



مقدمه

اهمیت زیست خاک و نحوه مطالعه جوامع میکروبی آن

محمد بیرانوند^{۱*} و محمد متینی زاده^۲

بیولوژی خاک، علم بررسی موجودات زنده خاک، نقش و کارکرد آنها، همچنین تعامل و ارتباط این موجودات در خاک است. بیولوژی خاک، یکی از ویژگی‌های اصلی خاک و شاخصی برای سلامت، حفظ کیفیت و بهره‌وری خاک است که برای تعادل اکولوژیکی، حیاتی است (Klad-ivko & Clapperton, 2011). میکروارگانیسم‌ها اعم از باکتری‌ها، قارچ‌ها، جلبک‌ها، پروتوزوا، ویروس‌ها و فون خاک، در مجموع، زیست خاک را تشکیل می‌دهند (Bardgett, 2005). باکتری‌ها و قارچ‌ها به‌عنوان پر تعدادترین، تأثیرگذارترین و مهم‌ترین موجودات زنده خاک، باید در خاک حضور داشته باشند تا مواد آلی بالرش را تجزیه کنند و آنها را به شکلی تبدیل کنند که گیاهان بتوانند آن را از طریق ریشه جذب کنند (Paul, 2024). فرایند تبدیل بقایای گیاهی به هوموس، توسط آنزیم‌هایی تسهیل می‌شود. آنزیم‌ها، یا در موجودات موجود در خاک وجود دارند، یا توسط ارگانیسم‌های زنده یا مرده ترشح می‌شوند (Xing et al., 2024). به‌عنوان مثال، برخی از رایج‌ترین آنزیم‌های موجود در خاک نظیر سلولاز (تبدیل سلولز به زیرواحدهای گلوکز)، پروتئاز (تبدیل پروتئین به اسیدهای آمینه)، لیگناز (تجزیه زنجیره لیگنین)، اوره آز (تبدیل اوره به آمونیاک و دی‌اکسیدکربن) و گلوکوزیداز (تبدیل نشاسته به گلوکز) را می‌توان نام برد (Šnajdr et al., 2013; Bayranvand et al., 2021). تنوع در بیولوژی خاک، باعث مقاومت و انعطاف‌پذیری گیاهان می‌شود. در نهایت، مواد آلی تا حدی پردازش خواهند شد که به‌عنوان مواد هیومیک (اسیدهای هیومیک و فولویک) نسبتاً پایدار درآیند (Liang et al., 2024). فرایندهایی که توسط بیولوژی خاک انجام می‌شود، با اصلاح محیط فیزیکی، شیمیایی و بیولوژیکی خاک ادامه می‌یابد و بر سیستم‌های تولید گیاهی تأثیر می‌گذارند (Burgers, 2012). سه مؤلفه زیستی، برای مدیریت خاک وجود دارد (Wolejko

2020) که باید در نظر گرفته شود: الف) خودفرایندهای طبیعی (مهندسی خاک، تبدیل بستر و مشارکت شبکه مواد غذایی خرد)، ب) تأثیر مدیریت بر این فرایندها و ج) اثر ترکیبی دو مورد ذکر شده بر عملکرد گیاه. کشور ایران با قرار گرفتن در محدوده خشک و نیمه‌خشک جهان و نیز با توجه به شرایط زمین‌شناسی و توپوگرافی، محدودیت‌های متنوع و گسترده‌ای در منابع خاک در زیست‌بوم‌های جنگلی و مرتعی دارد. این محدودیت‌ها، با بهره‌برداری‌های غیراصولی و فشرده طی چند دهه گذشته، موجب ایجاد چالش‌های فراوانی برای این منابع پایه و در نتیجه به خطر افتادن امنیت غذایی و سلامت جامعه شده است. از این رو، با مدیریت چرخه عناصر غذایی و چرخه‌های مهم حیات مانند چرخه کربن و نیتروژن، به‌واسطه مدیریت درست منابع و شناخت اکولوژی دقیق میکروارگانیسم‌های خاک، می‌توان بر خیلی از این چالش‌ها فائق آمد.

ضرورت و جنبه نوآوری

ریز موجودات خاک به روش‌های مختلف کشت و مولکولی با رویکردهای متفاوت علمی و کاربردی در زیست‌بوم‌های زمینی ارزیابی شده‌اند. هدف این مقاله معرفی فناوری متازنومیکس به‌عنوان رویکردی جدید برای شناسایی میکروبیوم خاک است. میکروبیوم خاک از دیدگاه‌های بوم‌شناختی، تغییر کاربری‌ها، تولید محصول، سلامت زیست‌بوم‌ها، کیفیت خاک و نیز از دیدگاه گرمایش جهانی همواره مورد توجه بوده است. از آنجایی که در بوم‌نظام جنگلی و مرتعی تولید و پوشش درختان بر خلاف کاربری‌های کشاورزی، مدت زمان طولانی‌تری مشخصه‌های خاک و اجتماعات میکروبی را تحت تأثیر قرار می‌دهند، مطالعه دقیق آنها به‌عنوان عوامل تجزیه با استفاده از ابزارهای مولکولی، تحت تأثیر عوامل

*- نویسنده مسئول، پساداک اکولوژی جنگل، مؤسسه تحقیقات جنگلها و مراتع کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، تهران، ایران. پست الکترونیک: m.bayranvand@gmail.com
 ۲- دانشیار پژوهش، بخش تحقیقات جنگل، مؤسسه تحقیقات جنگلها و مراتع کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، تهران، ایران



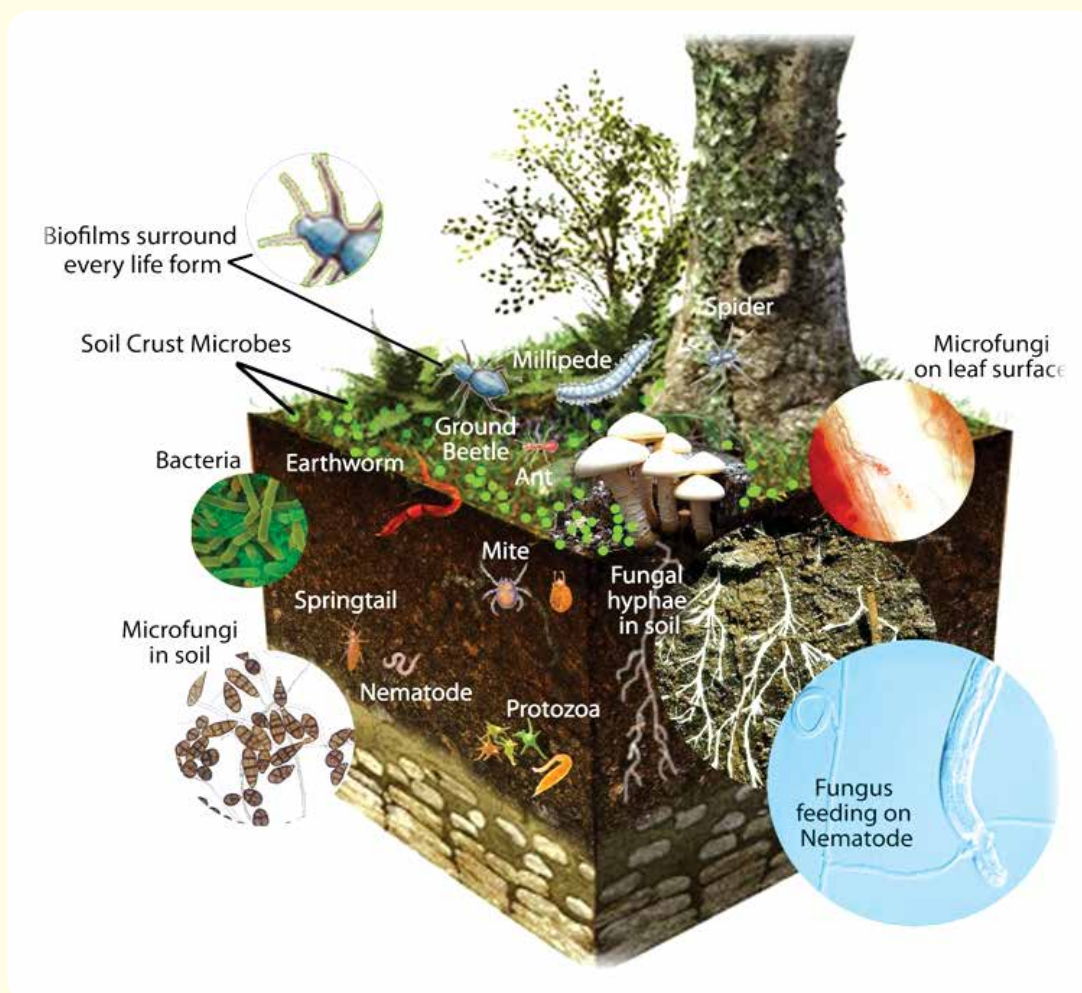
مؤثر بر آنها بسیار ضروری و الزامی به نظر می‌رسد. پاسخ جوامع میکروبی خاک و رابطه آنها با دیگر عوامل بوم‌شناختی در رابطه با پوشش متفاوت گیاهی و درختی به‌خوبی شناخته نشده است. بنابراین، این مقاله به‌دنبال معرفی روش‌های عملکردی نوین برای بررسی فلور باکتریایی و قارچی در زیست‌بوم‌های خاکی با استفاده از روش متاژنومیکس برای به دست آوردن رموزهای اکولوژی میکروب‌ها است.

زیست‌بوم‌های خاکی و اکولوژی میکروبی آنها

پژوهشگران مختلفی در اقصی نقاط دنیا، میکروبیوم خاک را از دیدگاه‌های اکولوژیکی، تغییر کاربری‌ها، تولیدات کشاورزی، سلامت زیست‌بوم‌ها، بهره‌وری خاک و گرمایش جهانی، ارزیابی کرده‌اند.

از آنجایی که در محیط‌های طبیعی مانند اکوسیستم‌های جنگلی و مرتعی برخلاف اکوسیستم‌های زراعی، مدت زمان طولانی‌تری خصوصیات خاک و اجتماعات میکروبی تحت تأثیر قرار می‌گیرند، درک درست از فعالیت‌های میکروبیوم خاک که به‌عنوان عوامل

تجزیه مواد آلی به‌حساب می‌آیند، بسیار ضروری و کارآمد است. تنوع میکروبیوم زیست‌بوم‌های خاکی، تحت تأثیر متغیرهای محیطی و تعاملات بیولوژیکی است (Xing *et al.*, Miyachi *et al.*, 2020). در این بین، زیست‌بوم‌های جنگلی و مرتعی، در بسیاری از نقاط زمین یافت می‌شوند و پناه‌بخش بزرگی از تنوع جهانی هستند (Wu *et al.*, 2018). فرایندهای موجود در این بیوم‌ها، اهمیت جهانی دارند و شناسایی ترکیب و عملکرد میکروبیوم آنها بسیار ضروری است (Lladó *et al.*, 2017; Tedersoo *et al.*, 2020). پوشش گیاهی و درختی، به‌طور وسیعی به ناهمگونی زیست‌بوم‌های خاکی از جمله نفوذ در خاک توسط ریشه‌ها، زادآوری و تولید چوب پوسیده و لاش‌برگ، به تحول و تغییرات بوم‌شناسی زیست‌بوم‌ها، کمک می‌کنند، به‌طوری‌که همه این عوامل به‌نوبه خود، می‌توانند بر فعالیت‌های ریزموجودهای خاک تأثیرگذار باشند (Hiiesa- Bayranvand *et al.*, 2021; lu *et al.*, 2017). به‌عنوان مثال، کاهش مواد آلی به‌واسطه پایین بودن کمیت و کیفیت لاش‌برگی، موجب کاهش زی‌توده میکروبی و فعالیت آنزیم‌های خارج سلولی می‌شود که می‌تواند نشان‌دهنده تأثیر اکولوژیکی پوشش گیاهی بر



شکل ۱- تصویر شماتیک برای درک بهتر زیست‌بوم خاک و ریزموجودات داخل آن

میکروبیوم زیست‌بوم‌های خاکی باشد (Lladó et al., 2017؛ Li-ang et al., 2024).

پژوهش‌ها در خصوص فرایندهای زیست‌بوم‌های جنگلی و پاسخ آنها به تغییرات جهانی در رابطه با تنوع باکتری‌های خاک (Lladó et al., 2017)، دلالت بر تأثیر فراوان باکتری‌ها در چرخه عناصر غذایی دارد. میزان دقیق مشارکت باکتری‌ها در فرایندهای زیست‌بوم جنگل، زمانی که فعالیت‌های تمام اعضای جامعه میکروبی خاک به‌طور هم‌زمان بررسی شود، می‌تواند به‌خوبی شناخته شود. با بررسی تأثیر خصوصیات خاک در طول گرادیان ارتفاعی بر تنوع باکتری‌های خاک در جنگل‌های آتلانتیک جنوبی برزیل (Faoro et al., 2010) گزارش شد، باکتری‌های از خانواده اسیدوباکتیریا با ۶۳ درصد و پروتوباکتیریا با ۲۵ درصد، بیشترین تنوع و فراوانی باکتریایی را شامل می‌شوند. در این ارتباط، ارزیابی تنوع قارچ‌های همزیست (اکتومیکوریز / Ectomycorrhizal) با ریشه گیاهان و ساختار و توزیع جوامع میکروبی خاک در طول گرادیان ارتفاعی در رویشگاه‌های جنگلی شمال ایران (Bahram et al., 2012) نشان داد، کاهش میزان غنای قارچی اکتومیکوریزا با افزایش ارتفاع، مطابق با الگوی غنای کلی ماکروارگانسیم‌ها با افزایش ارتفاع از سطح دریا است. همچنین با مطالعه میکروبیوم خاک جنگل‌های هیرکانی مرکزی (Bayranvand et al., 2021)، گزارش می‌شود که مهم‌ترین عوامل تأثیرگذار بر پراکنش، ترکیب و تنوع باکتری‌ها و قارچ‌های خاک، عناصر شیمیایی خاک و نوع ریشه درختان جنگلی است.

دسته‌بندی کلی ریزموجودات خاک

ریزموجودات خاک، معمولاً کمتر از یک درصد از حجم خاک را به خود اختصاص می‌دهند، درحالی‌که تعداد و تأثیرگذاری آنها در خاک بسیار زیاد است (Tedersoo et al., 2014). ریزموجودات خاک، به‌طورکلی در دو سلسله پروکاریوت‌ها و یوکاریوت‌ها جا گرفته‌اند. ازجمله موجودات خاک در سلسله یوکاریوت‌ها (موجودات که دارای هسته حقیقی)، می‌توان جلبک‌ها، قارچ‌ها و پروتوزوا را نام برد و از ریزموجودات پروکاریوت (موجودات فاقد هسته حقیقی)، می‌توان آرکی‌باکتری‌ها و باکتری‌ها را نام برد (Miyachi et al., 2020؛ Szoboszlay et al., 2017). در زیست‌بوم‌های خاکی، ریزموجودات خاک می‌توانند نقش مؤثری در چرخه بیوژئوشیمیایی خاک ایفا کنند (Saitta et al., 2017؛ Anslan et al., 2018). به‌عنوان مثال، ریزموجودات، باعث ایجاد خاک در اثر تجزیه صخره‌ها، استحکام خاک و حفظ تعادل اکولوژیک خاک در زیست‌بوم‌های خاک‌زی می‌شوند (Tedersoo et al., 2020). به‌طورکلی، زی‌توده و فراوانی قارچ‌ها و باکتری‌ها و الگوی پراکنش و تنوع آنها می‌توانند با عواملی مانند اقلیم، توپوگرافی، عناصر خاک، تغییر کاربری و پوشش گیاهی، منعکس شود (Chen et al., 2018؛ Tedersoo et al., 2014) و جوامع فلور میکروبی خاک، سهم مهمی در سلامت و افزایش بهره‌وری

خاک دارند (Anslan et al.؛ Cobo-Díaz et al., 2017، ۲۰۱۸).

روش‌های مطالعه میکروارگانسیم‌های خاک

در دنیای امروز، تقاضای مداوم بیوتکنولوژی برای دستیابی به ژن‌های جدید، به‌خوبی شناخته شده است. به‌طوری‌که مطالعه ژنتیکی، تاکنون بهترین منبع برای شناسایی‌های جدید بوده است (Lombard et al., 2011).

پیش‌ازاین، مطالعات تنوع و ساختار جوامع باکتریایی و قارچی، به محیط‌های کشت و شناسایی مرفولوژیکی، محدود شده بود، درحالی‌که در سال‌های اخیر، روش‌های توالی‌یابی جدید متاژنومیکس (Metagenomics)، دیدگاه جدیدی برای مطالعه و طبقه‌بندی دقیق ریزموجودات فراهم آورده است (Szoboszlay et al., 2017؛ Hiiesalu et al., 2017).

متاژنومیکس، دانشی است که به مطالعه مجموعه ژنوم‌های متعلق به اجتماعات مختلفی از میکروارگانسیم‌ها از دیدگاه ژنتیکی می‌پردازد (Schmeisser et al., 2007). رویکرد جدید متاژنومیکس، یک راه‌حل مهم و کاربردی برای به‌دست‌آوردن اطلاعات در مورد جوامع میکروبی موجود در محیط‌های پیچیده مانند خاک است (Szoboszlay؛ Lombard et al., 2011)؛ (et al., 2017). در بررسی‌های متاژنومیکس، امکان دسترسی به دستگاه‌ها و روش‌های دقیق و جدید برای توالی‌یابی نوکلئوتیدی مولکول‌های DNA و RNA بسیار ضروری است (Szoboszlay؛ Hiiesalu et al., 2017)؛ (lay et al., 2017).

مراحل متاژنومیکس به‌ترتیب شامل:

- نمونه‌برداری از محیط،
 - استخراج ژنوم و اسیدنوکلئیک (که با کیت‌های اختصاصی انجام می‌شود)،
 - ساخت کتابخانه ژنومی
 - و - تجزیه و تحلیل کتابخانه ژنومی است.
- متاژنومیکس، همچنین امکان پاسخ به سؤالات کلیدی زیست‌محیطی را فراهم می‌سازد تا دانشمندان بتوانند توابع بالقوه را به میکروارگانسیم‌های خاص در میان جوامع چندگانه خاک، مرتبط سازند (Schmeisser et al., 2007؛ Lom-bard et al., 2011).

پژوهش‌های اخیر در زمینه تنوع میکروارگانسیم‌ها به روش‌های مختلف (کشت و ژنوم) در نقاط مختلف جهان با اهداف متفاوت در زیست‌بوم‌های مختلف انجام شده است. ازجمله مطالعات جامع انجام‌شده در زمینه تنوع میکروبیوم خاک، می‌توان به پژوهش Szoboszlay و همکاران (۲۰۱۷) اشاره کرد. در این مطالعه، تأثیر تغییرات کاربری زمین ازجمله جنگل، کشاورزی و مرتع و کربن آلی خاک، روی تنوع میکروبی خاک به روش متاژنومیکس از ۱۹ منطقه در سراسر اروپا بررسی شد. گزارش‌های مرتبط، بیان می‌کند که فراوانی باکتری‌ها و قارچ‌ها با تغییر کاربری‌ها، واکنش نشان می‌دهند



و بیشترین فراوانی و تنوع میکروبی، در کاربری جنگل مشاهده می‌شود. همچنین، تغییرات تاکسونومیکی و عملکردی میکروبیوم ریزوسفری گونه درختی راش با استفاده از تکثیر و توالی ژن 16S rRNA (Colin et al., 2017) نشان داد، صرف‌نظر از شرایط خاکی، گونه‌های درختی دارای غنای مختلفی از جوامع باکتریایی برای حفظ عملکرد لازم جهت چرخش عناصر غذایی در زیست‌بوم خود هستند.

از این رو، در ادامه، به نحوه مطالعه متازنومیکی میکروارگانسیم‌ها، جهت شناسایی، یافتن ترکیب و تنوع میکروبیوم زیست‌بوم‌های خاکی پرداخته شده است.

برای این منظور، ابتدا باید از خاک نمونه‌برداری شود. نمونه خاک در مطالعات محیطی، می‌تواند از خاک بالک یا ریزوسفر برداشته شود (Bayranvand et al., 2021). نمونه‌برداری از خاک با استفاده از آگر با قطر ۵ سانتی‌متری ترجیحاً در لوله‌های پلی‌وینیل‌کلراید (PVC) با قطر ۵ سانتی‌متری خواهد بود و در شرایط سرد نگهداری می‌شود (Teder-soo et al., 2014). نمونه خاک در جعبه‌های حاوی یخ به آزمایشگاه منتقل می‌شوند و برای آنالیزهای میکروبی خاک در فریزر با دمای ۸۰- درجه سلسیوس نگهداری خواهند شد (Chen et al., 2018).

پس از برداشت نمونه‌های خاک، فلور میکروبی آنها باید اندازه‌گیری شود. به این منظور، استخراج DNA متازنوم از نمونه‌ها، می‌تواند با استفاده از روش‌های آزمایشگاهی و کیت‌های تجاری انجام شود. کیفیت DNA متازنومی استخراجی، با استفاده از دستگاه نانودراپ و ژل الکتروفورز آگارز بررسی می‌شود. برای تکثیر و شناسایی مولکولی، قطعه‌ای ژن 16SrDNA (جهت شناسایی فلور باکتریایی) و ITS (جهت شناسایی فلور قارچی) که طولی مناسب برای توالی‌یابی داشته باشد، در نظر گرفته می‌شود و با استفاده از سیستم Miseq بررسی می‌شود. جهت آنالیز متازنوم نمونه‌ها، از سیستم Miseq کمیانی ایلومینا استفاده می‌شود (www.illumina.com).

واکنش زنجیره‌ای پلیمرز (PCR) با استفاده از پرایمرهای فوروارد در ترکیب با پرایمر ریورس انجام می‌شود. محصول PCR از روی ژل، جداسازی و به کمک کیت‌های تجاری (Qiaquick gel ex- (Qiagen) traction kit)، خالص‌سازی و با استفاده از روش QU-bit Fluorometer کمیانی Invitrogen، کمیت‌سنجی می‌شود. مقدار ۳۰ میکرولیتر از محصولات PCR تخلیص‌شده از ژل در قالب یک flowcell کامل Miseq به شرکت ماکروژن کره جنوبی یا انستیتو BGI چین برای توالی‌یابی ارسال می‌شود.



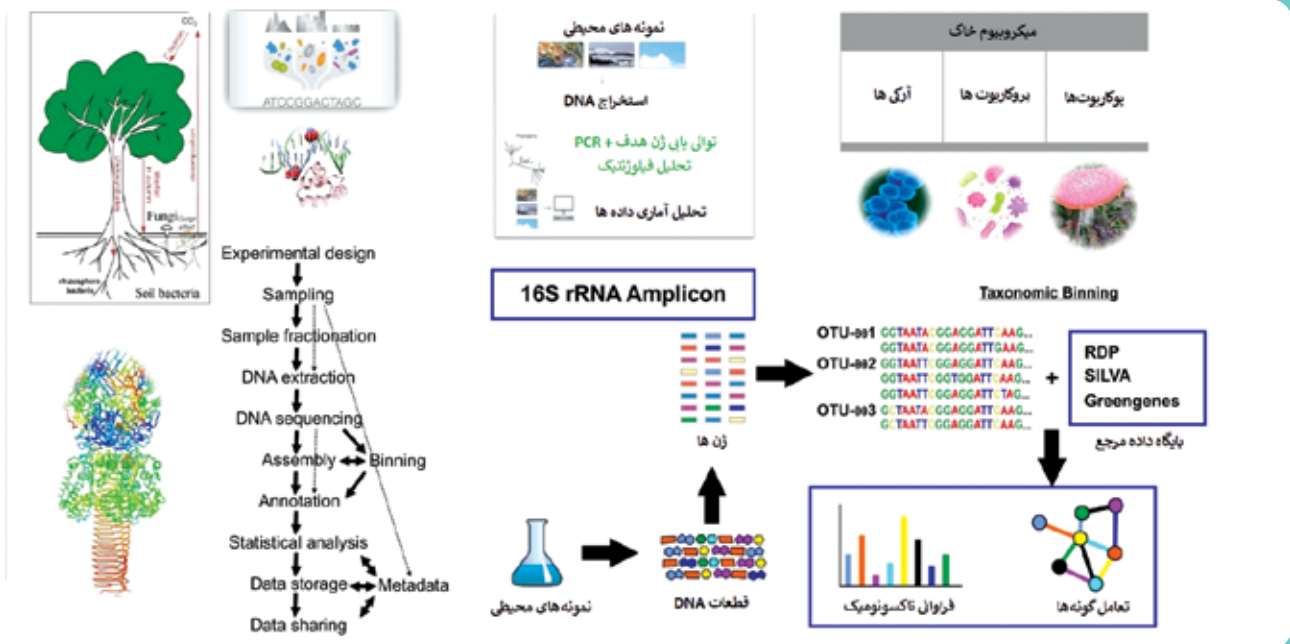
شکل ۲- نحوه نمونه‌برداری، عوامل تأثیرگذار و روند کلی مطالعه میکروبیوم خاک

منظور، می‌توان از اطلاعات توالی‌های موجود در بانک اطلاعات Greengenes با استفاده از الگوریتم RDP classifier استفاده کرد.

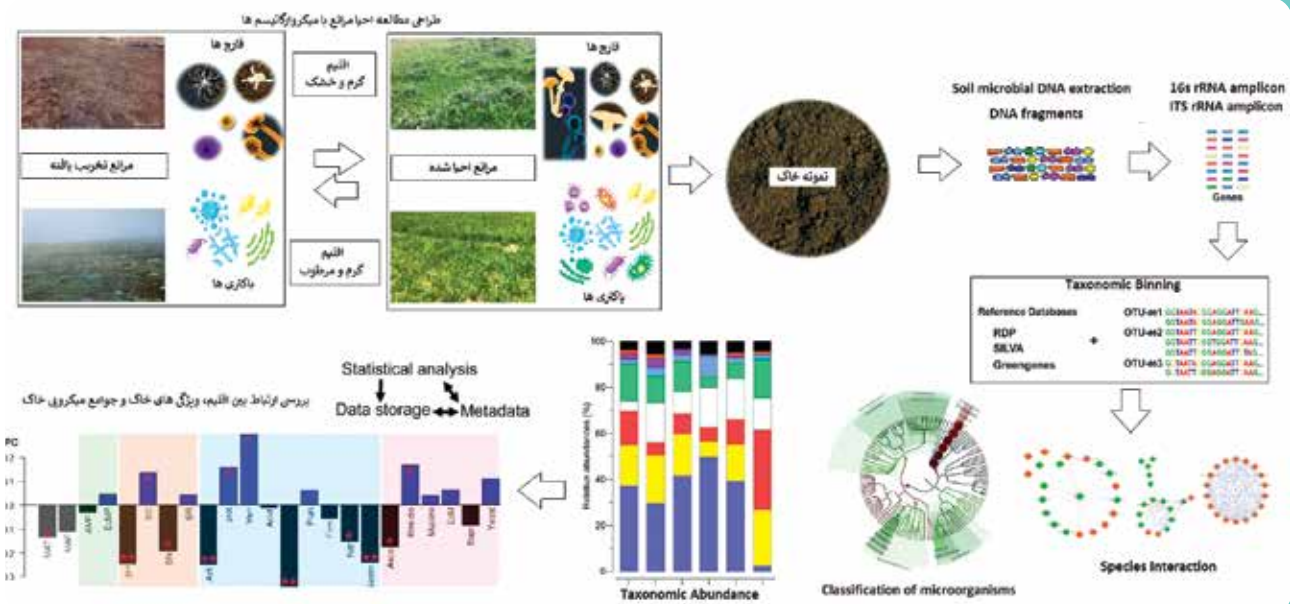
در نهایت، جدول OTU که نشان‌دهنده فراوانی هر OTU در هر نمونه است، تهیه می‌شود. این جدول، علاوه بر اینکه نشان‌دهنده فراوانی هر OTU است، اطلاعات تاکسونومی آنها را نیز نشان می‌دهد. در آخر، توالی‌های خام در پایگانی NCBI ثبت می‌شوند. در این ارتباط، برای مثال، نمونه‌ای از نتایج حاصل از جدول OUT حاصل از مطالعه میکروبیوم خاک به روش متازنومیکس

برای آنالیز توالی‌های به‌دست‌آمده، از نرم‌افزارهای تحت پایتون با نام QIIME و MOTHUR استفاده می‌شود (Caporaso et al., 2010).

در مرحله بعد، توالی‌های Operational Taxonomic Units (OTU) با شباهت بیش از ۹۷ درصد بر پایه روش de novo و با نرم‌افزار QIIME دسته‌بندی و شناسایی می‌شوند. توالی‌هایی که ۹۷ درصد یا بیشتر شباهت داشته باشند در یک گروه، قرار گرفته و نشان‌دهنده سویه‌های یک گونه هستند. در حقیقت، در این مرحله، هر توالی OTU، به یک باکتری یا قارچ نسبت داده می‌شود. برای این



شکل ۳- نحوه و نمای کلی مطالعه میکروبیوم خاک در ریزوسفر گونه‌های درختی و زیست‌بوم‌های جنگلی (تهیه شده توسط نویسنده)



شکل ۴- نحوه و نمای کلی یک نمونه مطالعه میکروبیوم خاک در زیست‌بوم‌های مرتعی (تهیه شده توسط نویسنده)



از جمله باکتری‌ها و قارچ‌ها، نقش کلیدی در تولید آنزیم‌های خاک و تجزیه مواد آلی ایفا می‌کنند. از این رو، شناسایی آنها با روش‌های نوین و دقیق مولکولی مانند روش‌های مبتنی بر متاژنومیکس، می‌تواند درک ما را از مطالعه بوم‌شناسی خاک رویشگاه‌های جنگلی و مرتعی بالا ببرد. با استفاده از روش‌های جدید مولکولی، می‌توان به ترکیب مناسب ریزموجودات خاک‌زی پی برد و رابطه آنها را با چرخه‌های عناصر غذایی، پوشش گیاهی، عوامل اقلیمی و توپوگرافی، به‌طور دقیق بررسی کرد. در نهایت، با شناخت روابط دقیق میکروبی زیست‌بوم‌های جنگلی و مرتعی که از عوامل اصلی تولید آنزیم و تجزیه مواد هستند، الگوی مناسبی را از کیفیت خاک ارائه داد. این امر، همچنین می‌تواند به تولیدکنندگان کودهای زیستی و میکروبی، این امکان را بدهد که بهترین ترکیب باکتری‌ها و قارچ‌های هر منطقه را همگام با الگو گرفتن از طبیعت شناسایی کنند و به ساخت کودهای زیستی با کیفیت اهتمام ورزند.

بر همین اساس

- شناسایی سویه‌های قارچی و باکتریایی مفید در رابطه با چرخه‌های مواد غذایی جهت بالا بردن کیفیت خاک،

- مطالعه قارچی و باکتریایی ریزوسفر گونه‌های درختی بومی به منظور شناخت همزیستی میکروبی آنها،

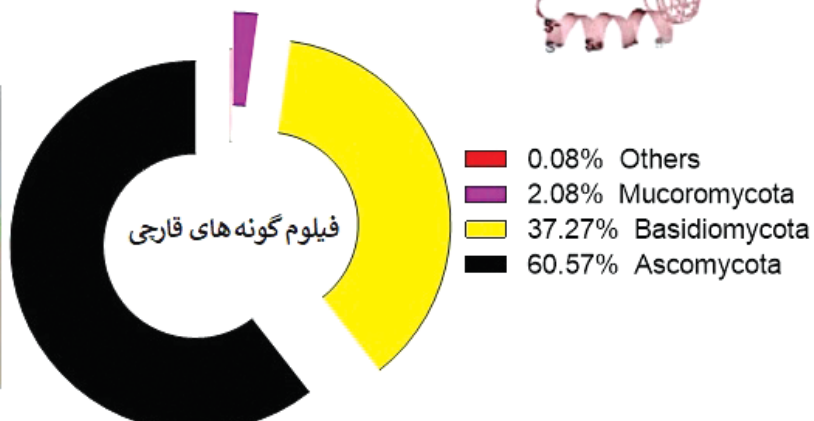
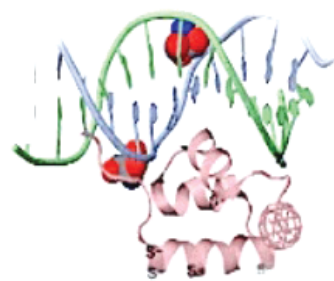
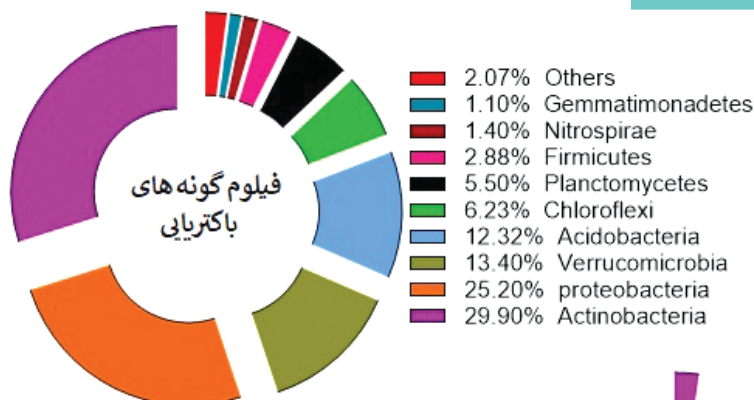
- بررسی فعالیت میکروبیوم نواحی چندگانه رویشی جهت درک روابط اکولوژی میکروب‌ها

و - مطالعه تنوع و ترکیب میکروبیوم کاربری‌های مختلف خاک‌زی و

در جنگل‌های هیرکانی، در شکل ۵ ارائه شده است. بر مبنای مطالعات، فراوان‌ترین فیلوم باکتریایی در سطح شیب ارتفاعی جنگل‌های هیرکانی مرکزی، به ترتیب اکتینوباکترها (Actinobacteria) و پروتوباکترها (Proteobacteria) (۲۹/۹) و ۲۵/۲ درصد) و پس از آن وروکومیکروب‌ها (Verrucomi-crobia)، اسیدوباکترها (Acidobacteria)، کلروفلکسی‌ها (Chloroflexi) و پلانکتومیست‌ها (Planctomycetes) (به ترتیب ۳/۴۴، ۱۲/۳، ۶/۲ و ۵/۵ درصد) و فیرمیکوت‌ها (Firmicutes)، نیترواسپنس‌ها (Nitrospirae) و گماتیمونادتس‌ها (Gemmatimonadetes) (۱ تا ۵ درصد فراوانی کل باکتریایی خاک جنگل را به خود اختصاص داده بودند. همچنین، فیلوم باکتری‌های باکتریودست‌ها (Bacteroidetes) و سیانوباکتری‌ها (Cyanobacteria) (کمتر از یک درصد را نشان داده‌اند. فراوان‌ترین فیلوم قارچی مربوط به آسکومیکوت‌ها (Ascomycota) (۶۰/۸ درصد)، پساز آن باسیدومیکوت‌ها (Basidiomycota) (۳۷/۳ درصد) و موکورومیکوت‌ها (Mucoromycota) (۲/۱ درصد) بود (vand et al., 2021).

نتیجه‌گیری کلی

تغییرات میکروبیوم خاک در زیست‌بوم‌های خاکی، با مشخصه‌های خاک و ریشه درختان همزیست مرتبط هستند و می‌تواند از عوامل اصلی تغییر در ترکیب جامعه میکروبی باشند. ریزموجودات خاک



شکل ۵- نتایج حاصل از جدول OTU به دست آمده مربوط به فراوانی نسبی باکتری‌ها و قارچ‌های خاک در سطح فیلوم در جنگل‌های هیرکانی مرکزی (Bayranvand et al., 2021)

منابع

- Liang, Z., Ruixue, Y., Huiyan, W., Xinbao, L., Wei, X., He, Y., Yixin, S., Jianlong, L. and Zhengguo, S., 2024. Effects of exogenous organic acids and biological substrates on the structural characteristics of soil bacterial communities in coastal mudflat soils of salt-tolerant forage growth field.
- Lladó, S., López-Mondéjar, R. and Baldrian, P., 2017. Forest soil bacteria: diversity, involvement in ecosystem processes, and response to global change. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 81(2): e00063-16.
- Lombard, N., Prestat, E., van Elsas, J.D. and Simonet, P., 2011. Soil-specific limitations for access and analysis of soil microbial communities by metagenomics. *FEMS microbiology ecology*, 78: 31-49.
- Miyauchi, S., Kiss, E., Kuo, A., Drula, E., Kohler, A., Sánchez-García, M., Morin, E., Andreopoulos, B., Barry, K.W., Bonito, G. and Buée, M., 2020. Large-scale genome sequencing of mycorrhizal fungi provides insights into the early evolution of symbiotic traits. *Nature communications*, 11(1): p.5125.
- Paul, E.A., 2024. Continuing our excellence in soil microbiology, ecology, and biochemistry and using it to achieve a sustainable future. In *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry*, (1-12).
- Saitta, A., Anslan, S., Bahram, M., Brocca, L. and Tedersoo, L., 2017. Tree species identity and diversity drive fungal richness and community composition along an elevational gradient in a Mediterranean ecosystem. *Mycorrhiza*, 28:39-47.
- Schmeisser, C., Steele, H. and Streit, W.R., 2007. Metagenomics, biotechnology with non-culturable microbes. *Applied microbiology and biotechnology*, 75: 955-962.
- Šnajdr, J., Dobiášová, P., Urbanová, M., Petránková, M., Cajthaml, T., Frouz, J. and Baldrian, P., 2013. Dominant trees affect microbial community composition and activity in post-mining afforested soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 56:105-115.
- Szoboszlay, M., Dohrmann, A.B., Poeplau, C., Don, A. and Tebbe, C.C., 2017. Impact of land-use change and soil organic carbon quality on microbial diversity in soils across Europe. *FEMS microbiology ecology*, 93: fix146.
- Tedersoo, L., Bahram, M. and Zobel, M., 2020. How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. *Science*, 367(6480): p. eaba1223.
- Tedersoo, L., Bahram, M., Pölme, S., Kõljalg, U., Yorou, N.S., Wijesundera, R., Ruiz, L.V., Vasco-Palacios, A.M., Thu, P.Q., Suija, A. and Smith, M.E., 2014. Global diversity and geography of soil fungi. *Science*, 346 (6213): p.1256688.
- Wolejko, E., Jabłońska-Trypuć, A., Wydro, U., Butarewicz, A. and Łozowicka, B., 2020. Soil biological activity as an indicator of soil pollution with pesticides—a review. *Applied Soil Ecology*, 147: p.103356.
- Wu, S.H., Huang, B.H., Huang, C.L., Li, G. and Liao, P.C., 2018. The Aboveground vegetation type and underground soil property mediate the divergence of soil microbiomes and the biological interactions. *Microbial ecology*, 75(2): 434-446.
- Xing, W., Hu, N., Li, Z., Feng, L., Zhang, W., Du Preez, G., Zhang, H., Li, D., Lu, S., Chang, S.X. and Zhang, Q., 2024. Soil enzyme profile analysis for indicating decomposer micro-food web. *iMeta*, p.e161.
- Anslan, S., Bahram, M. and Tedersoo, L., 2018. Seasonal and annual variation in fungal communities associated with epigeic springtails (*Collembola* spp.) in boreal forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 116:245-252.
- Bahram, M., Pölme, S., Kõljalg, U., Zarre, S., Tedersoo, L., 2012. Regional and local patterns of ectomycorrhizal fungal diversity and community structure along an altitudinal gradient in the Hyrcanian forests of northern Iran. *New Phytologist*, 193 (2): 465-473.
- Bardgett, R., 2005. *The biology of soil: a community and ecosystem approach*. Oxford university press.
- Bayranvand, M., Akbarinia, M., Salehi Jouzani, G., Gharechahi, J., Kooch, Y. and Baldrian, P., 2021. Composition of soil bacterial and fungal communities in relation to vegetation composition and soil characteristics along an altitudinal gradient. *FEMS microbiology ecology*, 97(1): p. f1aa201.
- Bayranvand, M., Akbarinia, M., Salehi Jouzani, G., Gharechahi, J., Baldrian, P., (2021). Distribution of soil extracellular enzymatic, microbial, and biological functions in the C and N-cycle pathways along a forest altitudinal gradient. *Frontiers in Microbiology*, 12: p.660603. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.660603>.
- Burgers, A. ed., 2012. *Soil biology*. Elsevier.
- Caporaso, J.G., Kuczynski, J., Stombaugh, J., Bittinger, K., Bushman, F.D., Costello, E.K., Fierer, N., Pena, A.G., Goodrich, J.K., Gordon, J.I. and Huttley, G.A., 2010. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. *Nature methods*, 7(5): 335-336.
- Chen, W., Xu, R., Wu, Y., Chen, J., Zhang, Y., Hu, T., Yuan, X., Zhou, L., Tan, T. and Fan, J., 2018. Plant diversity is coupled with beta not alpha diversity of soil fungal communities following N enrichment in a semi-arid grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, 116: 388-398.
- Cobo-Díaz, J.F., Fernández-González, A.J., Villadas, P.J., Toro, N., Tringe, S.G. and Fernández-López, M., 2017. Taxonomic and functional diversity of a *Quercus pyrenaica* willd. rhizospheric microbiome in the Mediterranean mountains. *Forests*, 8(10): p.390.
- Colin, Y., Nicolitch, O., Nostrand, J.D., Zhou, J.Z., Turpault, M.P. and Uroz, S., 2017. Taxonomic and functional shifts in the beech rhizosphere microbiome across a natural soil toposequence. *Scientific reports*, 7(1): 9604.
- D Kladvík, E.J. and Clapperton, M.J., 2011. *Soil biology. Soil management: Building a stable base for agriculture*, 145-160.
- Faoro, H., Alves, A.C., Souza, E.M., Rigo, L.U., Cruz, L.M., Al-Janabi, S.M., Monteiro, R.A., Baura, V.A. and Pedrosa, F.O., 2010. Influence of soil characteristics on the diversity of bacteria in the Southern Brazilian Atlantic Forest. *Applied and environmental microbiology*, 76(14): 4744-4749.
- Hiiesalu, I., Bahram, M. and Tedersoo, L., 2017. Plant species richness and productivity determine the diversity of soil fungal guilds in temperate coniferous forest and bog habitats. *Molecular ecology*, 26(18): 4846-4858.
- Hiiesalu, I., Bahram, M. and Tedersoo, L., 2017. Plant species richness and productivity determine the diversity of soil fungal guilds in temperate coniferous forest and bog habitats. *Molecular ecology*, 26(18): 4846-4858.