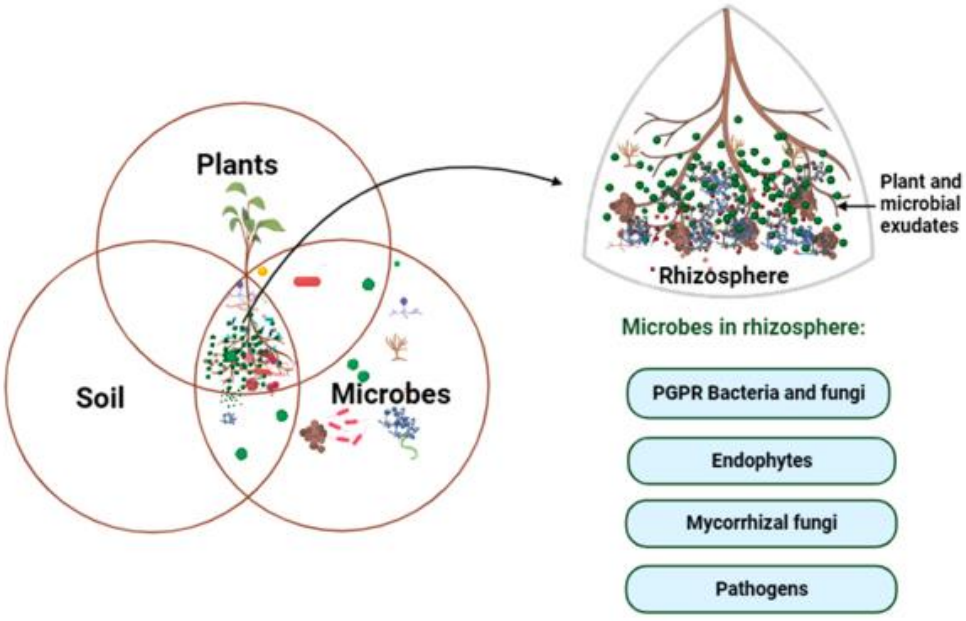
برهم‌کنش‌های بین گیاهان و میکروب‌ها همگانی بوده و برای سلامت هر دو شریک و همچنین خاک حیاتی است. این یک فرآیند پیچیده است که در آن گیاهان با میکروارگانیسم‌های هتروتروف متنوعی برهم‌کنش دارند و می‌توانند رابطه‌ای نزدیک، از همزیستی تا انگل‌زیستی، داشته باشند. ریزوسفر، ناحیه مجاور ریشه‌های گیاه، ریزمحیطی است که در آن برهم‌کنش‌های کلیدی گیاه-خاک-میکروب بین ریشه‌های گیاه و میکروارگانیسم‌های خاک به روش‌های گوناگونی که می‌تواند مفید، مضر یا خنثی باشد، رخ می‌دهد [۷۵]. این منطقه از نظر جمعیت میکروبی غنی‌تر از خاک اطراف است و شاید یکی از اکوسیستم‌هایی با بالاترین سطوح تنوع زیستی روی سیاره باشد [۷۶]؛ به طوری که ۱۰ تا ۱۰۰ برابر میکروب‌های بیشتری نسبت به خاک توده دارد [۷۷] و در هر گرم ریشه تا ۱۰ به توان ۱۱ سلول میکروبی را در خود جای می‌دهد [۷۸]. میکروب‌های مرتبط با گیاه به عنوان ژنوم دوم گیاه شناخته می‌شوند [۷۹].

بیش از ۸۰ درصد از برهم‌کنش‌ها در ریزوسفر مثبت هستند که نشان‌دهنده پتانسیل بالای ریزوسفر برای تجمعات همیاری است [۸۰]. فعالیت‌هایی نظیر تنفس، تبادل گاز، جذب مواد مغذی و آب در ریزوسفر متمرکز

شده‌اند، زیرا کربن ناپایدار و سایر مواد مغذی در اینجا بومی شده‌اند [۸۱]. ویژگی‌های متمایز ریزوسفر عمدتاً ناشی از ریزودپوزیشن است؛ فرآیندی که طی آن ریشه‌های گیاه ترکیبات آلی مختلفی مانند قندها، اسیدهای آمینه، اسیدهای آلی، پلی‌ساکاریدها، ویتامین‌ها و متابولیت‌های ثانویه را به خاک اطراف ریشه آزاد می‌کنند [۸۲]. جوامع میکروبی که با بهره‌گیری از این ترشحات ریشه رشد می‌کنند، آشیان (کنج) اختصاصی برای خود تشکیل می‌دهند و از این طریق به جذب سایر میکروب‌ها و ایجاد آشیان‌های جدید کمک می‌کنند [۸۳]. ترشحات ریشه، به‌ویژه مولکول‌های با وزن مولکولی پایین، به عنوان سوبسترا برای تأمین نیازهای انرژی توسط میکروب‌های ریزوسفر استفاده می‌شوند که باعث افزایش فعالیت و زیست‌توده میکروبی می‌گردد [۸۲,۸۴].

۴. انواع برهم‌کنش‌ها

درک برهم‌کنش‌های گیاه-میکروب در شناسایی اثراتی که میکروب‌ها بر گیاهان می‌گذارند و بالعکس، بسیار مهم است. انواع مختلف برهم‌کنش‌های گیاه-میکروب در ریزوسفر در شکل ۲ نشان داده شده است.



شکل ۲. انواع مختلف برهم‌کنش‌های گیاه-میکروب در ریزوسفر.

ترجمه کلمات داخل شکل:

ترجمه تخصصی فارسی	متن انگلیسی
گیاهان	Plants
خاک	Soil
میکروب‌ها	Microbes
ریزوسفر (منطقه ریشه)	Rhizosphere

ترشحات گیاهی و میکروبی	**Plant and microbial exudates**
میکروب‌های موجود در ریزوسفر:	**Microbes in rhizosphere:**
باکتری‌ها و قارچ‌های محرک رشد گیاه (PGPR)	**PGPR Bacteria and fungi**
اندوفیت‌ها (درون‌رست‌ها)	**Endophytes**
قارچ‌های میکوریزا	**Mycorrhizal fungi**
بیمارگرها (پاتوژن‌ها)	**Pathogens**

۴.۱. برهم‌کنش‌های سودمند گیاه-میکروب

۴.۱.۱. همزیستی بقولات و ریزوبیوم‌ها

برهم‌کنش‌های اندوسیمبیوتیک (همزیستی داخلی) گیاه و ریزوبیوم زمانی رخ می‌دهد که گیاهان تیره بقولات، گرهک‌های ریشه‌ای تخصصی ایجاد می‌کنند که محل اسکان ریزوبیوم‌ها (رایج‌ترین آلفا-پروتئوباکتری‌های گرم منفی) است [۸۵]. ریزوبیوم‌ها و ریشه‌های بقولات دارای یک تجمّع همزیستی هستند که طی آن نیتروژن جوی را با فعالیت آنزیم نیتروژناز تثبیت می‌کنند [۸۶]. ریزوبیوم‌ها شامل چندین سرده از جمله ریزوبیوم، آزوریزوبیوم، مزوریزوبیوم، برادی‌ریزوبیوم، انسیفر و غیره هستند [۸۷]. گرهک‌ها ساختارهای بسیار پیچیده‌ای هستند که در آن‌ها چندین فرآیند در مراحل مختلف عمل کرده و با یکدیگر تداخل دارند.

هنگامی که میکروارگانیسم‌های سازگار در خاک سیگنال‌های گیاهی را شناسایی می‌کنند، فرآیند تشکیل گرهک آغاز می‌شود. پس از آن، فاکتورهای نود تولید می‌شوند که مجموعه‌ای از ژن‌ها را فعال کرده و منجر به عفونت باکتریایی و تقسیم سلولی می‌گردد. باکتری‌ها از منشأ اولیه گرهک و از طریق یک رشته عفونت به سمت سلول‌های تار کشنده ریشه مهاجرت می‌کنند و در آنجا به باکتریوئیدهایی تبدیل می‌شوند که نیتروژن جوی را تثبیت می‌کنند [۸۸]. یک غشای سیمبیوزوم که باکتریوئیدها را محصور می‌کند، محیطی میکروآئروبیک (کم‌اکسیژن) برای تثبیت نیتروژن ایجاد می‌نماید [۸۹,۹۰]. ریزوبیوم‌ها همچنین با گیاه غیربقولاتی پاراسپونیا ارتباط همزیستی داخلی برقرار می‌کنند [۹۱].

۴.۱.۲. همزیستی اکتینوباکتری‌ها و گیاهان اکتینوریزال

گیاهانی که با اکتینوباکتری‌ها همزیستی تثبیت‌کننده نیتروژن در گرهک ریشه برقرار می‌کنند، به عنوان اکتینوریزال شناخته می‌شوند. به خوبی مستند شده است که اکتینومیست‌هایی مانند گونه‌های فرانکیا با طیف

وسیعی از گیاهان اکتینوریزال مرتبط هستند [۹۲]. گیاهان اکتینوریزال شامل بیش از ۲۰۰ گونه متعلق به ۲۴ سرده و ۸ خانواده (کازوارياسه، بتولاسه، میریکاسه، الئاناسه، کوریاریاسه، رامناسه، داتیسکاسه و روزاسه) می‌باشند [۹۳]. فرانکیا گیاهان اکتینوریزال را یا به صورت درون‌سلولی از طریق نفوذ در تارهای کشنده ریشه و یا به صورت بین‌سلولی آلوده می‌کند [۹۴].

همزیستی اکتینوباکتری و گیاه اکتینوریزال منجر به تشکیل گرهک‌های اکتینوریزال می‌شود که در آن باکتری‌ها به صورت درون‌سلولی میزبانی شده و تثبیت نیتروژن جوی را انجام می‌دهند. ترشحات ریشه‌ای آزاد شده توسط گیاه میزبان، رشد فرانکیا را افزایش داده و فرآیند عفونت و گرهک‌زایی را تسهیل می‌کند [۹۵]. بر اساس تفاوت‌های فیزیولوژیکی و ساختاری بین گرهک‌های ریشه اکتینوریزال و بقولات، به نظر می‌رسد همزیستی‌های اکتینوریزال نسبت به همزیستی‌های بقولات-ریزوبیوم تکامل‌یافتگی کمتری داشته و در تثبیت نیتروژن کارایی کمتری دارند [۸۹]. گرهک‌های اکتینوریزال ریشه‌های جانبی تغییر شکل یافته با سیستم آوندی مرکزی هستند، در حالی که گرهک‌های بقولات اندام‌های ساقه-مانند با سیستم‌های آوندی محیطی می‌باشند [۹۶].

۴.۱.۳. همزیستی سیانوباکتری–گیاه

حتی با وجود اینکه سیانوباکتری‌ها گسترده هستند، تعداد بسیار کمی از آن‌ها تجمعات همزیستی با میزبان‌های یوکاریوتی برقرار می‌کنند. تاکنون، سرده نوستوک (Nostoc) از سیانوباکتری‌ها، رایج‌ترین موردی است که در ارتباط با گیاهان خشکی‌زی دیده می‌شود [۹۷]. سیانوباکتری‌ها به کلونیزه کردن اندام‌های مختلف گیاهی شناخته می‌شوند، که این کار را یا به صورت درون‌سلولی (مانند نهان‌دانگان) و یا به صورت برون‌سلولی (مانند بازدانگان، نهان‌زادان آوندی و بریوفیت‌ها) انجام می‌دهند [۹۲].بریوفیت‌ها، که شامل خزه‌ها، شاخواش‌ها و جگرواش‌ها هستند، توسط سیانوباکتری‌های هتروسیست‌دار آلوده می‌شوند [۹۸]. سیانوباکتری‌های مرتبط با خزه‌ها عمدتاً به صورت اپیفیت (روست) هستند [۹۹]. تمام شاخواش‌ها دارای همزیستی‌های سیانوباکتریایی اندوفیت (درون‌رست) هستند [۱۰۰]، در حالی که تنها دو سرده از جگرواش‌ها این رابطه همزیستی را نشان می‌دهند [۱۰۱]. اکثر همزیستی‌های گیاه–سیانوباکتری از نوع اختیاری هستند، به این معنی که هر یک از شرکا را می‌توان به تنهایی کشت داد؛ با این حال، گیاهان در طبیعت تقریباً همیشه با سیانوباکتری‌ها روابط همزیستی تشکیل می‌دهند [۹۷]. تنها موردی از همزیستی سیانوباکتری–گیاه که در آن سیانوبیونت به‌طور دائمی با میزبان در ارتباط است و از نسلی به نسل دیگر منتقل می‌شود، نهان‌زاد آوندی «آزولا» (Azolla) است. انتقال سیانوباکتری به نتاج در هر دو نوع تولیدمثل جنسی و غیرجنسی، پیوند میان آزولا و سیانوبیونت آن را حفظ

می‌کند [۱۰۲].در بازدانگان، سیکادها ریشه‌های مرجانی (کورالوئید) ایجاد می‌کنند که توسط سیانوباکتری‌های هتروسیست‌دار، که عمدتاً متعلق به سرده نوستوک هستند، آلوده می‌شوند؛ با این حال، گونه‌های کالوتریکس (.Calothrix spp) گهگاه گزارش شده‌اند [۱۰۳]. بین لایه‌های کورتکس داخلی و خارجی، منطقه‌ای مملو از موسیلاژ وجود دارد که سیانوبیونت‌ها در آنجا ساکن می‌شوند. آلودگی توسط سیانوباکتری‌ها باعث تغییرات مورفولوژیکی می‌شود که سطح تماس بین سلول‌های گیاهی و سیانوبیونت را افزایش داده تا تبادل مواد مغذی بهبود یابد [۱۰۴].تنها همزیستی شناخته شده بین نهان‌دانگان و سیانوباکتری‌ها، همزیستی «گونرا-نوستوک» (Gunnera-Nostoc) است. این یک اندوسمبیوز (درون‌همزیستی) واقعی است، جایی که در آن سلول‌های نوستوک بین دیواره سلولی میزبان و پلاسمالم یافت می‌شوند [۹۷]. سیانوباکتری‌ها از طریق غدد ساقه‌ای تخصصی که در پایه هر دمبرگ (ساقه برگ) قرار دارند، وارد گیاهان گونرا می‌شوند. موسیلاژ تولید شده توسط این غدد حاوی سیگنال‌های شیمیایی است که تشکیل هورموگونیا را تشویق می‌کند، که این واحدها از طریق شیمی‌ترازی (کموتاکسی) به سمت گیاه جذب می‌شوند. پس از ورود به سلول‌های گونرا، سیانوباکتری‌ها فضاهای بین پلاسمالم و دیواره سلولی را اشغال کرده و یک رابط همزیستی تشکیل می‌دهند که در آن تبادل مواد مغذی بین شرکا صورت می‌گیرد [۹۸,۱۰۵].

۴.۱.۴. تجمعات میکوریزایی

در میکوریزا، هیف‌ها از ریشه به خاک اطراف گسترش می‌یابند و سطح مقطع جذب مواد مغذی و آب را به‌طور قابل‌توجهی افزایش می‌دهند. قارچ در ازای متحرک‌سازی مواد مغذی برای گیاه، قندها را از آن دریافت می‌کند و یک رابطه سودمند متقابل ایجاد می‌نماید [۱۰۶]. بر اساس نوع برهم‌کنش و محل قرارگیری در ریشه گیاه، میکوریزاها به دو گروه اکتومیکوریزا و اندومیکوریزا تقسیم می‌شوند.

اندومیکوریزا که میکوریزای آربوسکولار نیز نامیده می‌شود، یکی از قدیمی‌ترین و گسترده‌ترین پیوندها بین ریشه گیاه و قارچ است. در این رابطه، شریک قارچی همیشه عضوی از شاخه گلومرومیکوتا است. قارچ‌های میکوریزای آربوسکولار روشی کارآمد برای به دست آوردن مواد مغذی معدنی از خاک تکامل داده‌اند، اما نمی‌توانند مستقل از میزبان خود رشد کنند. تبادل مواد مغذی در هیف‌های بسیار منشعب به نام آربوسکول‌ها صورت می‌گیرد که به داخل سلول‌های کورتکس ریشه نفوذ می‌کنند. تقریباً ۷۰ تا ۸۰ درصد از تمام گونه‌های گیاهان آوندی، در ریشه‌های خود میزبان یک همزیستی چندمنظوره با قارچ‌های میکوریزای آربوسکولار هستند. گزارش شده است

که این قارچ‌ها برهم‌کنش‌های هم‌افزایی با میکروارگانیسم‌های خاک مانند تثبیت‌کنندگان نیتروژن، حلال‌سازهای فسفات و سایر ریزوباکتری‌های محرک رشد گیاه دارند [۱۰۷,۱۰۸].

در اکتومیکوریزا، قارچ که معمولاً عضوی از بازیدیومیکوتا یا گاهی آسکومیکوتا است، یک پوشش (مانتل) در خارج از ریشه تشکیل می‌دهد. تبادل مواد مغذی از طریق شبکه هارتیگ انجام می‌شود که شبکه‌ای بین‌سلولی از هیف‌ها در کورتکس ریشه است، اما هیف‌های قارچی به داخل سلول‌ها نفوذ نمی‌کنند. این ساکنان دوگانه خاک-گیاه در استخراج مواد مغذی به روش ساپروتروفی از مواد آلی خاک (جایی که به صورت گذرا زندگی می‌کنند) و به روش بیوتروفی از گیاهان (در طول تعاملات متقابل) بسیار کارآمد هستند [۱۰۹].

۴.۲. برهم‌کنش‌های مضر

۴.۲.۱. برهم‌کنش گیاه-بیمارگر

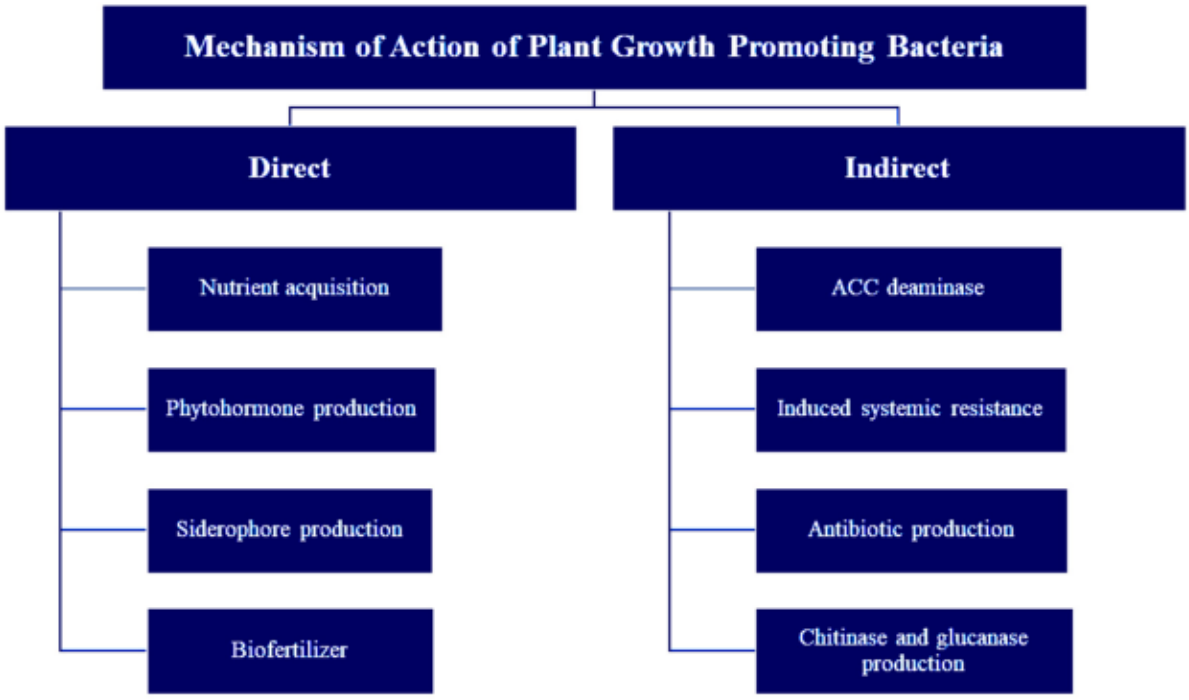
چهار گروه اصلی از بیمارگرهای گیاهی وجود دارد: قارچ‌ها، نماتودها، باکتری‌ها و ویروس‌ها [۱۱۰]؛ در این میان، قارچ‌ها و نماتودها بیمارگرهای گیاهی اصلی محسوب می‌شوند [۱۹]. مشابه برهم‌کنش‌های متقابل گیاه و قارچ، بیمارگرها نیز از سیگنال‌های شیمیایی در مراحل اولیه شناسایی میزبان و عفونت استفاده می‌کنند. گیاه از سه طریق با این عفونت‌ها مبارزه می‌کند: پیام‌رسانی فیتوهورمونی، ایمنی تحریک‌شده توسط الگوهای مولکولی وابسته به بیمارگر و ایمنی تحریک‌شده توسط افکتور [۱۱۱]. بر اساس روش تغذیه، بیمارگرهای گیاهی را می‌توان به‌طور کلی به دو گروه نکروتروف و بیوتروف تقسیم کرد. بیوتروف‌ها با وجود محدود کردن تأمین مواد مغذی، حیاتی بودن میزبان را حفظ کرده و آسیب بسیار کمی به آن می‌زنند. در حالی که نکروتروف‌ها از راهبردهای بیماری‌زایی متنوعی برای کشتن سلول‌های گیاه میزبان و جذب مواد مغذی آن‌ها برای رشد و تولید مثل استفاده می‌کنند [۱۱۲]. قارچ‌ها بزرگترین تهدید برای سلامت گیاهان در میان تمام میکروب‌های بیمارگر هستند. تنها تعداد کمی از قارچ‌های بیمارگر خاک بیوتروف هستند و اکثر آن‌ها نکروتروف می‌باشند [۱۱۳]. این‌ها در خاک به صورت کلامیدوسپور، اواسپور، میکرواسکلروت یا اسکلروت باقی می‌مانند [۱۱۴]. قارچ‌ها علاوه بر مولکول‌های مختلف افکتور، آنزیم‌های تجزیه‌کننده دیواره سلولی و متابولیت‌های ثانویه سمی را برای تسریع فرآیند عفونت آزاد می‌کنند [۱۱۵].

۴.۲.۲. ترشحات ریشه‌ای ضدمیکروبی

ترشحات ریشه گیاه با جذب سویه‌های باکتریایی مفید یا سرکوب سویه‌های میکروبی مضر، به عنوان مواد ضدمیکروبی برای مبارزه با بیمارگرها در ریزوسفر عمل می‌کنند. انواع مختلفی از متابولیت‌های ثانویه موجود در ترشحات ریشه به گیاهان در دفاع علیه بیماری‌های میکروبی کمک می‌کنند [۱۱۶]. ترشحات ریشه‌ای که خواص ضدمیکروبی نشان می‌دهند شامل ایندول، بنزوکسازینون، ترپنوئیدها، فلاونوئیدها، ترکیبات فنلی و ایزوفلاونوئیدها هستند [۱۱۷]. شبکه‌های پیام‌رسانی اسید جاسمونیک، جاسمونات‌ها، اسید سالیسیلیک و اسید آبسیزیک نقش حیاتی در کنترل پاسخ‌های دفاعی گیاه علیه بیمارگرها و آفات ایفا می‌کنند [۱۱۸]. ترکیب پروتئینی در ریزوسفر در پاسخ به برهم‌کنش‌های بیمارگری تغییر می‌کند، زیرا مواد شیمیایی ضدمیکروبی در ریزوسفر تجمع می‌یابند [۱۱۹]. ریزوبیوم به سرکوب بیماری کمک می‌کند، زیرا میکروب‌های مفید و بیمارگر به‌طور شدیدی برای مواد مغذی موجود رقابت می‌کنند [۱۲۰].

۵. نقش میکروب‌های خاک در رشد گیاه

میکروارگانیسم‌های خاک از طریق ابزارهای مستقیم و غیرمستقیم در ترویج رشد گیاه نقش دارند (شکل ۳). در یک زیرسیستم گیاه-خاک، گیاهان با عمل به عنوان منابع اصلی انرژی، نقش حیاتی ایفا می‌کنند. آن‌ها مواد مغذی و کربن را از طریق ترشحات ریشه و بقایای گیاهی تأمین کرده و جوامع میکروبی هتروتروف را تغذیه می‌کنند [۱۲۱]. با این حال، تنش‌های مختلف زنده و غیرزنده می‌توانند مانع رشد گیاه شوند. تحت شرایط تنش، میکروارگانیسم‌ها توانایی تحریک سنتز ایندول-۳-استیک اسید یا فعال کردن رونویسی ژن‌های ای‌سی‌سی سنتاز را دارند. این امر به نوبه خود منجر به تولید اسمولیت‌های با وزن مولکولی پایین مانند گلیسین بتائین، پرولین و سایر اسیدهای آمینه می‌شود. علاوه بر این، میکروارگانیسم‌ها با تسهیل حلال‌سازی فسفات معدنی، تثبیت نیتروژن، تولید اسیدهای آلی و سنتز آنزیم‌های کلیدی مانند ای‌سی‌سی دیمیناز، کیتیناز و گلوکاناز به رشد گیاه تحت تنش کمک می‌کنند [۱۲۲].



شکل ۳. مکانیسم عمل باکتری‌های محرک رشد گیاه (PGPB).

ترجمه کلمات داخل شکل:

ترجمه تخصصی فارسی	متن انگلیسی
مکانیسم عمل باکتری‌های محرک رشد گیاه	**Mechanism of Action of Plant Growth Promoting Bacteria**
مستقیم	**Direct**
کسب مواد مغذی	**Nutrient acquisition**
تولید فیتوهورمون	**Phytohormone production**
تولید سیدروفور	**Siderophore production**
کود زیستی	**Biofertilizer**
غیرمستقیم	**Indirect**
آنزیم ای‌سی‌سی دیمیناز	**ACC deaminase**
مقاومت سیستمیک القایی	**Induced systemic resistance**
تولید آنتی‌بیوتیک	**Antibiotic production**
تولید کیتیناز و گلوکاناز	**Chitinase and glucanase production**

میکروارگانیسم‌های محرک رشد گیاه با تحریک تولید جیبرلین، تسهیل جوانه‌زنی بذر و ترویج رشد بخش‌های مختلف گیاه مانند ساقه، برگ، گل و میوه، نقش حیاتی در تقویت رشد گیاه دارند. این میکروارگانیسم‌ها توانایی نفوذ به ریشه‌های گیاه و ارائه مزایا به میزبان خود را دارند [۱۲۳]. حضور آن‌ها منجر به تحریک تولید سیتوکینین می‌شود که به بهبود توسعه ریشه، افزایش فعالیت کامبیوم آوندی، تسهیل تمایز سلولی و کاهش غالبیت انتهایی می‌انجامد [۱۲۴]. باکتری‌های محرک رشد گیاه که دارای ای‌سی‌سی دیمیناز هستند، به عنوان مخزنی برای ای‌سی‌سی عمل کرده و منجر به کاهش تولید اتیلن توسط گیاه در پاسخ به تنش‌های محیطی می‌شوند. این کاهش در تولید اتیلن، پاسخ تنشی گیاه را محدود کرده و در نتیجه حساسیت آن را به تنش کاهش می‌دهد [۲۹].

در خاک‌های کلسیسول فقیر از نظر مواد مغذی، سویه‌های باکتریایی سودوموناس آلکالیژنز، باسیلوس پلی‌میکسا و مایکوباکتریوم فلئی به‌طور قابل‌توجهی رشد گیاه و جذب مواد مغذی ضروری مانند نیتروژن، فسفر و پتاسیم را افزایش می‌دهند [۱۳۰]. سویه‌های باکتریایی و قارچی می‌توانند پتاسیم را از کانی‌های سیلیکاتی مانند میکا، بیوتیت و ارتوکلاز آزاد کنند و هوازدگی کانی‌ها و حلال‌سازی پتاسیم را در خاک افزایش دهند. این امر از طریق اسیدولیز، کلاتاسیون و واکنش‌های تبادلی محقق می‌شود [۱۳۵,۱۳۶]. بسیاری از گونه‌های میکروبی در ریزوسفر، گوگرد را از استرهای سولفات و سولفونات‌ها از طریق معدنی‌سازی و مجتمع‌های آنزیمی آزاد می‌کنند. همچنین قارچ‌های میکوریزای آربوسکولار برازندگی گیاه را در شرایط کمبود یا سمیت مس افزایش می‌دهند؛ این کار با گسترش میسلیوم‌های خارج‌ریشه‌ای برای جذب مواد مغذی بیشتر و بهبود تغذیه روی در شرایط کمبود این عنصر انجام می‌شود و از گیاهان در برابر تجمع بیش از حد روی در غلظت‌های بالا محافظت می‌کنند [۱۳۷]. انواع اصلی ارگانیسم‌های مفید خاک و عملکردهای آن‌ها در جدول ۱ فهرست شده‌اند.

جدول ۱. انواع اصلی میکروب‌های سودمند خاک و عملکردهای آن‌ها

نوع میکروب	زیرگروه	مثال‌ها	عملکرد	منابع
باکتری‌های محرک رشد گیاه (PGPB)	**ریزوباکتری‌های محرک رشد گیاه (PGPR)**	آزوتوباکتر (Azotobacter)، آزوسپیریلوم (Azospirillum)، استوباکتر (Acetobacter)، باسیلوس (Bacillus)، دیازوتروفیکوس (Diazotrophicus)، هرباسپیریلوم (Herbaspirillum)، بورخولدریا (Burkholderia)، ریزوبیوم (Rhizobium)، پنی‌باسیلوس (Paenibacillus) و برادی‌ریزوبیوم (Bradyrhizobium)	تولید اکسین، افزایش طول ریشه و تعداد ریشه‌های جانبی	[۱۳۸]

		آکروموباکتر زایلوسوکسیدانس، گلوکونوباکتر دیازوتروفیکوس، اسینتوباکتر کالکواستیکوس، ریزوبیا، گونه‌های آزوتوباکتر، گونه‌های باسیلوس، هرباسپیریلوم سروپدیکا، گونه‌های آزوسپیریلوم، سودوموناس، ریزوبیوم، آرتروباکتر، باسیلوس پومیلوس، آگروباکتریوم، کلستریدیوم، فلاوباکتریوم و باسیلوس لیشنی‌فورمیس	تولید جیبرلین‌ها (GAs)	[۱۳۹,۱۴۰]
		سودوموناس، آزوسپیریلوم، ریزوبیوم، آزوتوباکتر، باسیلوس و آرتروباکتر	تولید سیتوکینین‌ها	[۱۴۱]
		فرانکیا کازوارینا، فرانکیا ای‌رگولاریس، فرانکیا این‌افیکاکس و فرانکیا ساپروفیتیکا	(تثبیت نیتروژن در گیاهان غیربقولات)	[۱۴۲]
		باسیلوس سرئوس (cereus Bacillus)	زیست‌پالایی، تولید آمیلاز، پالایش پسماندهای صنعتی	[۱۴۳]
		باسیلوس سوبتیلیس (subtilis Bacillus)	زیست‌پالایی (تجزیه زنوبیوتیک‌ها و آللوکیمیکال‌ها)	[۱۴۳]
		سودوموناس آئروژینوزا (Pseudomonas aeruginosa)	زیست‌پالایی (تولید سلولاز، جذب فلزات سنگین)	[۱۴۳,۱۴۴]
		باسیلوس تورینجینسیس و سویه Lk9 سودوموناس	زیست‌ردایی مس (Cu)، روی (Zn) و کادمیوم (Cd) در محیط‌های اصلاح‌شده با فلز	[۱۴۵]
		اسینتوباکتر، آکروموباکتر، انتروباکتر، رالستونیا، آگروباکتریوم، بورخولدریا، آلکالیژنز، آزوسپیریلوم، باسیلوس، سودوموناس، سراتیا و ریزوبیوم	تولید ای‌سی‌سی دیمیناز (deaminase-ACC) که سطح اتیلن را کنترل کرده و بازدارندگی رشد ناشی از سطوح بالای اتیلن را کاهش می‌دهد	[۱۴۶]
		سودوموناس پوتیدا، اشریشیا کلی و آگروباکتریوم تومه‌فاشینس	دآمینه کردن ای‌سی‌سی دیمیناز که سطح اتیلن را تنظیم می‌کند	[۱۴۷]
اندوفیت‌ها (درون‌رست‌ها)	**پروتئوباکتریا**	پانتوآ، گونه‌های سودوموناس، دوگانلا، کوساکونیا، کلبسیلا، ماسیلیا، بوردتلا، سالمونلا و سراتیا	تولید IAA (اکسین)، سیدروفورها، تولید ای‌سی‌سی دیمیناز، تثبیت نیتروژن، حلال‌سازی فسفر/پتاسیم و تحمل به فلزات جزئی	[۱۳۸,۱۴۸,۱۴۹]
	فیرمیکوت‌ها	باسیلوس پارالیشنی‌فورمیس، باسیلوس، میکروکوکوس،	تثبیت نیتروژن، ای‌سی‌سی	[۱۵۰]

	استافیلوکوکوس و اگزیکوباکتریوم	دیمیناز، آمیلاز، IAA، لیپاز، سلولاز، تولید پروتئاز، حلال‌سازی فسفات	
اکتینوباکتریوم	کورتوباکتریوم، میکروباکتریوم، نوکاردیا، سدیمینی‌هابیتانس و فرانکیا	تولید IAA، تثبیت نیتروژن، فعالیت‌های قارچ‌کشی و باکتری‌کشی	[۱۳۸,۱۴۹]

ادامه جدول

نوع میکروب	زیرگروه	مثال‌ها	عملکرد	منابع
قارچ‌ها (Fungi)	**اکتومیکوریزا (Ectomycorrhiza)**	آمانتیا (Amanita)، بولتوس (Boletus) و راماریا (Ramaria)	تجمع ذرات خاک، چرخه کربن و بهره‌وری گیاه، کسب نیتروژن و فسفر، تجزیه، بقای نهال، تنظیم تنوع گیاهی (کاهش و تحریک)	[۵۱]
	میکوریزای آربوسکولار (Arbuscular mycorrhiza)	گلوموس (Glomus)، فونلی‌فورمیس (Funneliformis) و گیگاسپورا (Gigaspora)	چرخه کربن، بهره‌وری گیاه، کسب نیتروژن، جذب فسفر گیاه، بقای نهال	[۱۵۱]
	میکوریزای اریکوئید (Ericoid mycorrhiza)	ریزوسفیوس اریکا (Rhizoscyphus ericae)	چرخه کربن، بهره‌وری گیاه، کسب نیتروژن، جذب فسفر گیاه، بقای نهال	[۱۵۲]
	میکوریزای ارکیده (Orchid mycorrhiza)	آرمیلاریا ملیا (Armillaria mellea)، اپولوریزا (Epulorrhiza) و ریزوکتونیا سولانی (Rhizoctonia solani)	چرخه کربن، بهره‌وری گیاه، جذب نیتروژن و فسفر گیاه، کسب مواد مغذی، بقای نهال	[۱۵۳]
	قارچ‌های محرک رشد گیاه (PGPF)	گونه‌های آسپرژیلوس و پنی‌سیلیوم (Penicillium and Aspergillus spp.)	کمک به آزادسازی و تحرک فسفات	[۱۵۴]
	اندوفیت‌ها (درون‌رست‌ها)	کولتوتریخوم تروپیکاله (Colletotrichum tropicale)	افزایش ایمنی گیاه	[۱۵۵]
	آنتاگونیست‌ها (متضادها)	گونه‌های تریکودرما (Trichoderma sp.) و گلیوک لادیوم (Gliocladium)	تولید آنتی‌بیوتیک‌ها، فیتوتوکسین‌ها (سموم گیاهی) و آنزیم‌های لیزکننده (تجزیه‌کننده)	[۱۵۶]

قارچ‌های میکوریزای آربوسکولار با اصلاح ساختار و بافت خاک به بهبود کیفیت آن کمک می‌کنند که منجر به ارتقای سلامت گیاه می‌شود [۱۵۸,۱۵۹]. ایجاد شبکه هیفی بین این قارچ‌ها و ریشه گیاه، ظرفیت سیستم ریشه را برای جستجوی سطح وسیع‌تری از خاک افزایش می‌دهد [۱۶۰]. این تعاملات همزیستی تأثیر مثبتی بر بهره‌وری گیاه تحت تنش‌های محیطی مانند خشکسالی [۱۶۶-۱۶۸]، شوری [۱۶۹-۱۷۱] و فلزات سنگین [۱۷۲-۱۷۴] دارد.

در گیاهان، سمیت فلزات باعث اختلال در جذب مواد مغذی و آب، ایجاد آسیب اکسیداتیو و مهار رشد می‌شود [۱۸۲]. قارچ‌های میکوریزای آربوسکولار اثر فلزات سنگین را با ذخیره آن‌ها در واکوئل‌ها، کمک به اتصال آن‌ها به دیواره سلولی قارچ، تقویت حذف گونه‌های فعال اکسیژن، حمایت از کلاتاسیون فلزات و ترویج تشکیل مجتمع‌های فلزی خاک ناشی از گلومالین، کاهش می‌دهند [۱۷۲,۱۸۳,۱۸۴]. همچنین، اندوفیت‌های قارچی مانند فیالمونیوم دیمورفوسپوروم ظرفیت خود را در افزایش عملکرد علوفه و بهبود ارزش غذایی گیاهان نشان داده‌اند [۱۸۶]. در نهایت، ثابت شده است که جلبک‌های خاک روابط همزیستی با ریشه‌های گیاه برقرار می‌کنند که منجر به آزادسازی هورمون‌های محرک رشد ریشه می‌شود [۱۹۰-۱۹۲]. این امر به نوبه خود فعالیت سایر میکروارگانیسم‌های مفید مرتبط با سیستم ریشه گیاه را تسهیل می‌کند [۱۹۳].

۶. سرکوب بیماری‌های خاک‌زاد توسط میکروارگانیسم‌های مفید خاک

میکروبیوتای خاک تأثیری حیاتی بر تقویت ویژگی‌های سرکوبگری خاک‌های طبیعی دارد و از این طریق توانایی خاک را برای مهار بیمارگرهای گیاهی خاک‌زاد افزایش می‌دهد [۱۹۴]. بیمارگرهای گیاهی خاک‌زاد کارایی جذب آب و مواد مغذی را کاهش می‌دهند [۱۹۵]. این بیمارگرها باعث بروز بیماری‌هایی از جمله پوسیدگی ریشه، مرگ گیاهچه و پژمردگی می‌شوند که مستقیماً بر رشد و بقای گیاه تأثیر می‌گذارند [۱۹۶]. از دهه ۱۹۷۰ میلادی، پژوهشگران چگونگی مهار بیمارگرهای خاک‌زاد توسط باکتری‌های خاک را مورد بررسی قرار داده‌اند. ویژگی‌های سرکوبگری را می‌توان با اثرات ضدمیکروبی جمعی ناشی از مولکول‌ها و میکروارگانیسم‌ها، یا از طریق مکانیسم‌های درگیر در برهم‌کنش‌های آنتاگونیستی (تضاد) بین بیمارگرها و میکروب‌ها تبیین کرد. باکتری‌هایی شامل پنی‌باسیلوس، باسیلوس و سودوموناس؛ اکتینومیست‌هایی مانند استرپتومایسس و قارچ‌های رشته‌ای نظیر آسپرژیلوس، تریکودرما، پنی‌سیلیوم و گلیوکلادیوم، میکروبیومِ پایه برای کنترل زیستی را تشکیل می‌دهند که می‌توانند تمام مسیرهای دخیل در سرکوب بیماری را فعال کنند [۱۹۴].

مجموعه میکروب‌های خاک و ریشه مرتبط با گیاه، «فیتومیکروبیوم» نامیده می‌شود و هنگامی که با گیاه ترکیب می‌شوند، یک «هولوبیونت» را تشکیل می‌دهند. این میکروب‌های مرتبط، در انواع مختلفی از روابط با گیاهان، از جمله برهم‌کنش‌های استثماری، رقابتی یا خنثی شرکت می‌کنند [۱۹۷]. ریزوباکتری‌های محرک رشد گیاه (PGPR) طیف متنوعی از میکروب‌ها را در بر می‌گیرند که به‌طور نزدیکی با محدوده وسیعی از گونه‌های گیاهی در ارتباط هستند. این میکروب‌ها اثرات سودمندی بر گیاهان دارند که شامل ترویج رشد و کاهش شرایط تنش‌زا است [۱۹۸]. در طول فرآیند تکاملی انطباق گیاهان با محیط‌های خشکی، این ریزوباکتری‌ها در کنار گونه‌های

گیاهی میزبان خود هم‌تکامل یافته‌اند که منجر به ایجاد روابط هم‌افزا و سودمند متقابل شده است [۱۲۴]. برای نمونه، ثابت شده است که سویه‌هایی مانند باسیلوس سوبتیلیس، باسیلوس آمیلولیکوفاسینس و سودوموناس استوتزری در کلونیزه کردن ریشه و سرکوب قابل توجه بیمارگر فیتوفتورا کپسیسی مؤثر هستند [۱۹۹]. استفاده از باسیلوس سوبتیلیس به‌طور مؤثری عفونت میوه ناشی از گونه‌های پنی‌سیلیوم و ریزوپوس استولونیفر را در مرحله پس از برداشت سرکوب کرد [۲۰۰]. در شرایط گلخانه‌ای، مشاهده شد که سویه‌های خاصی از باسیلوس آمیلولیکوفاسینس بازدارندگی قابل توجهی در برابر بیماری پژمردگی ناشی از فوزاریوم اکسیسپوروم نشان می‌دهند [۲۰۱].

اثرات مخرب یک یا چند بیمارگر گیاهی می‌تواند توسط ریزوباکتری‌های محرک رشد کنترل‌کننده بیمارگر، کاهش یافته یا از آن پیشگیری شود [۲۰۲]. مطالعات متعددی شواهدی مبنی بر کارایی ترکیب ریزوباکتری‌ها برای تقویت کنترل زیستی علیه بیماری‌های مختلف گیاهی از طریق القای مقاومت سیستمیک (ISR) [203] و اثرات آنتاگونیستی علیه بیمارگرهای خاص گیاهی ارائه کرده‌اند [۲۰۴]. القای مقاومت سیستمیک توسط باکتری‌های محرک رشد گیاه اغلب با افزایش بیان ژن‌های دخیل در مسیرهای اتیلن و اسید جاسمونیک همراه است [۲۰۵].

قارچ‌ها با دفاع از گیاه در برابر بیمارگرها، عمل به عنوان عوامل کنترل زیستی (به صورت مستقیم یا غیرمستقیم) و ایجاد مقاومت در گیاه، استقرار سیستم ریشه را تسهیل می‌کنند [۲۰۶-۲۰۹]. قارچ‌های میکوریزا با تغییر ویژگی‌های آناتومیک و مورفولوژیک ریشه‌های گیاه، خصوصیات شیمیایی و فیزیکی محیط پیرامون ریشه را بهبود می‌بخشند. در نتیجه، این امر منجر به فعال شدن چندین مکانیسم دفاعی و مقاومت در برابر بیماری در گیاهان می‌شود [۲۱۰]. مطالعات متعدد شواهدی ارائه داده‌اند که گیاهان میکوریزایی دارای مکانیسم‌های دفاعی در برابر بیمارگرهای خاک‌زاد هستند [۲۱۱-۲۱۵].

قارچ‌های میکوریزای آربوسکولار (AMF) پتانسیل کاهش آسیب‌های ناشی از بیمارگرهای مختلف مانند باکتری‌ها، قارچ‌ها و نماتودها را در گیاهانی نظیر گوجه‌فرنگی، خیار، خربزه، زیتون، نارنگی، توت‌فرنگی، یونجه، سیب‌زمینی، ذرت، موز و غیره دارند. علاوه بر این، همان‌طور که در مطالعات مختلف تأکید شده است، این امر می‌تواند منجر به کاهش استفاده از آفت‌کش‌ها شود [۲۱۶-۲۲۱]. مطالعات نشان داده‌اند که بیش از ۳۰ گونه از این قارچ‌ها قادر به کنترل مؤثر بیماری‌های خاک‌زاد در گیاهان هستند [۲۲۲,۲۲۳]. برای مثال، یک گونه خاص به نام ریزوفاگوس اینترارادیسز می‌تواند ژن‌های مرتبط با دفاع را هنگام آلودگی گیاه موز به فوزاریوم اکسیسپوروم فعال کرده، بیماری پژمردگی را سرکوب و رشد گیاه را تقویت کند [۲۲۴].

۷. نقش میکروب‌های خاک در ترسیب کربن

خاک بزرگترین ذخیره‌گاه کربن روی زمین است و محتوای کربن آن از مجموع کربن موجود در جو و پوشش گیاهی فراتر می‌رود [۲۳۹,۲۴۰]. از دست رفتن کربن خاک و ورود آن به جو، تأثیرات گسترده‌ای در جنبه‌های مختلف جهان ما دارد [۲۴۱]. ماده آلی خاک (SOM) شامل مخلوطی از ترکیبات معدنی مانند کربنات‌ها و آهک، همراه با بخش‌های آلی ناشی از تجزیه حیوانات، گیاهان و میکروارگانیسم‌ها است [۲۴۲]. ماده آلی خاک به دو بخش اصلی تقسیم می‌شود: بخش فعال که حدود ۳۵ درصد و بخش غیرفعال (پاسیو) که حدود ۶۵ درصد آن را تشکیل می‌دهد [۲۴۳]. بخش فعال شامل ارگانیسم‌های زنده و بقایای جانوری و گیاهی مرده است که غنی از کربوهیدرات‌ها و پروتئین‌های با قابلیت تجزیه آسان هستند. در مقابل، بخش غیرفعال به اجزایی از خاک اشاره دارد که مقاومت بیشتری در برابر تجزیه میکروبی نشان می‌دهند [۲۴۳].

ترسیب کربن شامل استخراج دی‌اکسید کربن از جو و تثبیت آن در خاک است که منجر به افزایش ذخیره کربن آلی خاک می‌شود. این فرآیند توسط ارگانیسم‌های فتوسنتزکننده مانند گیاهان یا اتوتروف‌ها که CO_2 را از جو جذب می‌کنند، تسهیل می‌شود [۲۴۱]. با این حال، از طریق فرآیند تنفس ارگانیسم‌های اتوتروف و هتروتروف، کربن ترسیب شده در نهایت به جو بازگردانده می‌شود [۲۴۴]. جوامع میکروبی موجود در خاک نقشی حیاتی در هر دو فرآیند گسیل کربن و ترسیب آن ایفا می‌کنند [۲۴۵]. میکروب‌ها از فرم‌های مختلف آلی و معدنی کربن به عنوان منابع کربن و انرژی استفاده می‌کنند [۲۴۶]. مایه تلقیح‌های باکتریایی و قارچی [۲۴۱]، میکوریزاها، ریزجلبک‌ها، کپیوتوروف‌ها و اولیگوتروف‌ها [۲۴۷] نقش‌های کلیدی در ترسیب کربن در اکوسیستم‌های خاک دارند.

مشارکت میکروبی در ترسیب کربن تحت تأثیر عوامل مختلفی از جمله زیست‌توده میکروبی، ساختار جامعه میکروبی، فرآورده‌های جانبی میکروبی و ویژگی‌های خاک مانند بافت، کانی‌شناسی رس، توزیع اندازه منافذ و پویایی خاکدانه است [۲۴۸-۲۵۰]. میکروارگانیسم‌های ریزوسفری در جنگل‌ها برای ترسیب کربن در اکوسیستم‌های خشکی ضروری هستند [۲۵۱]. ریشه‌ها و برهم‌کنش بین ریشه و ریزومیکروارگانیسم‌ها از عوامل اصلی حضور کربن آلی خاک (SOC) هستند [۲۵۲,۲۵۳]. ترسیب کربن آلی خاک توسط تعامل رقابت و روابط همزیستی بین ریشه‌های گیاه و میکروارگانیسم‌های خاک تنظیم می‌شود [۲۵۴].

قارچ‌ها در مقایسه با باکتری‌ها، عملکرد برتری در ایجاد و حفظ ماده آلی در خاک نشان می‌دهند [۲۶۱,۲۶۲]. نکرومس (زیست‌توده مرده) قارچی با سهم ۷۰.۷ درصد در مقایسه با نکرومس باکتریایی (۲۵.۹ درصد)،

اصلی‌ترین مشارکت‌کننده میکروبی در پایداری ماده آلی خاک است [۲۶۲]. قارچ‌های میکوریزای آربوسکولار با انتقال مواد فتوسنتزی از گیاه میزبان به هیف‌های داخلی و سپس هیف‌های خارجی و در نهایت آزادسازی آن‌ها در ماتریکس خاک، در ترسیب کربن نقش دارند [۲۶۵]. «گلومالین»، یک گلیکوپروتئین که در دیواره سلولی قارچ‌های میکوریزا سنتز می‌شود، به دلیل پایداری بالا در خاک حتی پس از مرگ هیف‌ها شناخته شده است [۲۶۷,۲۶۸]. گلومالین با ذخیره‌سازی طولانی‌مدت کربن و نیتروژن و ارتقای پایداری خاکدانه‌ها مرتبط است [۲۶۷].

ریزجلبک‌ها و سیانوباکتری‌ها مشارکت‌کنندگان کلیدی در زنجیره غذایی میکروبی خاک هستند و انطباق‌پذیری بالایی برای بقا در شرایط نامساعد مانند اکوسیستم‌های خشک و نیمه‌خشک دارند [۲۶۹,۲۷۰]. میکروارگانیسم‌های فتوسنتزکننده (ریزجلبک‌ها) توانایی طبیعی برای تثبیت دی‌اکسید کربن را با سرعتی ۱۰ تا ۵۰ برابر سریع‌تر از گیاهان خشکی‌زی دارند [۲۷۱].

بیوچار (زیست‌زغال) ماده‌ای است که از تجزیه ترموشیمیایی زیست‌توده در دمای بین ۳۰۰ تا ۱۰۰۰ درجه سانتی‌گراد و در غیاب اکسیژن تولید می‌شود [۲۸۴]. بیوچار با ساختار متخلخل و سطح ویژه بالا، ویژگی‌های خاک را اصلاح کرده و زیست‌توده میکروبی و سطوح کربن و نیتروژن را افزایش می‌دهد [۲۸۶]. بیوچار با فراهم کردن منابع کربنی با دسترسی آسان، مزیت رقابتی ساپروتروف‌ها را در برابر بیمارگرها تقویت کرده و به سرکوب بیماری‌ها کمک می‌کند. همچنین بیوچار محیط ریز (میکرو-محیط) مساعدی برای رشد میکوریزا و برهم‌کنش آن‌ها با ریشه فراهم می‌آورد [۳۰۱]. ترکیب هم‌افزای بیوچار و قارچ‌های میکوریزا تأثیر قابل‌توجهی بر رشد گیاه، مورفولوژی ریشه و عملکردهای آنزیمی خاک دارد [۳۰۴].

۸. گیاه‌پالایی

گیاه‌پالایی یک تکنیک نوظهور است که شامل کشت گیاهان در خاک‌های آلوده به منظور تجزیه یا ترسیب سموم است. ریزوپالایی که به عنوان «تقویت زیستی» نیز شناخته می‌شود، به کارگیری باکتری‌های ریزوسفری برای افزایش فراهمی زیستی فلزات در خاک و در نتیجه ترویج گیاه‌پالایی است [۳۰۵]. ریزوپالایی شامل چندین میکروارگانیسم خاک است که نقشی حیاتی ایفا می‌کنند. باکتری‌هایی که توسعه گیاه را تحریک می‌کنند، زیست‌فعال‌سازهایی (بیوسورفاکتانت) تولید می‌کنند که به تحرک فلزات و در نهایت گیاه‌پالایی فلزات خطرناک کمک می‌کنند. برای مثال، باکتری سودوموناس آئروژینوزا سویه BS2، دی-رامنولیپید تولید می‌کند که باعث افزایش تحرک و حلالیت سرب و کادمیوم می‌شود [۳۰۶]. باکتری‌های مقاوم به فلز از سرده‌های نئوریزوبیوم و

باسیلوس، تجمع زیستی کادمیوم در برنج صیقل‌خورده و فراهمی زیستی این فلز در خاک را کاهش دادند [۳۰۷]. تلقیح گیاهان با میکروب‌های خاص و سازگار، برای گیاه‌پالایی خاک‌های آلوده به فلز محبوبیت فزاینده‌ای یافته است [۳۰۸]. نشان داده شده است که ریزوباکتری‌های محرک رشد گیاه (PGPR) هنگام رشد در خاک‌های آلوده به فلزات، توانایی کاهش سمیت گیاهی ناشی از فلزات و افزایش تولید زیست‌توده گیاهی را دارند [۳۰۹].

۹. کسب مواد مغذی

باکتری‌های تثبیت‌کننده نیتروژن، با استفاده از نیتروژناز (آنزیم پیچیده‌ای که توسط ژن نیتروژناز یا nif کدگذاری می‌شود)، N_2 را به NH_3 تبدیل می‌کنند تا نیتروژن بیولوژیکی مورد نیاز گیاهان را تولید کنند. میکروب‌هایی که با ریشه‌های گیاه هم‌زیستی دارند، ۸۰ درصد از کل نیتروژن آلی را که به‌طور بیولوژیکی تثبیت می‌شود، تولید می‌کنند. تثبیت‌کنندگان غیرهمزیست نیتروژن نقش مهمی در تجمع مقدار زیادی نیتروژن در طبیعت دارند. به دلیل گرادیان غلظت، نیتروژن به سیتوپلاسم میزبان ترشح می‌شود [۳۰۵]. تا ۹۰ درصد از نیاز نیتروژن در گیاهان می‌تواند توسط ریزوبیوم‌ها تأمین شود که تجمعات همزیستی با بقولات میزبان برقرار می‌کنند [۳۱۰]. برخی از باکتری‌های محرک رشد گیاه مقاوم به فلز بوده و قادر به تولید ترکیباتی هستند که مستقیماً از رشد گیاه حمایت می‌کنند، مانند حلال‌سازی یا تبدیل مواد مغذی معدنی، تولید اسیدهای آلی، سیدروفورها، فیتوهورمون‌ها و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی [۷۱،۱۴۵].فسفر معدنی می‌تواند از طریق تولید اسیدهای آلی با وزن مولکولی پایین مانند اسید گلوکونیک و اسید سیتریک، یا با آزادسازی پروتون‌ها و تولید ترکیبات کلات‌کننده، حلال‌سازی شود. از سوی دیگر، سنتز آنزیم‌های فسفومونو استراز، فسفودی استراز و فسفو تری استراز که هیدرولیز استرهای فسفریک را کاتالیز می‌کنند، منجر به معدنی‌سازی فسفر آلی می‌شود [۳۱۱،۳۱۲]. باکتری‌ها برای مقابله با مقدار محدود Fe^{3+} قابل دسترس، توانایی سنتز مولکول‌های سبک (بین ۵۰۰ تا ۱۵۰۰ دالتون) به نام سیدروفور را تکامل داده‌اند که میل ترکیبی بالایی به Fe^{3+} دارند. یک گیرنده واقع در غشای سلولی، مجتمع آهن-سیدروفور را شناسایی کرده و انتقال آن به داخل سلول را ممکن می‌سازد، جایی که در سطح غشا به Fe^{2+} تبدیل و آزاد می‌شود [۳۱۳].تثبیت همزیستی N_2 در گرهک‌های ریشه رخ می‌دهد، جایی که محیط تخصصی از تثبیت باکتریایی نیتروژن حمایت کرده و باکتریوئیدها در ازای آمونیاک (NH_3)، مواد مغذی آلی را از گیاهان دریافت می‌کنند [۳۱۴،۳۱۵]. دیازوتروف‌های غیرگرهک‌زا نیز می‌توانند جذب نیتروژن گیاه را افزایش دهند. برای مثال، تلقیح سیانوباکتری تثبیت‌کننده نیتروژن نوستوک پونکتی‌فورمه باعث

بروز فعالیت نیتروژناز در ریشه‌های برنج شده و رشد گیاه را در شرایط کمبود نیتروژن تشویق کرد [۳۱۶]. اسیدی‌شدن خاک از طریق تولید فسفات‌های هیدروژن یا دی‌هیدروژنِ محلول، منجر به آزادسازی فسفر (P) از رسوبات می‌شود. فسفاتازهای اسیدیِ غیراختصاصی، کاتالیزِ بخش عمده‌ای از معدنی‌سازی میکروبیِ فسفر آلی را بر عهده دارند [۳۱۸]؛ در حالی که فیتازها، فیتات را هیدرولیز می‌کنند [۳۱۹,۳۲۰]. فیتات فراوان‌ترین مولکول فسفر آلی در خاک به‌شمار می‌رود [۳۲۰]. میو-اینوزیتول (یا گونه‌های حاوی میو-اینوزیتول) به دلیل توانمندی‌های خود در حلال‌سازی فسفر شناخته شده است که گونه‌های باسیلوس مگاتریوم (Bacillus megaterium) را به سوی خود جلب می‌کند؛ این فرآیندها در معدنی‌سازی فسفر آلی در خاک نقش دارند [۳۲۱]. جدول زیر نقش‌های متنوع میکروب‌های خاک را در کسب (تحصیل) مواد مغذی نشان می‌دهد (جدول ۲).

جدول ۲. عملکردهای متنوع میکروب‌ها در کسب مواد مغذی

نوع ماده مغذی	میکروب‌ها	عملکرد	منابع
نیتروژن (Nitrogen)	آلوریزوبیوم، ریزوبیوم، فرانکیا، آزوریزوبیوم، مزوریزوبیوم، سینوریزوبیوم، برادی‌ریزوبیوم، آزوآرکوس، آکروموباکتر، بورخولدریا و هرباسپیریلوم، سینوریزوبیوم، نئوریزوبیوم و پاراریزوبیوم آزوتوباکتر (Azotobacter) و آزوسپیریلوم (Azospirillum)	تثبیت همزیستی نیتروژن (تبدیل نیتروژن به آمونیاک) تثبیت نیتروژن غیرهمزیست و همچنین توانایی در حلال‌سازی فیتات	[۳۲۴–۴۱,۳۲۲]

ادامه جدول۲

نوع ماده مغذی	میکروب‌ها	عملکرد	منابع
فسفات (Phosphate)	باسیلوس (Bacillus)، ریزوبیوم (Rhizobium) و سودوموناس آئروژینوزا (aeruginosa Pseudomonas)	عمدتاً آنزیم‌های فسفاتاز اسیدی تولید می‌کنند که به معدنی‌سازی فسفر آلی در خاک کمک می‌نماید.	[۳۱۲]
	آکروموباکتر، فلاوباکتریوم، آگروباکتریوم، مایکوباکتریوم، گلوکوناستوباکتر، باسیلوس، انتروباکتر، اروینیا، سودوموناس و سراتیا	باکتری‌های حلال‌ساز فسفات نقش حیاتی در انحلال فرم‌های نامحلول فسفر ایفا می‌کنند.	[۳۲۵]
سیدروفورها (Siderophores)	گونه‌های کریزئوباکتریوم (.spp Chryseobacterium)، گونه‌های سودوموناس (.sp Pseudomonas)، سراتیا مارسسنس (Serratia marcescens) و گونه‌های استرپتومایس (.sp Streptomyces)	سیدروفور به آهن متصل شده و از رشد بیمارگرهای گیاهی (پاتوژن‌ها) روی گیاه میزبان جلوگیری می‌کند. آهن متعاقباً یا از طریق احیا به حالت فرو	[۳۲۸–۳۲۶]

	({+Fe^{2}}) و یا از طریق تجزیه مولکول سیدروفور (پس از آنکه کمپلکس آهن-سیدروفورِ محلول توسط مولکول‌های گیرنده در سطح باکتری یا گیاه جذب شد) آزاد می‌شود.

۱۰. نقش میکروب‌های خاک در مبارزه با تنش‌های غیرزنده

تنش غیرزنده واژه‌ای است که به عناصر غیرزنده‌ای اشاره دارد که بر توانایی گیاه برای رشد و نمو تأثیر سوء می‌گذارند. شرایط آب و هوایی نامطلوب، که منجر به تنش‌های غیرزنده می‌شوند، فاکتورهای مهمی هستند که در کاهش بهره‌وری گیاه نقش دارند. تنش‌های غیرزنده اصلی شامل خشکسالی، دماهای مفرط (هم پایین و هم بالا)، شوری، غرقابی و کمبود مواد مغذی هستند [۳۲۹]. اعتقاد بر این است که تقریباً ۹۰٪ از اراضی قابل کشت جهان مستعد یک یا چند فاکتور تنش محیطی هستند که منجر به کاهش قابل توجه ۷۰ درصدی در عملکرد محصولات کلیدی می‌شود [۳۳۰]. اثرات منفی بر بهره‌وری محصولات کشاورزی در نتیجه پیامدهای مستقیم و غیرمستقیم فاکتورهای تنش غیرزنده به‌طور تصاعدی در حال شتاب گرفتن است. برای رسیدگی به پیامدهای زیان‌بار تنش‌های غیرزنده، استفاده از میکروب‌ها ثابت کرده است که یک رویکرد قدرتمند، از نظر زیست‌محیطی سالم و از نظر اقتصادی پایدار است [۳۳۲،۳۳۱]. تمرکز بر میکروارگانیسم‌های محرک رشد گیاه (PGPM) در میان متخصصان زراعت و مدافعان محیط زیست در حال رشد است، زیرا آن‌ها به عنوان کاندیداهای بالقوه برای ایجاد یک جایگزین بادوام، دوست‌دار محیط زیست و پایدار برای روش‌های سنتی در نظر گرفته می‌شوند [۱۴۵].

چندین میکروارگانیسم نقش مهمی در رشد از طریق تثبیت نیتروژن اتمسفری، تولید ترکیبات زیست‌فعال مانند ویتامین‌ها، هورمون‌ها و آنزیم‌ها ایفا می‌کنند [۳۳۳-۳۳۵]. ریزوباکتری‌های محرک رشد گیاه (PGPRs) و قارچ‌های محرک رشد گیاه (PGPFs) نمونه‌هایی از برخی میکروارگانیسم‌ها هستند که به تعدیل تنش غیرزنده کمک می‌کنند. این میکروارگانیسم‌ها تنش غیرزنده را با اتخاذ استراتژی‌های مختلفی مانند تولید فیتوهورمون، پایین آوردن سطوح اکسید اتیلن، افزایش تنظیم (Upregulation) پاسخ به کم‌آبی و القای ژن‌های کدکننده ژن‌های آنتی‌اکسیدانی تعدیل می‌کنند. برخی مطالعات فاش کردند که افزایش رشد گیاهان تحت تنش غیرزنده توسط میکروارگانیسم‌ها به دلیل فعال‌سازی متابولیسم‌های اولیه است که منجر به افزایش رشد گیاه، بهبود

فتوسنتز، جذب بهتر مواد مغذی و فعالیت بالاتر آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی می‌شود [۳۳۶-۳۳۸]. هم‌شنوی (Crosstalk) بین هورمون‌های میکروبی و گیاهی به عنوان مکانیسمی عمل می‌کند که از طریق آن گیاهان تحمل خود را نسبت به تنش غیرزنده افزایش می‌دهند [۳۳۹].

گونه‌های گیاهی متعددی می‌توانند با قارچ‌های میکوریزا و/یا اندوفیت تعامل داشته باشند که به‌طور قابل توجهی به سازگاری این گیاهان با انواع تنش‌های محیطی کمک می‌کنند [۳۴۰]. در بسیاری از مناطق جهان، تنش شوری بر رشد و بهره‌وری گیاهان تأثیر دارد. تنش شوری زمانی رخ می‌دهد که غلظت نمک (عمدتاً یون‌های سدیم و کلرید) در خاک از سطح آستانه تحمل گیاهان فراتر رود. تجمع نمک در بافت‌های گیاهی، فرآیندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی طبیعی گیاه را مختل کرده و منجر به کاهش رشد، کیفیت و عملکرد می‌شود. بیش از ۶٪ از اراضی جهان تحت تأثیر شور شدن خاک قرار دارند که خروجی کشاورزی را در ۲۲ تا ۳۳ درصد از کل زمین‌های زراعی کشت شده و آبیاری شده کاهش می‌دهد [۳۴۱]. شوری خاک تا سال ۲۰۵۰ تقریباً ۵۰٪ از زمین‌های قابل کشت را به خطر خواهد انداخت [۳۴۲].

در تنش خشکسالی، گیاهان یک دوره طولانی از کمبود آب را تجربه می‌کنند که منجر به کاهش رشد، توسعه و عملکرد می‌شود. علل این تنش، فاکتورهای محیطی مختلفی مانند بارندگی کم، کمبود آب خاک و دمای بالا هستند. در پاسخ به تنش خشکسالی، گیاهان مجموعه‌ای از مکانیسم‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی را برای حفظ تعادل آب و جلوگیری از آسیب به سلول‌ها و بافت‌های خود فعال می‌کنند. خشکسالی‌ها در سال‌های اخیر به‌طور چشمگیری افزایش یافته‌اند و امنیت غذایی جهانی را تهدید می‌کنند. میکروارگانیسم‌های خاک‌زاد می‌توانند اندو-ریزوسفر/ریزوسفر گیاه را کلونیزه کرده و با تولید فیتوهورمون‌ها، ترکیبات فرار، اگزوپلی‌ساکاریدها (EPS)، آنتی‌اکسیدان‌های اسمولیت، سرکوبگر یا القاکننده ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش و تغییر مورفولوژی ریشه، تحمل به خشکی را القا کنند [۳۲۲]. کاهش انتشار مواد مغذی و جریان توده‌ای مواد مغذی محلول در آب ناشی از تنش خشکسالی، میزان کلروفیل را در انواع گونه‌های گیاهی کاهش می‌دهد. ریزوباکتری‌ها با تولید فیتوهورمون‌های مختلف مانند ایندول-۳-استیک اسید (IAA)، اسید جیبرلیک (GAs)، اسید آبسیزیک (ABA) و سیتوکینین‌ها (CK) و همچنین با کاهش سطوح اتیلن توسط ACC دیمیناز، مکانیسم‌های تحمل به خشکی گیاه را تحریک کردند. علاوه بر این، ترکیبات باکتریایی مانند اگزوپلی‌ساکاریدهای باکتریایی تحمل سیستمیک را القا می‌کنند [۳۴۳]. برخی از میکروب‌هایی که به غلبه بر شرایط تنش کمک می‌کنند در جدول ۳ فهرست شده‌اند.

جدول ۳. میکروب‌های خاک در گیاهان در حال مبارزه با تنش‌های غیرزنده مختلف

نوع تنش	میکروارگانیسم‌ها	گیاه	اثر (نتیجه)	مراجع
تنش شوری (Salt stress)	انتروباکتر (Enterobacter sp.) سویه P23	بذر برنج	تولید IAA (اکسین)	[۳۴۴]
تنش شوری (Salt stress)	انسیفر ملیلوتی (Ensifer meliloti)	مدیکاگو ترونکاتولا (یونجه بریدک)	بهبود تولید IAA	[۳۴۵]
تنش شوری (Salt stress)	آزوسپیریلوم برازیلنس (Azospirillum brasilense) سویه NH	گندم دوروم	افزایش تولید IAA	[۳۴۶]
تنش شوری (Salt stress)	اسینتوباکتر کالکواستیکوس (A. calcoaceticus) سویه SE370، پرومیکرومونوسپورا (Promicromonospora sp.) سویه SE188 و بورخولدریا سپاسیا (B. cepacia) سویه SE4	خیار	افزایش پروتئین‌ها، کاهش قندها، تولید آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و ریبونوکلئاز	[۳۴۷]
تنش شوری (Salt stress)	دیتزیا ناترونولیمنایا (Dietzia natronolimnaea) سویه STR1 و باسیلوس آمیلولیکوفاشینس (B. amyloliquefaciens) سویه RWL-1	گندم و برنج	تغییر در پیام‌رسانی ABA و آبشارهای اکسین	[۳۴۸–۳۵۱]
تنش شوری (Salt stress)	سودوموناس پوتیدا، سودوموناس استوتزری و استنوتروفوموناس مالتوفیلیا	حسن‌یوسف (Coleus)	افزایش تولید جیبرلین‌ها و IAA	[۳۵۲]
تنش شوری (Salt stress)	سودوموناس اکسترمواورینتالیس (P. extremorientalis) سویه TSAU20	گوجه‌فرنگی	افزایش سطح پرولین	[۳۵۳]
تنش شوری (Salt stress)	باسیلوس سوبتیلیس (Bacillus subtilis)	آکاسیا گراردی (Acacia gerrardii)	افزایش سطوح پرولین و حفظ تعادل آب در بافت‌های گیاهی	[۳۵۴]
تنش شوری (Salt stress)	باسیلوس سوبتیلیس (Bacillus subtilis)	آرابیدوپسیس (Arabidopsis)	کاهش فعالیت انتقال‌دهنده‌های یون پتاسیم با میل ترکیبی بالا (HKT1) جهت جلوگیری از جذب بیش از حد یون Na^{+} توسط بافت‌های گیاهی و حفظ تعادل یون‌ها	[۳۵۵]
تنش شوری (Salt stress)	پانتوآ آگلومرانس (Pantoea agglomerans) سویه KL	برنج	افزایش طول ریشه‌ها و شاخساره‌ها، افزایش وزن تر و خشک، محتوای کلروفیل، و کاهش پرولین و مالون‌دی‌آلدهید (MDA)؛ همچنین فعالیت ACC دیمیناز را بهبود بخشیده و سنتز آمونیاک، فسفات و اگزوپلی‌ساکارید را افزایش می‌دهد	[۳۵۶]
تنش شوری	کریزئوباکتریوم گلیوم	گندم	با افزایش فعالیت ACC دیمیناز، تولید	[۲۰]

(Salt stress)	(gleum sp Chryseobacterium.) سویه SUK		IAA، سیدروفور، آمونیاک و هیدروژن سیانید (HCN)؛ طول ریشه و شاخساره، وزن تر و خشک، کلروفیل، پروتئین‌ها، اسیدهای آمینه، فنولیک‌ها، فلاونوئیدها و محتوای یون پتاسیم بهبود یافت	
تنش شوری (Salt stress)	انتروباکتر کلوآکه (Enterobacter cloacae) سویه ZNP-3	گندم	با تقویت تشکیل ACC دیمیناز، حلال‌سازی فسفات، تولید IAA و HCN (هیدروژن سیانید)؛ طول ریشه و شاخساره، وزن تر و خشک، محتوای کلروفیل و جذب یون پتاسیم همگی افزایش یافتند. MDA، جذب یون سدیم، 2}O_{2}H_{2} و 2}O_{2} کاهش یافتند	[۳۵۷]
نوع تنش (Stress Type)	میکروارگانیسم‌ها (Microorganisms)	گیاه (Plant)	اثر / نتیجه (Effect)	مراجع (References)
تنش شوری (Salt stress)	اسینتوباکتر برزینیا IG2، آلکالیژنز فکالیس IG27 و انتروباکتر لودویگی IG10	نخود فرنگی (Pisum sativum)	کاهش سطوح نشت الکترولیت و محتوای H_2O_2 (آب‌اکسیژنه)، بهبود در کلروفیل، محتوای پرولین و کل قندهای محلول	[۳۷۸]
تنش شوری (Salt stress)	سودوموناس اوریزی‌هابیتانس AXSa06	گوجه‌فرنگی (Solanum lycopersicum)	تنظیم رشد گیاه، فعال‌سازی متابولیسم آنتی‌اکسیدانی	[۳۷۹]
تنش شوری (Salt stress)	استنوتروفوموناس مالتوفیلیا BJ01	بادام‌زمینی (Arachis hypogaea)	تحریک رشد و توسعه، تولید اکسین، کاهش سطوح نشت الکترولیت، پراکسیداسیون لیپیدی، محتوای پرولین و افزایش کل اسیدهای آمینه	[۳۸۰]
تنش شوری (Salt stress)	بروی‌باکتریوم یدینوم KNUC7183، میکروباکتریوم اولیورانس KNUC7074 و ریزوبیوم ماسیلیه KNUC7586	فلفل	افزایش ارتفاع گیاه، وزن خشک و تر، محتوای کلروفیل، کل قند و محتوای پرولین	[۳۸۱]
تنش شوری (Salt stress)	باسیلوس سوبتیلیس NRCB003	یونجه (Medicago sativa)	افزایش فعالیت ACC دیمیناز	[۳۸۲]
تنش خشکسالی (Drought stress)	سویه PGPB و سودوموناس سیمیا AU	سویا	غلظت کل قندهای محلول و بیان ژن مرتبط با پرولین القایی	[۳۸۳]
تنش خشکسالی (Drought	انتروباکتر .sp FD17 و بورخولدریا فیتوفیرمانس PsJN	ذرت	بهبود توسعه گیاه با اصلاح فعالیت فتوسنتزی و متابولیسم گلوکز	[۳۸۴]

(stress				
تنش خشکسالی (Drought stress)	آگروباکتریوم فابروم و باسیلوس آمیلولیکوفاشینس	گندم	تولید ACC دیمیناز که منجر به افزایش عملکرد دانه و زیست‌توده شد	[۳۸۵]
تنش خشکسالی (Drought stress)	لکلرسیا دکاربوکسیلاتا و آگروباکتریوم فابروم	گندم	افزایش جذب مواد مغذی و محتوای کلروفیل	[۳۸۶]
تنش خشکسالی (Drought stress)	اخروباکتروم پسودوگریگنونس eRJ12، سودوموناس .sp RJ15 و باسیلوس سوبتیلیس RJ46	نخود (Pea)	کاهش تجمع ACC	[۳۸۷]
تنش خشکسالی (Drought stress)	سودوموناس فلورسنس، انتروباکتر هورماشئی و سودوموناس میگولائه	ارزن دم‌روباهی	بهبود در رشد گیاهچه و جوانه‌زنی بذر	[۳۸۸]
تنش خشکسالی (Drought stress)	سودوموناس فلورسنس DPB15 و سودوموناس پالرونیانا DPB16	گندم	بهبود رشد ریشه و شاخساره	[۳۸۹]
تنش خشکسالی (Drought stress)	سودوموناس آئروژینوزا PM389، سودوموناس آئروژینوزا ZNP1، باسیلوس اندوفیتیکوس J13 و B. tequilensis J12	آرابیدوپسیس تالیانا	افزایش تولید فیتوهورمون‌ها	[۳۹۰]
تنش خشکسالی (Drought stress)	استرپتومایس پاکتوم	گندم	تجمع ABA و افزایش تنظیم (Upregulation) ژن‌های مقاوم به خشکی	[۳۹۱]
تنش خشکسالی (Drought stress)	آزوسپیریلوم لیپوفروم	گردو (Juglans regia)	افزایش متابولیت‌های ثانویه و فعالیت آنزیم پراکسیداز که به رشد گیاه کمک می‌کند	[۳۹۲]
تنش خشکسالی (Drought stress)	آزوتوباکتر کروکوکوم	پونه (Mentha pulegium)	تحریک بیوسنتز متابولیت‌های ثانویه	[۳۹۳]
تنش خشکسالی (Drought	باسیلوس آمیلولیکوفاشینس	نعناع فلفلی (Mentha piperita)	کاهش پراکسیداسیون لیپید غشا، افزایش محتوای کل فنولیک و فعالیت‌های آنزیمی	[۳۹۴]

(stress				
تنش خشکسالی (Drought (stress	باسیلوس آمیلولیکوفاشینس و موراکسلا پلورانیمالیوم	گندم نان (Triticum (aestivum	تنظیم اکسین	[۳۹۵]
تنش خشکسالی (Drought (stress	باسیلوس سرئوس	سویا (Glycine (max	افزایش در هدایت روزنه‌ای	[۳۹۶]

نوع تنش Stress ((Type	میکروارگانیسم‌ها (Microorganisms)	گیاه (Plant)	اثر / نتیجه (Effect)	مراجع (References)
	انتروباکتر کلوآکه و پنی‌باسیلوس زایلانگزیدنس	کانولا	با افزایش فعالیت ACC دیمیناز و تولید IAA، طول ریشه افزایش یافت	[۳۵۸]
	باسیلوس سرئوس Pb25	ماش	افزایش وزن تر و خشک ریشه، شاخساره و گرهک، پتاسیم، محتوای کلروفیل، فسفر، سطح نیتروژن، بهبود فعالیت ACC دیمیناز، حلال‌سازی فسفات، تولید IAA و سیدروفور	[۳۵۹]
	باسیلوس مگاتریوم، سودوموناس فلورسنس و واریووراکس پارادوکسوس	خیار	[اثرات مشابه ردیف بالا]	[۳۶۰]
	سودوموناس فلورسنس ۰۰۲	ذرت	[اثرات مشابه ردیف بالا]	[۳۶۱]
	سراتیا .Serratia sp سویه SL-12	گندم	[اثرات مشابه ردیف بالا]	[۳۶۲]
	استرپتومایس ونزوئلا ATCC 10712	برنج	کاهش محتوای یون Na^{+}، تجمع اتیلن و پرولین، محتوای آب نسبی، محتوای کلروفیل، مالون‌دی‌آلدهید (MDA) و یون‌های K^{+}	[۳۶۳]
	راهنلا آکواتیلیس HX2	ذرت	تولید ACC-دیمیناز	[۳۶۴]
	برادی‌ریزوبیوم ژاپونیکوم (KY940048)	ماش سبز	تولید ۲،۳-دی‌هیدروکسی بنزوئیک اسید (DHBA-۲،۳) و ACC دیمیناز	[۳۶۵]
	سودوموناس فردریکس‌برگنسیس OB139 و سودوموناس وانکوورنسیس OB155	فلفل قرمز	کاهش اتیلن و افزایش رشد گیاه	[۳۶۶]
	انتروباکتر آئروژنز LJL-5 و سودوموناس آئروژینوزا LJL-13	یونجه	حلال‌سازی فسفات، تولید ACC دیمیناز و سیدروفور، افزایش زیست‌توده گیاه	[۳۶۷]
	متیلوباکتریوم اوریزا CBMB20	برنج	بهبود فتوسنتز و تولید ACC دیمیناز	[۳۶۸]
	نوستوک فلاژلی‌فورمه	آرابیدوپسیس	بهبود جوانه زنی بذر و رشد شاخساره در گیاهان تراریخته	[۳۶۹]
	کورتوباکتریوم آلبیدوم سویه SRV4	برنج	تولید IAA، هیدروژن سیانید (HCN) و تثبیت نیتروژن	[۳۷۰]

			(N_2)، افزایش ارتفاع گیاه، محتوای کاروتنوئید، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، وزن خشک، محتوای کلروفیل، جذب یون پتاسیم و کاهش جذب یون سدیم	
	گونه سودوموناس سویه AK-1	سویا	افزایش تنظیم ژن‌های مختلف در شاخساره و کاهش تنظیم در ریشه‌ها	[۳۷۱]
	باسیلوس لیشنی‌فورمیس SA03	گل داوودی	کمک به میانجی‌گری سطوح هورمون ABA در گیاهان	[۳۷۲]
	تریکودرما هارزیانوم	خیار	افزایش فعالیت جاروب‌گری ROS و تثبیت تنش اسمزی	[۳۷۳]
	Bacillus spp.، Alcaligenes spp.، Proteus spp. و آنورینی‌باسیلوس آنورینولیتیکوس	فلفل تند	افزایش قابل توجه در طول ریشه و شاخساره	[۳۷۴]
	انتروباکتر EN-21 sp.	نیشکر	طول گیاه، وزن تر و خشک، محتوای کلروفیل، جذب یون پتاسیم و سطوح پرولین افزایش می‌یابند	[۳۷۵]
	انتروباکتر MN17 و باسیلوس MN54	کینوا	بهبود وضعیت آبی گیاه	[۳۷۶]
	نوواسپینگوبیوم HR1a و سودوموناس پوتیدا KT2440	مرکبات	کاهش هدایت روزنه‌ای و نرخ تعرق در گیاهان همراه با کاهش قابل توجه در سطوح ABA، سالیسیلیک اسید (SA) و افزایش رشد گیاه	[۳۷۷]

نوع تنش (Stress Type)	میکروارگانیسم‌ها (Microorganisms)	گیاه (Plant)	اثر / نتیجه (Effect)	مراجع (References)
تنش خشکسالی (Drought stress)	باسیلوس سرئوس و مایرویدس اودوراتیمیموس	سورگوم (Sorghum bicolor)	تنظیم بیان ژن، تولید IAA و حلال‌سازی فسفات	[۳۹۷]
تنش خشکسالی	باسیلوس مگاتریوم	گوجه‌فرنگی (Solanum lycopersicum)	کاهش در بیان ژن‌های مرتبط با اتیلن	[۳۹۸]
تنش خشکسالی	باسیلوس مگاتریوم	نخود (Cicer arietinum)	تعدیل فیتوهورمون‌ها	[۳۹۹]
تنش خشکسالی	باسیلوس پومیلوس	شیرین‌بیان (Glycyrrhiza uralensis)	محافظت از کلروپلاست، افزایش محتوای کلروفیل، بهبود در وضعیت آبی	[۴۰۰]
تنش خشکسالی	Bacillus sp.	لوبیای مخملی (Mucuna pruriens)	تنظیم آنزیم آمینوسیکلوپروپان-۱-کربوکسیلات (ACC) دیمیناز	[۴۰۱]
تنش خشکسالی	Bacillus sp.	گندم نان و ذرت	تنظیم سالیسیلیک اسید و IAA، تغییر در معماری سیستم ریشه	[۴۰۲]
تنش خشکسالی	باسیلوس سویه ESA 402	سورگوم (Sorghum)	تجمع نیتروژن	[۴۰۳]

		bicolor)		
تنش خشکسالی	Bacillus spp.	مگاتیرسوس ماکسیموس (نوعی علف)	کاهش فعالیت گلوتاتیون ردوکتاز، افزایش تجمع پرولین	[۴۰۴]
تنش خشکسالی	باسیلوس سوبتیلیس و پنی‌باسیلوس ایلینویسنس	فلفل دلمه‌ای (Capsicuum annuum)	تقویت بیان و فعالیت واکوئولی H^{+}- pumping pyrophosphatase	[۴۰۵]
تنش خشکسالی	باسیلوس سوبتیلیس	نخود (Cicer arietinum)	تنظیم تولید فیتوهورمون‌ها	[۴۰۶]
تنش خشکسالی	باسیلوس ولزنسیس	گندم نان (Triticum aestivum)	برنامه‌ریزی مجدد متابولیت‌ها	[۴۰۷]
تنش خشکسالی	برادی‌ریزوبیوم ژاپونیکوم	سویا (Glycine max)	بهبود در گره‌بندی ریشه و کاهش نرخ سقط شدن غلاف‌ها	[۴۰۸]
تنش خشکسالی	کورتوباکتریوم هرباروم	کاهو (Lactuca sativa)	کاهش در پراکسیداسیون لیپید و تنش اکسیداتیو	[۴۰۹]
تنش خشکسالی	گلوکوناستوباکتر دیازوتروفیکوس	برنج (Oryza sativa)	تنظیم مثبت ژن‌های دفاعی، افزایش زیست‌توده گیاه	[۴۱۰]
تنش خشکسالی	واریووراکس سویه YNA59	کلم (Brassica oleracea)	تولید قند، تولید ABA و تحمل تنش اکسیداتیو مانند H_2O_2	[۴۱۱]
تنش خشکسالی	باسیلوس سوبتیلیس HAS31	سیب‌زمینی (Solanum tuberosum)	افزایش قابل توجه در صفات رشدی به همراه وزن غده و عملکرد	[۴۱۲]
تنش خشکسالی	قارچ‌های میکوریزای آربوسکولار و PGPR	توتون (Nicotiana tabacum)	افزایش در کلروفیل، تقویت محتوای فنول و فلاونوئیدها	[۴۱۳]
تنش خشکسالی	Neotyphodium spp.	چمن چای (Lolium perenne)	افزایش در زیست‌توده، ارتفاع گیاه و تعداد پنجه‌ها	[۴۱۴]
تنش فلزات سنگین (Heavy metal stress)	Pestalotiopsis spp.	نایپا (Nypa fruticans)	تقویت تحمل فلزات سنگین از جمله روی (Zn)، مس (Cu)، سرب (Pb) و کروم (Cr)	[۴۱۵]
تنش فلزات سنگین	اگزوفیالا پیسی‌فیلا	ذرت	ایجاد تحمل در برابر سمیت کادمیوم (Cd) خاک	[۴۱۶]
تنش فلزات سنگین	پنی‌سیلیوم فونیکولوزوم LHL06	سویا	ترشح جیبرلین	[۴۱۷]
تنش فلزات سنگین	Enterobacter spp. و Kocuria spp.	تاج‌ریزی (Solanum nigrum)	تقویت تحمل آرسنیک (As) جهت گیاه‌پالایی	[۴۱۸]
تنش فلزات سنگین	گلوموس موسه، ریزوبیوم تریفولی و بروی‌باسیلوس بر ویس	شبدر	افزایش زیست‌توده گیاه و محتوای P و N تحت تنش نیکل	[۴۱۹]

نوع تنش (Stress Type)	میکروارگانیسم‌ها (Microorganisms)	گیاه (Plant)	اثر / نتیجه (Effect)	مراجع (References)
تنش فلزات سنگین	سودوموناس آئروژینوزا ZN3	گندم	بهبود در جذب مواد مغذی، افزایش کلروفیل برگ و پروتئین محلول کل تحت شرایط تنش روی (Zn)	[۴۲۰]
تنش فلزات سنگین	آزوتوباکتر کروکوکوم و باسیلوس مگاتریوم	ذرت و آفتابگردان	افزایش جذب مواد مغذی در شرایط تنش کادمیوم (Cd)	[۴۲۱]
تنش فلزات سنگین	باسیلوس سوبتیلیس FBL-10	بادمجان (Solanum melongena)	فعال‌سازی سیستم آنتی‌اکسیدانی در گیاهان و کاهش سطح MDA و پراکسید تحت سمیت سرب (Pb)	[۴۲۲]
تنش فلزات سنگین	باسیلوس سوبتیلیس STU-6	گوجه‌فرنگی	تقویت بازجذب آهن با واسطه پلی‌آمین تحت شرایط کمبود آهن (Fe)	[۴۲۳]
تنش فلزات سنگین	باسیلوس سوبتیلیس MF497446	لوبیا چشم‌بلبلی	تولید فیتوهورمون‌ها و سیدروفورها جهت القای رشد گیاه تحت تنش کادمیوم (Cd)	[۴۲۴,۴۲۵]
تنش فلزات سنگین	باسیلوس سوبتیلیس KP717559	خردل هندی (Brassica juncea)	تقویت گیاه‌پالایی توسط گیاهان همزمان با تولید فیتوهورمون‌ها، HCN برای رشد گیاه تحت تنش Ni، Cd و Cr	[۴۲۶]
تنش فلزات سنگین	باسیلوس سوبتیلیس	نخود	محتوای بالاتر پرولین و کاهش پراکسیداسیون لیپید تحت شرایط تنش Ni، Pb و Cd	[۴۲۷]
تنش فلزات سنگین	باسیلوس سوبتیلیس PBRB3	ماش	افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در سمیت سرب	[۴۲۸]
تنش حرارتی (Thermal stress)	کورووولاریا پروتوبراتا	دی‌کانتلیوم لانوژینوزوم (نوعی علف)	افزایش تحمل در دماهای بالای خاک	[۴۲۹]
تنش حرارتی	باسیلوس سوبتیلیس	گندم	افزایش فعالیت پرولین و آنتی‌اکسیدان‌ها	[۴۳۰]
تنش حرارتی	باسیلوس تکویلنسیس SSB07	سویا	تولید فیتوهورمون‌ها، افزایش طول شاخساره، رنگدانه‌های فتوسنتزی، توسعه برگ و محتوای اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک درونی	[۴۳۱]
تنش حرارتی	ترمومایسس لانوژینوزوس	کولن پلیکاتا	تغییر در غلظت آنتی‌اکسیدان‌های مختلف	[۴۳۲]
تنش غرقابی (Water logging stress)	تریکودرما آسپرلوم MAP1	گندم نان	بهبود ویژگی‌های مورفولوژیک گیاهچه‌ها	[۴۳۳]
کمبود مواد مغذی (Nutrient deprivation)	پنی‌باسیلوس لنتیموربوس، باسیلوس آمیلولیکوفاشینس SN13	برنج	تقویت رشد گیاهچه‌ها؛ بهبود غلظت، جذب و توزیع عناصر مغذی	[۴۳۴,۴۳۵]
تنش اکسیداتیو و نیتروزاتیو	باسیلوس آریابهاتای SRB02	سویا	تقویت سطوح IAA، جاسمونیک اسید (JA)، GA12، GA4 و GA7 که منجر به ریشه‌ها و شاخساره‌های بلندتر شد	[۴۳۶]

نوع تنش (Stress Type)	میکروارگانیسم‌ها (Microorganisms)	گیاه (Plant)	اثر / نتیجه (Effect)	مراجع (References)
تنش سرما (Cold stress)	سودوموناس فردریکس‌برگنسیس، فلاوباکتریوم گلاسیئی، سودوموناس وانکوورنسیس	گوجه‌فرنگی	کاهش آسیب به غشا و فعال‌سازی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و سنتز پرولین در برگ‌ها	[۴۳۷]
تنش سرما	تریکودرما هارزیانوم	گوجه‌فرنگی	کاهش در نرخ پراکسیداسیون لیپید و نشت الکترولیت؛ و تقویت محتوای آب برگ و تجمع پرولین	[۴۳۸]
تنش سرما	اسفینگوموناس فائنی	ارزن دم‌روباهی و ارزن انگشتی	بهبود رشد ریشه و شاخساره و همچنین افزایش زیست‌توده؛ تقویت فعالیت آنتی‌اکسیدانی	[۴۳۹,۴۴۰]
تنش سرما	Bacillus spp. و باسیلوس ولزنسیس FZB42	گندم	تنظیم اسید آبسیزیک، مسیرهای تجمع پرولین و پراکسیداسیون لیپید به شیوه‌ای سودمند، تنظیم مثبت بیان فیتوهورمون‌ها که منجر به بهبود رشد گیاه می‌شود	[۴۴۱]
ادامه تنش‌ها	بروی‌باکتریوم هالوتولرانس، باسیلوس سوبتیلیس، آکروموباکتر زایلوسوکسیدانس، بورخولدریا سپاسیا و تریکودرما هارزیانوم	ریحان مقدس (Ocimum sanctum)	بهبود کارایی فتوسنتز، افزایش وزن تر، بهبود جذب مواد مغذی، افزایش تجمع پرولین، نشاسته، فنول کل و کاهش تجمع ACC	[۴۴۲]
	کوساکونیا سویه CIR2 و استافیلوکوکوس سویه CSR1T2	برنج	نرخ بقای بالاتر، افزایش باروری، بهبود در طول دانه، وزن بذر در هر گیاه و عملکرد دانه	[۴۴۳]
تنش شوری، خشکی و سرما	ریزوفاگوس ایرگولاریس، ریزوفاگوس کلاروس، گلوموس لاملوزوم و فونلی‌فورمیس موسه	بادام‌زمینی (Arachis hypogaea)	رشد گیاه بالاتر، محتوای آب نسبی برگ، نرخ فتوسنتز خالص، کارایی فتوسیستم II، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و نسبت Na:{+}^K^{+}؛ در حالی که هدایت الکتریکی نسبی برگ، غلظت مالون‌دی‌آلدهید (MDA) و تجمع گونه‌های فعال اکسیژن کمتر بود؛ کاهش آسیب به تیلاکوئیدها و میتوکندری	[۴۴۴]
	استرپتومایس سویه GMKU 336	ماش (Vigna radiata)	افزایش رشد و زیست‌توده گیاه، محتوای کلروفیل، سطح برگ، رنگ برگ، تحریک تشکیل ریشه‌های نابجا و کاهش سطوح اتیلن	[۴۴۵]
تنش سیلاب (Flooding stress)	میکروباکتریوم (. AR-ACC2 sp)، متیلوفاگا (.AR-ACC3 sp) و پنی‌باسیلوس (. ANR-ACC3 sp)	برنج	بهبود جوانه‌زنی، شاخص بنیه گیاهچه، طول ریشه و شاخساره و محتوای کلروفیل کل، کاهش تولید اتیلن	[۴۴۶]
	کلبسیلا واری‌کولا AY13	سویا (Glycine max)	بهبود در رشد گیاه، محتوای کلروفیل و کارایی کوانتومی فلورسانس کلروفیل	[۴۴۶,۴۴۷]
	باسیلوس سرئوس SA1	سویا	بهبود زیست‌توده، محتوای کلروفیل و فلورسانس، افزایش اسکوربیک اسید پراکسیداز، سوپراکسید	[۴۴۸]

			دیسموتاز و محتوای گلوتاتیون، تقویت گرادیان پتاسیم	
تنش گرمایی (Heat stress)	سودوموناس کمپوستی، آئروموناس آکواریوروم، باسیلوس متیلوتروفیکوس، باسیلوس آریابهاتای، باسیلوس ژانگ‌ژوونسیس و پسودارتروباکتر اکسیدانس	انگور (Vitis vinifera)	تقویت قابلیت حفاظت نوری (Photoprotection) و پایداری حرارتی بالاتر، نشان دادن انرژی اتلافی به‌طور قابل‌توجه کمتر نسبت به گیاهان تلقیح‌نشده، بهبود مکانیسم‌های آنتی‌اکسیدانی و پایداری غشا	[۴۴۹]
	باسیلوس سرئوس	گوجه‌فرنگی	ارتقای طول شاخساره و ریشه، سطح برگ، وزن تر و خشک	[۴۵۰]
	پارابورخولدریا فیتوفیرمانس سویه PsJN	گوجه‌فرنگی فرنگی	بهبود پارامترهای رشد مانند افزایش محتوای کلروفیل و بهبود تبادل گاز در هر دو دمای نرمال (۲۵ درجه سانتی‌گراد) و بالا (۳۲ درجه سانتی‌گراد)	[۴۵۱]
تنش‌های خشکی و گرمایی	استرپتومایس سویه RA04 و نوکاردیوپسیس سویه RA07	سورگوم	افزایش رشد و رنگدانه‌های فتوسنتزی، کاهش آسیب‌های اکسیداتیو، تقویت تجمع کادمیوم	[۴۵۲]

۱۱. نتیجه‌گیری

ریزوسفر میزبان میکروب‌های متنوع خاک است که در عملکردهای حیاتی خاک نقش دارند و برای حفظ سلامت و سرزندگی خاک، ضروری پنداشته می‌شوند. باکتری‌های محرک رشد گیاه نقشی حیاتی در کسب مواد مغذی، سنتز آنتی‌بیوتیک‌ها، سنتز فیتوهورمون‌ها، مقاومت در برابر تنش، ریزوپالایی، ترسیب کربن و رشد مستقیم یا غیرمستقیم گیاهان ایفا می‌کنند. میکوریزاها نیز به جذب مواد معدنی کمک کرده و رشد گیاه را تقویت می‌کنند. به منظور کاهش استفاده از کودهای شیمیایی، می‌توان از میکروارگانیسم‌ها بهره جست؛ چرا که آن‌ها به جذب مواد مغذی کمک کرده و می‌توانند به عنوان کودهای زیستی برای بهبود عملکرد محصول و همچنین کنترل بیمارگرهای گیاهی توسعه یابند.

نیاز به توسعه تکنیک‌های جدید برای تولید در مقیاس بزرگ، فرمولاسیون و مطالعات ژنتیکی، بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی باکتری‌های محرک رشد گیاه (PGPB) وجود دارد. در همین راستا، برخی اصلاحات ژنتیکی ممکن است ضروری باشد تا اطمینان حاصل شود که این باکتری‌ها هیچ اثر مضری بر محیط زیست ندارند. تاکنون چندین باکتری محرک رشد گیاه و میکوریزا به عنوان کود زیستی تجاری‌سازی شده‌اند. میکروب‌های خاک قادر

به تقویت کسب مواد مغذی توسط گیاه هستند و بنابراین راهکارهای سازگار با محیط زیست را برای پاسخ به نیازهای تغذیه‌ای گیاه ارائه می‌دهند. با این حال، تنظیمات رونویسی و شروع واکنش‌ها در سطح مولکولی به دلیل فاکتورهای میکروبی همچنان مبهم باقی مانده است. برخی محصولات کشاورزی با باکتری‌های محرک رشد تجاری تلقیح می‌شوند، اما این موارد تنها بخش کوچکی از شیوه‌های کشاورزی فعلی در سراسر جهان را تشکیل می‌دهند.

محدودیت‌هایی در تجاری‌سازی باکتری‌های محرک رشد گیاه وجود دارد که باید برطرف شوند؛ مواردی نظیر شناسایی ویژگی‌های حیاتی برای عملکرد کارآمد و انتخاب سویه‌هایی با فعالیت‌های بیولوژیکی مناسب، درک عمیق‌تر مزایا و معایب استفاده از باکتری‌های اندوفیت در مقابل باکتری‌های ریزوسفری، و درک کامل‌تر برهم‌کنش‌های احتمالی بین باکتری‌های محرک رشد، میکوریزاها و سایر قارچ‌های خاک. میکروارگانیسم‌های اندوفیت با گیاهان برهم‌کنش دارند و اغلب باعث می‌شوند گیاهان گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) ساطع کنند که این امر گیاه را به تولید آنتی‌اکسیدان‌ها و سایر دفاع‌های تنش اکسیداتیو وادار کرده و منجر به بهبود تحمل گیاه نسبت به تنش‌زاهای اکسیداتیو می‌شود. تحقیقات آینده برای درک بهتر نحوه حرکت مواد مغذی بین باکتری‌ها و گیاهان در طول «چرخه ریزوفاژی» مورد نیاز است. همچنین درک عمیق‌تری از برهم‌کنش‌های بین باکتری‌های محرک رشد گیاه و میکوریزاها که به‌طور مؤثری رشد گیاه را تقویت می‌کنند، الزامی است.

رفرنس: