

اندوفیت‌ها (قسمت سوم: اجتماعات، سازگاری و الگوهای زندگی اندوفیت‌ها)**Endophytes (Part 3: Assemblages, adaptation and life strategies)**

آیدین حسن‌زاده

Hasanzadeh.i@arc-ordc.ir

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

می‌تواند به شکل یک سازگاری بین میزبان و اندوفیت به صورت خاص، ترجیحی و یا انحصاری باشد. علاوه بر اینکه اندوفیت‌ها می‌توانند با میزبان‌های متعددی سازگار باشند، توانایی فعالیت در اندام‌های مختلف نظیر شاخه‌ها و ریشه‌ها را دارند (Petrini, 1991; Hallmann, *et al.*, 1997; Sieber, 2002; Schulz and Boyle, 2005). براساس تحقیقات شولز و بویل (Schulz and Boyle, 2005) و هالمن و همکاران (Hallmann, *et al.*, 1997)، چهار روش برای تشخیص و شناسایی قارچ‌ها و باکتری‌ها در بافت‌های گیاهی وجود دارد:

۱. مشاهده و بررسی میکروسکوپی بافت.
 ۲. ضدعفونی سطحی بافت میزبان، جداسازی و خالص‌سازی قارچ‌های رشد کرده روی محیط کشت‌های مناسب.
 ۳. شناسایی با استفاده از روش‌های شیمیایی مانند روش‌های ایمونولوژیکی.
 ۴. استخراج DNA قارچ از بافت‌های کلنیزه شده گیاه و شناسایی مولکولی با استفاده از آغازگرهای عمومی و اختصاصی.
- تمامی موجوداتی که به‌عنوان اندوفیت از بافت‌های گیاهی بدون علائم بیماری شناسایی شده‌اند، شامل میکروارگانیزم‌هایی با الگوهای متفاوت زندگی هستند. اندوفیت‌ها به هر دو شکل فردی و گروهی، زنجیره‌ای

تاکنون بسیاری از قارچ‌ها و باکتری‌های جدا شده از ریشه اغلب میزبان‌ها، مطالعه شده‌اند (Petrini, 1991; Stone *et al.*, 2000; Kobayashi and Palumbo, 2000; Sieber, 2002). اجتماعات اندوفیتی که یک گیاه خاص را کلنیزه کرده‌اند بسته به میزبان و زیستگاه، با یکدیگر متفاوتند و حتی برخی با زیستگاه‌های بسیار تخصصی سازگار شده‌اند، مانند قارچ‌های آبی که ریشه‌های غوطه‌ور در آب را کلنیزه می‌کنند (Schulz and Boyle, 2006). روش‌های مولکولی، آنالیزهای بهتری از پراکنش جغرافیایی اجتماعات اندوفیتی فراهم نموده است (Jumpponen, 1999; Schulz and Boyle, 2006). تنوع و تراکم کلنی‌سازی قارچ‌های اندوفیت، در خلال رشد رویشی گیاه میزبان افزایش می‌یابد (Smalla *et al.*, 2001). در فصل پائیز و در پایان مرحله رویشی گیاه میزبان، معمولاً تولید هاگ‌های غیرجنسی قارچ‌های اندوفیت افزایش خواهد یافت. اندوفیت‌های یک میزبان ممکن است همه‌جازی باشند و یا میزبان اختصاصی داشته باشند (Carroll, 1988; Petrini, 1996; Stone *et al.*, 2000; Berg *et al.*, 2002; Cohen, 2004). برای میکروارگانیزم‌هایی که فقط یک میزبان را کلنیزه می‌کنند از اصطلاح **میزبان خاص** (Schulz and Boyle, 2005) و برای اندوفیت‌های همه‌جازی از اصطلاح **ترجیح میزبانی** (Carroll, 1999) و یا **میزبان انحصاری** استفاده می‌شود (Zhou and Hyde, 2001). بنابراین تعامل،

از اجتماعات متغیر شامل همزیستی، همیاری، بیماری‌زایی نهفته و انگلی تشکیل می‌دهند. این شکل از تعاملات، اغلب بسته به وضعیت ژنتیکی دو شریک تعامل، مرحله رشدی میزبان و اندوفیت، وضعیت تغذیه‌ای و عوامل محیطی متغیر است (Schulz and Boyle, 2006). فری‌من و رودریگوز (Freeman and Rodriguez, 1993)، نقش ژنتیک در تعاملات اندوفیتی را تشریح نمودند. آنها بیان داشتند تنها یک جهش منجر به از دست دادن یک فاکتور بیماری‌زایی و تبدیل گونه *Colletotrichum magna* به یک قارچ اندوفیت شده است. به‌طور مشابه، در اندوفیت‌های باکتریایی ممکن است ژن‌های بیماری‌زایی نباشند و یا سرکوب شده باشند (Kobayashi and Palumbo, 2000). مشاهدات نشان می‌دهد که یک قارچ میکوریز می‌تواند به‌صورت اندوفیتی درون ریشه‌های یک گیاه غیرمیزبان رشد نماید (Villarreal-Ruiz et al., 2004). اهمیت یک ترکیب خاص از میزبان و میکروارگانیسم و اثرات متقابل آنها زمانی مشخص می‌شود که یک بیمارگر قارچی و یا باکتریایی در درون یک میزبان تلقیح شده و بدون ایجاد علائم و بیماری، به‌عنوان یک اندوفیت، میزبان را کلنیزه نماید (Carroll, 1999; Kobayashi and Palumbo, 2000; Schulz and Boyle, 2005). برای تشخیص یک ارگانیسم میکوریزی، اندوفیتی و یا حتی بیمارگر، میزبان می‌تواند نشانگر مؤثری باشد. در جوامع گیاهی، همیاری‌های متعدد با قارچ‌ها به‌صورت استقرار اتصالات هیفی و یا منبع مایه تلقیح ممکن است در تعاملات درون گیاهی مطلوب باشد (Schulz and Boyle, 2006). تعاملات اغلب از چند جز و بیش از دو شریک تشکیل شده‌اند. قارچ‌ها و باکتری‌های اندوفیت ممکن است علاوه بر گیاه میزبان با دیگر موجودات زنده به مانند قارچ‌های میکوریز و حیوانات نیز تعامل برقرار نمایند. برای مثال قارچ‌های نماتدخوار که در همه خاک‌ها یافت می‌شوند، نه تنها می‌توانند برای تغذیه از نماتدها از مرحله ساپروفیتی به مرحله پارازیتی تغییر کنند، بلکه در ریشه‌های گیاه نیز می‌توانند به‌صورت اندوفیت رشد نمایند (Schulz and Boyle, 2006). در تعاملات همیاری، قارچ‌ها و باکتری‌هایی که به‌صورت اندوفیت، ریشه‌های گیاه را کلنیزه می‌کنند، از یک منبع غذایی مطمئن و حفاظت در برابر تنش‌های محیطی سود خواهند برد. در مقابل، مزایای این تعامل برای گیاه میزبان شامل بهبود رشد و نمو، مقاومت القایی، کنترل بیولوژیکی نماتدها و قارچ‌های بیمارگر گیاهی و سنتز متابولیت‌های آنتاگونیستی است. بهبود رشد و نمو گیاه نتیجه سنتز هورمون‌های گیاهی (Tudzynski, 1997; Kobayashi and Palumbo, 2000; Tudzynski and Sharon, 2002)، دسترسی به مواد معدنی و مغذی خاک (Caldwell et al., 2000; Barrow, 2003) و تثبیت ازت توسط اندوفیت‌های باکتریایی از جمله باکتری‌های تشکیل‌دهنده گره از خانواده Rhizobiaceae و باکتری‌های *Acetobacter sp.* و *Azoarcus sp.* (این دو باکتری گره تشکیل نمی‌دهند) است (Reinhold-Hurek and Hurek, 1998). در جوامع تثبیت‌کننده ازت و تعاملات میکوریزی، برخی از مولکول‌های سیگنالی (Lapopin and Franken, 2000; Martin et al., 2001; Mirabella et al., 2005; Imaizumi-Anraku et al., 2002) و پروتئین‌های غشایی پلاستید (Imaizumi-Anraku et al., 2005)، برای ورود میکروارگانیسم به ریشه گیاه میزبان و تشکیل همزیستی بسیار مهم می‌باشند.

از اجتماعات متغیر شامل همزیستی، همیاری، بیماری‌زایی نهفته و انگلی تشکیل می‌دهند. این شکل از تعاملات، اغلب بسته به وضعیت ژنتیکی دو شریک تعامل، مرحله رشدی میزبان و اندوفیت، وضعیت تغذیه‌ای و عوامل محیطی متغیر است (Schulz and Boyle, 2006). فری‌من و رودریگوز (Freeman and Rodriguez, 1993)، نقش ژنتیک در تعاملات اندوفیتی را تشریح نمودند. آنها بیان داشتند تنها یک جهش منجر به از دست دادن یک فاکتور بیماری‌زایی و تبدیل گونه *Colletotrichum magna* به یک قارچ اندوفیت شده است. به‌طور مشابه، در اندوفیت‌های باکتریایی ممکن است ژن‌های بیماری‌زایی نباشند و یا سرکوب شده باشند (Kobayashi and Palumbo, 2000). مشاهدات نشان می‌دهد که یک قارچ میکوریز می‌تواند به‌صورت اندوفیتی درون ریشه‌های یک گیاه غیرمیزبان رشد نماید (Villarreal-Ruiz et al., 2004). اهمیت یک ترکیب خاص از میزبان و میکروارگانیسم و اثرات متقابل آنها زمانی مشخص می‌شود که یک بیمارگر قارچی و یا باکتریایی در درون یک میزبان تلقیح شده و بدون ایجاد علائم و بیماری، به‌عنوان یک اندوفیت، میزبان را کلنیزه نماید (Carroll, 1999; Kobayashi and Palumbo, 2000; Schulz and Boyle, 2005). برای تشخیص یک ارگانیسم میکوریزی، اندوفیتی و یا حتی بیمارگر، میزبان می‌تواند نشانگر مؤثری باشد. در جوامع گیاهی، همیاری‌های متعدد با قارچ‌ها به‌صورت استقرار اتصالات هیفی و یا منبع مایه تلقیح ممکن است در تعاملات درون گیاهی مطلوب باشد (Schulz and Boyle, 2006). تعاملات اغلب از چند جز و بیش از دو شریک تشکیل شده‌اند. قارچ‌ها و باکتری‌های اندوفیت ممکن است علاوه بر گیاه میزبان با دیگر

Petrini O. (1991) Fungal endophytes of tree leaves. In: Andrews J., Hirano S. (eds) Microbial ecology of leaves. Springer, New York Berlin Heidelberg. pp179-197.

Petrini O. (1996) Ecological and physiological aspects of host specificity in endophytic fungi In: Redlin S.C., Carris L.M. (eds) Endophytic fungi in grasses and woody plants. APS, St Paul, MN, pp87-100.

Reinhold-Hurek B. and Hurek T. (1998) Life in grasses: diazotrophic endophytes. Trends Microbiol. 6:139-144.

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

Schulz B. and Boyle C. (2006) What are Endophytes? Soil biology. Volume 9, pp 1-13.

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

Smalla K., Wieland G., Buchner A., Zock A., Parzy J., Roskot N., Heuer H. and Berg G. (2001) Bulk and rhizosphere soil bacterial communities studied by denaturing gradient gel electrophoresis: plant dependent enrichment and seasonal shifts. Appl Environ Microbiol. 67:4742-4751.

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.

Tudzynski B. (1997) Fungal phytohormones in pathogenic and mutualistic associations In: Carroll G.C., Tudzynski P. (eds) The mycota V. Springer, Berlin Heidelberg NewYork. pp167-184.

Tudzynski B. and Sharon A. (2002) Biosynthesis, biological role and application of fungal hormones. In: Osiewacz H.D. (ed) The mycota X Industrial applications, Springer, Berlin Heidelberg NewYork. pp 183-211.

Villarreal-Ruiz L., Anderson I.C. and Alexander I.J. (2004) Interaction between an isolate from the *Hymenoscyphus ericae* aggregate and roots of *Pinus* and *Vaccinium*. New Phytol. 164:183-192.

Zhou D. and Hyde K. (2001) Host-specificity, host-exclusivity and host-recurrence in saprobic fungi. Mycol Res. 105:1449-1457.

منابع

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

Berg G., Roskot N., Steidle A., Eberl L., Zock A. and Smalla K. (2002) Plant-dependent genotypic and phenotypic diversity of antagonistic rhizobacteria isolated from different *Verticillium* host plants. Appl Environ Microbiol. 68:3328-3338.

Caldwell B.A., Jumpponen A. and Trappe J.M. (2000) Utilization of major detrital substrates by dark-septate, root endophytes. Mycologia. 92:230-232.

Carroll G.C. (1988) Fungal endophytes in stems and leaves: from latent pathogen to mutualistic symbiont. Ecology. 69:2-9.

Carroll G.C. (1999) The foraging Ascomycete. XVI International Botanical Congress, St Louis, MN.

Cohen S.D. (2004) Endophytic-host selectivity of *Discula umbrinella* on *Quercus alba* and *Quercus rubra* characterized by infection, pathogenicity and mycelial compatibility. Eur J Plant Pathol. 110:713-721.

Freeman S. and Rodriguez R.J. (1993) Genetic conversion of a fungal plant pathogen to a nonpathogenic, endophytic mutualist. Science. 260:75-78.

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

Imaizumi-Anraku H., Takeda N., Charpentier M., Perry J., Miwa H., Umehara Y., Kouchi H., Murakami Y., Mulder L., Vickers K., Pike J., Downie J.A., Wang T., Sato S., Asamizu E.E., Tabata S., Yoshikawa M., Murooka Y., Wu G., Kawaguchi M., Kawasaki S., Parniske M. and Hayashi M. (2005) Plastid proteins crucial for symbiotic fungal and bacterial entry into plant roots. Nature. 433:527-531.

Jumpponen A. (1999) Spatial distribution of discrete RAPD phenotypes of a root endophytic fungus, *Phialocephala fortinii*, at a primary successional site on a glacier forefront. New Phytol. 141: 333-344.

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.

Lapopin L. and Franken P. (2000) Modification of plant gene expression. In: Kapulnik Y., Douds D.D. (eds) Arbuscular mycorrhizas: physiology and function. Kluwer, Dordrecht. pp69-84.

Martin F., Duplessis S., Ditengou F., Lagrange H., Voiblet C. and Lapeyrie F. (2001) Developmental cross talking in the ectomycorrhizal symbiosis: signals and communication genes. New Phytol. 151:145-154.

Mirabella R., Franssen H. and Bisseling T. (2002) LCO signalling in the interaction between rhizobia and legumes In: Scheel D., Wasternack C. (eds) Plant signal transduction. Oxford University Press, Oxford, New York. pp250-271.