



Extensional Article

Plants growth promoting fungi

Javad Shafienia, Maryam Mirtalebi✉

Department of Plant Protection, College of Agriculture, Shiraz University, Shiraz, Iran

Received: 12.04.2021

Accepted: 01.17.2022

Shafienia J, Mirtalebi M (2022) Plants growth promoting fungi. Plant Pathology Science 11(2):112-124. Doi:10.2982/PPS.11.2.112

Abstract

The world's population is growing rapidly. To feed this large population, more crops must be produced. The broad use of fertilizers, pesticides and other inputs increases the productivity of existing agricultural lands and the amount of food production, but this increase in yield causes damage to the environment, soil degradation and the destruction of its natural microbial population. To prevent these harmful effects of the chemicals, an eco-friendly approach is needed to ensure human health and the environment. In the innovative view of agricultural production, there is a growing demand for the use of biofertilizers instead of agrochemicals. The use of beneficial microorganisms can be a new strategy to improve plant health and productivity. Natural microbial populations play an important role in the solubilizing and mineralizing of soil nutrients, which is very important for plant growth and development. Among the various microbial populations, fungi known as plants growth promoting fungi (PGPF) have recently received increasing attention. For decades, plant growth promoting fungi such as *Trichoderma*, *Penicillium*, *Phoma*, *Aspergillus* and *Fusarium* have been studied. Studies have shown that these fungi, regulate plant growth without environmental pollution and increase plant tolerance to plant pathogens. In this review a brief description of plant growth promoting fungi is given first. In the following, the nature and composition of these fungi as well as the mode of actions, formulation and related challenges will be considered.

Key words: *Aspergillus*, *Penicillium*, *Trichoderma*, Non-obligate mutualism

✉ Corresponding author:
mirtalebi@shirazu.ac.ir

مقاله ترویجی

قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاهان

✉ جواد شفیع‌نیا، مریم میرطالبی

بخش گیاه‌پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز، شیراز

پذیرش: ۱۴۰۰/۱۰/۲۷

دریافت: ۱۴۰۰/۰۹/۱۳

شفیع‌نیا ج، میرطالبی م (۱۴۰۱) قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاهان. دانش بیماری‌شناسی گیاهی

Doi:10.2982/PPS.11.2.112

۱۱(۲): ۱۱۲-۱۲۴.

چکیده

جمعیت جهان به سرعت در حال افزایش است. برای تغذیه این جمعیت زیاد، باید محصولات زراعی بیشتری تولید شود. استفاده گسترده از کودها، سموم دفع آفات و سایر نهاده‌ها، بهره‌وری زمین‌های کشاورزی موجود و میزان غذای تولید شده را افزایش می‌دهد، اما این افزایش محصول باعث آسیب به محیط زیست، تخریب خاک و از بین رفتن جمعیت طبیعی میکروبی آن می‌شود. برای جلوگیری از این آثار زیانبار مواد شیمیایی، یک رویکرد دوستدار محیط زیست که سلامت انسان و محیط زیست را تضمین کند، به شدت مورد نیاز است. در دیدگاه نوآورانه تولید کشاورزی، برای استفاده از کودهای زیستی به جای مواد شیمیایی تقاضای فزاینده‌ای وجود دارد. کاربرد ریزجانداران مفید می‌تواند یک سازوکار جدید برای بهبود سلامت و بهره‌وری گیاه باشد. جمعیت‌های میکروبی فراریشه نقش مهمی در تبدیل و انحلال مواد مغذی خاک ایفا می‌کنند که برای رشد و نمو گیاه بسیار مهم است. در میان جمعیت‌های مختلف میکروبی فراریشه، قارچ‌هایی که به عنوان افزایش‌دهنده رشد گیاه شناخته می‌شوند، اخیراً مورد توجه روزافزون قرار گرفته‌اند. طی چندین دهه، انواع قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاه مانند گونه‌های متعلق به جنس‌های *Trichoderma*، *Penicillium*، *Phoma* و *Fusarium* مورد مطالعه قرار گرفته‌اند. مطالعات نشان داده است که این قارچ‌ها، بدون آلودگی‌های زیست‌محیطی، رشد گیاه را تنظیم می‌کنند و تحمل گیاه را در برابر بیمارگرهای گیاهی افزایش می‌دهند. در این مقاله ابتدا شرح مختصری از قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد ارائه می‌شود. در ادامه ماهیت و ترکیب این قارچ‌ها، همچنین نحوه عملکرد آن‌ها، فرموله کردن و چالش‌های مرتبط با آن مورد توجه قرار خواهد گرفت.

واژگان کلیدی: همیاری غیراجباری، *Trichoderma*، *Penicillium*، *Aspergillus*

مقدمه

استفاده گسترده از مواد شیمیایی از جمله قارچ‌کش‌ها و کودهای شیمیایی بر محیط زیست، سلامت انسان و همچنین جمعیت میکروبی خاک تأثیر منفی می‌گذارد (Cekic et al. 2012). علاوه بر این، استفاده از مواد شیمیایی در یک دوره طولانی ممکن است باعث ایجاد مقاومت در قارچ‌های بیماری‌زای

✉ نویسنده مسئول:

mirtalebi@shirazu.ac.ir

گیاهی شود. میکروب‌ها به دلیل تنوع بالا، پیچیدگی فعل و انفعالات و مسیرهای متابولیکی متعدد، منبع شگفت‌انگیزی برای فعالیت‌های زیستی هستند. کاربرد ریزجانداران مفید می‌تواند یک سازوکار جدید جایگزین مواد شیمیایی برای بهبود سلامت و بهره‌وری گیاه باشد. در زیست‌بوم‌های کشاورزی طبیعی، جامعه میکروبی که ریشه‌های گیاهان را در بر می‌گیرند، باعث تجزیه مواد آلی، جذب مواد مغذی، مهار علف‌های هرز و مهار زیستی می‌شوند (Rocha et al. 2019). در میان این جامعه میکروبی، در سال‌های اخیر، قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاهان (Plants growth promoting fungi=PGPF) بیشتر مورد توجه قرار گرفته‌اند (Hossain et al. 2017). روش‌های زیستی مبتنی بر این قارچ‌ها برای کاهش تنش‌های خاک از جمله شوری و خشکی و همچنین به عنوان عوامل مهارزیستی برای سرکوب بیماری‌های گیاهی یک روش جایگزین بالقوه کاربردی است (Köhl et al. 2019). علاوه بر این، بسیاری از این قارچ‌ها معمولاً به عنوان کودهای زیستی شناخته می‌شوند که می‌توانند جذب مواد مغذی مانند فسفر، آهن و پتاسیم را افزایش دهند (Begum et al. 2019). این کودهای زیستی از طریق حل شدن یا معدنی شدن فسفات و پتاسیم، آزادسازی مواد تنظیم‌کننده رشد گیاه، سنتز زیستی آنتی‌بیوتیک‌ها و تخریب زیستی مواد آلی در خاک، محتوای خاک را غنی از تمام مواد مغذی کم مصرف و پرمصرف می‌کنند (Cycon et al. 2019, Alori et al. 2017).

قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاهان

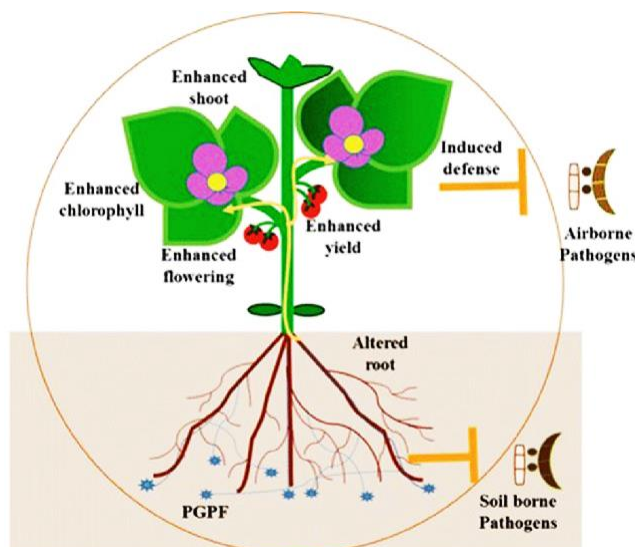
قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاهان به صورت عمده به گروهی ناهمگن از قارچ‌های پوده‌رست غیربیمارگر گفته می‌شود که در فراریشه گیاه مستقر می‌شوند و رشد گیاه را افزایش می‌دهند (Hyakumachi 1994). قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاه با دامنه وسیعی از گیاهان میزبان، یک همیاری غیراجباری (Non-obligate mutualism) برقرار می‌کنند. به همین دلیل است که قارچ‌ریشه‌ها (Mycorrhiza) برخلاف تأثیری که در بهبود رشد گیاهان دارند، به عنوان قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاه در نظر گرفته نمی‌شوند زیرا آن‌ها زیواپرور (Biotroph) غیرقابل کشت هستند (Hossain and Soltana 2020) و همچنین قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاه نسبت به قارچ ریشه‌ها شامل گروه‌های تاکسونومیکی متنوع‌تری هستند. البته هر قارچی که به عنوان قارچ افزایش‌دهنده رشد گیاه شناخته می‌شود نه می‌تواند در هر شرایطی موجب بهبود رشد گیاه شود و نه با هر میزبانی ارتباط برقرار کند. معمولاً قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاه که در مهارزیستی نقش دارند شامل قارچ‌انگل‌های مرده‌پرور (Necrotrophic mycoparasite) مانند گونه‌های مختلف تریکودرما هستند در حالی که تعداد محدودی از آن‌ها مانند *Sphaerodes mycoparasiticas* قارچ‌انگل‌های زیواپرور (Biotrophic mycoparasite) می‌باشند. این قارچ‌ها می‌توانند به عنوان یکی از اجزای مهم در فرمولاسیون کودهای زیستی و قارچ‌کش‌ها به کار روند.

ماهیت و ترکیب قارچ‌های افزایش دهنده رشد گیاهان

قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاهان از جنس‌های مختلف قارچی و شبه‌قارچی متعلق به *Ascomycota*، *Basidiomycota* و *Oomycota* هستند (El-Maraghy et al. 2021). برخی از جدایه‌های کم‌آزار (Hypovirulent) دوهسته ای ریزوکتونیا نیز به عنوان قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاه شناخته می‌شوند (Muslim et al. 2003). این قارچ‌ها همچنین شامل جدایه‌هایی از قارچ‌های ریشه‌ای (Mycelial fungi) هستند که اسپور تولید نمی‌کنند و عموماً به‌عنوان قارچ‌های تیره عقیم (Sterile-dark-fungi) و قارچ‌های قرمز عقیم شناخته می‌شوند (Hossain and Soltana 2020). در میان قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاه *Phoma*، *Penicillium*، *Fusarium*، *Aspergillus* و *Trichoderma* گسترش زیادی دارند و از مناطق مختلف به فراوانی گزارش شده‌اند. تا حد زیادی فراوانی قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاه بسته به فراریشه میزبان متفاوت است (Hyakumachi 1994). از ویژگی‌های مهم این قارچ‌ها توانایی بالای آن‌ها در رقابت فراریشه‌ای (Rhizosphere competence) و همچنین توانایی آن‌ها در افزایش رشد گیاه است. جستجوی اولیه برای تشخیص قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاه به قارچ‌های ریشه‌ای و فراریشه‌ای متمرکز شده است. در صورتی که یکی از رایج‌ترین زیستگاه‌های میکروبی روی زمین برگ‌سپهر (Pyllosphere) است که شامل قسمت‌های هوایی گیاه است و این قارچ‌های برگ‌سپهر نیز می‌توانند به عنوان همیار باعث افزایش رشد گیاه و همچنین افزایش تحمل گیاه به تنش‌های محیطی شوند (Stone et al. 2018).

تأثیر قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد بر گیاهان

قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد، باعث افزایش رشد گیاهان می‌شوند و اثرهای کوتاه‌مدت و بلندمدت روی جوانه‌زنی و مراحل بعدی رشد و نمو گیاهان دارند. بهبود جوانه‌زنی باعث افزایش بنیه گیاهچه می‌شود و همچنین می‌تواند تأثیر مثبت روی رشد هوایی و ریشه، فتوسنتز، گلدی و تولید محصول داشته باشد. یک قارچ افزایش‌دهنده رشد گیاهان ممکن است با اعمال همه یا مواردی از این اثرات مثبت، رشد گیاهان را افزایش دهد. این قارچ‌ها نه تنها می‌توانند تأثیر مثبتی بر رشد و نمو گیاهان بگذارند بلکه می‌توانند باعث سرکوب بیمارگرهای گیاهی شوند (شکل ۱). تیمار بذر با قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاهان، به ویژه تیمار با گونه‌های مختلف *Trichoderma*، *Alternaria*، *Aspergillus*، *Phoma* و *Sphaerodes*، *Fusarium*، *Penicillium* برای بهبود جوانه زنی بذر و بنیه گیاهچه در محصولات مختلف زراعی و باغی گزارش شده است. تیمار بذرهای خیار با *T. harzianum* باعث افزایش ۳۰ درصدی جوانه‌زنی بذرها شد (Hossain and Soltana 2020). افزایش رشد گیاهان توسط این قارچ‌ها گاهی اوقات با بهبود وضعیت و عملکرد دستگاه فتوسنتزی گیاهان مرتبط است. در آزمایش‌های گل‌خانه‌ای، گونه‌های *Penicillium* در خیار و فلفل محتوای کلروفیل برگ و تعداد و سطح برگ را افزایش دادند (Khan et al. 2015, Babu et al. 2015). بهبود تعداد برگ، سطح برگ و میزان کلروفیل برگ به افزایش نرخ فتوسنتز و تجمع کربوهیدرات در گیاهان کمک می‌کند.



شکل ۱. تأثیر قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد بر رشد گیاه و سرکوب بیماری‌های گیاهی (Hossain et al. 2017).

Figure 1. Impact of Plant growth promoting fungi on plant growth promotion and plant diseases suppression (Hossain et al. 2017).

پژوهشهای متعددی توانایی قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاه را در افزایش رشد ریشه در گیاهان مختلف نشان داده است. این قارچ‌ها علاوه بر این که باعث افزایش زیست‌توده (Biomass) ریشه می‌شوند، موجب افزایش طول ریشه، قطر ریشه و تعداد انشعابهای آن نیز می‌شوند. تیمار بذره‌های ذرت با یک گونه *Trichoderma*، زیست توده ریشه و رشد ریشه‌های موپین را افزایش داد (El-Maraghy et al. 2021). استفاده از قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاهان ممکن است بر تعداد، اندازه و زمان گلدهی در گیاهان گلدار تأثیر می‌گذارد. تیمار گل جعفری و گل همیشه بهار با *Penicillim simplicissimum* باعث تسریع در گلدهی، اندازه و وزن گل (Hameed 1971)، و تیمار ریشه با *Piriformospora indica* منجر به گلدهی زودرس در گیاه توتون و کدو شد (Varma et al. 2012). تیمار گیاهان با ریزوکتونیای دوهسته‌ای غیربیمارگر باعث افزایش عملکرد هویج، کاهو، خیار، پنبه، تربچه، گندم، گوجه فرنگی، خردل چینی و سیب زمینی شد (Jiang et al. 2016).

طول دوره اثر قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاهان

طول دوره فعالیت‌های زیست‌عملکردی (Bio functional activities) یک عامل کلیدی برای کاربرد مؤثر قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاهان در مزرعه است. به طور طبیعی، یک سؤال مهم که مطرح می‌شود این است که آیا این قارچ‌ها که اثرات امیدوارکننده‌ای بر مراحل رشد اولیه گیاهان نشان داده‌اند، می‌توانند بر مراحل میانی و پایانی رشد گیاهان نیز تأثیر بگذارند و در نهایت به افزایش عملکرد در هنگام برداشت منجر شوند؟ در یک آزمایش گلخانه‌ای، یک جدایه از قارچ *Phoma* sp. به طور قابل توجهی طول گیاهان، زیست توده خشک، تعداد برگ و تعداد میوه خیار را افزایش داد. به همین ترتیب، تیمار

گیاهان با *Pochonia* sp. بر کل چرخه زندگی آرابیدوپسیس تأثیر مثبت گذاشت (Zavala-Gonzalez et al. 2017). بنابراین اکثر جدایه‌های قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاهان قادر به القای اثرهای مفید پایدار بر رشد گیاهان هستند که از نظر بهبود عملکرد محصول این القای اثرات مفید پایدار از اهمیت زیادی در کشاورزی برخوردار است.

اختصاصی بودن میزبان در قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاهان

اگرچه گیاهان با جمعیت‌های متنوعی از قارچ‌ها برهمکنش دارند، یک برهمکنش ترجیحی (Preferential interaction) بین برخی از قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاهان و برخی از میزبان‌ها وجود دارد. شواهد نشان می‌دهند که قارچ‌های افزایش‌دهنده رشدی که باعث افزایش رشد در یک گونه گیاهی می‌شوند، لزوماً در گونه‌های دیگر اثر مشابهی ندارد (Hossain et al. 2017). برخی از این قارچ‌ها در چندین گونه گیاهی باعث افزایش رشد می‌شوند، در حالی که قارچ‌های دیگر فقط در برخی از گیاهان میزبان باعث افزایش رشد می‌شوند. جدایه GP17-2 از *Pe. Simplicissimum* و جدایه 19-1 از *F. equiseti* باعث افزایش رشد در میزبان‌های مختلف شده‌اند (Chandanie et al. 2009)، اما تأثیری بر *Lotus japonicas* (Masunaka et al. 2009) نداشتند. یک مطالعه مزرعه‌ای نشان داده که هشت جدایه فاقد اسپور متعلق به قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاهان باعث افزایش رشد یک رقم گندم شده‌اند در حالی که تعداد کمی از این جدایه‌ها رشد رقم دیگر را افزایش داده‌اند (Shivanna et al. 1994). به نظر می‌رسد، کارایی این قارچ‌ها علاوه بر توانایی‌های ذاتی آن‌ها در افزایش رشد گیاه به رقم گندم نیز بستگی دارد، بنابراین، نتیجه برهمکنش گیاه و قارچ افزایش‌دهنده رشد، به گونه و رقم گیاه و گونه و جدایه قارچ بستگی دارد. این احتمال وجود دارد که در طول تکامل مشترک طولانی مدت، مانند برهمکنش‌های سازگار و ناسازگار بیمارگر با گیاه، برهمکنش‌های خاصی نیز بین گیاه و قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد ایجاد شده باشد. علاوه بر این، ترکیب‌های ویژه‌ای از تراوه ریشه (Root exudate) ممکن است باعث جذب قارچ‌های خاص و استقرار آن‌ها روی ریشه شوند (Hossain and Soltana 2020).

سازوکارهای افزایش رشد گیاهان

سازوکارهای افزایش‌رشد گیاهان توسط قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد پیچیده است و اغلب نمی‌توان آن را به یک سازوکار واحد نسبت داد. سازوکارهای مختلفی که در افزایش رشد گیاهان نقش دارد می‌تواند مستقیم یا غیرمستقیم باشد. افزایش رشد مستقیم زمانی اتفاق می‌افتد که مواد تولید شده توسط قارچ‌ها یا مواد غذایی که آن‌ها در اختیار گیاه قرار می‌دهند باعث افزایش رشد گیاهان شود. از سوی دیگر، توانایی قارچ‌ها در سرکوب بیمارگرهای گیاهی و کاهش تنش، سازوکارهای غیرمستقیم اصلی افزایش رشد گیاهان توسط این قارچ‌ها هستند. یک قارچ افزایش‌دهنده رشد گیاه ممکن است با استفاده از یک یا چند سازوکار که به برخی از آن‌ها در ذیل اشاره شده است، رشد و نمو گیاهان را تحت تأثیر قرار دهد.

۱. محلول نمودن فسفر خاک و تولید سیدروفور

فسفر دومین عنصر مغذی پرمصرف و اغلب به دلیل کلاته بودن در خاک قابل جذب برای گیاهان نیست. این عنصر برای بسیاری از عملکردهای ضروری بقا و رشد موجودات زنده مورد نیاز است. با وجود فراوانی فسفر در خاک‌های کشاورزی، اغلب این عنصر به صورت نامحلول وجود دارد. بسته به نوع خاک، فسفر با واکنش با آهن، آلومینیوم یا کلسیم، ترکیبات پیچیده‌ای را تشکیل می‌دهد و برای گیاهان نامحلول و غیر قابل دسترس می‌شود (El-Maraghy et al. 2021). قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاه حل‌کننده فسفات می‌توانند نقش مهمی در برطرف شدن این مشکل داشته باشند، یعنی فسفر نامحلول را به شکل محلول در می‌آورند و آن را در دسترس گیاهان قرار می‌دهند. آن‌ها آنزیم‌های حل‌کننده فسفات مانند فیتازها و فسفاتازها و اسیدهای آلی تولید می‌کنند که فسفر را از فسفات‌های نامحلول آزاد می‌کند. قارچ‌های حل‌کننده فسفات نسبت به باکتری‌ها به‌ویژه در شرایط خاک اسیدی، توانایی انحلال فسفر بیشتری دارند؛ دلیل اصلی این است که بسیاری از قارچ‌ها در محیط‌های اسیدی رشد نسبتاً بالاتری نسبت به باکتری‌ها دارند. برخی از قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد مانند *Aspergillus niger* هم توانایی معدنی‌سازی (Mineralization) فسفر و هم توانایی انحلال آن را دارند (Gaind and Nain 2015). بنابراین قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاه قادرند از هر دو منبع آلی و معدنی فسفر را آزاد کنند. همچنین بسیاری از قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاه سیدروفور تولید می‌کنند. سیدروفورها پروتئین‌هایی با وزن مولکولی کم هستند که توسط میکروارگانیسم‌ها در شرایط کمبود آهن تولید می‌شوند.

۲. تجزیه بستره رشد گیاهان

تجزیه بستره (substrate degradation) یا معدنی‌سازی میکروبی موادمغذی از مواد آلی برای رشد گیاهان بسیار مهم است. برخی از قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد نه‌هورمون‌های گیاهی تولید می‌کنند و نه باعث انحلال فسفات می‌شوند بلکه با معدنی‌سازی باعث تقویت گیاه می‌شوند. هفت جدایه *Trichoderma sp.* به طور قابل توجهی رشد گیاهچه لوبیا را افزایش دادند ولی تعدادی از آن‌ها هیچ یک از عوامل افزایش رشد مانند افزایش فسفر محلول و سیدروفورها را نداشتند (Hossain and Soltana 2020). احتمالاً این قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد با افزایش معدنی‌سازی در خاک باعث افزایش رشد گیاهان شدند. قارچ‌ها نسبت به سایر میکروب‌ها کارایی تجزیه بستره بهتری دارند و می‌توانند ترکیبات پیچیده پلی‌آروماتیک، لیگنین و اسیدهای هیومیک یا فنولیک را تجزیه کنند (Ruess and Ferris 2004).

۳. افزایش تولید هورمون‌های گیاهی

معمول‌ترین هورمون‌های گیاهی (phytohormon) تولید شده توسط قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد، اکسین‌ها و جیبرلین‌ها هستند. اکسین‌ها بسیاری از فرایندهای رشد گیاه را تنظیم می‌کنند، خصوصاً با مهار کردن طویل شدن ریشه، باعث افزایش القاء و تولید ریشه‌های فرعی و جانبی می‌شوند (Contreras-Cornejo et al. 2009). ارتباط مستقیمی بین افزایش سطح اکسین قارچی و افزایش

ریشه‌های جانبی در گیاهچه‌های آرابیدوپسیس مایه‌زنی شده با *T. virens* وجود دارد. جیبرلین نیز در فرایندهای مختلف رشد گیاه مانند طول شدن ساقه نقش دارد. در گیاه تیمار شده با *Piriformospora indica* جیبرلین باعث طول شدن ساقه شد (Foo et al. 2013). هورمون گیاهی دیگری که قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد از طریق آن رشد گیاه را تحت تأثیر قرار می‌دهند سیتوکینین خصوصاً زئاتین است. در قارچ‌های *Phoma* sp. و *T. harzianum*، تولید زئاتین ثبت شده است (Vadassery et al. 2008). این شواهد نشان می‌دهد که قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاه اغلب با تأثیر بر تعادل هورمون‌های مختلف گیاهی، فرایندهای مختلف رشد و نمو در گیاهان را متعادل می‌کنند.

۴. تولید آنزیم‌ای‌سی‌سی دآمیناز

قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاه آنزیم‌ای‌سی‌سی دآمیناز (ACC deaminase) تولید می‌کنند. این آنزیم مولکول پیش‌ساز اتیلن یعنی ای‌سی‌سی که در اثر تنش‌های زیستی و غیرزیستی در گیاه ایجاد می‌شود را به آمونیاک و آلفاکتوتیرات تجزیه می‌کند (Nascimento et al. 2014) و در نتیجه سطح اتیلن را در گیاه به حداقل می‌رسانند. اتیلن در غلظت‌های بالا می‌تواند منجر به کاهش رشد گیاه شود. قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاه تولیدکننده آنزیم‌ای‌سی‌سی دآمیناز دارای مزیت‌های رقابتی در ریزوسفر نسبت به ریزجانداران غیرمولد این آنزیم هستند، زیرا این آنزیم هم در ایجاد منبع نیتروژن برای آنها نقش ایفا می‌کند و هم می‌تواند اثر تنش‌های مختلف که باعث کم شدن رشد و نمو گیاه می‌شود را کاهش دهند (Nascimento et al. 2014).

۵. سرکوب بیمارگرهای گیاهی

قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد با سازوکارهایی مانند پادزیستی (antibiosis)، رقابت (competition) برای مواد غذایی و فضا، قارچ‌انگلی (mycoparasitism) و مقاومت سیستمیک القایی (induced systemic resistance) فعالیت و رشد بیمارگرهای مهاجم را در گیاهان سرکوب می‌کنند (Hossain et al. 2017). برای مهار بوته میری ناشی از *Pythium* از جنس‌های مختلف قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد استفاده شده است که از طریق فعالیت‌های آنتاگونیستی باعث افزایش مقاومت خیار به این بیماری شده‌اند (Hyakumachi 1994). فهرست طولانی و روبه‌رشدی از قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاه مانند گونه‌های *Trichoderma*، *Penicillium*، *Fusarium*، *Phoma* وجود دارد که با ایجاد مقاومت سیستمیک القایی گیاهان را در برابر بیمارگرها محافظت می‌کنند (Hossain and Soltana 2020).

۶. ریشه‌پالایی و مهار تنش

ریشه‌پالایی (Rhizoremediation) یکی از روش‌های مورد استفاده در حذف آلاینده‌ها توسط گیاه و ریزجانداران مرتبط با ریشه است که ضمن سادگی و موثر بودن باعث تخریب محیط زیست نمی‌شود. ارتباط میکروبی گیاهان بر سازگاری گیاه با تنش‌های غیرزیستی مانند شوری، خشکی، سمیت فلزات سنگین و دمای بالا تأثیر عمده‌ای دارد. از افزایش رشد گیاهان تیمار شده با قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد حتی زمانی که گیاهان در شرایط تنش قرار دارند گزارش‌هایی وجود دارد. استفاده از *T. harzianum* برای نهال‌های خردل تیمار شده با نمک کلرید سدیم در مقایسه با گیاهان تیمار شده با

این نمک (۲۰۰ میلی‌مولار) به‌تنهایی، باعث افزایش طول ساقه، طول ریشه و وزن خشک گیاه شد (Ahmad et al. 2015). قارچ *Pe. funiculosus* در سوییای تحت تنش مس، به طور قابل توجهی زیست‌توده گیاهی، زیست‌توده ریشه و جذب عناصر غذایی را افزایش داد. چند قارچ دیگر مانند گونه‌های *Steganosporium*، *Peyronellaea*، *Alternaria*، *Phoma*، *Mucor*، *Microsphaeropsis* و *Aspergillus* به خوبی در محیط‌های آلوده رشد می‌کنند و گیاهان را از اثرات نامطلوب تنش فلزی محافظت می‌کنند (El-Maraghy et al. 2021). با وجود تفاوت‌های قابل توجه بین تنش‌های مختلف، پاسخ‌های سلولی به این تنش‌ها خصوصیات عمومی مشترکی دارند. افزایش مقاومت گیاهان تیمار شده با قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد در برابر تنش‌های غیرزیستی تا حدودی به دلیل توانایی بالاتر این گیاهان در تخریب گونه‌های اکسیژن فعال توسط آنتی‌اکسیدان‌هایی مانند پراکسیداز، کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز، آسکوربات پراکسیداز است که از گیاهان در برابر آسیب بیشتر محافظت می‌کند (Ahmad et al. 2015). افزایش محتوای پرولین در ایجاد تحمل در این گیاهان تحت تنش نیز بسیار مفید است.

۷. تولید ترکیب‌های آلی فرار

بعضی قارچ‌ها ترکیب‌های کربنی گازی به نام ترکیب‌های آلی فرار (Volatile organic compounds) را به عنوان بخشی از متابولیت‌های طبیعی خود تولید می‌کنند. مطالعه‌ای اخیر نشان می‌دهد که انتشار ترکیب‌های آلی فرار در واقع یک ویژگی مشترک طیف گسترده‌ای از قارچ‌های خاک، از جمله قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاه است. برخی از این ترکیبات تولید شده توسط این قارچ‌ها اثرات محرکی روی رشد گیاهان دارند. فراوان‌ترین ترکیب‌های آلی فرار در *T. viride* شامل ۳- متیل بوتانال، ایزوبوتیل الکل، ایزوپنتیل الکل، فارنسن و گرانیل‌استون بودند که باعث افزایش رشد در گیاهان مختلف شدند. ترکیبات فرار تولید شده توسط قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد نیز به شدت در ایجاد مقاومت سیستمیک القایی در برابر بیمارگرها نقش دارند (Ahmad et al. 2015).

الگو و فرآیند استقرار قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاهان

یک راهبرد مهم قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاهان توانایی استقرار روی ریشه است. توانایی استقرار روی ریشه توانایی یک قارچ برای زنده ماندن و تکثیر در طول ریشه‌های در حال رشد در حضور ریزجانداران بومی ریشه در یک دوره خاص است. قارچی که روی ریشه گیاه به طور مؤثر مستقر می‌شود، نسبت به سایرین دارای صلاحیت فراریشه‌ای (Rhizosphere competence) بیشتری است (Hoyos-Carvajal et al. 2009). صلاحیت فراریشه‌ای شرط ضروری برای این است که یک قارچ، یک قارچ افزایش‌دهنده رشد کارا باشد. فراوانی جداسازی مجدد قارچ از روی ریشه‌های تیمار شده، معیار غیرمستقیم سنجیدن توانایی استقرار روی ریشه و در نتیجه صلاحیت فراریشه‌ای آن است. مطالعات نشان داد که سه هفته پس از کشت، در آراییدوپسیس تیمار شده با جدایه GP17-2 از *Pe. simplicissimum* و جدایه GP15-1 از *Pe. viridicatum*، این جدایه‌ها با فراوانی ۹۰ درصد دوباره از ریشه‌های این گیاه جداسازی شدند که نشان‌دهنده استقرار سریع و کارآمد ریشه توسط این جدایه‌ها است. به نظر می‌رسد سرعت رشد نسبی قارچ‌ها و ریشه‌ها، مدت زمان مورد نیاز برای حداکثر استقرار

قارچ‌ها روی ریشه را تعیین می‌کند. استقرار قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاه روی سیستم ریشه همیشه به صورت یکنواخت نیست. ظاهراً قارچ‌ها در قسمت‌های بالایی ریشه نسبت به قسمت‌های میانی و تحتانی ریشه‌ها بیشتر مستقر می‌شوند (Hossain et al. 2014). مطالعات نشان می‌دهد که خصوصاً در طول دو هفته اول تیمار گیاه، این قارچ‌ها در قسمت پایینی ریشه کمتر مستقر می‌شوند که احتمالاً به دلیل رشد سریع‌تر ریشه‌های گیاه نسبت به ریشه‌های قارچ است. برخی از این قارچ‌ها می‌توانند با رشد ریشه همگام شوند و روی کل سیستم ریشه مستقر شوند (Hossain et al. 2014). قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاه در فراریشه مستقر می‌شوند و بر اساس محل قرار گرفتن در فراریشه به سه گروه تقسیم می‌شوند؛ گروه اول قارچ‌های درون‌رستی (Endophyte) هستند که در فراریشه درونی (Endorhizosphere) شامل لایه آندودرم و کورتکس زندگی و مستقیماً متابولیت‌ها را با گیاه مبادله می‌کنند. گروه دوم قارچ‌های رورست (Epiphyte) هستند که روی سطح ریشه (Rhizoplane) و اپیدرم مستقر می‌شوند و گروه سوم در فراریشه بیرونی (Ectorrhizosphere) و خاک کنار ریشه زندگی می‌کنند (Naznin et al. 2014).

فرموله کردن قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاهان

قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاهان به ویژه گونه‌های *Trichoderma* قابلیت زیادی برای فرموله کردن تجاری دارند. فرموله کردن به صورت غلیظ یک مزیت برای تولید بسته‌بندی‌های کوچکتر است که می‌تواند در مقایسه با فرموله کردن با سایر حامل‌ها مانند زغال‌چوب، ورمی‌کولایت، خاکاره و فضولات گاو از نظر هزینه، ذخیره سازی و حمل و نقل مقرون به صرفه‌تر و راحت‌تر باشد. کاربرد این قارچ به همراه بذر باعث افزایش قابل توجهی در رشد گیاهان می‌شود (Hossain et al. 2017). ذرت و تفاله نیشکر به عنوان حامل برای بیواینوکولانت‌های جدایه SL2 از *Trichoderma* مورد استفاده قرار گرفت. فرمول ذرت این جدایه به طور قابل توجهی در مقایسه با فرمول تفاله نیشکر و شاهد، طول ریشه، وزن تر و زیست‌توده گیاهچه برنج را افزایش داد (Doni et al. 2014). کودزیستی *Trichoderma* مبتنی بر کود گاوی کمپوست شده، تولید و در مزرعه آزمایش شد. کرت‌های تیمار شده با کود زیستی دارای بیشترین زیست توده اندام‌هوایی در بین تیمارها بودند و به طور قابل توجهی نسبت به کرت‌های تیمار نشده و کرت‌های تیمار شده با مقادیر مختلف کود آلی پربارتر بودند (Zhang et al. 2018). فرمول مؤثر *P. indica* در پودر تالک و ورمیکولیت با رطوبت ۲۰ درصد تهیه شد. در آزمایش‌های گلخانه‌ای، فرمول‌های مبتنی بر تالک به‌عنوان بیواینوکولانت‌ها بهتر از ورمیکولیت عمل کردند (Sarma et al. 2011). این مثال‌ها همگی امکان‌سنجی تولید بیواینوکولانت‌ها در سطح تجاری و کاربرد فرمول‌های مختلف این قارچ‌ها برای افزایش رشد گیاهان در مزرعه را نشان می‌دهد.

نتیجه‌گیری

قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاهان، برای استفاده گسترده‌تر در کشاورزی پایدار قابلیت بسیار خوبی نشان می‌دهند، زیرا رشد و عملکرد گیاه را به شیوه‌ای سازگار با محیط زیست و مقرون به صرفه بهبود

می‌بخشند. ابزارهای زیست‌فناوری و سیستم‌های انتقال در آینده می‌توانند در مهندسی قارچ‌های افزایش‌دهنده رشد گیاهان مفید باشد و منافع آن‌ها را برای گیاهان افزایش دهند. انتقال ژنتیکی و بیان بیش از یک یا چند صفت افزایش‌دهنده رشد گیاه که به صورت هم‌افزایی عمل کنند ممکن است منجر به افزایش عملکرد زادمایه زیستی این قارچ‌ها شود.

References

منابع

- Ahmad P, Hashem A, Abd-Allah EF, Alqarawi AA, John R, Egamberdieva D, Gucel S (2015) Role of *Trichoderma harzianum* in mitigating NaCl stress in Indian mustard (*Brassica juncea* L) through antioxidative defense system. *Frontiers in Plant Science* 6:868.
- Alori ET, Glick BR, Babalola OO (2017) Microbial phosphorus solubilization and its potential for use in sustainable agriculture. *Frontiers in Microbiology* 8:971.
- Babu AG, Kim SW, Yadav DR, Hyum U, Adhikari M, Lee YS (2015) *Penicillium menonorum*: a novel fungus to promote growth and nutrient management in cucumber plants. *Mycobiology* 43:49-56.
- Begum N, Qin C, Ahanger MA, Raza S (2019) Role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant growth regulation: implications in abiotic stress tolerance. *Frontiers in Plant Science* 10:1068.
- Cekic FO, Unyayar S, Ortas I (2012) Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation on biochemical parameters in *Capsicum annuum* grown under long term salt stress. *Turkish Journal of Botany* 36:63–72.
- Chandanie WA, Kubota M, Hyakumachi M (2009) Interactions between the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* and plant growth-promoting fungi and their significance for enhancing plant growth and suppressing damping-off of cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Applied Soil Ecology* 41:336-341.
- Contreras-Cornejo HA, Macías-Rodríguez L, Cortés-Penagos C, López-Bucio J (2009) *Trichoderma virens*, a plant beneficial fungus, enhances biomass production and promotes lateral root growth through an auxin-dependent mechanism in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 149:1579-1592.
- Cycon M, Mrozik A, Piotrowska Z (2019) Antibiotics in the soil environment degradation and their impact on microbial activity and diversity. *Frontiers in Microbiology* 10:338.
- Doni F, Isahak A, Zain CRCM, Ariffin SM, Mohamad WNAW, Yusoff WMW (2014) Formulation of *Trichoderma* sp. SL2 inoculants using different carriers for soil treatment in rice seedling growth. *Springerplus* 3:1-5.
- El-Maraghy, SS, Tohamy AT, Hussein KA (2021) Plant protection properties of the plant growth-promoting fungi (PGPF): mechanisms and potentiality. *Current Research in Environmental & Applied Mycology (Journal of Fungal Biology)* 11:391-415.
- Gaind S, Nain L (2015) Soil-phosphorus mobilization potential of phytate mineralizing fungi. *Journal of Plant Nutrition* 38:2159-2175.

- Hameed KM (1971) Influence of *Penicillium simplicissimum* and *Penicillium citrinum* on growth, chemical composition and root exudation of axenic marigold (Doctoral dissertation, Virginia Polytechnic Institute and State University).
- Hossain MM, Sultana F (2020) Application and mechanisms of plant growth promoting -fungi (PGPF) for phytostimulation. *Organic Agriculture* 1-31.
- Hossain MM, Sultana F, Islam S (2017) Plant growth-promoting fungi (PGPF): phytostimulation and induced systemic resistance. Pp.145-150. In: Singh D, Singh H, Prabha R (eds) *Plant-Microbe Interactions in Agro-Ecological Perspectives*. Springer, Singapore.
- Hossain MM, Sultana F, Miyazawa M, Hyakumachi M (2014) The plant growth-promoting fungus *Penicillium* spp. GP15-1 enhances growth and confers protection against damping-off and anthracnose in the cucumber. *Journal of Oleo Science* 63:391-400.
- Hoyos-Carvajal L, Orduz S, Bissett J (2009) Growth stimulation in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by *Trichoderma*. *Biological Control* 51:409-416.
- Hyakumachi M (1994) Plant-growth-promoting fungi from turfgrass rhizosphere with potential for disease suppression. *Soil Microorganisms* 44:53-68.
- Jiang JH, Tam SL, Toda T, Chen LC (2016) Controlling *Rhizoctonia* damping-off of Chinese mustard by using endomycorrhizal *Rhizoctonia* spp. isolated from orchid mycorrhizae. *Plant Disease* 100:85-91.
- Khan AL, Waqas M, Lee IJ (2015) Resilience of *Penicillium resedanum* LK6 and exogenous gibberellin in improving *Capsicum annuum* growth under abiotic stresses. *Journal of Plant Research* 128:259-268.
- Köhl J, Kolnaar R, Ravensberg WJ (2019) Mode of action of microbial biological control agents against plant diseases: relevance beyond efficacy. *Frontiers in Plant Science* 10:845.
- Masunaka A, Hyakumachi M, Takenaka S (2009) Plant growth-promoting fungus, *Trichoderma koningi* suppresses isoflavonoid phytoalexin vestitol production for colonization on/in the roots of *Lotus japonicus*. *Microbes and Environments* 26:128-134.
- Muslim A, Horinouchi H, Hyakumachi M (2003) Biological control of Fusarium wilt of tomato with hypovirulent binucleate *Rhizoctonia* in greenhouse conditions. *Mycoscience* 44:77-84.
- Nascimento FX, Rossi MJ, Soares CR, McConkey BJ, Glick BR (2014) New insights into 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) deaminase phylogeny, evolution and ecological significance. *PloS One* 9:e99168.
- Naznin HA, Kiyohara D, Kimura M, Miyazawa M, Shimizu M, Hyakumachi M (2014) Systemic resistance induced by volatile organic compounds emitted by plant growth-promoting fungi in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS One* 9:e86882.
- Rocha I, Ma Y, Souza-Alonso P, Vosátka M et al. (2019) Seed Coating: A Tool for delivering beneficial microbes to agricultural crops. *Frontiers in Plant Science* 10:1357.

- Ruess L, Ferris H (2004) Decomposition pathways and successional changes. *Nematology Monographs and Perspectives* 2:547-556.
- Sarma MVRK, Kumar V, Saharan K, Srivastava R, Sharma AK, Prakash A, Bisaria VS (2011) Application of inorganic carrier-based formulations of fluorescent *Pseudomonads* and *Piriformospora indica* on tomato plants and evaluation of their efficacy. *Journal of Applied Microbiology* 111:456-466.
- Shivanna MB, Meera MS, Hyakumachi M (1994) Sterile fungi from zoysiagrass rhizosphere as plant growth promoters in spring wheat. *Canadian Journal of Microbiology* 40:637-644.
- Stone BW, Weingarten EA, Jackson CR (2018) The role of the phyllosphere microbiome in plant health and function. *Annual Plant Reviews Online* 1:533-556.
- Vadassery J, Ritter C, Venus Y, Camehl I, Varma A, Shahollari B, Oelmüller R (2008) The role of auxins and cytokinins in the mutualistic interaction between *Arabidopsis* and *Piriformospora indica*. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 21:1371-1383.
- Varma A, Bakshi M, Lou B, Hartmann A, Oelmueller R (2012) *Piriformospora indica*: a novel plant growth-promoting mycorrhizal fungus. *Agricultural Research* 1:117-131.
- Zavala-Gonzalez EA, Rodríguez-Cazorla E, Escudero N, Aranda-Martinez A, Martínez-Laborda A, Ramírez-Lepe M, Lopez-Llorca LV (2017) *Arabidopsis thaliana* root colonization by the nematophagous fungus *Pochonia chlamydosporia* is modulated by jasmonate signaling and leads to accelerated flowering and improved yield. *New Phytologist* 213:351-364.
- Zhang F, Huo Y, Cobb AB, Luo G, Zhou J, Yang G, Zhang Y (2018) *Trichoderma* biofertilizer links to altered soil chemistry, altered microbial communities, and improved grassland biomass. *Frontiers in Microbiology* 9:848.