



ظرفیت زیستی مناطق بیابانی (تنوع باکتری‌ها)

مریم تیموری^{۱*}، عادل جلیلی^۲، پریسا محمدی^۳

مقدمه

اشعه به سطح زمین برسد (Greenville, 2018). کمبود، یا نبود آب، تنش محیطی دیگری در مناطق بیابانی است. بیابان‌ها اکوسیستم‌های تحت کنترل آب هستند. جایی که زنده ماندن، به تعادل بین میزان آب از دست رفته و آب در دسترس وابسته است. بیابان‌ها با میزان بارندگی سالانه کمتر از ۲۵۴ میلی‌متر، شناخته می‌شوند. فعالیت زیستی در اکوسیستم بیابان، وابسته به آب در دسترس است. میزان در دسترس بودن، به عوامل محیطی مانند دما، کاهش تبخیر، زمین‌شناسی منطقه و مقدار بارندگی بستگی دارد. کنوانسیون مقابله با بیابان‌زایی سازمان ملل متحد (UNCCD)، زمین‌های خشک را براساس در دسترس بودن آب، به چهار نوع

۷۱ درصد از سطح زمین، آب و ۲۹ درصد آن خشکی است. بیابان‌ها، در تمام قاره‌ها پراکنش دارند و ۳۳ درصد کل سطح خشکی‌ها را در بر می‌گیرند. مطالعات متعددی وجود دارد که نشان می‌دهد مساحت بیابان‌ها، به دلیل پدیده گرم شدن جهانی ناشی از مصرف بالای سوخت‌های فسیلی و آلودگی صنایع افزایش خواهد یافت. زندگی در نواحی بیابانی، به دلیل وجود شرایط سخت محیطی، بسیار چالش برانگیز است و تنش‌های غیرزنده مانند خشکی، شوری، دمای خیلی بالا یا پایین، بر موجودات زنده (گیاهان و میکروب‌ها) تأثیر منفی دارد.

جدول ۱- تقسیم‌بندی زمین‌های خشک براساس شاخص خشکی

ناحیه	ایندکس خشکی	درصد مساحت در سطح جهانی
بسیار خشک	کمتر از ۰/۰۵	۶/۶
خشک	۰/۰۵-۰/۲	۱۰/۶
نیمه‌خشک	۰/۲-۰/۵	۱۵/۲
خشک نیمه‌مرطوب	۰/۵-۰/۶۵	۸/۷

تقسیم‌بندی کرده است: خشک، نیمه‌خشک، خشک نیمه‌مرطوب و بسیار خشک (جدول ۱). نواحی بسیار خشک از نظر زیستی، unproductive هستند، اما نواحی نیمه‌خشک پوشش گیاهی خوبی دارند. نواحی نیمه‌خشک، حدواسط نواحی خشک و بسیار خشک هستند (Neilson et al., 2012). منابع اصلی آب در بیابان عبارتند از بارش (باران)، جریان آب سطحی، آب‌های زیرزمینی، بخار هوا و مه. میزان کم بارندگی سالانه همراه با دمای بالا که منجر به میزان تبخیر بالا می‌شود، به کاهش سریع ذخایر آب در بیابان منجر می‌شود. خاک به شدت خشک (Aridsoil)، یکی دیگر از خصوصیات

تغییرات شدید دمایی، یکی از مهم‌ترین خصوصیات مناطق بیابانی هستند، به طوری که در طول روز، به سرعت و به دلیل نبود پوشش گیاهی، تابش نور خورشید باعث افزایش دما می‌شود و در شب، دما به شکل ناگهانی افت می‌کند. در برخی از بیابان‌های گرم، دمای روز به ۴۰ تا ۵۰ درجه سانتی‌گراد و در شب به صفر می‌رسد (Ramawat, 2010).

تابش شدید نور خورشید، یکی دیگر از چالش‌های مناطق بیابانی است. در بیابان، تابش می‌تواند به ۸۴۰ GJ km² در سال برسد. دلایل این میزان تابش بالا، نزدیکی این بیابان‌ها به خط استوا و نیز کمبود ابر (آفتابی بودن هوا) است که باعث می‌شود مقادیر زیادی

*- نویسنده مسئول، استادیار پژوهش، بخش تحقیقات جنگل، مؤسسه تحقیقات جنگلها و مراتع کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، تهران، ایران.

پست الکترونیک: mteimouri@rifr-ac.ir

۲- استاد پژوهش، بخش تحقیقات گیاهشناسی، مؤسسه تحقیقات جنگلها و مراتع کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، تهران، ایران

۳- استاد، گروه میکروبیولوژی، دانشکده علوم زیستی، دانشگاه الزهرا (س)، تهران، ایران و مرکز تحقیقات میکروبیولوژی کاربردی و بیوتکنولوژی میکروبی، دانشگاه الزهرا (س)، تهران، ایران



نواحی بیابانی است که به دلیل فرسایش بادی شدید، سدیماتاسیون، تغییرات شدید دمایی و از همه مهم تر کمبود شدید آب است. از خصوصیات این نوع خاک، می توان مقدار بسیار کم ازت و مواد آلی، pH کمی قلیایی، مقادیر زیادی یون های نمک و فسفات را نام برد. در برخی از خاک های بیابانی، میزان کربنات کلسیم و کربنات منیزیم نیز بالا است.

به علاوه، یکی دیگر از خصوصیات خاک های بیابانی، شوری است (Alsharif et al., 2020). نمک های شور، یکی از مهم ترین تهدیدها برای اکوسیستم بیابان است. گزارش شده است که ۲۰ تا ۳۰ درصد زمین های آبیاری شده در سطح جهان، تحت تأثیر نمک قرار دارند و حدود ۵۰ درصد زمین های قابل کشت تا سال ۲۰۵۰ با مشکل شوری مواجه خواهند شد. به علاوه تجمع یون های نمک در خاک به دلیل تبخیر شدید و میزان کم بارندگی دیده می شود. شوری، موجب تنش اسمزی، سمیت یونی و عدم تعادل در گیاهان مستقر می شود. مقادیر زیاد یون های سدیم و کلر، اثرات منفی در غشاء گیاهان، آنزیم های مؤثر در تعادل انرژی و متابولیسم پروتئین دارد (McHugh et al., 2017).

مشخص می شود که باید توجه بیشتری به این خدمات اکوسیستمی رایگان شود (Maier and Neilson, 2015).

خاک ها، به عنوان پایه اکوسیستم های زمینی، برای جوامع انسانی حیاتی هستند. ما به خاک وابسته ایم، جایی که ما و ساختمان هایمان، روی آن قرار داریم. در واقع، خاک بر بیشتر خدمات اکوسیستمی که ما به آن وابسته ایم، تأثیر می گذارد.

میکروب های خاک شامل باکتری ها، آرکی ها و قارچ ها، اغلب نقش مهمی در خدمات اکوسیستمی دارند. تنوع مسیر متابولیکی باکتری ها موجب می شود، در چرخه های عناصر غذایی اصلی (کربن، ازت و فسفر) نقش مهمی داشته باشند. چرخه ها بر ساختمان و عملکرد اکوسیستم خاک و نیز توانایی خاک در انجام خدمات اکوسیستمی تأثیر گذارند.

نقش میکروارگانیسم ها در فراهم کردن و تنظیم خدمات مختلف اکوسیستمی در جدول ۲ ارائه شده است (Dominati et al., 2010)

ساختار جوامع باکتریایی در خاک های بیابانی

باکتری ها، کوچک ترین موجودات زنده مستقل و تک سلولی کره زمین هستند. اندازه قطر آنها بین ۰/۵ تا ۱ نانومتر است. باکتری ها به اشکال کروی، میله ای و مارپیچی دیده می شوند (شکل ۱)، اما برخی از باکتری های متداول خاک، اکتینومیست ها، به شکل رشته های منشعب وجود دارند. باکتری ها، جزو پروکاریوت ها و فاقد غشاء هسته هستند، بنابراین، DNA دو رشته ای آنها، به شکل آزاد در سیتوپلاسم دیده می شود. در برخی از باکتری ها، مولکول های کوچک DNA وجود دارد که به آنها پلاسمید گفته می شود. اندازه ژنوم آنها بستگی به پیچیدگی و نحوه زندگی باکتری دارد، اما معمولاً بین ۴ تا ۶ میلیون نوکلئوتید است و برای ۳۰۰۰ تا ۴۰۰۰ ژن کد می کند. غشاء سلولی فسفولیپیدی، سلول را احاطه می کند و در بیرون غشاء سلولی، دیواره سلولی وجود دارد که ترکیب آن متغیر بوده، اما از پروتئین، کربوهیدرات و چربی تشکیل شده است. باکتری های متحرک، دارای فلاژل (زائده شلاقی) هستند. در برخی از باکتری ها، زوائد رشته کوتاه تری به نام پیلی یافت می شود که از طریق آن می توانند به یکدیگر، یا سطح ذرات خاک متصل شوند. تولید مثل باکتری ها، غیرجنسی و با تقسیم دوتایی انجام می شود. برخی از باکتری ها قادرند هر ۱۲-۲۰ دقیقه، یک بار تقسیم شوند، اما این زمان برای برخی دیگر، طولانی تر است. همانند سایر موجودات زنده، باکتری ها برای رشد به منبع کربن و انرژی نیاز دارند. برخی از باکتری ها برای رشد به اکسیژن نیاز دارند، در حالی که انواع دیگر، از موادی مانند نیترات، یا سولفات به عنوان گیرنده الکترون استفاده می کنند. برای این باکتری های بی هوازی، ممکن است اکسیژن سمی باشد. باکتری ها، به دو گروه عمده اتوتروف و هتروتروف تقسیم می شوند. انواع اتوتروف، از نور خورشید، یا ترکیبات غیر آلی، برای تثبیت دی اکسید کربن و تولید کربوهیدرات، چربی و پروتئین استفاده می کنند، اما هتروتروف ها از کربن آلی به عنوان منبع کربن و انرژی

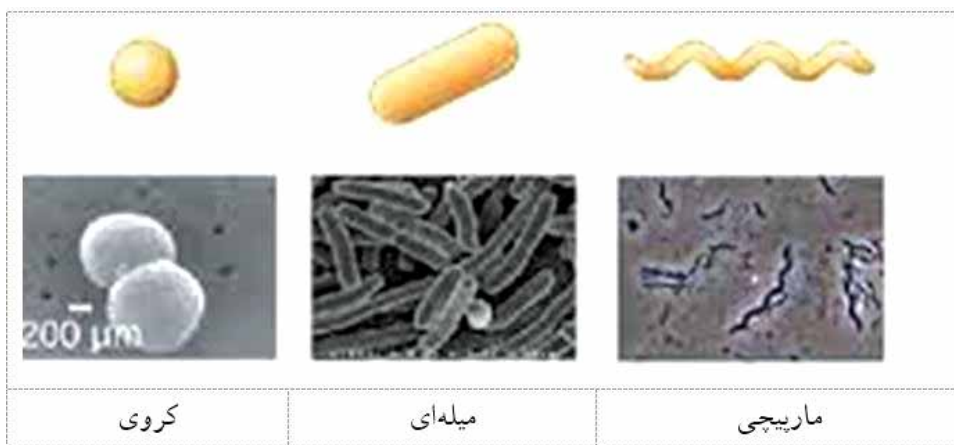
خدمات اکوسیستم و نقش میکروارگانیسم ها

محیط های نامتعرف (Extreme) برای میکروبیولوژیست های محیطی بسیار مهم هستند، زیرا فرض بر این است که این محیط ها دارای میکروب های بی نظیر با فعالیت ها و استراتژی های متابولیک خاص هستند که نه تنها از نظر علمی جالب هستند، بلکه دارای پتانسیل های بالقوه تجاری و صنعتی نیز هستند. توجه به این محیط های نامتعرف، باعث حمایت از تلاش های تحقیقاتی متمرکز بر چنین محیط هایی شده است. به عنوان مثال، آژانس هایی مانند بنیاد علوم اروپا (ESF) و بنیاد ملی علوم ایالات متحده (NSF)، از پروژه های بلندمدتی که در حال بررسی اکولوژی این نواحی هستند، حمایت می کنند. هدف از این مطالعات، شناخت این اکوسیستم ها برای محافظت و مدیریت آنها با استفاده از تنوع زیستی موجود در این اکوسیستم های کمتر شناخته شده است (Maier and Neilson, 2015).

اکوسیستم های طبیعی، خدماتی را ارائه می کنند که جوامع انسانی از آن سود می برند. از جمله این خدمات، می توان به تأمین آب سالم نوشیدنی، خاک حاصلخیز برای رشد محصولات زراعی، تنظیم اقلیم، چرخه های بیوژئوشیمیایی و تنوع گونه ای اشاره کرد. برآورد شده است، خدمات اکوسیستمی فراهم شده توسط فعالیت های میکروبی (تنظیم اقلیم، چرخه مواد غذایی، حذف مواد آلوده کننده، تأمین و تنظیم آب)، ارزشی معادل ۳۳ تریلیون دلار در سال دارد. برآورد بانک جهانی در سال ۲۰۰۶ از تولید ناخالص جهانی (ارزش تمام کالاها و خدمات نهایی تولید شده در سطح جهانی)، ۴۸ تریلیون دلار بوده که رقمی بسیار مشابه است. این امر نشان می دهد، به عنوان یک جامعه جهانی، به خدمات اکوسیستمی، که رایگان در اختیار ماست، توجهی نمی شود، اما با رشد جمعیت و افزایش فشار بر محیط زیست و اکوسیستم های شکننده، بیش از پیش

جدول ۲- نقش میکروارگانیسم‌ها در فراهم کردن و تنظیم خدمات مختلف اکوسیستمی

خدمات خاک	توصیف	نقش میکروارگانیسم‌ها
تأمین خدمات: محصولاتی که توسط اکوسیستم فراهم می‌شود.		
حمایت فیزیکی	خاک، سطح زمین را می‌پوشاند و محیطی برای قرار گرفتن انسان و حیوانات روی آن فراهم می‌کند. همچنین، حیواناتی که برای انسان سودمند هستند، روی خاک قرار دارند (دام).	میکروارگانیسم‌ها از طریق چرخه‌های غذایی و تولید مواد آلی در تشکیل خاک دخالت دارند. فراورده‌های میکروبی برای تجمع ذرات خاک ضروری هستند و با بهبود ساختار خاک زیستگاه بهتری برای گیاهان فراهم می‌کنند.
مواد خام	خاک منبعی برای تأمین مواد خام مانند پیت و رس است که به ترتیب برای سوخت و در سفالگری کاربرد دارد.	میکروب‌های خاک مواد ضد میکروبی و آنزیم‌هایی تولید می‌کنند که در بیوتکنولوژی کاربرد دارند.
زیستگاهی برای رشد گیاهان	انسان‌ها از گیاهان در تولید غذا، انرژی، پارچه، دارو و ساختن ساختمان استفاده می‌کنند. با ممکن شدن رشد گیاهان، خاک خدمتی را برای انسان فراهم می‌کند. خاک از نظر فیزیکی، گیاهان را حمایت و آب و مواد غذایی مورد نیاز آنها را تأمین می‌کند.	میکروب‌های خاک با محلول کردن مواد معدنی نامحلول، از رشد گیاهان حمایت می‌کنند.
تنظیم خدمات: این امکان را برای انسان فراهم می‌کند که در محیطی پایدار و سالم زندگی کند.		
تنظیم جریان آب	خاک‌ها این توانایی را دارند که مقادیر زیادی از آب را ذخیره و نگهداری کنند. بنابراین، اثرات حوادث اقلیمی شدید را کاهش دهند (ممانعت از سیل)، تخلخل خاک و فرایندهای هیدرولوژیک مانند اینفیلتراسیون و زهکشی بر این خدمت خاک تأثیر دارند.	حفرات ماکروسکوپی خاک که توسط ریشه گیاهان، کرم‌های خاکی و سایر موجودات زنده تشکیل می‌شوند، در تنظیم جریان آب دخالت دارند.
چرخه مواد غذایی	خاک محلی برای تجزیه مواد آلی و محلول کردن مواد معدنی در سنگ بستر و ذرات خاک است. خاک همچنین محلی برای اکسیداسیون و احیای مواد غذایی، تثبیت همزیست ازت و فعالیت فتوتوتروفی است.	باکتری‌ها، آرکی‌ها و قارچ‌ها عامل اصلی چرخه مواد غذایی در خاک هستند و در آب‌شویی مواد معدنی دخالت دارند.
بازیافت مواد زائد و سمیت‌زدایی	خاک‌ها قادر به جذب، سمیت‌زدایی و بازیافت مواد دفعی، کودهای شیمیایی، آفت‌کش‌ها، سوخت و نفت هستند. این عملکرد باعث کاهش اثرات مضر آنها برای انسان و موجودات مفید برای انسان می‌شود.	فرایندهای میکروبی مانند معدنی شدن و تثبیت در این امر دخالت دارند. سمیت‌زدایی میکروبی منوط به در دسترس بودن مواد غذایی (ازت، یا فسفر) است که خود به فعالیت میکروبی خاک وابسته است.
فیلتر کردن آلوده‌کننده‌ها	خروج مواد آلوده‌کننده (مقادیر مازاد مواد غذایی، میکروب‌های 'exotic' فلزات، ترکیبات آلی) از خاک خارج و ورود آنها به اکوسیستم‌های آبی حیات انسان را تهدید می‌کند. خاک‌ها با جذب و نگهداری این مواد مانع از وارد شدن آنها به آب می‌شوند.	علاوه بر مواد آلی و رس موجود در خاک، فراورده‌های میکروبی با نقش داشتن در آب‌گریزی و <i>wettability</i> خاک، بر توانایی خاک در فیلتر کردن آلوده‌کننده‌ها مؤثر هستند.
زیستگاه تنوع زیستی	قسمت عمده تنوع زیستی جهان در خاک وجود دارد. برخی ارگانیسم‌های سطح خاک در دوره‌ای، غذای سایر موجودات در بالای سطح خاک هستند. خاک‌ها، به‌عنوان ذخیره‌گاه مراحل استراحت بذرها و اسپور قارچ‌ها، برای جوان شدن جوامع ضروری هستند.	باکتری‌ها، آرکی‌ها و قارچ‌های خاک قسمت عمده تنوع زیستی را در سطح زمین تشکیل می‌دهند. بنابراین، آنها اساس زنجیره غذایی و تعیین‌کننده تنوع سطوح بالاتر چرخه غذایی هستند. تعامل بین میکروب‌های خاک و گیاهان اغلب تعیین‌کننده تنوع زیستی گیاهان است.
کنترل زیستی، آفات، علف‌های هرز و عوامل بیماری‌زا	خاک زیستگاهی برای گونه‌های مفید فراهم می‌کند که ترکیب جوامع را تنظیم و از تکثیر علف‌خواران و عوامل بیماری‌زا، جلوگیری می‌کند. این خدمت، بستگی به خصوصیات خاک و فرایندهای زیستی ناشی از تعاملات بین و درون گونه‌ها (همزیستی، رقابت و میزبان-شکارچی) دارد.	گونه‌های مفید مانند باکتری‌ها، آرکی‌ها و قارچ‌ها از طریق افزایش مواد غذایی دردسترس و رقابت با گونه‌های مهاجم به رشد گیاهان کمک می‌کنند.
ذخیره کربن و تنظیم انتشار گازهای گلخانه‌ای	خاک‌ها نقش مهمی در تنظیم گازهای تشکیل‌دهنده اتمسفر و در نتیجه کیفیت هوا و اقلیم در سطح منطقه‌ای و جهانی دارند. محل ذخیره مواد آلی پایدار است که می‌تواند به شکل CO ₂ وارد اتمسفر شود و نیز زیستگاه میکروب‌هایی است که گازهای اکسید نیترو (N ₂ O) و متان (CH ₄) تولید می‌کنند.	با معدنی کردن کربن خاک و مواد غذایی، میکروب‌ها تعیین‌کننده توانایی خاک در ذخیره کربن هستند. باکتری‌ها و قارچ‌های نیترات‌زدا و قارچ‌های مولد متان میزان تولید و انتشار اکسید نیترو (N ₂ O) و متان (CH ₄) را در خاک تنظیم می‌کنند.



شکل ۱- تنوع مورفولوژیک در باکتری‌ها

خاک‌های بیابانی است (Fierer *et al.*, 2007) پروتئوباکترها در همه خاک‌ها یافت می‌شوند و تصور بر این است که اعضای اصلی جوامع باکتریایی خاک‌های جنگلی هستند. در مطالعه مقایسه‌ای بین جوامع باکتریایی خاک‌های بیابان و کشاورزی با روش pyrosequencing تعداد فیلوتیپ‌های پروتئوباکتر در خاک‌های بیابانی، دو برابر خاک‌های کشاورزی بوده است. فراوان‌ترین باکتری در این مطالعه *Ochrobactrum* (نوعی آلفا-پروتئوباکتر) بوده است. آلفا-پروتئوباکترها، بتا-پروتئوباکترها و گاما پروتئوباکترها، اغلب در خاک‌هایی یافت می‌شوند که ورودی کربن آلی به آنها بالا است. اما پروتئوباکترها در محیط‌های خشک با محدودیت مواد غذایی از نظر عملکرد اهمیت دارند، زیرا اعضای این شاخه در فوتوستنز وابسته به باکتریوکلروفیل نقش دارند (Boldareva-Nuianzina *et al.*, 2013).

از سایر گروه‌های میکروبی در خاک بیابان می‌توان Gemmati- Firmicutes و سیانوباکترها را نام برد. فراوانی این گروه‌ها، ممکن است در خاک‌های بیابانی، بیش از سایر بیوم‌ها باشد. نتایج یک مطالعه نشان داد، فراوانی Gemmatimona- detes به مقادیر کم رطوبت خاک بستگی دارد. اطلاعات زیادی در مورد فیزیولوژی و عملکرد آنها وجود ندارد، اما فراوانی بالای این باکتری‌ها در خاک‌های خشک نشان می‌دهد، از فلور میکروبی مهم خاک‌های بیابانی هستند (DeBruyn *et al.*, 2011).

اعضای شاخه Firmicutes همچنین، در خاک‌های بیابانی یافت می‌شوند. اعضای راسته Clostridia این شاخه، در ریزوسفر گیاهان آوندی نواحی خشک، غالب (بیش از ۳۰ درصد جمعیت باکتریایی را تشکیل می‌دهند) هستند که نشان‌دهنده اهمیت آنها در نواحی خشک است. برخی از اعضای شاخه Firmicutes مانند باسیلوس و پانی باسیلوس، قادر به تشکیل اسپور و در نتیجه زنده ماندن در شرایط بی‌آبی هستند. رشد سریع، نیاز کم به مواد غذایی و زمان کوتاه برای تکثیر دوتایی نشان می‌دهد، اعضای این شاخه از انواعی هستند که به راحتی از خاک‌های بیابانی جدا می‌شوند (Gommeaux *et al.*, 2010).

استفاده می‌کنند (Aislabie and Deslippe, 2013).

جمعیت باکتری‌ها در خاک‌های بیابان، کمتر از ۱۰ تا $10^7 \times 1/6$ به ترتیب در بیابان‌های Atacama و Nevada گزارش شده است. بیوم بیابان، از نظر ترکیب جوامع میکروبی با سایر بیوم‌ها کاملاً متفاوت است. باکتری‌های گرم مثبت در خاک‌های بیابانی، غالب هستند و جمعیت آنها حتی در تابستان نیز کاهش نمی‌یابد. نتایج مطالعه‌ای که به تازگی با روش متازنوم روی جوامع میکروبی خاک بیوم‌های مختلف انجام شده است، نشان می‌دهد، کمترین میزان تنوع فیلوژنتیک و عملکردی، در بیابان‌ها وجود دارد، اما تنوع تاکسونومیک در بیابان، به طرز شگفت‌آوری بیش از آنچه که تصور می‌شد، دربرگیرنده تعدادی از تاکسون‌های کلیدی است (Fierer *et al.*, 2012).

خاک‌های مناطق بیابانی، در سرتاسر دنیا دارای شاخه‌های اکتینوباکتری، باکترئوئیدتس و پروتئوباکتری هستند. نتایج مطالعات فیلوژنتیک، نشان‌دهنده غالب بودن اکتینوباکتری در اغلب خاک‌های بیابانی است. به عنوان مثال، در خاک بیابان Namib، فیلوتیپ‌های اکتینوباکتر غالب بوده (۴۴ درصد) و شباهت زیادی به روبروباکتر، آرتروباکتر، ترمولیسوسپرا و گونه‌های استرپتومایسس داشتند. فراوانی و غالب بودن اکتینوباکترها در خاک‌های مناطق خشک، به دلیل توانایی تشکیل اسپور، توانایی متابولیک وسیع، قدرت رقابت بالا از طریق تولید متابولیت‌های ثانویه و مکانیسم‌های متعدد برای ترمیم آسیب‌های ناشی از تابش اشعه UV، خیلی هم دور از انتظار نیست (Gao and Garcia-Pichel, 2011). اعضای این جنس‌ها، در بیابان‌های سرد نیز یافت می‌شوند. به عنوان مثال، گونه‌های آرتروباکتر معمولاً از خاک مناطق قطبی جدا می‌شوند. وجود *Frankia* به عنوان جنس پیشاهنگ (pioneer) در محیط‌هایی که فاقد تنوع زیستی هستند، می‌تواند نقش مؤثری در حاصلخیزی خاک داشته باشد.

باکترئوئیدتس‌ها نیز در مناطق بیابانی متداول هستند که با توجه به ماهیت کویبوتروفی (نیاز به غلظت بالای کربن برای رشد) اعضای این شاخه جالب است. اگرچه، واضح است که همه اعضای یک شاخه از نظر اکولوژیک در یک طبقه‌بندی قرار نمی‌گیرند. ایزوله‌های باکترئوئیدتس‌ها معمولاً در pH قلیایی رشد می‌کنند که از خصوصیات

سیانوباکترها در خاک‌های بیابانی یافت می‌شوند. به دلیل فتوسنتز اهمیت زیادی در محیط‌های خشک و ضعیف از نظر مواد غذایی دارند و در فرایندهای حیاتی چرخه‌های بیوژئوشیمیایی مانند کربن، یا تثبیت ازت و پاسخ به تنش نقش دارند. توانایی سیانوباکترها در انجام فتوسنتز در شرایط بیابان (تابش شدید، خشکی و تنش) ثابت شده است. برای مثال، سیانوباکتر تثبیت‌کننده ازت، به تابش 6 KGy مقاوم است، در حالی که این مقدار تابش برای اکثر باکتری‌ها کشنده است. این مقاومت با مقاومت سایر موجودات اکسترموفیل مانند *Deinococcus radiodurans* که در بیابان‌های گرم یافت می‌شود، قابل مقایسه است. سیانوباکترها دارای مکانیسم‌های متعددی برای تحمل، یا ترمیم آسیب‌های ناشی از تابش UV هستند. این امر، نشان‌دهنده سازگاری فیزیولوژی سیانوباکترها برای زنده ماندن و عملکرد مناسب در محیط‌های خشک است. توانایی سیانوباکترها در مقاومت در برابر تابش UV، بی‌آبی و تنش‌ها، یک مزیت رقابتی برای این گروه از باکتری‌ها فراهم کرده است، اما با وجود این مزیت‌ها، سیانوباکترها در بیشتر بیابان‌های به شدت خشک، در نیچ‌های (آشیان‌های) محافظت‌شده در زیر سنگ (sublithic) حضور دارند و تعداد محدودی از آنها در سطح خاک یافت می‌شوند. به علاوه، سیانوباکترها، نقش مهمی در وضعیت تغذیه‌ای بیابان‌ها از طریق بهبود پایداری خاک، نگهداری رطوبت و حاصلخیزی خاک دارند (Whit- and Potts 2012).

نقش میکروب‌ها در خاک‌های بیابانی

میکروب‌های اکسترموفیل (دوستدار شرایط سخت محیطی)، به علت سازگاری به زنده ماندن در شرایط سخت فیزیکی و شیمیایی، اولین موجودات زنده‌ای هستند که در بیابان کلونیزه می‌شوند. سپس قارچ‌ها، گل‌سنگ‌ها و خزها مستقر می‌شوند که پوسته‌های زیستی را تشکیل می‌دهند و نقش مهمی در امنیت اکولوژیک و سلامت نواحی بیابانی دارند. پوسته‌های زیستی، باعث پایداری خاک در برابر فرسایش، بهبود جوانه‌زنی در نیچ‌های ایجادشده در پوسته‌های زیستی شده و زیستگاهی برای بسیاری از میکروارگانیسم‌ها فراهم می‌کنند. بنابراین، پوسته‌های زیستی با کمک به پایداری خاک، تثبیت ازت و کربن و استقرار گیاهان آوندی، از اجزای زیستی کلیدی در نواحی بیابانی هستند.

میکروارگانیسم‌های خاک در نواحی بیابانی، همگی تحت تأثیر شرایط محیطی قرار دارند. اگرچه، برخی از گیاهان یا جانوران بیابان، در شکل‌دهی تنوع میکروبی خاک نیز تأثیر دارند. تغییر در دما و بارندگی با تغییر ترکیب گونه‌های موجود در پوسته‌های زیستی، بر عملکرد اکوسیستم بیابان تأثیر می‌گذارد. مطالعات نشان داده، افزایش دما و کاهش بارندگی طی یک دوره ۱۰ ساله، باعث کاهش سرخس‌ها در ساختار پوسته‌های زیستی شده، در حالی که بر گل‌سنگ‌ها و سیانوباکترها تأثیری نداشته است.

میکروارگانیسم‌ها در پایداری و بهره‌وری اکوسیستم‌های بیابان، به‌ویژه در جایی که پوشش گیاهی معمولاً پراکنده و کم است، نقش

مهمی دارند. به‌عنوان مثال، ساختار فیزیکی پوسته‌های زیستی، باعث پایداری خاک در برابر فرسایش آبی و بادی می‌شود. علاوه بر این، حاصلخیزی خاک و نگهداری رطوبت را افزایش می‌دهد و بر جوانه‌زنی، زنده‌مانی و شرایط تغذیه‌ای گیاهان بسیار پراکنده بیابان تأثیر می‌گذارد. سیانوباکترهای تیره و گل‌سنگ‌های رنگدانه‌دار موجود در بیوکراست‌ها، باعث کاهش بازتابش نور از سطح خاک می‌شوند و بر دمای موضعی و منطقه‌ای تأثیر گذارند. بنابراین، توزیع جوامع میکروبی و pavements بیابانی، نقش مهمی در فرایندهای بیابان‌زدایی دارند.

در سطح جهانی، کاهش مساحت عرصه‌های جنگلی و تبدیل نواحی خشک به بیابان‌ها و اراضی کشاورزی، باعث کاهش فراوانی میکوریزهای اکتو و اریکوئید و افزایش فراوانی میکوریزهای آریسکولار خواهد شد. از آنجایی که قارچ‌های میکوریزی آریسکولار، سبب افزایش میزان تجزیه کربن آلی در حضور مقادیر زیاد دی‌اکسیدکربن می‌شوند، منجر تغییر در ترسیب کربن خواهد شد. این امر، همراه با این موضوع که بیابان‌زایی سطح پوشش گیاهی را کاهش می‌دهد، عواقب شدیدی بر چرخه‌های بیوژئوشیمیایی کربن، ازت و فسفر خواهد داشت. اکوسیستم‌های خشک، قادر به ذخیره کربن کمتری در سطح و زیر خاک خواهند شد و در نتیجه بر توانایی آنها در کاهش مقادیر افزایش‌یافته دی‌اکسیدکربن تأثیر خواهد گذاشت.

کاربرد باکتری‌های بیابان در صنعت و بیوتکنولوژی

معمولاً این باور وجود دارد که خاک‌های مناطق بیابانی، از نظر اقتصادی اهمیتی ندارند. در حالی که میکروارگانیسم‌ها و به‌ویژه باکتری‌های موجود در خاک‌های بیابانی، به دلیل سازگاری با شرایط سخت محیطی، قادر به تولید فراورده‌هایی هستند که از نظر صنعتی اهمیت دارند و مورد توجه افرادی هستند که در حوزه بیوتکنولوژی کار می‌کنند. باکتری‌های جداشده از این نواحی، به شوری زیاد، خشکی، تابش UV، اسیدیته و نیز تغییرات دمایی مقاوم هستند، این موارد آنها را به یک منبع ارزشمند برای جداکردن فراورده‌ها و آنزیم‌های مقاوم در برابر حرارت، شوری، اسیدیته و تابش نور UV و استفاده از آنها در صنایع مختلف تبدیل می‌کند.

آنزیم‌های جداشده از باکتری‌های بیابان، در برابر دما و اسیدیته پایدار هستند و به مواد دنا توره‌کننده مانند شوینده‌ها، حلال‌های آلی و مواد chaotropic مقاوم هستند. از این آنزیم‌ها، به‌عنوان بیوکاتالیست در صنایع غذایی، شوینده‌ها، Pulp و کاغذ استفاده می‌شود. آنزیم‌های اکسترمیم (extremozymes) مانند سلولاز، پروتئاز، لیپاز، استراز، کاتالز، پراکسیداز و کراتیناز، در صنایع مختلف کاربرد دارند. از اکتینوباکتریوم و استریتومایسس فرازیلیس جداشده از خاک‌های بیابانی عربستان، آنزیم الف-آمیلاز پایدار در برابر حرارت جدا شده است که در تولید نشاسته، صنایع غذایی و دارویی و شوینده‌ها استفاده می‌شود. این آنزیم، علاوه بر دمای بالا، به اسیدیته، نمک و حتی شوینده‌ها مقاوم است.



بیوسورفکتانت‌های تولیدشده توسط اکستریموفیل‌ها، در صنایع دارویی، غذایی و کشاورزی کاربرد دارند. زیرا در مقایسه با سورفکتانت‌های شیمیایی، کمتر سمی هستند، تجزیه پذیر هستند و اختصاصی عمل می‌کنند. اکستریموفیل‌ها، کاروتنوئید و پیگمان‌های آب‌گریز مانند زرد روشن، قرمز و غیره تولید می‌کنند که پیش‌ساز ویتامین A هستند. این ویتامین، تنظیم‌کننده رشد و آنتی‌اکسیدانت است و آسیب‌های ناشی از اکسیداسیون و تابش شدید نور خورشید را در سلول‌ها به حداقل می‌رساند. بنابراین، در صنایع دارویی، آرایشی، غذایی و نساجی کاربرد دارد.

استفاده از اکستریموفیل‌ها در تولید سوخت زیستی بسیار کارآمد و روشی پایدار برای تولید انرژی زیستی (bioenergy) است. از باکتری‌های جداشده از مناطق بیابانی، می‌توان در پاک‌سازی زیستی (bioremediation) استفاده کرد. در پاک‌سازی زیستی از فرایندهای تجزیه زیستی، جذب زیستی، امولسیون کردن زیستی و احیای زیستی، برای حذف مواد آلوده‌کننده از محیط زیست و تبدیل آنها به مواد غیرسمی استفاده می‌شود. در اختر زیست‌شناسی (Astrobiology)، از این باکتری‌ها برای شناخت منشأ و روند تکامل حیات بر سطح کره زمین استفاده می‌شود و اینکه چگونه توانستند نور خورشید را به مکانیسمی برای زنده ماندن تبدیل کنند. از آنها برای تعیین مرز حیات و سکونت در خارج از سیاره زمین استفاده می‌شود. آنها مدلی برای مطالعه زنده ماندن در فضای خارج (Low Earth Orbit) و ایستگاه‌های فضایی بین‌المللی هستند (Kochhar et al., 2022).

کاربرد باکتری‌های بیابان در کشاورزی پایدار

در بیابان، تنوع وسیعی از باکتری‌ها وجود دارد که همزیست گیاهان هستند و می‌توانند به‌طور مستقیم با میزبان خود تعامل داشته باشند. در این رابطه همزیستی، هر دو سود می‌برند. از این میکروب‌ها، می‌توان تثبیت‌کننده‌های ازت، قارچ‌های میکوریزی و ریزوباکتری‌های افزایش‌دهنده رشد را نام برد (Alsharif et al., 2020).

ریزوباکتری‌های افزایش‌دهنده رشد، گروهی از باکتری‌ها هستند که در ناحیه ریزوسفر گیاهان میزبان، تکثیر و با افزایش فرایندهای فیزیولوژیک (مکانیسم‌های مستقیم) و مقاومت در برابر عوامل بیماری‌زا (مکانیسم‌های غیرمستقیم)، باعث بهبود رشد گیاه می‌شوند. از مکانیسم‌های مستقیم، می‌توان تثبیت ازت، انحلال فسفات و پتاسیم، به‌دام‌انداختن آهن و تنظیم هورمون‌های گیاهی و تنظیم‌کننده‌های رشد مانند اندول‌استیک اسید (IAA) و ۱-کربوکسی اسید دامیناز (ACC) را نام برد. با ممانعت، یا کنترل عوامل بیماری‌زا از طریق تولید ترکیبات آنتاگونیست مانند آنزیم‌های هیدرولیتیک، ترکیبات آلی فرار، مولکول‌های کروم سنسینگ و آنتی‌بیوتیک، به شکل غیرمستقیم به رشد گیاهان کمک می‌کنند (Vejan et al., 2016).

ریزوباکتری‌های افزایش‌دهنده رشد جداشده از عرصه‌های بیابانی،

با شرایط سخت محیطی مانند گرما و شوری سازگاری دارند و قادرند در این شرایط نیز سبب حاصلخیزی خاک شوند. درحالی‌که باکتری‌های جداشده از محیط‌های غیرخشک قادر به فعالیت در شرایط سخت محیطی بیابان نیستند. آنها با برقراری رابطه همزیستی نزدیک با گیاهان بیابانی، به آنها کمک می‌کنند در شرایط سخت رشد کنند، مواد غذایی اصلی را برای آنها فراهم می‌کنند و باعث افزایش تحمل گیاهان به تنش‌های زنده و غیرزنده می‌شوند. بنابراین، گیاهان بیابان، یک نیچ مناسب برای مطالعه تنوع باکتریایی و نیز جداسازی ریزوباکتری‌های افزایش‌دهنده رشد مرتبط با آنها هستند. می‌توان توانایی‌های شگفت‌انگیز این باکتری‌ها را در افزایش رشد و مقاومت گیاهان در محیط‌های خشک، نیمه‌خشک و بسیارخشک، شناسایی و از آنها برای تأمین خاک حاصلخیز و بازدهی بالاتر محصولات زراعی و کشاورزی پایدار در نواحی بیابان استفاده کرد (Daur et al., 2018; Eida et al., 2018).

تنوع باکتری‌ها در خاک‌های نواحی بیابانی

در ایران، بیشتر مطالعات درمورد تنوع زیستی مناطق خشک و بیابانی، روی تنوع پوشش گیاهی و جانوری انجام شده است (کفاش و همکاران، ۱۳۹۴؛ جاهدی و همکاران، ۱۳۹۵؛ بتولی، ۱۳۹۵؛ جوادی، ۱۴۰۱). مطالعات در زمینه تنوع میکروبی خاک در این نواحی بسیار محدود است. پژوهش‌های انجام‌شده پیرامون تنوع زیستی باکتری‌ها، بیشتر بر تعیین تنوع فیزیولوژیک گروهی خاص از باکتری‌ها مانند باکتری‌های نمک‌دوست، گرمادوست، یا انواع مقاوم به اشعه ماوراء بنفش (UV) بوده است (سپهری و محمودی، ۱۳۹۴؛ ذاکر بستان‌آباد و همکاران، ۱۳۹۴؛ اعتمادی‌خواه و همکاران، ۱۳۹۶؛ صفدریان و همکاران، ۱۳۹۶؛ حسینی و همکاران، ۱۴۰۱).

در این ارتباط، برای مثال، به تنوع باکتریایی در پارک حفاظت‌شده خَبر و پناهگاه حیات وحش روچون پرداخته می‌شود.

پارک ملی خَبر و پناهگاه حیات وحش روچون، با ۱۷۰ هزار هکتار وسعت، در فاصله ۴۰ کیلومتری جنوب غرب بافت کرمان و ۳۷ کیلومتری حاجی‌آباد هرمزگان قرار دارد.

این پارک، از نظر مختصات جغرافیایی بین ۲۸ درجه و ۲۸ دقیقه تا ۲۸ درجه و ۵۸ دقیقه عرض شمالی و ۵۶ درجه و ۲ دقیقه تا ۵۶ درجه و ۳۸ دقیقه طول شرقی واقع شده است. بلندترین نقطه ارتفاعی آن با ۳۸۶۵ متر، در کوه خَبر بزرگ و پست‌ترین آن با ۱۰۰۰ متر در محدوده جنوبی آن قرار دارد. براساس تقسیم‌بندی آمبرژه، چهار اقلیم خشک سرد، خشک نیمه‌سرد، خشک معتدل و بیابانی گرم میانه در پارک حاکم است که بیشترین وسعت، به اقلیم خشک نیمه‌سرد تعلق دارد.

جریان‌های مدیترانه‌ای، منشأ اصلی بارندگی در پارک و بیشتر زمستانه است، میانگین بارندگی‌های سالانه ۲۵۳/۷ میلی‌متر و میانگین سالانه دمای روزانه بین ۱۳/۷ تا ۲۵/۳ درجه سانتی‌گراد متغیر است. متوسط تعداد روزهای یخبندان، ۷۸ روز در سال و

قرق شده و در سمت دیگر جاده قرار دارد. ارتفاع منطقه از سطح دریا ۲۳۶۵ متر بوده و نمود ظاهری آن بوته- علفزار با غالبیت گونه‌های *Artemisia spp.* و گونه *Stipa hasskenechti* است (شکل ۳).

در هر کدام از مکان‌های انتخابی، یک پلات ۱۰۰ در ۱۰۰ متری، پیاده و به ۸ زیرپلات مساوی تقسیم شد. در دو فصل بهار و پاییز، از هر زیرپلات با فواصل به نسبت مساوی، ۸ متر (در مجموع ۱۲ نقطه)، با ابزار از پیش استریل شده، نمونه خاک تا عمق ۱۰-۰ سانتی‌متری برداشت شد. خاک هر ۱۲ نقطه از یک زیرپلات در ظرف استریل، که از قبل آماده شده بود، ریخته شد. کلیه نمونه‌ها از هر ۸ زیرپلات، به‌طور جداگانه درون کلمن حاوی یخ خشک، به آزمایشگاه منتقل و در فریزر 80°C قرار داده شدند (Page, 1982).

DNA نمونه‌ها با استفاده از کیت PowerSoil® DNA Iso- lation متعلق به شرکت MO BIO Laboratories, Inc و براساس روش ارائه شده توسط شرکت سازنده استخراج شد. کمیت و خلوص DNA با استفاده از نانودراپ (NaNoo- DROP 2000 spectrophotometer, ThermoScience) تعیین شد. کیفیت و عدم شکستگی مولکول‌های DNA با الکتروفورز (ژل آگارز ۱ درصد) ارزیابی شد. تنوع (مقادیر Chao1، Operational taxonomic unite (OTUs) و Shan- (non, s H) و ترکیب (تعداد و نوع گروه‌های مختلف تاکسونومیک) جوامع باکتریایی با روش توالی‌یابی نسل دوم در ناحیه V1-V3 تعیین شد.

حداکثر میانگین سالانه رطوبت نسبی، ماهانه ۴۷ درصد است. جهت باد غالب از ماه آبان تا اردیبهشت، غربی و جنوب غربی و از خرداد تا مهر شمالی و میانگین سرعت باد غالب، $5/4\text{ m/s}$ در جهت شمال است.

برای مطالعه تنوع باکتری‌ها و نیز تأثیر مدیریت و اقلیم بر آن، دو منطقه استپی گرم و استپی سرد و در هر منطقه، دو مکان دست‌خورده (بدون قرق) و دست‌نخورده (تحت قرق) در پارک انتخاب شد.

مکان قرق در منطقه استپی گرم، در ارتفاع ۱۶۵۴ متری از سطح دریا واقع شده است. نمود ظاهری آن بوته‌زار با غالبیت گونه‌های *Artemisia spp.* است. در طول چند دهه اخیر، ورود دام و شکار و هر نوع کاربری دیگر در این منطقه متوقف و ممنوع شده است. مکان غیرقرق در منطقه استپی گرم، در فاصله حدود پنج کیلومتری مکان قرق و در حاشیه روستا قرار دارد. نمود ظاهری آن بوته‌زار با غالبیت گونه‌های *Artemisia spp.* است. دخالت‌هایی همچون زراعت و شکار در آن ممنوع و ورود و جرای دام در آن آزاد است. ارتفاع آن ۱۷۰۷ متر از سطح دریاست (شکل ۲).

مکان قرق در منطقه استپی سرد، در ارتفاع ۲۳۸۹ متری از سطح دریا واقع شده است. نمود ظاهری آن بوته- علفزار با غالبیت گونه‌های *Artemisia spp.* و گونه *Stipa hasskenechti* است. ضمن اینکه، گونه *Amygdalus lycioides* از اهمیت نسبی بالایی در ترکیب گیاهی منطقه برخوردار است. در این مکان، به دلیل نظارت کافی و مستمر، پوشش گیاهی بسیار عالی با ترکیب گونه‌ای خوب مستقر شده است.

مکان غیرقرق (تحت چرا) در منطقه استپی سرد، در نزدیکی مکان



شکل ۲- پوشش گیاهی در مکان‌های قرق (سمت راست) و تحت چرا (سمت چپ در منطقه استپی گرم (بهار ۱۳۹۴)



شکل ۳- پوشش گیاهی در مکان‌های قرق (سمت راست) و تحت چرا (سمت چپ) در منطقه سرد (بهار ۱۳۹۴)





الف) پروفایل کلی جامعه باکتریایی

نتایج نشان داد، اثر منطقه، فصل و قرق بر میزان OTUs در سطح یک درصد معنی دار بوده است، اما در مورد شاخص $chao1$ ، اثر منطقه و قرق در سطح یک درصد و اثر فصل در سطح پنج درصد معنی دار بوده است. فقط اثر منطقه و قرق بر میزان Shannon, s H در سطح یک درصد معنی دار بوده است.

مقایسه میانگین داده‌های OTUs نشان داد، میزان OTUs در مناطق سرد (۴۱۴۵۹)، نمونه‌های فصل بهار (۴۲۵۲۳) و در مناطق قرق (۳۸۳۲۹)، به ترتیب بیش از مناطق گرم (۸۲۴۴)، نمونه‌های فصل پاییز (۲۷۱۷۹) و نواحی غیرقرق (۳۱۳۷۴) است. در مورد پارامتر $chao1$ نیز نتایج مشابهی مشاهده شد که مقادیر $chao1$ در مناطق سرد (۳۳۹۳)، نمونه‌های فصل بهار (۳۳۳۶) و در مناطق قرق (۳۶۱۴) به ترتیب بیش از مناطق گرم (۱۷۶۳)، نمونه‌های فصل پاییز (۳۰۲۰) و نواحی غیرقرق (۲۵۴۳) است. Shannon, s H نشان‌دهنده تنوع گونه‌ای در یک ناحیه است و هر چقدر میزان آن بیشتر باشد، نشان‌دهنده یکنواختی در توزیع گونه‌ها در آن ناحیه است. مقایسه میانگین داده‌های Shannon, s H نیز نشان داد، میزان Shannon, s H در مناطق سرد (۹/۴۳) بیش از مناطق گرم (۷/۰۵) و در نواحی قرق (۸/۸۲) بیش از مناطق غیرقرق (۷/۶۵) است.

ب) ترکیب باکتریایی جمعیت

تعیین توالی RNA ریبوزومی 16S، امکان مقایسه ترکیب تاکسونومیک باکتری‌ها را در نمونه‌ها فراهم ساخت. در این ارتباط، تعداد شاخه، راسته، رده، خانواده و جنس در هر کدام از مناطق مورد مطالعه در فصل بهار و پاییز با استفاده از جفت پرایمر ناحیه V1-V3، ارائه شده است (جدول‌های ۲ و ۳).

از ۲۲ شاخه باکتریایی مشاهده شده در مکان‌های مطالعاتی، ۱۳ شاخه *Acidobacteria*، *Actinobacteria*، *Armatimonadetes*، *Bacteroidetes*، *Chloroflexi*، *FBP*، *Firmicutes*، *Gemmatimonadetes*، *Nitrospirae*، *Planctomycetes*، *Proteobacteria*، *TM7* و *Verrucomicrobia*، در تمام نمونه‌ها و با فراوانی متفاوت وجود دارند.

۱۰ شاخه که بالاترین فراوانی را داشتند، حدود ۸۷ درصد فیلو تیپ‌ها را در برمی‌گیرند.

شاخه‌های *Actinobacteria* و *Proteobacteria* در هر دو فصل بهار و پاییز، در هر دو منطقه سرد و گرم و نیز نواحی قرق و غیرقرق، غالب محسوب می‌شوند که به دنبال آنها شاخه‌های *Bacteroidetes* و *Chloroflexi* قرار می‌گیرند. از بین ۶۴ رده باکتریایی یافت شده، ۱۸ رده در تمام نمونه‌ها مشاهده شدند. حدود ۶۹ درصد فیلو تیپ‌ها، ۱۰ رده غالب را تشکیل می‌دهند. رده‌های *Actinobacteria*، *Alphaproteobac-*

شکل ۳ جدول ۲- تعداد اعضا در هر کدام از سطوح رده‌بندی در مکان‌های انتخابی در فصل بهار

سطح رده‌بندی	سرد (تحت چرا)	سرد (فرق شده)	گرم (تحت چرا)	گرم (فرق شده)
شاخه ۱ (کل)	۱۸	۱۹	۱۴	۱۹
شاخه (شناخته شده)	۱۸	۱۹	۱۴	۱۹
رده ۲ (کل)	۵۶	۵۹	۴۴	۵۷
رده (شناخته شده)	۵۱	۵۶	۴۱	۵۱
راسته ۳ (کل)	۸۷	۱۰۰	۶۶	۹۶
راسته (شناخته شده)	۶۶	۷۴	۴۷	۷۲
خانواده (کل)	۱۴۱	۱۴۹	۹۹	۱۳۹
خانواده (شناخته شده)	۸۳	۸۹	۵۷	۷۵
جنس (کل)	۱۶۸	۱۸۲	۱۱۱	۱۶۵
جنس (شناخته شده)	۵۷	۶۱	۲۸	۵۲

Phylum	۱
Class	۲
Order	۳

جدول ۳- تعداد اعضا در هر کدام از سطوح رده‌بندی در مکان‌های انتخابی در فصل پاییز

سطح رده‌بندی	سرد (تحت چرا)	سرد (قرق‌شده)	گرم (تحت چرا)	گرم (قرق‌شده)
شاخه (کل)	۲۰	۱۸	۱۷	۲۲
شاخه (شناخته‌شده)	۲۰	۱۸	۱۷	۲۲
رده (کل)	۵۰	۵۶	۵۲	۶۴
رده (شناخته‌شده)	۴۷	۵۱	۴۸	۵۸
راسته (کل)	۱۲۹	۸۹	۷۲	۶۴
راسته (شناخته‌شده)	۱۹	۲۲	۱۷	۲۸
خانواده (کل)	۱۲۹	۱۳۴	۱۰۹	۱۴۴
خانواده (شناخته‌شده)	۵۵	۵۵	۴۵	۶۳
جنس (کل)	۱۵۷	۱۵۹	۱۳۴	۱۷۱
جنس (شناخته‌شده)	۹۳	۱۰۵	۸۸	۱۲۰

منطقه سرد کاهش یافته است و در این منطقه در هر دو ناحیه قرق و غیرقرق، راسته‌های *Sphingomonadales* و *Rhizobiales* غالب هستند. در منطقه گرم، تفاوت بین نواحی قرق و غیرقرق نیز وجود دارد. به‌نحوی که در ناحیه غیرقرق، راسته *Aeromonadales* و در ناحیه قرق، راسته *Actinobacteriales* بالاترین فراوانی را دارند.

در مجموع، ۲۰۱ خانواده مختلف باکتریایی در نمونه‌ها تشخیص داده شد که ۹۷ خانواده نام‌گذاری شده‌اند. ۵۰ خانواده از خانواده‌های باکتریایی شناخته‌شده، در همه نمونه‌های مورد مطالعه وجود داشتند. حدود ۴۵ درصد از باکتری‌ها، متعلق به ۱۰ خانواده با بیشترین فراوانی هستند. نتایج نشان می‌دهد، به سمت سطوح پایین‌تر رده‌بندی، تفاوت در ترکیب جمعیت باکتریایی آشکارتر می‌شود، به‌نحوی که تنها چهار خانواده مشترک در مناطق مختلف وجود دارد. در نمونه‌های بهار، خانواده‌های *Aeromonadaceae* و *Pseudonocardiaceae*، به‌ترتیب تنها در نواحی غیرقرق و منطقه گرم مشاهده شدند.

در نمونه‌های پاییز نیز خانواده *Chthoniobacteraceae* و *Gaiellaceae* به‌ترتیب فقط در مناطق سرد و گرم مشاهده شدند. همانند فصل بهار خانواده‌های *Aeromonadaceae* فقط در نواحی غیرقرق مشاهده شد.

۱۰ جنس برتر، به‌طور متوسط حدود ۳۰ درصد فیلو تیپ‌ها را در برمی‌گیرند. بیشترین اختلاف در ترکیب باکتریایی نمونه‌ها در سطح جنس مشاهده شد و جنس‌هایی که جزو ۱۰ جنس غالب بودند، ناشناخته‌اند که نشان‌دهنده عدم شناخت بخش اعظم تنوع میکروبی است. در نمونه‌های بهار، باکتری *Rubrobacter* و

Ther-tertia، *Gammaproteobacteria*، *Rubrobacteria* و *moleophilia* در تمام نمونه‌ها و با فراوانی متفاوت یافت شدند. رده‌های *Alphaproteobacteria* (متعلق به شاخه *Proteobacteria*)، *Gammaproteobacteria* (متعلق به شاخه *Proteobacteria*)، *Actinobacteria* (متعلق به شاخه *Actinobacteria*) و *Ria* رده‌های باکتریایی غالب در نواحی غیرقرق و قرق منطقه سرد در فصل بهار هستند. در منطقه گرم، رده *Thermoleophila* (متعلق به شاخه *Actinobacteria*)، جایگزین *Gammaproteobacteria* شده است. در نمونه‌های گرفته‌شده در فصل پاییز در منطقه سرد، رده *Rubrobacteria* (متعلق به شاخه *Actinobacteria*) جایگزین *Actinobacteria* در هر دو ناحیه غیرقرق و قرق است. در منطقه گرم، برخلاف فصل بهار، فراوانی نسبی *Thermoleophila* کم شده است و *Actinobacteria* و *Acidimicrobia* (متعلق به شاخه *Actinobacteria*) در رده‌های غالب قرار می‌گیرند.

در سطح تاکسونومیک بعدی یعنی راسته، ۱۳۱ راسته در نمونه‌های مورد مطالعه وجود داشت که ۸۹ راسته نام‌گذاری شده‌اند و نام شناخته‌شده دارند، اما ۴۲ راسته دیگر ناشناخته‌اند. ۱۸ راسته از راسته‌های شناخته‌شده در همه نمونه‌های مورد مطالعه وجود داشتند. به‌طور متوسط، حدود ۶۰ درصد از باکتری‌ها، متعلق به ۱۰ راسته با فراوانی بالاتر هستند. راسته *Actinobacteriales* به‌عنوان راسته غالب شناسایی شد. در نمونه‌های بهار، راسته‌های *Oceanospirillales* و *Aeromonadales* فقط در نواحی غیرقرق مشاهده شدند. راسته *Saprospirales* نیز تنها در نواحی قرق دیده شد. در نمونه‌های پاییز، فراوانی *Actinobacteriales* در



نمونه‌های پاییز، *Balnimous* و *Rubrobacter* جزو ۱۰ جنس غالب بودند.

نتیجه‌گیری و پیشنهادها

با وجود رشد روزافزون مطالعات در زمینه تنوع میکروبی، همچنان اطلاعات در این زمینه به‌ویژه در مناطق خشک و نیمه‌خشک، کم است.

در این مطالعه، اثر تیمارهای منطقه (گرم و سرد)، فصل (بهار و پاییز) و دست‌خوردگی (قرق و غیرقرق) بر تنوع میکروبی بررسی شد.

تعیین شاخص‌های غنا و تنوع در زمینه باکتری‌های خاک نشان داد، به‌ترتیب نواحی قرق مناطق سرد و غیرقرق مناطق گرم، براساس میزان OTUs و Chao1 (شاخص غنا)، بیشترین و کمترین تنوع باکتریایی را دارند. درحالی‌که بیشترین مقدار Shannon, s H در ناحیه غیرقرق منطقه گرم مشاهده شد.

در نواحی غیرقرق و قرق منطقه سرد، مقادیر دو ایندکس غنا و یک‌دستی بالاست که منجر به تنوع بالای باکتریایی و یک‌دستی در این مناطق می‌شود. تنوع بالاتر گونه‌ای، باعث ثبات اکولوژیک می‌شود (MacArthur, 1955)، اما در نواحی قرق منطقه گرم، اگرچه تعداد گونه‌ها (غنا) بالا نیست، بالا بودن مقدار ایندکس تنوع نشان می‌دهد، گونه‌ها به شکل یک‌دست‌تری توزیع شده‌اند. این نتایج، جالب توجه است زیرا، براساس نظریات Gosselin (۲۰۰۶) و Wilsey و Stirling (۲۰۰۷)، در بررسی تنوع، هم تعداد اعضا (غنا) و هم چگونگی توزیع این اعضا در جامعه (یک‌دستی) اندازه‌گیری می‌شود، اما به نظر می‌رسد، ممکن است با وجود تعداد زیاد اعضا در یک جامعه، به‌دلیل توزیع بسیار یک‌دست آنها، تنوع پایین باشد. اگرچه، هیچ‌گونه اختلافی در خصوصیات شیمیایی خاک نواحی غیرقرق و قرق مشاهده نشد، وجود تفاوت معنی‌دار در شاخص‌های تنوع در بین نواحی غیرقرق و قرق در هر دو منطقه سرد و گرم، نشان‌دهنده اهمیت تغییرات جوامع باکتریایی به‌عنوان شاخص‌های حساس کیفیت خاک است (Kennedy and Stubbs, 2006).

تغییر در جمعیت یا فعالیت میکروبی، می‌تواند از طریق روش‌های نوین مطالعه اکولوژی میکروبی، حتی پیش‌تر از آنکه تغییر در خصوصیات فیزیکی و شیمیایی خاک قابل ردیابی باشد، تشخیص داده شود، در نتیجه، می‌تواند به‌عنوان یک علامت اولیه تخریب، یا بهبود شرایط خاک استفاده شود (Pankhurst et al., 1997). (Nielsen et al., 2002). مطالعات قبلی نشان داده‌اند، عدم قرق منطقه، به‌عنوان مثال ورود و چرای دام، از طریق ورود فضولات دام، تغییر در ترکیب جوامع گیاهی، بافت و نفوذپذیری خاک، بر تنوع باکتریایی خاک اثر می‌گذارد (Ritz; Zhou et al., 2010). (et al., 2004). تغییرات مشاهده‌شده را در ایندکس‌های تنوع بین مناطق سرد و گرم، می‌توان ناشی از تفاوت خصوصیات شیمیایی خاک این مناطق دانست. کربن و ماده آلی خاک، در دسترس بودن

مواد غذایی، اسیدیته و رطوبت خاک، بر تنوع میکروبی خاک مؤثر هستند (Wakelin et al., 2008; Van Horn et al., 2014; Kaiser et al., 2016).

شاخه‌های *Proteobacteria*، *Actinobacteria* و نیز *Chrofl*، در مجموع، ۶۶ درصد شاخه‌های غالب در تمامی تیمارهای موردبررسی بودند. تاکنون ۵۲ شاخه باکتریایی شناخته شده است (Giovannoni and Rappe, 2003) که به نظر می‌رسد در بیشتر خاک‌ها، شاخه‌های غالب را تعداد معدودی از آنها به وجود می‌آورند. تیمارهای اعمال‌شده بر شاخه‌های غالب موجود مؤثر بوده است، به‌نحوی‌که *Proteobacteria* و *Actinobacteria* به‌ترتیب شاخه‌های غالب نواحی غیرقرق مناطق سرد و گرم را تشکیل می‌دهند. *Actinobacteria* تا ۵۰ درصد جوامع میکروبی را در بسیاری از اکوسیستم‌ها تشکیل می‌دهد که نشان‌دهنده اهمیت آن در عملکرد خاک است (Bachar et al.; Hackl et al., 2004). (al., 2010). غلبه اعضای شاخه‌های *Proteobacteria* و *Actinobacteria* در محیط‌های نیمه‌خشک و خاک‌های قلیایی (شرایط مشابه مناطقی که در اینجا بررسی شده‌اند)، پیش‌ازاین گزارش شده است (Makhalanyane et al., Aislabie et al., 2009). (Wang, 2015; McHugh and Schwartz, 2016). کلروفلکسی نیز جزو شاخه‌هایی است که فراوانی بالای آن در خاک بسیاری از مناطق خشک و نیمه‌خشک و همین‌طور نواحی با شرایط نامتعارف (اکستیم) گزارش شده است (Keshri et al., 2013; Rao et al., 2012). کلاس‌های *Alpha-Proteobacteria* و *Actinobacteria* در تمام نمونه‌ها، غالب بودند که با فراوانی بالای گزارش‌شده برای آنها در خاک مناطق نیمه‌خشک مطابقت دارد (Castro et al., 2010; Rao et al., 2016). تفاوت در ترکیب باکتریایی در سطوح پایین‌تر رده‌بندی بیشتر مشاهده می‌شود، به‌نحوی‌که در سطح خانواده فقط دو خانواده بین مناطق سرد و گرم مشترک بود. در سطح جنس، قسمت عمده‌ای از جنس‌ها ناشناخته بودند که ممکن است دو دلیل داشته باشد: الف) وجود تعداد زیادی از میکروارگانیسم‌هایی که هنوز شناسایی نشده‌اند و ب) نوع بانک اطلاعاتی استفاده‌شده، یعنی ممکن است استفاده از بانک اطلاعاتی *Greengens* برای شناسایی نمونه‌های محیطی ایران کارایی لازم را نداشته باشد. این تفاوت در سطوح پایین‌تر رده‌بندی با نتایج منتشرشده توسط Dowd و همکاران (۲۰۰۸) و نیز da Jesus و همکاران (۲۰۰۹) مطابقت دارد.

منابع

- اعتمادی‌خواه، ع.، پوربابایی، ا.ع.، علیخانی، ح. و نوروز، م.، ۱۳۹۶. جداسازی و شناسایی سیانوباکترها از خاک‌های فوق‌شور پارک ملی کویر. تحقیقات آب و خاک ایران، ۴۸(۳): ۶۳۷-۶۲۵.
- بتولی، ح.، ۱۳۹۵. معرفی فلور، اشکال زیستی و پراکنش جغرافیایی گیاهان مناطق بیابانی آران و بیدگل (استان اصفهان). پژوهش‌های گیاهی، ۳۱(۲): ۲۵۸-۲۷۸.
- جاهدی‌پور، س.، کوچکی، ع.، نصیری محلاتی، م. و رضوانی‌مقدم، پ.، ۱۳۹۵.

- 69(9): 1858–1868.
- Dowd, S.E., Callaway, T.R., Wolcott, R.D., Sun, Y., McKeehan, T., Hagevoort, R.G. and Edrington, T.S., 2008. Evaluation of the bacterial diversity in the feces of cattle using 16S rDNA bacterial tag-encoded FLX amplicon pyrosequencing (bTEFAP). 8(1), 1-8
- Eida, A.A., Ziegler, M., Lafi, F.F., Michell, C.T., Voolstra, C.R. and Hirt, H., 2018. Desert plant bacteria reveal host influence and beneficial plant growth properties. PLoS One, 13(12): e0208223.
- Daur, I., Saad, M.M., Eida, A.A., Ahmad, S., Shah, Z.H. and Ihsan, M.Z., 2018. Boosting alfalfa (*Medicago sativa* L.) production with Rhizobacteria from various plants in Saudi Arabia. *Frontie in Microbiology*, 9:477.
- Fierer, N., Bradford, M.A. and Jackson, R.B., 2007. Toward an ecological classification of soil bacteria. *Ecology*, 88(6):1354–1364.
- Fierer, N., Leff, J.W. and Adams, B.J., 2012. Cross-biome metagenomics analyses of soil microbial communities and their functional attributes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(52): 21390–21395.
- Gao, Q. and Garcia-Pichel, F., 2011. Microbial ultraviolet sunscreens. *Nature Reviews Microbiology*, 9: 791–802.
- Giovannoni, S.J., Britschgi, T.B., Moyer, C.L. and Field, K.G., 1990. Genetic diversity. *Nature*, 345(6270): 60–63.
- Gommeaux, M., Barakat, M. and Montagnac, G., 2010. Mineral and bacterial diversities of desert sand grains from south-east Morocco. *Geomicrobiology Journal*, 27(1): 76-92.
- Gosselin, F., 2006. An assessment of the dependence of evenness indices on species richness. *Journal of Theoretical Biology*, 242(3): 591-597.
- Greenville, A., 2018. *The biology of deserts*. Oxford University Press, Oxford, 370p.
- Hackl, E., Bachmann, G. and Zechmeister-Bolternstern, S., 2004. Microbial nitrogen turnover in soils under different types of natural forest. *Forest Ecology and Management*, 188(1-3): 101–112.
- Kaiser, K., Wemheuer, B., Korolkow, V., Wemheuer, F., Nacke, H., Schöning, I., Schrupf, M., and Daniel, R., 2016. Driving forces of soil bacterial community structure, diversity, and function in temperate grasslands and forests. *Scientific Reports*, 6: 33696.
- Kennedy, A.C. and Stubbs, T.L., 2006. Soil microbial communities as indicators of soil health. *Annals of Arid Zone*, 45(3): 287-297.
- Keshri, J., Mishra, A. and Jha, B., 2012. Microbial population index and community structure in saline-alkaline soil using gene targeted metagenomics. *Microbiology Research*, 168(3):165-173.
- Kochhar, N., Kavya I.K., Shrivastava, S., Ghosh, A., Singh Rawat, V., Sodhi, K.K. and Kuma, M., 2022. Perspectives on the microorganism of extreme environments and their applications. *Current Research in Microbial Sciences*, 3: 100134.
- MacArthur, R., 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36(3): 533-536.
- Makhalanyane, T.P., Valverde, A., Birkeland, N.K., Cary, S.C., Tuffin, I.M. and Cowan, D.A., 2013. Evidence for successional development in Antarctic hypolithic bacterial communities. *The ISME Journal*, 7(11): 2080–2090.
- McHugh, T.A. and Schwartz, E., 2016. A watering manipulation in a semiarid grassland induced changes in fungal but تأثیر عوامل فیزیوگرافیک بر تنوع زیستی گونه‌های گیاهی اکوسیستم بیابانی کاخک گناباد. *مهندسی اکوسیستم بیابان*, ۱۳(۵): ۱۲–۱.
- جوادی، ح.، ۱۴۰۱. ارزیابی وضعیت تنوع زیستی محصولات زراعی مناطق بیابانی خراسان جنوبی. *مدیریت بیابان*، ۱۰(۳): ۶۲–۴۹.
- حسینی، م.، محمدی، پ.، قدم، پ.، صبورا، ع.، زارعی، ر. و حجتی‌بناب، ز.، ۱۴۰۱. نقش سیانوباکتری‌های مولد EPS در خاک‌های بیابانی. *زیست‌شناسی میکروارگانیسم‌ها*، ۱۱(۴۲): ۶۶–۵۱.
- ذاکر بستان‌آباد، س.، هاشمی شهرکی، ع.، حسینی، م. و حیدریه، پ.، ۱۳۹۴. جداسازی و خواص ضد میکروبی اکتینومیسیت‌های جدا شده از کویرهای ایران. *تازه‌های بیوتکنولوژی سلولی – مولکولی*، ۴(۱۶): ۹۷–۹۲.
- سپهری، ن. و محمودی، م.م.، ۱۳۹۴. تولید پیوسین توسط باکتری سودوموناس آئروژینوزا و بررسی اثر سینتریزیم آن با تعدادی از آنتی‌بیوتیک‌های رایج در شرایط آزمایشگاهی. *تازه‌های بیوتکنولوژی سلولی – مولکولی*، ۵(۲۰): ۸۷–۷۹.
- صفدریان، م.، عسکری، ح.، سلطانی، م. و نعمت‌زاده، ق.، ۱۳۹۶. شناسایی باکتری‌های تحمل‌کننده شوری از خاک‌های شور گلستان و بررسی برخی صفات فیزیولوژیک آنها. *زیست‌شناسی میکروارگانیسم‌ها*، ۶(۲۲): ۵۷–۴۵.
- کفاش، ا.، کابلی، م. و کهلر، گ.، ۱۳۹۴. بررسی مقایسه‌ای اثر تغییر اقلیم بر خزندگان مناطق بیابانی و کوهستانی ایران؛ مطالعه موردی (سوسمار دم‌نیغی *Paralaukia cauca-saara loricata* و آگامای قفقازی *Sia*). *محیط‌زیست جانوری*، ۷(۳): ۱۰۸–۱۰۳.
- Aislabie, J., Jordan, S., Ayton, J., Klassen, J.L., Barker, G. M. and Turner, S., 2009. Bacterial diversity associated with ornithogenic soil of the Ross Sea region, Antarctica. *Canadian Journal of Microbiology*, 55(1): 21-36.
- Aislabie, J. and Deslippe, J.R., 2013. Soil microbes and their contribution to soil services. In: *Ecosystem services in New Zealand – conditions and trends*. Manaaki Whenua Press, Lincoln, pp: 143-161.
- Alsharif, W., Saad, M.M. and Hirt, H., 2020. Desert microbes for boosting sustainable agriculture in extreme environments. *Frontiers in Microbiology*, 11: 1666.
- Bachar, A., Al-Ashhab, A., Soares, M.I., Sklarz, M.Y., Angel, R., Ungar, E.D. and Giller, O., 2010. Soil microbial abundance and diversity along a low precipitation gradient. *Microbial Ecology*, 60(2):453-461.
- Boldareva-Nuianzina, E.N., Bl'ahov'a, Z. and Sobotka, R., 2013. Distribution and origin of oxygen dependent and oxygen independent forms of Mg-protoporphyrin monomethylester cyclase among phototrophic proteobacteria. *Applied Environmental Microbiology*, 79(8): 2596-2604.
- Castro, H.F., Classen, A.T., Austin, E.E., Norby, R.J. and Schadt, C.W., 2010. Soil microbial community responses to multiple experimental climate change drivers. *Applied and Environmental Microbiology*, 76(4): 999–1007.
- Da Jesus, E., Marsh, T.L., Tiedje, J. M. and De S Moreira, F.M., 2009. Changes in land use alter the structure of bacterial communities in Western Amazon soils. *ISME Journal*, 3: 1004–1011.
- De Bruyn, J.M., Nixon, L.T., Fawaz, M.N., Johnson, A.M. and Radosevich, M., 2011. Global biogeography and quantitative seasonal dynamics of Gemmatimonadetes in soil. *Applied and Environmental Microbiology*, 77(11): 6295-6300.
- Dominati, E., Patterson, M. and MacKay, A., 2010. A framework for classifying and quantifying natural capital and ecosystem services of soils. *Ecological Economics*,

cyanobacteria. In: Ecology of Cyanobacteria II. Springer, Dordrecht, pp: 1-13.

Zhou, X., Wang, J., Hao, Y., and Wang, Y., 2010. Intermediate grazing intensities by sheep increase soil bacterial diversities in an Inner Mongolian steppe. *Biology and Fertility of Soils*, 46(8): 817–824.

not bacterial community composition. *Pedobiologia*, 59(11): 121-127.

McHugh, T.A., Compson, Z., van Gestel, N., Hayer, M., Ballard, L. and Haverty, M., 2017. Climate controls prokaryotic community composition in desert soils of the southwestern United States. *FEMS Microbiology Ecology*. 93(10): fix116. doi:10.1093/femsec/fix116.

Maier, R.M. and Neilson, J.W., 2015. Extreme environments. In: *Environmental Microbiology*, third edition. Academic Press, pp: 139-153.

Nielsen, M.N., Winding, A. and Binnerup, S., 2002. Microorganisms as indicators of soil health. Denmark: National Environmental Research Institute. 84p.

Neilson, J.W., Quade, J., Ortiz, M., Nelson, W.M., Legatzki, A., Ian, F., LaComb, M., Betancourt, J.L., Wing, R.A., Soderlund, C.A. and Maier, R.M., 2012. Life at the hyperarid margin: novel bacterial diversity in arid soils of the Atacama Desert, Chile. *Extremophiles*, 16(3): 553-566.

Pankhurst, C.E., Doube, B.M. and Gupta, V.V.S.R., 1997. Biological indicators of soil health: synthesis. In *Biological Indicators of Soil Health*. CAB International, Wallingford, pp: 419–435.

Ramawat, K.G., 2010. *Desert Plants: Biology and Biotechnology*. Springer-Verlag, Berlin. 503p.

Rao, S., Chan, Y., Lacap, D.C., Hyde, K.D., Pointing, S.B. and Farrell, R.L., 2012. Low-diversity fungal assemblage in an Antarctic Dry Valleys soil. *Polar Biology*, 35: 567–574.

Rao, S., Chan, Y., Bugler-Lacap, D.C., Bhatnagar, A., Bhatnagar, M. and Pointing, S.B., 2016. Microbial diversity in soil, sand dune and rock substrates of the Thar Monsoon Desert. India. *Indian Journal of Microbiology*, 56(1):35–45.

Ritz, K., McNicol, J.M., Nunan, N., Grayston, S., Millard, P., Atkinson, D., Gollotte, A., Habeshaw, D., Boag, B., Clegg, C.D., Griffiths, B.S., Wheatley, R.E., Glover, L.A., Mccaig, A.E. and Prosser, J.I., 2004., Spatial structure in soil chemical and microbiological properties in an upland grassland. *FEMS Microbiology Ecology*, 49(2):191-205.

Wang, M., Liu, S., Wang, F., Sun, B., Zhou, J. and Yang, Y., 2015. Microbial responses to southward and northward Cambisol soil transplant. *Microbiology Open*, 4(6): 931–940.

Van Horn, D.J., Okie, J.G., Buelow, H.N., Gooseff, M.N., Barrett, J.E. and Takacs-Vesbach, C.D., 2014. Soil microbial responses to increased moisture and organic resources along a salinity gradient in a polar desert. *Applied and Environmental Microbiology*, 80(10) 3034–3043.

Vejan, P., Abdullah, R., Khadiran, T., Ismail, S. and Nasrulhaq Boyce, A., 2016. Role of plant growth promoting Rhizobacteria in agricultural sustainability-a review. *Molecules*, 21(5): 573.

Wakelin, S.A., Macdonald, L.M., Rogers, S.L., Gregg, A.L., Bolger, T.P. and Baldock, J.A., 2008. Habitat selective factors influencing the structural composition and functional capacity of microbial communities in agricultural soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(3): 803–813.

Wilsey, B. and Stirling, G., 2007. Species richness and evenness respond in a different manner to propagule density in developing prairie microcosm communities. *Plant Ecology*, 190(2): 259–274.

Whitton, B.A. and Potts, M., 2012. Introduction to the