اندوفیت‌ها (قسمت دوم: کلنیزاسیون بافت‌ها توسط اندوفیت‌ها)

Endophytes (Part 2: Colonisation of tissues with Endophytes)

آیدین حسن‌زاده

Hasanzadeh.i@arc-ordc.ir

کارشناس ارشد بیماری‌شناسی گیاهی، مرکز تحقیقات کاربردی و تولید بذر، شرکت توسعه کشت دانه‌های روغنی

باوجود این واقعیت که باکتری‌ها پروکاریوت و قارچ‌ها یوکاریوت هستند اما هر دو میکروارگانیسم به روش‌های مختلف اجتماعاتی را با گیاهان میزبان از جمله کلنیزاسیون بافت‌های ریشه به‌صورت درون سلولی و بین سلولی و اغلب سیستمیک تشکیل می‌دهند (جدول ۱)، اما روش‌های کلنیزاسیون آن‌ها با هم تا حدودی متفاوت است. باکتری‌ها در مرحله اول به‌صورت درون سلولی، بافت میزبان را کلنیزه می‌کنند (Hinton and Bacon, 1995; Hallmann *et al.*, 1997)، هر چند بعضی از آن‌ها مانند *Azoarcus* sp. به‌صورت بین‌سلولی نیز یافت شده‌اند (Hurek *et al.*, 1994). اغلب باکتری‌ها، در بافت‌های آوندی گیاه میزبان یافت می‌شوند (Kobayashi and Palumbo, 2000)، که به پخش شدن آن‌ها در میزبان کمک می‌کند در حالی که قارچ‌ها به‌صورت درون سلولی و بدون ایجاد علائم، تمام ریشه گیاه میزبان را کلنیزه می‌کنند، اگرچه در مواردی کلنی اندوفیت‌های دیواره سیاه (Dark Septate Endophytes) در تعاملات با میزبان، بدون آنکه علائمی داشته باشند، از بافت آوندی جداسازی شده‌اند (Barrow, 2003)، که چنین کلنیزاسیونی اغلب با بیماری‌زایی همراه است (Bacon and Hinton, 1996; Schulz and Boyle, 2005). اجتماعات قارچی متنوعی ریشه گیاهان را کلنیزه می‌کنند (Vandenkoornhuyse *et al.*, 2002). رشد درون‌رست قارچ‌ها در داخل ریشه‌ها به نسبت رشد آنها در اندام‌های هوایی گیاه، بیشتر است (Stone *et al.*, 2000; Schulz and Boyle, 2005).

جدول ۱. ویژگی‌های تعاملات اندوفیت‌های باکتریایی در مقابل اندوفیت‌های قارچی با ریشه‌های گیاهی

ویژگی	باکتری‌ها	قارچ‌ها
طیف میزبان	گسترده، بر اساس زیستگاه، میزبان، فصل	گسترده، بر اساس زیستگاه، میزبان، فصل
حالت و محل عفونت	غیرفعال: از طریق زخم‌ها و دیگر بافت‌های باز و یا فعال با آنزیم‌ها و یا ناقلین مانند حشرات	فعال: از طریق روزنه، دیواره سلولی و یا زخم‌ها
منبع تغذیه در اولین مرحله عفونت	تراوشات میزبان، سلول‌های مرده پوست، بقایای گیاهی	مواد ذخیره شده در هاگ‌ها، سلول‌های مرده پوست، بقایای گیاهی، تراوشات میزبان
منبع تغذیه در کلنیزاسیون	ترکیبات سیم‌پلاست و آپوپلاست	ترکیبات سیم‌پلاست و آپوپلاست
رشد در داخل ریشه	بین سلولی، رشد کند، پرگنه‌های کوچک	درون و یا بین سلولی، اغلب پرگنه‌های گسترده

رشد از ریشه به داخل ساقه	بله	گاهی اوقات
رشد سیستماتیک در داخل ریشه‌ها	امکان‌پذیر می‌باشد	امکان‌پذیر می‌باشد
بافت کلنیزه شده	درون سلولی، بافت آوندی	معمولاً در بافت آوندی حضور ندارند
ساختارهای ویژه برای دستیابی به غذا	گره و غده	گاهی اوقات
وضعیت فیزیولوژیکی	اطلاعات کمی وجود دارد	آنتاگونیسم متعادل، تعامل فعال
نتیجه تعامل	هم‌سفرگی، همیاری و یا بیماری‌زایی نهفته	هم‌سفرگی، همیاری و یا بیماری‌زایی نهفته
مزایا برای همزیست میکروبی	یک منبع غذایی مطمئن، محفاظت در برابر تنش‌های محیطی، انتقال غیرفعال و گسترش بین میزبان‌ها از طریق ناقلین، مانند حشرات	یک منبع غذایی مطمئن، محفاظت در برابر تنش‌های محیطی، همچنین دارای مزایایی برای تولیدمثل و کلنیزاسیون در پیری میزبان
مزایای بالقوه برای همزیست گیاهی	افزایش مقاومت، بهبود رشد (تثبیت ازت، هورمون‌های گیاهی) سنتز متابولیت‌های آنتاگونیستی علیه بیمارگرها و انگل‌های گیاهی	افزایش مقاومت، بهبود رشد (هورمون‌های گیاهی، بهبود دسترسی به مواد معدنی و غذایی)، سنتز متابولیت‌های آنتاگونیستی برای شکارگرها و آنتاگونیست‌ها
تولیدمثل	معمولاً از طریق انتقال غیرفعال و گسترش بین میزبان‌ها به وسیله ناقلین مانند حشرات، همچنین به شیوه انتقال فعال مانند سودوموناداها (Pseudomonads)	بصورت فعال و غیرفعال با توجه به مرحله رشدی میزبان، گاهی با ناقلین

کلنیزاسیون ریشه می‌تواند به هر دو شکل بین سلولی و درون سلولی باشد و ریسه‌ها اغلب مارپیچ‌های بین سلولی تشکیل می‌دهند، مانند اندوفیت‌های دیواره سیاه (Jumpponen and Trappe, 1998; Stone *et al.*, 2000; Sieber, 2002)، قارچ‌های بازیدیومیست *Piriformospora indica* (Varma *et al.*, 2000)، *Oidiodendron maius* و *Heteroconium chaetospira* (Usuki and Narisawa, 2005). اندوفیت‌های دیواره سیاه ممکن است ساختارهایی مشابه با اکتو-اندومیکوریز (Lubuglio and Wilcox, 1988) و شبه اکتومیکوریز تشکیل دهند (Wilcox and Wang, 1987; Fernando and Currah, 1996; Kaldorf *et al.*, 2004). ریشه بسیاری از ارکیدها به‌صورت سیستمیک به‌وسیله قارچ‌هایی مانند *Rhizoctonia* sp. (Ma *et al.*, 2003) و *Leptodontidium* sp. (Bidartondo *et al.*, 2004) کنیزه شده‌اند. در مورد *Fusarium verticillioides* (*F. moniliforme*)، کلنیزاسیون نژاد غیربیماری‌زا به‌صورت سیستمیک و درون‌سلولی انجام می‌شود در حالی‌که نژادهای بیماری‌زا به‌صورت بین‌سلولی توسعه

می‌یابند (Bacon and Hinton, 1996). برخی بیمارگرهای نهفته مانند *Cryptosporiopsis* sp. ممکن است در دستجات آوندی نفوذ کنند (Kehr, 1992; Verkley, 1999) (Schulz and Boyle, 2005). باکتری‌های اندوفیت معمولاً به‌صورت غیرفعال و از محل زخم‌های روی ریشه و یا محل خروج ریشه‌های جانبی به ریشه حمله نموده (Kobayashi and Palumbo, 2000) و به‌صورت سیستمیک کلنیزه می‌کنند (Hallmann *et al.*, 1997). اگرچه تراکم جمعیت باکتری‌های اندوفیت غیربیماری‌زا به اندازه جمعیت باکتری‌های بیمارگر است ولی تراکم باکتری‌های اندوفیت غیربیمارگر در ریشه بالاتر است که ممکن است به این دلیل باشد که ریشه نخستین، محل ورود و عفونت آن‌ها می‌باشد (Kobayashi and Palumbo, 2000; Hallmann *et al.*, 1997).

منابع

Bacon C.W. and Hinton N.S. (1996) Symptomless endophytic colonisation of maize by *Fusarium moniliforme*. Can J Bot 74:1195-1202.

Barrow J.R. (2003) A typical morphology of dark septate fungal root endophytes of *Bouteloua* in arid southwestern USA rangelands. Mycorrhiza 13:239-247.

Bidartondo M.L., Burghardt B., Gebauer G., Bruns T.D. and Read D.J. (2004) Changing partners in the dark: isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liaisons between forest orchid sand trees. Proc R Soc London B 271:1799-1806.

Fernando A.A. and Currah R.S. (1996) A comparative study of the effects of the root endophytes *Leptodontidium* and *Phialocephala fortinii* (Fungi imperfecti) on the growth of some subalpine plants in culture. Can J Bot 74:1071-1078.

Hallmann J., Quadt-Hallmann A., Mahaffee W.F. and Kloepper J.W. (1997) Bacterial endophytes in agricultural crops. Can J Microbiol 43:895-914.

Hinton D.M. and Bacon C.W. (1995) *Enterobacter cloacae* is an endophytic symbiont of corn. Mycopathologia 129:117-125.

Hurek T., Reinhold-Hurek B., Van Montagu M. and Kellenberger E. (1994) Root colonization and systemic spreading of *Azoarcus* sp. Strain BH72 in grasses. J Bacteriol 176:1913-1923.

Jumpponen A. and Trappe J.M. (1998) Performance of *Pinus contorta* inoculated with two strains of root endophytic fungus, *Phialocephala fortinii*: effects of synthesis system and glucose concentration. Can J Bot 76:1205-1213.

Kaldorf M., Renker C., Fladung M. and Buscot F. (2004) Characterization and spatial distribution of ectomycorrhizas colonizing aspen clones released in an experimental field. Mycorrhiza 14:295-306.

Kehr R.D. (1992) Pezicula canker of *Quercus rubra* L, caused by *Pezicula cinnamomea* (DC) Sacc II Morphology and biology of the causal agent. Eur J For Pathol 22:29-40.

Kobayashi D.Y. and Palumbo, J.D. (2000) Bacterial endophytes and their effects on plants and uses in agriculture. In: Bacon C.W., White J.F. (eds) Microbial endophytes. Dekker, New York, pp199-236.

Lubuglio K.F. and Wilcox H.E. (1988) Growth and survival of ectomycorrhizal and ectoendomycorrhizal seedlings of *Pinus resinosa* on iron tailings. Can J Bot 66:55-60.

Ma M., Tan T.K. and Wong S.M. (2003) Identification and molecular phylogeny of *Epulorhiza* isolates from tropical orchids. Mycol Res 107:1041-1049.

Schulz B. and Boyle C. (2005) The endophytic continuum. Mycol Res 109:661-687.

Sieber T.N. (2002) Fungal root endophytes In: Waisel Y, Eshel A, Kafkafi U (eds) The hidden half. Dekker, NewYork, pp 887-917.

Stone J.K., Bacon C.W. and White J.F. (2000) An overview of endophytic microbes: endophytism defined. In: Bacon C.W., White J.F. (eds) Microbial endophytes. Dekker, New York, pp3-30.

Usuki F. and Narisawa K. (2005) Formation of structures resembling ericoid mycorrhizas by the root endophytic fungus *Heteroconium chaetospira* within roots of *Rhododendron obtusum* var. kaempferi. Mycorrhiza 15:61-64.

Vandenkoornhuyse P., Baldauf S.L., Leyval C., Straczek J. and Young J.P.W. (2002) Extensive fungal diversity in plant roots. Science 295:2051.

Verkley G. (1999) A monograph of the genus *Pezicula* and its anamorphs. Stud Mycol 44:5-171.

Wilcox H.E. and Wang C.J.K. (1987) Ectomycorrhizal and ectendomycorrhizal associations of *Phialophora finlandia* with *Pinus resinosa*, *Picea rubens*, and *Betula alleghaniensis*. Can J For Res 17:976-990.