

ریزوسفر، راهکاری برای مدیریت خاک در اطراف ریشه‌ها

مسعود دادیور^۱ و مجید فروهر

مری پژوهش مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی خراسان رضوی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، مشهد، ایران.

dadivarm@yahoo.com.

مری پژوهش مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی خراسان رضوی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، مشهد، ایران.

m.forouhar@arco.ir

دریافت: دی ۱۳۹۳ و پذیرش: شهریور ۱۳۹۴

چکیده

ریزوسفر یک منطقه میکرواکولوژیکی در مجاورت مستقیم ریشه گیاه است که در آن، فعل و انفعالات شیمیایی سریع و متعددی انجام شده و محیط آن، رقابتی تر از توده خاک می باشد. این محیط را بر اساس نزدیکی به ریشه و میزان متاثر شدن از آن، به سه منطقه داخلی، میانی و خارجی تقسیم می کنند. ترکیبات اضافه شده به خاک توسط ریشه، در چهار دسته طبقه بندی می شوند: تراوشات (بطور غیر فعال از ریشه ها خارج می شوند)، ترشحات (بطور فعال از ریشه ها خارج می شوند)، سلول های مرده ریزان و ترکیبات گازی. ترکیبات موجود در مواد بر جای گذاشته شده توسط ریشه با اسیدی کردن یا تغییر شرایط اکسیداسیون- احیا در ریزوسفر و یا کلاته کردن مستقیم عناصر، به فراهمی عناصر غذایی نظیر نیتروژن، فسفر، آهن و... کمک می کنند. با خشک شدن خاک پتانسیل هیدرولیکی کاهش می یابد که به دنبال آن، تراوشات ریشه شروع به پس دادن آب به خاک می کنند که نتیجه آن، افزایش درجه پایداری ریزوسفر است. استراتژی مدیریت مرسوم عناصر غذایی وابستگی زیادی به استفاده از کودهای شیمیایی دارد و توان بالقوه بیولوژیکی خاک و گیاه در بسیاری از موارد، کمتر مورد توجه قرار گرفته است. البته تقاضای جمعیت روزافزون دنیا برای غذا و در نتیجه ضرورت حصول عملکرد بالای محصولات کشاورزی، اهرم فشاری برای این کم توجهی بوده است. در بسیاری از موارد، مصلحت تولید بیشتر و بدست آوردن غذا، حتی ملاحظات زیست محیطی دیگری را نیز زیر پا گذاشته است. فرآیندهای شیمیایی و بیولوژیکی که در ریزوسفر اتفاق می افتد، نه فقط تعیین کننده تحرک و جذب عناصر غذایی خاک است، بلکه کارایی مصرف عناصر غذایی را نیز کنترل می کند. پایه گذاری استراتژی مدیریت تلفیقی عناصر غذایی منطقه ریشه، یک روش موثر برای حل مشکل میان حصول عملکرد بالای محصول، کارایی مصرف عناصر غذایی و حفاظت از محیط زیست است.

واژگان کلیدی: ریزوسفر، ریشه گیاه، تراوشات ریشه، مدیریت عناصر غذایی.

^۱ - آدرس نویسنده مسؤل: مشهد. مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی خراسان رضوی. بخش تحقیقات خاک و آب

مقدمه

موضعی و در محیط مجاور ریشه، به جای مصرف به صورت پخش در توده خاک، استفاده از توانایی‌ها و مزایای گیاهان کارآمد در بهبود تغذیه و رشد گیاهان ناکارا یا کم کارا در قالب کشت مخلوط گونه‌های مختلف گیاهی و یا ارقام مختلف یک گونه، اتخاذ تناوب‌های مناسب محصولی با در نظر گرفتن خصوصیات ریزوسفر هر گیاه، به نحوی که بتوان از شرایط مناسب ایجاد شده در خاک، توسط یک محصول، در کشت و تولید محصول بعد از آن، بهره برد، از جمله استراتژی‌های مدیریتی کشت و کار با تاکید بر ریزوسفر می‌باشد که می‌تواند منجر به افزایش تولید و کاهش مصرف نهاده‌های کشاورزی و از جمله کود شیمیایی گردد. در این مجال، ابتدا به معرفی مختصر ریزوسفر پرداخته و سپس تغییرات خصوصیات خاک منطقه ریزوسفر و جنبه‌های عملی استفاده از مزایای ریزوسفر در مدیریت کشت و کار و مصرف کود مورد بحث قرار می‌گیرد.

ریزوسفر، نیمه پنهان گیاه

هیلتنر (۱۹۰۴)، متخصص آلمانی زراعت و فیزیولوژی، ریزوسفر را منطقه‌ای در اطراف ریشه دانست، به نحوی که جمعیت میکروارگانیسم ساکن در این منطقه تحت تاثیر مواد شیمیایی آزاد شده از ریشه گیاه می‌باشد. در سالهای اخیر تعریف ریزوسفر اصلاح شده و بر اساس نزدیکی به ریشه و میزان متاثر شدن از آن، به سه منطقه تقسیم می‌شود (شکل ۱).

۱. اندوریزوسفر^۱ (منطقه داخلی ریزوسفر): شامل بخش‌هایی از کورتکس و اندودرم است که در آن میکروب‌ها و کاتیون‌ها فضای آزاد بین سلول‌ها (فضای آپوپلاست) را اشغال می‌کنند.

۲. ریزوپلین^۲ (منطقه میانی): مستقیماً چسبیده به ریشه شامل اپیدرم ریشه و موسیلاژ

خاک یکی از قدیمی‌ترین موضوعاتی است که علیرغم پیشرفت‌های زیاد در شناخت آن، هنوز ناشناخته‌های بیشماری دارد و هنوز بحث کردن در مورد بسیاری از فرایندها و پدیده‌ها و روابط موجود در آن، مانند راه رفتن در مرز تاریکی و روشنی است. یکی از این مباحث، ریزوسفر است که فرآیندهای بیوشیمیایی که در آن رخ می‌دهد، گستره وسیعی را در مقیاس جهانی متاثر می‌کند. افزایش پتانسیل عملکرد محصولات غذایی به منظور رویارویی با دو برابر شدن تقاضا برای غذا در ۵۰ سال آینده، در گرو فهم دقیق این فرآیندها می‌باشد. گیاهان در یک دنیای میکروبی درگیر هستند، بنابراین اثرات متقابل میکروب-گیاه می‌تواند به خودی خود، باعث سازگاری گیاهان به شرایط نامساعد محیطی شود و حصول عملکرد بالا را در آن‌ها تضمین کند. گیاهان منبع مهم مواد آلی در خاک هستند و مواد آلی، منبع عمده انرژی برای فعالیت‌های میکروبی به شمار می‌روند. این موضوع، در بیشتر موارد پایه و اساس گرایش میکروارگانیسم‌ها به سمت ریشه و شکل‌گیری ارتباط متقابل میکروارگانیسم-گیاه، چه در قالب همیاری و چه در قالب همزیستی، می‌باشد.

شکل‌گیری روابط متقابل ریشه-میکروارگانیسم در ریزوسفر باعث شده که بسیاری از خصوصیات فیزیکی، شیمیایی و بیولوژیکی خاک در این محیط، متفاوت از توده خاک باشد. این تفاوت هم برای گیاه و هم برای میکروارگانیسم‌های ریزوسفری، بسیار مطلوب است. از جمله تغییرات مهم در خصوصیات خاک در محیط ریزوسفر می‌توان به تغییر در pH خاک، شرایط اکسید و احیاء خاک، فشار جزئی CO₂، مواد غذایی قابل دسترس برای میکروارگانیسم‌ها و گیاه، رطوبت خاک و واکنش‌های انحلال و رسوب، اشاره کرد. منحصر به فرد بودن شرایط ریزوسفر از لحاظ تغذیه گیاه و نیز متفاوت بودن ریزوسفر در بین گیاهان مختلف، می‌تواند استراتژی‌های مدیریتی موثری را در اختیار کشاورزان و تولیدکنندگان قرار دهد. تدارک عناصر غذایی به صورت

1-Endorhizosphere
2- Rhizoplane

۱. تراوشات ریشه^۳: موادی با وزن مولکولی کم و بعضی مواد پیچیده تر (ویتامین ها، پروتئین ها، هورمونها، آنزیم ها و رنگدانه ها) که بطور غیر فعال^۴ از ریشه های در حال رشد خارج می شوند.

۲. ترشحات ریشه^۵: شامل کربوهیدراتهای پلیمری و آنزیم ها که بطور فعال از ریشه گیاهان خارج می شوند.

۳. سلولهای ریزان^۶: مواد آزاد شده از سلولهای در حال زوال شامل دیواره سلولی و کل ریشه ها

۴. ترکیبات گازی^۷ دفع شده، عمدتاً CO₂ که توسط تنفس ریزوسفری آزاد می شوند.

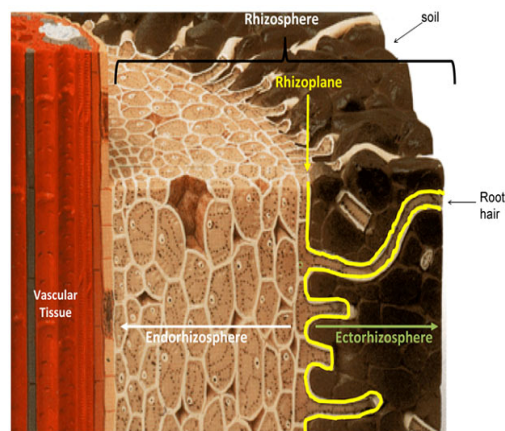
۵. بیشتر تراوشات و بعضی از ترشحات و عصارهها محلول بوده و آمینو اسیدها ۶ تا ۳۱ درصد از تراوشات محلول در آب گونه‌های گیاهی مختلف را تشکیل می- دهند (هوتش و همکاران، ۲۰۰۲).

تغییر در ویژگیهای خاک به واسطه تراوشات ریشه

وقتی یک گیاه از رشد و نمو مطلوب برخوردار است، مقادیر زیادی از مواد معدنی و آلی بوسیله ریشه به درون خاک ترشح می‌شود که مسلماً باعث تغییرات فیزیکی و بیوشیمیایی می‌شود. موسیلاژ که بطور مستمر در طول رشد سلولهای کلاهک ریشه ترشح می‌شود یک نمونه بارز از تراوشات ریشه است که خاک را دستخوش تغییر می کند. خاک در حالت رطوبتی ظرفیت زراعی، دارای پتانسیل ماتریک ۵ - تا ۱۰- کیلو پاسکال می‌باشد. همانطور که خاک خشک می شود و پتانسیل هیدرولیکی کاهش می یابد، مواد تراوش شده از ریشه، آب خود را از دست می دهند و به دنبال آن، کشش سطحی تراوشات کاهش یافته، گرانشی آن افزایش می یابد. وقتی که کشش سطحی کاهش می‌یابد، توانایی مواد تراوش شده برای مرطوب کردن خاک اطراف، بیشتر خواهد شد. بعلاوه وقتی که گرانشی افزایش می‌یابد مقاومت به حرکت

۳. اکتوریزوسفر^۱ (منطقه خارجی ریزوسفر): خارجی ترین بخش که از ریزوپلین تا توده خاک توسعه می یابد

منطقه ریزوسفر از لحاظ اندازه و شکل قابل تعریف نیست، اما در آن شیب مواد شیمیایی، خصوصیات بیولوژیکی و فیزیکی هم به طور شعاعی و هم به طور طولی در امتداد ریشه تغییر می کند (مک نیر، ۲۰۱۳). ترکیباتی که توسط ریشه به خاک اضافه می شوند را، مواد برجای گذاشته شده^۲ نامیده اند (رویرا، ۱۹۶۹).



شکل ۱ - یک بخش از ریشه که ساختمان ریزوسفر را نشان می دهد

مواد ترشح شده توسط ریشه بر اساس ترکیب شیمیایی، طریقه آزاد شدن و یا عملی که انجام می دهند، طبقه بندی می شوند. این مواد یا بصورت فعال از ریشه آزاد شده و پخش می‌شوند، و یا به صورت غیر فعال (به دلیل اختلاف اسمزی بین محلول خاک و سلول و یا به دلیل از بین رفتن سلول و زوال خود به خودی اپیدرم و غشای سلولی) رها می شوند. ترکیبات آلی آزاد شده در این فرآیندها می‌توانند به مولکولهای با وزن کم یا زیاد تقسیم شوند. ترکیبات با وزن مولکولی بالا (سلولز و موسیلاژ) که مولکولهای پیچیده هستند به آسانی توسط میکروارگانیسمها مورد استفاده قرار نمی‌گیرند. اما ترکیبات با وزن مولکولی کم نظیر اسیدهای آلی، آمینو اسیدها، پروتئین ها و ... توسط میکروارگانیسم ها استفاده می‌شوند (مک نیر، ۲۰۱۳). طبق نظر مهارگ (۱۹۹۴) مواد ترشح شده از ریشه‌ها به چهار دسته تقسیم می‌شوند:

- 1- Ectorrhizoplane
- 2 -Rhizodeposit

³- Root Exudates

⁴-Passively

⁵-Secretion

⁶-Lysates

⁷-Gaseous Copounds

خاک جبران کنند (هینسینگر و همکاران، ۲۰۰۳). نیتروژن نقش مهمی در موازنه کاتیون-آنیون دارد، چون به عنوان عنصر غذایی، به مقدار زیادی به وسیله بیشتر گیاهان جذب می‌شود. علاوه بر آن، می‌تواند هم به شکل کاتیون (آمونیم) و هم به شکل آنیون (نیترات) یا حتی به شکل بدون بار (گاز N_2) (در مورد گیاهانی نظیر بقولات که می‌توانند N_2 را تثبیت کنند) جذب شود.

همچنین، گیاهان می‌توانند مستقیماً بخش قابل توجهی از نیتروژن را بصورت اسیدهای آمینه استفاده کنند که می‌تواند دارای بار مثبت، منفی و خنثی باشد. وقتی گیاهان آنیون نیترات را دریافت می‌کنند، برای ایجاد موازنه بار الکتریکی، معادل اکسی‌الانت (هم ارز) آن OH^- یا HCO_3^- به ریزوسفر آزاد می‌کنند که باعث افزایش pH ریزوسفر می‌شود. گیاهانی که NH_4^+ دریافت می‌کنند برای حفظ تعادل، معادل اکیوالانت آن H^+ به ریزوسفر آزاد می‌کنند که باعث کاهش pH ریزوسفر می‌شود (هینسینگر و همکاران، ۲۰۰۳). علاوه بر این که جذب آمونیم توسط ریشه سبب کاهش pH ریزوسفر می‌گردد، قرار گرفتن آمونیم در فرآیند نیترات‌سازی یعنی تبدیل آمونیم به نیترات توسط میکروارگانیسم‌های خاک نیز سبب تولید دو مول یون هیدروژن به ازاء هر مول آمونیم و کاهش موضعی pH خاک می‌گردد. این امر می‌تواند قابلیت جذب فسفر در خاکهای آهکی را نیز بهبود دهد (حسین پور، ۱۳۸۷).

جذب بیشتر آنیون‌های معدنی نسبت به کاتیون‌های معدنی که در گیاهان تک لپه انجام می‌شود، افزایش pH ریزوسفر را در این گیاهان به دنبال دارد. گیاه ذرت با عملکرد خوب، با فرض این که نیتروژن را تماماً به شکل نیترات جذب کرده باشد، معادل ۴۰۰ کیلوگرم در هکتار یا بیشتر، کربنات کلسیم معادل به خاک اضافه می‌کند. اکثر دو لپه‌ای‌ها تمایل بیشتری به جذب کاتیون‌های معدنی دارند و این جذب بیشتر کاتیون‌ها نسبت به آنیون‌ها، سبب کاهش pH ریزوسفر می‌گردد (والاس، ۱۹۹۲). گیاه یونجه به ازاء هر گرم ماده خشک، ۰/۸ میلی‌اکی‌والان

ذرات خاک در تماس با مواد تراوش شده افزایش یافته و حالت پایداری در ریزوسفر حاصل خواهد شد (واکر و همکاران، ۲۰۰۳). مک کالی و بویر (۱۹۹۷) گزارش کردند که موسیلاژ ریشه ذرت دارای پتانسیل آب ۱۱- کیلو پاسکال است، که وقتی آبدار است دارای ظرفیت بزرگی از ذخیره آب می‌باشد بنابراین وقتی خاک خشک می‌شود موسیلاژ، آب به خاک می‌دهد که برای بقای جمعیت میکروبی اطراف آن از اهمیت خاصی برخوردار است.

پوسته ریزوسفری یک گیاه در ساعات اولیه صبح نسبت به اواسط روز آبدارتر است. تراوشات ریشه‌ها در شب می‌توانند باعث گسترش ریشه‌ها به درون خاک اطراف شوند. وقتی تعرق دوباره آغاز می‌شود، تراوشات شروع به خشک شدن کرده و به ذرات خاک مجاور می‌چسبند. بنابراین پوسته ریزوسفر یک منطقه پویاست که مدام میزان رطوبت آن تغییر می‌کند و تراوشات ریشه نقش مهمی در حفظ تماس ریشه-خاک در ریزوسفر بوسیله اصلاح خصوصیات فیزیکی و بیوشیمیایی ریزوسفر و مشارکت در رشد ریشه و بقای گیاه بازی می‌کند (واکر و همکاران، ۲۰۰۳). باکتری‌های ریزوسفری به تغییر در میزان و ترکیب تراوشات ریشه عکس‌العمل نشان می‌دهند. برای مثال لیلجروت و همکاران (۱۹۹۰) در گندم نشان دادند که در مقادیر بالاتر نیتروژن، میزان تراوشات ریشه و نیز تعداد باکتری‌ها افزایش پیدا کرد.

برخی مکانیسم‌های تغییر pH در ریزوسفر

برای مدتها تصور می‌شد که ریشه‌ها خاک اطراف خود را اسیدی می‌کنند و به موجب آن، عناصر غذایی قابلیت استفاده بیشتری پیدا می‌کنند. در واقع بر اساس تئوری تبادل تماسی، ریشه‌ها برای آزاد سازی H^+ ، کاتیون‌ها را از کلئیدهای خاک بوسیله تبادل آنها در سطح شان جذب می‌کنند (نی، ۱۹۸۱). بعد ها، شواهدی گردآوری شد که ریشه‌ها می‌توانند با آزاد کردن H^+ یا OH^- به طور قابل توجهی pH ریزوسفر را تغییر دهند، تا عدم تعادل جذب کاتیون-آنیون را در حد فاصل ریشه-

اکسیداسیون مواد آلی، الکترون تولید می‌گردد. ایجاد شرایط احیا در سطح ریشه با سیستم های آنزیمی مرتبط است. این سیستم های احیایی یا کاهشی با غشاء سلولی سلول های ریشه ای مرتبط هستند (NADPH بعنوان دهنده الکترون در سلول ریشه عمل می‌کند). در خاکهای اسیدی سهم تنفس و تراوش ریشه و متعاقب آن تنفس میکروبی برای تغییر در pH ریزوسفر ناچیز می‌باشد. بر عکس در خاکهای آهکی، pH خاک به طور قابل ملاحظه ای با افزایش غلظت CO₂ کاهش می‌یابد. واکنش های شیمیایی عمده که مصرف یا تولید H⁺ را ایجاد می‌کنند، تغییر حالت اکسیداسیون و احیاء آهن، منگنز و نیتروژن هستند و بنابراین ارتباطی بین پتانسیل اکسید و احیاء و pH وجود دارد (هینسینگر و همکاران، ۲۰۰۳).

نقش ریزوسفر در تغذیه گیاه و لزوم توجه به آن در توصیه کودی

مواد جدا شده از ریشه می‌توانند از طریق حل کردن ترکیبات نامحلول و یا آزاد کردن عناصر غذایی از رسها و مواد آلی و انتقال آنها به محلول خاک، عناصر را برای گیاه قابل استفاده کنند (مک نیر، ۲۰۱۳). بنابراین روی توصیه مقدار کود و نوع کود، تاثیر بگذارند. در نیم قرن گذشته عملکرد دانه غلات در چین افزایش یافته و از ۱/۲ به ۵/۴ تن در هکتار رسیده است. از سال ۱۹۸۰ تا ۲۰۱۰ عملکرد دانه غلات ۶۵٪ افزایش داشته اما مصرف کودهای شیمیایی ۵۱۲٪ افزایش یافته است (زانگ و همکاران، ۲۰۱۰). سرازیر کردن این حجم وسیع از کود های شیمیایی به محیط خاک، تنها با مجوز تامین غذا برای جمعیت گرسنه دنیا با روح کشاورزی پایدار و تولید محصول سالم، همخوانی چندانی ندارد. توجه به توانایی های گیاه و شرایط خاص ریزوسفر و بهبود شرایط خاک با استفاده از اصلاح کننده های آلی طبیعی و تغییر در مدیریت شخم و بقایا (کم خاک ورزی و بی خاک ورزی)، تغییر در مدیریت کوددهی و واگذار کردن بخشی از تامین عناصر غذایی به خود گیاه، یکی از راهکارهای کاهش

اسید به خاک آزاد می‌کند. همچنین سویای گره دار شده که در محلول غذایی بدون نیتروژن معدنی رشد داده شد، ۱/۰۸ میلی اکی والان اسید به ازاء هر گرم ماده خشک گیاه آزاد کرد (نی، ۱۹۸۱).

لگوم ها و دیگر گیاهانی که جذب نیتروژن را از طریق تثبیت همزیستی N₂ انجام می‌دهند، در مقایسه با گیاهانی که نیتروژن را از منبع نیتراتی دریافت می‌کنند، OH⁻ کمتری به ریزوسفر اضافه می‌کنند. نتیجه خالص تثبیت همزیستی نیتروژن، افزایش پروتون آزاد شده به خاک می‌باشد.

در سویا، این پروتون آزاد شده می‌تواند معادل ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار، اسید سولفوریک باشد (بیندرا، ۱۹۸۳). از اسیدهای آلی اغلب به عنوان یکی از منابع اسیدی کردن ریزوسفر نام برده می‌شود. در ذرت برای مثال سهم اسیدهای تراوش شده در اسیدی کردن، جزیی است و بیش از ۰/۳ - ۰/۲ درصد نیست. در عوض، لوپین سفید^۱ می‌تواند مقادیر زیادی اسید آلی آزاد کند و باعث اسیدی شدن ریزوسفر گردد. اسیدهای آلی دامنه گسترده ای دارند که با توجه به گونه گیاهی، سن گیاه و محدودیت های محیطی، نوع و میزان آن ها فرق می‌کند (هینسینگر و همکاران، ۲۰۰۳).

ریشه گیاهان سهم مهمی از تولید CO₂ درون خاک را به خود اختصاص می‌دهند. منشاء این CO₂، تنفس ریشه و تراوش کربن آلی از ریشه (که بوسیله میکروارگانیسم های ریزوسفر تجزیه می‌شوند)، می‌باشد. در واقع ۳۰ تا ۶۰ درصد کربوهیدرات از اندام هوایی به ریشه منتقل شده و نهایتاً در فرآیند تنفس تجزیه می‌شوند و این معمولاً ۵۰ - ۱۰ درصد فتوسنتز روزانه می‌باشد. تنفس میکروب های ریزوسفری و ریشه، سهم قابل توجه ای از تغییرات غلظت CO₂ در اتمسفر خاک و به تبع آن pH خاک را تشکیل می‌دهد. در نتیجه تنفس میکروبی و ریشه گیاه در ریزوسفر، غلظت O₂ کاهش یافته و غلظت CO₂ افزایش می‌یابد. همچنین در ضمن

¹ - White Lupin

است که سیترات نقش مهمی در تامین آهن مورد نیاز دو لپه ای‌ها عهده دار است.

کمبود آهن سبب انباشته شدن مقدار زیادی (حدود پنج برابر) اسیدهای آلی در بافت های ریشه می شود. به همین دلیل ترشح اسیدهای آلی و پروتون از ریشه در شرایط کمبود آهن حدود ۵ تا ۱۰ برابر بیش از شرایط طبیعی می باشد. در شرایط کمبود آهن، فعالیت پمپی موسوم به $H^+ - ATP\ ase$ ریشه بیشتر می شود و بخش قابل ملاحظه ای از پروتون خارج شده از ریشه مربوط به همین پمپ می باشد. در خاکهای آهکی، ایجاد شرایط اسیدی به وسیله پمپی موسوم به $H^+ - ATP\ ase$ به همراه توان کمپلکس کنندگی سیترات (که با کاهش پ - هاش زیاد می شود) سبب پویایی آهن در ریزوسفر می شود.

با تشکیل کمپلکس های آهن سه ظرفیتی - سیترات در محلول خاک، آنزیم احیاءکننده آهن سه ظرفیتی موجود در غشاء با احیای Fe^{+3} به Fe^{+2} و رها کردن سیترات به داخل محلول، آهن مورد نیاز گیاه را تامین می کند. یون Fe^{+2} می تواند به واسطه شیب پتانسیل الکتروشیمیایی ایجاد شده و احتمالا به وسیله کانال یونی دو ظرفیتی وارد سلول شود. سازوکار احیای Fe^{+3} و انتقال Fe^{+2} در شرایط کمبود آهن بسیار فعال تر می شود. این پدیده به سبب فعال شدن آنزیم های موجود در سرتاسر طول ریشه می باشد درحالی که در نوک ریشه چنین وضعیتی مشاهده نمی شود (خوش گفتارمنش، ۱۳۸۹). در خاکهای خشتی یا قلیایی، Al عمدتا بصورت اکسید یا سیلیکات رسوب می کند، بنابراین برای گیاهان سمیت ایجاد نمی کند. در خاکهای اسیدی Al به شکل گونه Al^{+3} وجود دارد که محلول بوده و اعتقاد بر آن است که برای گیاهان سمی می باشد. آهک بطور گسترده ای در خاک اسیدی استفاده می شود. کاربرد آهک می تواند pH خاک را افزایش دهد که باعث کاهش مقدار Al^{+3} محلول شده در نتیجه اثرات منفی Al روی رشد ریشه کم می گردد. بهر حال آهک دهی می تواند در

مصرف بی رویه کودهای شیمیایی می باشد. برخی از واکنش های ریزوسفر در شرایط تغذیه ای نامناسب به شرح ذیل می باشد.

در شرایط کمبود فسفر، ریشه گیاهان می توانند اسیدهای آلی نظیر مالیک و سیتریک را به درون ریزوسفر ترشح کنند که در کاهش pH ریزوسفر موثر بوده و حلالیت فسفر را در خاکهای معدنی افزایش می دهد. گیاهان همچنین با ترشح آنزیم هایی نظیر اسید فسفاتاز، فسفر موجود در منابع آلی را قابل استفاده می کنند (راگوتا، ۱۹۹۹).

افزایش ترشح اسیدهای آلی در شرایط سایر تنش ها نظیر کمبود پتاسیم و روی نیز مشاهده شده است. این فرآیند یک پاسخ به وضعیت تغذیه ای گیاه از لحاظ نیتروژن هم می باشد. در شرایط کمبود کلسیم و روی که نفوذپذیری غشاء افزایش می یابد، امکان افزایش ترشح اسیدهای آلی وجود دارد. اما نتایج برخی آزمایش ها نشان داده است که افزودن مالات، سیترات یا اگزالات تاثیری بر مقدار انباشت روی درگندم نداشته است. به هر حال نمی توان از نقش اسیدهای آلی در پویا کردن روی و سایر عناصر کم مصرف (نظیر مس) در ریزوسفر چشم پوشی کرد. (خوش گفتارمنش، ۱۳۸۹).

در پاسخ به کمبود آهن، گیاهان تک لپه و دو لپه، راهکارهای متفاوتی را اتخاذ می کنند. عکس العمل دو لپه ای ها به کمبود آهن با رها سازی پروتون به محیط خاک و کاهش ظرفیت سلولهای ریزوسفری نمود پیدا می کند (استراتژی I). در تک لپه ای ها کمبود آهن باعث رها سازی فیتوسیدروفورهای نظیر موژنیک اسید به ریزوسفر می شود. فیتوسیدروفور کلات قوی با آهن تشکیل داده و توسط حامل های ویژه، آهن کلات شده به داخل سلول فرستاده می شود (استراتژی II) (بیندرا، ۱۹۸۳). اسیدهای آلی نظیر سیترات و مالات که از ریشه گیاه ترشح می شود، کمپلکس کننده های قوی آهن در خاک بوده و سبب حل شدن اکسی هیدروکسیدهای نامحلول آهن سه ظرفیتی می شوند. اخیرا نشان داده شده

نیمرخ خاک با رشد ریشه منطبق باشد. روش عمده مدیریت سیستم ریشه شامل کمی کردن و پایش غلظت عناصر غذایی منطقه ریشه که گیاه در مراحل مختلف رشد نیاز دارد و کنترل غلظت عناصر غذایی منطقه ریشه در یک دامنه مناسب می باشد (زانگ و همکاران، ۲۰۱۰).

ریشه گیاهان نه تنها می توانند ویژگی های مورفولوژیکی خود را تنظیم کند، بلکه به واسطه فعالیت های فیزیولوژیکی خود، به ویژه تراوش اسیدهای آلی، فسفاتازها و مواد علامت دهنده^۱، آزاد سازی پروتون و تغییرات اکسیداسیون و احیاء، به طور معنی داری قادر به اصلاح فرآیندهای ریزوسفری نیز می باشند. (مارشنر، ۲۰۱۲). در بسیاری از گونه های گیاهی نظیر ذرت، لوبین سفید، جو و گندم، می توان با عرضه موضعی عناصر غذایی، محیط ریزوسفر را در جهت رشد بهینه گیاه و کاهش مصرف کود، مدیریت کرد. به عنوان مثال، عرضه موضعی نیترا ت بطور معنی داری رشد ریشه های جانبی ذرت را افزایش داد.

کاربرد موضعی نیترا ت انتقال اکسین از بخش- های هوایی را به ریشه کاهش داد. همچنین باعث کاهش غلظت اکسین در ریشه ها تا سطحی که برای رشد ریشه های جانبی مناسب باشد گردید (شن و همکاران، ۲۰۱۳). آزمایشات مزرعه ای نشان داد که در سیستم های زراعی فشرده^۲ و پر نهاده، بالا بودن غلظت در دسترس عناصر در منطقه ریشه، می تواند محدودیت بزرگی در تحرک و پتانسیل جذب فسفر باشد (شن و همکاران، ۲۰۱۳). با مصرف نواری فسفر در نزدیکی منطقه ریشه نسبت به روش رایج پخش سطحی، می توان الگوی رشد و تراکم ریشه را به نفع تغذیه مطلوب گیاه و کاهش مصرف کود تغییر داد. این نحوه کوددهی، یک منطقه نسبتاً کوچک از خاک را با فسفر اشباع می کند، در نتیجه قابلیت دسترسی به فسفر و به تبع آن تکثیر ریشه افزایش می یابد. در اوایل فصل بهار که درجه حرارت پایین است، کاربرد فسفر با بذر و یا نزدیک بذر، همچنین کاربرد نواری توام کودهای

خاکهای زیرین بی تاثیر باشد و در بعضی حالات آهک زیادی می تواند برای ساختمان خاک زیان بار باشد. بنا براین انتخاب واریته های مقاوم به آلومینیم از لحاظ اقتصادی حائز اهمیت است. افزایش pH ریزوسفر یک مکانیسم خارجی موثر در ایجاد مقاومت به آلومینیم در گیاهان است. افزایش pH ریزوسفر می تواند حلالیت Al را کم و پتانسیل سمیت آن را کاهش دهد. دانشمندان دریافتند بسیاری از گیاهان (گندم و سورگوم) می توانند با افزایش نسبی pH ریزوسفر، سمیت Al را تحمل کنند (یانگ و همکاران ۲۰۱۱).

مدیریت ریزوسفر در راستای تغذیه گیاه و مصرف بهینه کود
برخی از استراتژی های مهم مدیریت ریشه ریزوسفر عبارتند از: ۱- ایجاد تغییراتی در رشد ریشه هم از لحاظ ویژگی های مورفولوژیکی و هم فیزیولوژیکی ۲- تشدید فرآیندهای ریزوسفری از لحاظ اسیدی شدن و تراوش کربوکسیلات ۳- همزمانی عرضه عناصر غذایی منطقه ریشه با نیاز گیاه بوسیله مدیریت تلفیقی سیستم خاک- محصول (زانگ و همکاران، ۲۰۱۰).

رشد و توسعه ریشه که در واقع سطح تماس گیاه با خاک و در نتیجه سطح جذب کننده عناصر غذایی را افزایش می دهد، می تواند به طور موثری، تحت تاثیر تغییر شدت و ترکیب فراهمی عناصر غذایی تحریک شود. کمبود شدید عناصر غذایی در منطقه ریشه باعث توقف رشد ریشه می شود. همچنین زیاده عرضه عناصر غذایی، برای ریشه گیاهان بازدارنده است. وقتی که شدت عرضه عناصر غذایی خاک در یک سطح بهینه حفظ شود سلامت سیستم ریشه محصولات بوجود می آید. سطح بحرانی شدت تامین عناصر غذایی در مراحل مختلف رشد متفاوت است. در مراحل آخر رشد، وابستگی محصولات به عرضه کود، کاهش می یابد. با توجه به این که در سیستم های کشت فشرده کاربرد عناصر غذایی در مقادیر زیاد انجام می شود، بسیار ضروری است که برای افزایش کارایی مصرف عناصر غذایی، توزیع عناصر غذایی در

مدیریت سیستم های کشت نظیر استراتژی کشت مخلوط^۱ می تواند مزایای بیشماری از جمله افزایش قابلیت دسترسی آهن برای گیاهان را در پی داشته باشد. مطالعه سیستم های کشت مخلوط روی محصولات مختلف (بادام زمینی/ ذرت ، گندم/ نخود) افزایش مقدار آهن را در دانه و کل محصول نشان می دهد(زوو و زانگ، ۲۰۱۱).

مزایای کشت مخلوط در بسیاری سیستم های کشت در چین به اثبات رسیده و این یکی از مهمترین استراتژی های افزایش عملکرد محصول در مناطق تحت آبیاری در شمال غربی چین است. کشت مخلوط بقولات/ غلات به دلیل تثبیت N₂ توسط بقولات باعث افزایش عملکرد می شود. چنانچه در سیستم کشت با کمبود فسفر روبرو باشیم، تحرک فسفر بوسیله گونه های بقولات بیشتر می شود چون بقولات می توانند ریزوسفر را به واسطه آزاد سازی پروتون در همکاری با کمبود فسفر و تثبیت N₂ اسیدی کنند. فسفر متحرک شده بوسیله باقلا می تواند رشد ذرت را در کشت مخلوط افزایش دهد که نتیجه آن، افزایش معنی دار عملکرد در خاکهای با کمبود فسفر است. نتایج تحقیقات چهار ساله، افزایش ۴۳ درصدی ذرت و ۲۶ درصدی باقلا را نشان داد (شن و همکاران، ۲۰۱۳). اثرات کشت مخلوط بر جذب عناصر خاک در محصولاتی نظیر گندم/ ذرت، گندم/ سویا، ذرت/ باقلا و گندم/ باقلا بررسی شده است. در کشت مخلوط گندم/ ذرت و گندم/ سویا رشد و عملکرد گندم کشت شده در مرز ردیفها و درون ردیفها در مقایسه با سیستم تک کشتی گندم افزایش نشان داد. گندم برای جذب عناصر غذایی قابلیت رقابت بالاتری را نسبت به ذرت و سویا نشان داد. کشت مخلوط باعث بهبود تغذیه فسفر، هم در ذرت و هم در باقلا شد. غلظت فسفر در اندام هوایی ذرت در سیستم کشت مخلوط در مراحل اولیه رشد با ذرت در سیستم تک کشتی تفاوت نداشت، اما در مراحل آخر رشد و مرحله بلوغ تفاوت معنی دار

نیروژن و فسفر به استراتژی موثری برای تحریک توسعه ریشه و استقرار مناسب ریشه و افزایش عملکرد می باشد. در مطالعات جینگ و همکاران(۲۰۱۰) کاربرد موضعی آمونیم همراه با سوپر فسفات، به طور معنی داری رشد گیاه را در خاکهای آهکی افزایش داد، چون جذب آمونیم آزاد سازی پروتون توسط گیاه را تحریک می کند و بنابراین pH ریزوسفر کاهش یافته و نتیجه آن، افزایش قابلیت استفاده فسفر می باشد تراکم طول ریشه ذرت در عمق ۱۵-۰ سانتی متر در تیمارهایی که به صورت موضعی فسفر و آمونیم دریافت کرده بودند افزایش داشت. در این میان، سهم ریشه های ظریف (قطر کمتر از ۰/۲ میلیمتر) بیشتر بود. این مدیریت کوددهی، به طور معنی داری مقدار کلروفیل و سطح برگ ذرت را نیز افزایش داد و منجر به افزایش بیومس اندام هوایی در مراحل اولیه رشد شد. این عمل میزان توسعه برگ را ۵۰-۲۰ درصد، کل طول ریشه را ۳۰-۲۳ درصد و میزان رشد گیاه را ۷۷-۱۸ درصد در مراحل اولیه رشد در مقایسه با تیمارهای رایج پخش سطحی افزایش داد(شن و همکاران، ۲۰۱۳).

تحقیقات انجام شده با ژنوتیپ های مختلف ذرت نشان داده که تراکم طول ریشه در عمق خاک (۱۵۰-۳۰ سانتیمتری) رابطه مثبت معنی داری با تخلیه نترات دارد. بنابراین افزایش تکثیر ریشه در عمق خاک با رشد محصول بواسطه اصلاح یا مدیریت زراعی نیروژن می تواند یک راه افزایش کارایی مصرف نیروژن در شرایط نیروژن بالا و بافت سبک باشد. در چنین شرایطی، وجود یک رابطه مثبت بین عملکرد دانه و اندازه ریشه در ذرت دیده شده است. وارته‌هایی از ذرت که تراکم طول ریشه بیشتری داشتند، استفاده از نیروژن خاک در آنها بیشتر بود و بنابراین خطر آبشویی نترات کاهش یافت(شن و همکاران، ۲۰۱۳).

کشت مخلوط: بهره گیری از اثرات متقابل ریزوسفر در مدیریت تغذیه گیاه

کامبود آهن دارند. بادام زمینی جزء گونه های گیاهی است که استراتژی I دارند ولی ذرت متعلق به گیاهان دارای استراتژی II می باشد. بنابراین ذرت در مقایسه با بادام زمینی دارای مقاومت بیشتری به کامبود آهن در خاکهای آهکی می باشد. بعنوان یک نتیجه، اختلاط ریشه های ذرت و بادام زمینی Fe قابل عصاره گیری با HCl و کلروفیل را در برگهای جوان و ابتدایی بادام زمینی بعد از سه ماه رشد افزایش داد. نتایج نشان می دهد تغذیه بادام زمینی با آهن در اختلاط با ذرت متاثر از ریزوسفر ذرت می باشد. دفع سیدروفور بوسیله ذرت به درون ریزوسفر می تواند نقش مهمی در بهبود تغذیه آهن بادام زمینی مخلوط با ذرت داشته باشد (زانگ و همکاران، ۲۰۰۴).

رهیافت تروبیجی

در حد فاصل توده خاک و ریشه گیاه، یک منطقه پویا وجود دارد که فرآیندهای بیوشیمیایی بیشماری در آن رخ می دهد. برای بهینه سازی تولید محصول و مصرف کود، لازم است اثرات متقابل ریزوسفر به ویژه مکانیسم های تحرک و جذب عناصر غذایی مرتبط با فرآیندهای فیزیکی، شیمیایی و بیولوژیکی ریزوسفر در سیستم های مختلف کشت مورد توجه قرار گیرد. در حال حاضر بسیاری از تصمیم گیری ها در رابطه با مدیریت کود دهی، بر اساس اطلاعات کسب شده از توده خاک و بدون توجه به کارایی گیاه و توانایی های ریشه در تغییر شرایط خاک و نیز بدون توجه به میزان کودپذیری آن انجام می گیرد، در حالیکه آنچه مهم و تعیین کننده است، منطقه ریزوسفر و روابط متقابل موجود در آن، از جمله همزیستی های موثر در تغذیه می باشد و این بخش تفاوت های زیادی از نظر فیزیکی، شیمیایی و بیولوژیکی با خاک پیرامونی دارد. مدیریت ریزوسفر به نفع تغذیه گیاه و مصرف بهینه کود، کشت مخلوط و بهره گیری از ریزوسفر گیاهان عنصر کارا، و گیاهان با توانایی های خاص (مثل توانایی تثبیت همزیست نیتروژن) در بیشتر موارد مغفول مانده است. چه بسا با لحاظ کردن مجموع

شد. کشت مخلوط همچنین جذب فسفر بوسیله باقلا را در مراحل گلدهی و بلوغ افزایش داد. جذب فسفر در باقلا و ذرت به ترتیب ۲۳ و ۲۹ درصد افزایش نشان داد (زانگ و همکاران، ۲۰۰۴).

بهبود تغذیه نیتروژن و فسفر تحت کشت مخلوط بوسیله هورست و واسکیز (۱۹۸۷) و آی و همکاران (۱۹۹۰) گزارش شد. لوپین سفید باعث افزایش جذب فسفر توسط گندم گردید (هورست و واسکیز، ۱۹۸۷)، همچنین پیجن پی (دال عدس) باعث افزایش جذب فسفر توسط سورگوم شد (آی و همکاران، ۱۹۹۰). در هر دو مورد، اثرات مشاهده شده، به توانایی بقولات به آزاد سازی مقادیر قابل توجه اسیدهای آلی و به دنبال آن افزایش فراهمی فسفر خاک در ریزوسفر نسبت داده شد. به علاوه، غلات بخشی از نیتروژن مورد نیاز خود را از طریق همیاری با بقولات در سیستم کشت مخلوط کسب می کنند (اشترن، ۱۹۹۳ و میدمور، ۱۹۹۳). به دلیل رقابت برای کسب نیتروژن توسط غلات، نیتروژن موجود در ریزوسفر بقولات تخلیه شده که نتیجه آن تحریک تثبیت نیتروژن توسط بقولات است (بوچر و اسپینوزا، ۱۹۸۲).

کلروز آهن یکی از متداولترین مشکلات تغذیه ای محدود کننده عملکرد در خاکهای آهکی برای بسیاری از محصولات است. مکانیسم پاسخ استراتژی I گونه های گیاهی به کامبود آهن که عمدتاً بوسیله افزایش فعالیت ردوکتاز و آزاد شدن پروتون بیشتر بعلاوه تراوش احیاء کننده ها از ریشه بوده و استراتژی II که مربوط به گیاهانی است که بواسطه دفع سیدروفور به درون ریزوسفر توانایی کسب آهن را دارا هستند. pH بالا، سطوح بالای بی کربنات و ظرفیت بافری در خاکهای آهکی مانع اسیدی شدن ریزوسفر، احیاء Fe^{+3} و به تبع آن جذب آهن می شود. در این شرایط اصلاح کننده های خاک و محلولپاشی کودهای حاوی آهن برای برطرف کردن کلروز آهن معمولاً بی تاثیر و یا غیر اقتصادی هستند (زانگ و همکاران، ۲۰۰۴). به خوبی مشخص شده که بادام زمینی و ذرت مکانیسم های متفاوتی برای پاسخ به

نکات یاد شده بتوان در موارد زیادی صرفه جویی چشمگیری در مصرف کود به عمل آورد و از اثرات غیر مستقیم آن در حفظ منابع و محیط زیست بهره مند شد.

فهرست منابع

۱. حسین پور، ع. ۱۳۸۷. شیمی و حاصلخیزی خاک. انتشارات دانشگاه پیام نور.
۲. خوش گفتارمنش، ا. ح. ۱۳۸۹. مباحث پیشرفته در تغذیه گیاه. مرکز نشر دانشگاه صنعتی اصفهان.
3. Ae, N., Arihara, J., Okada, K., Yoshihara, T., Johansen, C. 1990. Phosphorus uptake by pigeon pea and its role in cropping systems of the Indian subcontinent. *Science* 248, 477-480.
4. Bindra, A. S. 1983. Iron chlorosis in horticulture and field crops. Kalyani Publishers. NewDehli.
5. Boucher, D. H and Espinosa, J. 1982. Cropping system and growth and nodulation responses of beans to nitrogen in Tabasco, Mexico. *Tropical culture. Agric. (Trinidad)* 59: 279-282.
6. Hinsinger, P., Plassard, C., Tang, C and Jaillard, B. 2003. Origins of root-mediated pH changes in the rhizosphere and their responses to environmental constraints: A review. *Plant and Soil* 284: 43-59.
7. Horst, W. J and Waschkies, C.H. 1987. Phosphatversorgung von Sommerweizen (*Triticum aestivum* L.) in Mischkultur mit weisser Lupine (*Lupinus albus* L.). *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 150:1-8.
8. Hutsch, B.W., Augustin, J., Merbach, W. 2002. Plant Rhizodeposition-an important source for carbon turnover in soils. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*-165,397-407.
9. Jing, J.Y., Rui, Y.K., Zhang, F.S., Rengel, Z., and Shen, J.B. 2010. Localized application of phosphorus and ammonium improves growth of maize seedlings by stimulating root proliferation and rhizosphere acidification. *Field Crops Research* 119: 355-364.
10. Liljeroth, E., Van Veen, J.A., and Miller, H.J. 1990. Assimilate translocation to the rhizosphere of two wheat lines and subsequent utilization by rhizosphere microorganisms at two soil nitrogen concentrations. *Soil Biology and Biochemistry* 22:1015-1021.
11. Marschner, P. 2012. Mineral nutrition of higher plants, 3rd edn. London: Academic Press.
12. McCully, M.E., and Boyer, J.S. 1997. The expansion of root cap mucilage during hydration: III. Changes in water potential and water content. *Plant Physiology* 99: 169-177.
13. McNear, D.H. 2013. The rhizosphere- Root, Soil and Everything in Between. *Nature Education Knowledge*. 4(3):1-10.
14. Meharg, A.A. 1994. A critical review of labeling techniques used to quantify rhizosphere carbon- flow. *Plant and Soil*. 166:55-62.
15. Midmore, D. J. 1993. Agronomic modification of resource use and intercrop productivity. *Field Crop. Research*. 34: 357-380.
16. Nye, P.H. 1981. Change of pH across the rhizosphere induced by roots. *Plant and Soil*. 61: 7-26.
17. Raghothama, K.G. 1999. Phosphate acquisition. *annual review of plant physiology. Plant Molecular. Biology*. 50:665-693.

18. Rovira, A.D.1969. Plant root exudates. *Botanical Review*. 35(1):35-57.
19. Shen. J., Li. C., Mi. G., Li. L., Yuan.L., Jiang.R and Zhang. F. 2013. Maximizing root / rhizosphere efficiency to improve crop productivity and nutrient use efficiency in intensive agriculture of china. *Journal of Experimental Botany* 64(5): 1181-1192 .
20. Stern, W. R. 1993. Nitrogen fixation and transfer in intercrop systems. *Field Crop. Research*. 34: 335–356.
21. Walker,T.S., Bais, H.P., Grotewold, E., and Vivanco, J. 2003. Root exudation and rhizospher biology. *American Society of Plant Biology*. Vol:132.
22. Wallace, A. and Wallace, G. A. 1992. Some of problems concerning iron nutrition of plants after four decades of synthetic chelating agents. *Journal of Plant Nutrition*.15(10):1487- 1508.
23. Yang,Y., Wang,Q.L., Geng, M.J., Guo, Z.H.,and Zhao, Z. 2011. Rhizosphere pH difference regulated by plasma membrane H⁺-ATPase is related to differential Al-tolerance of two wheat cultivars. *Plant Soil Environment*,57(5): 201-206.
24. Zhang, F., Shen, J., Li, L and Liu, X. 2004. An overview of rhizosphere processes related with plant nutrition in major cropping system in china. *Plant and Soil* 260: 89-99.
25. Zhang, F., Shen, J., Jing, J., Li, L.,and Chen, X. 2010. Rhizosphere processes and management for improving nutrient use efficiency and productivity: Implicatin for China.*Molecular Environmental Soil Science at the interfaces in the Earth's Critical Zone*.107:52-54.
26. Zuo, Y and Zhang, F. 2011. Soil and crop management strategies to prevent iron defficiency in crops. *Plant Soil*. 339: 83-95.