Archive of SID
DOI: 10.22059/ijswr.2021.315436.668835

تحقیقات آب و خاک ایران، دوره ۵۲، شماره ۲، اردیبهشت ۱۴۰۰ (ص ۴۶۷-۴۵۱)

(مقاله مروری)

Periphyton and Its Key Role in Paddy Fildes and Environmental Health

HOSSEIN ALI ALIKHANI[1*], SOMAYEH EMAMI[1], HASSAN ETESAMI[1]

1. Department of Soil Science, College of Agriculture and Natural Resource, University of Tehran, Karaj, Iran.

(Received: Dec. 29, 2020- Revised: Jan. 20, 2021- Accepted: Jan. 27, 2021)

ABSTRACT

Periphyton or periphytic biofilms are microbiomes consisting of a complex matrix including autotrophic and heterotrophic types such as algae, bacteria, fungi, protozoa, metazoa, etc. Periphytic biofilms are commonly found in many aquatic ecosystems such as the sea, lakes, rivers, streams, ponds and paddy fields and play an important role in primary production, food network interactions such as carbon cycle, phosphorus and some other nutrients. Periphytic biofilms respond quickly to environmental changes, especially nutrients and light, and can be used as an indicator of disturbances and adverse conditions in aquatic ecosystems. In recent years, research interests in using periphyton for controljng the non-point source pollution, treating contaminated water, and interferencing nutrient have increased. Although the effects of periphyton on water quality and its relationship to water flows have been investigated by researchers, our understanding of their function in paddy fields and their effect on nutrient cycles is limited. In the present article, an attempt has been made to present a summary of the research done on periphyton and their effect on the nutrient cycle, especially on rice plants' growth in paddy fields.

Keywords: Paddy Field, Periphyton, Algae, Cyanobacteria, Phosphorus.

* Corresponding Author's Email: halikhan@ut.ac.ir

www.SID.ir

Archive of SID

پریفایتون و نقش کلیدی آن در شالیزارها و سلامت محیط‌زیست

حسینعلی علیخانی[1*]، سمیه امامی[1]، حسن اعتصامی[1]

۱. گروه علوم و مهندسی خاک، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج، ایران.

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۹/۱۰/۹- تاریخ بازنگری: ۱۳۹۹/۱۱/۱- تاریخ تصویب: ۱۳۹۹/۱۱/۸)

چکیده

بیوفیلم‌های پریفایتیک و یا پریفایتون، میکروبیوم‌هایی متشکل از یک ماتریکس پیچیده شامل انواع اتوتروف و هتروتروف از جمله انواع مختلف جلبک، باکتری، قارچ، پروتوزوئرها، و متازوآ می‌باشند. بیوفیلم‌های (پره‌های زیستی) پریفایتیک معمولاً در بسیاری از اکوسیستم‌های آبی مانند دریا، دریاچه‌ها، رودخانه‌ها، نهرها، برکه‌ها و طی گزارش‌های سال‌های اخیر در شالیزارها حضور داشته و نقش مهمی در تولیدات اولیه، تعاملات شبکه غذایی همچون چرخه کربن، فسفر و برخی دیگر از عناصر غذایی ایفا می‌کنند. بیوفیلم‌های پریفایتیک به تغییرات محیطی بویژه مواد مغذی و نور به سرعت پاسخ می‌دهند و می‌توانند به عنوان شاخصی از وجود اختلالات و شرایط نامساعد در اکوسیستم‌های آبی استفاده شوند. در سال‌های اخیر، علایق تحقیقاتی در زمینه استفاده از پریفایتون در کنترل منابع آلودگی غیر نقطه‌ای (فراگیر)، تصفیه آب‌های آلوده و تداخل در وضعیت عناصر غذایی افزایش یافته است. اگرچه اثرات پریفایتون بر کیفیت آب و ارتباط آن با جریان‌های آبی توسط محققان بررسی شده است، اما درک ما در مورد عملکرد آن‌ها در شالیزارها و تاثیر آن بر چرخه‌های عناصر غذایی محدود است. در مقاله مروری حاضر سعی شده است تا یک جمع‌بندی از تحقیقات انجام شده در مورد پریفایتون و تاثیر آن‌ها بر چرخه عناصر غذایی و بویژه بر رشد گیاه برنج در شالیزارها ارائه گردد.

واژه‌های کلیدی: شالیزار، پریفایتون ، جلبک، سیانوباکتری، فسفر.

مقدمه

با وجود پیشرفت‌های صورت گرفته در عرصه کشاورزی، به دلیل افزایش چشمگیر جمعیت و محدود بودن منابع خاک، آب و سایر منابع طبیعی، محدودیت دسترسی به غذا و تغذیه‌ی مناسب همچنان به عنوان محسوسترین و شدیدترین شکل فقر در سرتاسر جهان مشهود است. برنج بعد از گندم مهمترین محصول زراعی و غذای بیش از نیمی از مردم جهان است. سطح زیر کشت برنج بعد از گندم در رتبه دوم قرار داشته ولی از نظر کالری تولیدی ارزش آن بیشتر از سایر غلات می‌باشد. امروزه با توجه به کم شدن سطح زیر کشت، تقاضا و میل برای افزایش و بالا بردن سطح تولید بیشتر شده و دست یافتن به چنین هدفی با تغذیه مناسب گیاه و افزایش کارآیی مصرف کود امکان‌پذیر است. کود به عنوان یکی از عوامل محدود کننده رشد می‌باشد و مصرف بهینه آن نقش کلیدی در افزایش عملکرد برنج ایفاء می‌کند. علی رغم آن که استفاده از کودهای شیمیائی در سه دهه گذشته مؤفقیت‌های چشمگیری را در افزایش محصولات کشاورزی مخصوصاً برنج داشته ولی به دلیل عدم رعایت مصرف متعادل کود و نیز عدم توجه به مسائل زیست محیطی اثرات تخریبی بر جای گذاشته است. مطالعه‌ای که توسط وزارت کشاورزی چین انجام شد نشان داد که کارایی مصرف نیتروژن در شالیزارها ۳۵-۳۰ درصد بود، در حالی که این مقدار برای فسفر تنها ۲۰-۱۰ درصد بود (Zhou *et al.*, 2014). برخلاف روند تزایدی خشکی، ایجاد زمین‌های غرقاب مانند برکه‌ها و شالیزارها با تغییر شرایط رداکس همراه است که به خوبی با فرآیندهای زیست محیطی مانند نیتریفیکاسیون، دنیتریفیکاسیون و رسوب فلزات اکسیدی در ارتباط است (Su *et al.*, 2017). عموماً، هدر رفت نیتروژن (به عنوان مثال هدررفت نیتروژن نیتراتی همراه رواناب، متصاعد شدن آمونیاک و دنیتریفیکاسیون)، آزادسازی فسفر از خاک به آب سطحی و هدر رفت آن و در مقابل کاهش زیست فراهمی فسفر (از طریق تشکیل فرم‌های مختلف فسفات‌های نامحلول) از عواملی هستند که باعث تقلیل کارآیی مصرف عناصر غذایی در شالیزارها می‌شود (Lu *et al.*, 2016a; Wu *et al.*, 2016). در نتیجه، هر ساله دامنه‌ی وسیعی از انواع کودها در مقادیر زیاد در شالیزارها با هدف افزایش عملکرد برنج استفاده می‌شود (Wu *et al.*, 2016; Chauhan *et al.*, 2017) و این امر اغلب باعث افزایش مقدار کود

* نویسنده مسئول: halikhan@ut.ac.ir

www.SID.ir

Archive of SID

در شالیزارها می‌شود که منجر به مشکلاتی نظیر آلودگی با منبع غیرنقطه‌ای[1] ، آلودگی آب‌های زیر زمینی در نتیجه آزادسازی مواد شیمیایی ناخواسته و فلزات سنگین سمی در محیط آبی، کاهش کیفیت خاک، سوختن ریشه و بویژه آسیب به محصول از جمله گیاه برنج می‌شود (Cho *et al*., 2016).

با توجه به راندمان پایین کودهای مصرفی در شالیزار که تبعات زیست محیطی و همچنین اقتصادی بسیار بالائی را دربردارد. لذا محققان به دنبال یافتن راهکارهایی برای بهبود کارآیی مصرف عناصر غذایی و کاهش آلودگی‌های غیرنقطه‌ای می‌باشند. روش‌های سنتی مانند استفاده از کودهای کندرها، بازدارنده‌های نیتریفیکاسیون و استفاده از کود نیتروژنه در مراحل نهایی رشد گیاه، تنها برای عناصر غذایی زیست فراهم مؤثر می-باشد (جدول ۱)، و محدودیت این روش‌ها برای بهبود کارآیی مصرف عناصر (کود) و دیگر فرم‌های نیتروژن و فسفر می-باشد (Wu *et al*., 2018). بنابراین باید روش‌های جدیدی برای افزایش کارآیی مصرف عناصر غذایی در شالیزارها استفاده شود. در این مقاله، عمدتا" به بررسی فاز زیستی (پریفایتون) بین آب و رسوب/ خاک در شالیزاها و تاثیر این فاز زیستی روی چرخه‌های عناصر غذایی (با تاکید بر نیتروژن و فسفر) پرداخته شده است.

جدول ۱- فواید و معایب روش‌های مورد استفاده برای بهبود کارآیی مصرف عناصر غذایی بویژه نیتروژن در شالیزارها (Wu *et al*., 2018)

منبع	روش	مکانیسم	فواید	معایب
(Azeem *et al*., 2014)	کودهای کندرها	آزادسازی آهسته عناصر غذایی برای کاهش هدر رفت عناصر غذایی	افزایش کارایی مصرف عناصر غذایی و عملکرد برنج، کاهش pH، متصاعد شدن آمونیاک، انتشار N_2 و آبشویی نیتروژن	قیمت بالا، غیرقابل کابرد در مقیاس بزرگ، مشکل پذیرش توسط کشاورزان محلی، تنها برای عناصر غذایی به آسانی زیست فراهم
(Abalos *et al*., 2014)	بازدارنده‌های نیتریفیکاسیون	بازدارندگی از اکسید شدن آمونیوم به نیترات	جلوگیری از تبدیل آمونیم به نیترات، کاهش انتشار N_2، N_2O و آبشویی نیتروژن	قیمت بالا، سمی برای جامعه میکروبی خاک، باقی ماندن در خاک، بازدهی کم تحت شرایط طبیعی، تنها برای عناصر غذایی به آسانی زیست فراهم
(Ma *et al*., 2013)	استفاده از کود نیتروژنه در مراحل آخر رشد	فراهم آوردن نیتروژن وقتی که مقادیر زیاد برای رشد گیاه لازم است.	افزایش عملکرد و کیفیت برنج، افزایش فتوستز و کارآیی مصرف نیتروژن	تنها برای عناصر غذایی سهل الوصول بویژه نیتروژن

پریفایتون[2]

پریفایتون یک جامعه زیستی با منشاء میکروفلور اتوتروف می‌باشد که عمدتا" با اتصال به بسترهای سخت در اکوسیستم‌های آبی بویژه غرقاب و کم عمق زندگی می‌کند (Azim, 2009; Gillett *et al*., 2016). اغلب مطالعات انجام شده در خصوص رشد پریفایتون در دهه‌های گذشته بر روی بسترهای سخت همچون سنگ، تنه گیاه بامبو، چوب و سطح گیاهان متمرکز بوده است (Wu, 2013). گزارشات اخیر حاکی از پراکنش زیاد و فراوانی این جامعه زیستی به ویژه در سطح خاک بستر در شالیزارها، می‌باشد (Yang *et al*., 2016). شالیزارها قادرند تا یک محیط مناسب برای تشکیل و رشد پریفایتون بخصوص از نظر تامین نور، آب، دما و عناصر غذایی فراهم آورند (Kasai, 1999). اختلاف اصلی و عمده بین مزارع شالیزار و دیگر اکوسیستم‌های غرقاب کم عمق، فعالیت‌های انسانی همچون استفاده بی‌رویه از کودهای شیمیایی، برگرداندن کاه و کلش به مزارع و حتی اخیرا" کاربرد بیوچار در شالیزارها می‌باشد (Xie *et al*., 2013). فعالیت‌های انسانی ذکر شده بر روی ترکیب جامعه زیستی پریفایتون، رشد و عملکرد آن در شالیزارها تأثیرگذار است. بعلاوه اجزاء اصلی تشکیل پریفایتون (جلبک‌ها، باکتری‌ها، قارچ‌ها، پروتوزوئرها و متازوآ) نقش مهمی در چرخه عناصر غذایی در اکوسیستم‌های آبی ایفا می‌نمایند (Azim, 2009; Bowes *et al*., 2012). بطور مثال، پریفایتون قادر است نقش قابل توجهی به عنوان منبع غذا و انرژی برای سطوح کلان غذایی داشته باشد (Saikia *et al*., 2013)، همچنین در گردش و تغییر و تبدیل عناصر غذایی و نیز انتقال عناصر غذایی بین آب و سطح خاک در اکوسیستم های آبی تاثیر گذار باشد (Battin *et al*., 2003). بنابراین پریفایتون در جابجایی و انتقال عناصر در شالیزارها و در نتیجه رشد گیاه برنج نقش دارد.

پریفایتون بیوفیلم موثر در حد فاصل آب و خاک در شالیزار

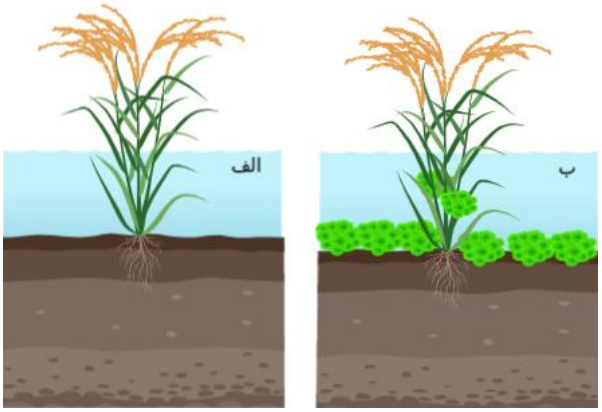
عموماً، بیشتر تحقیقات در زمین‌های غرقاب مصنوعی مانند شالیزارها تنها بر دو فاز: آبی و خاکی، متمرکز شده است (شکل

1 Non-point source (NPS)
2 Periphyton

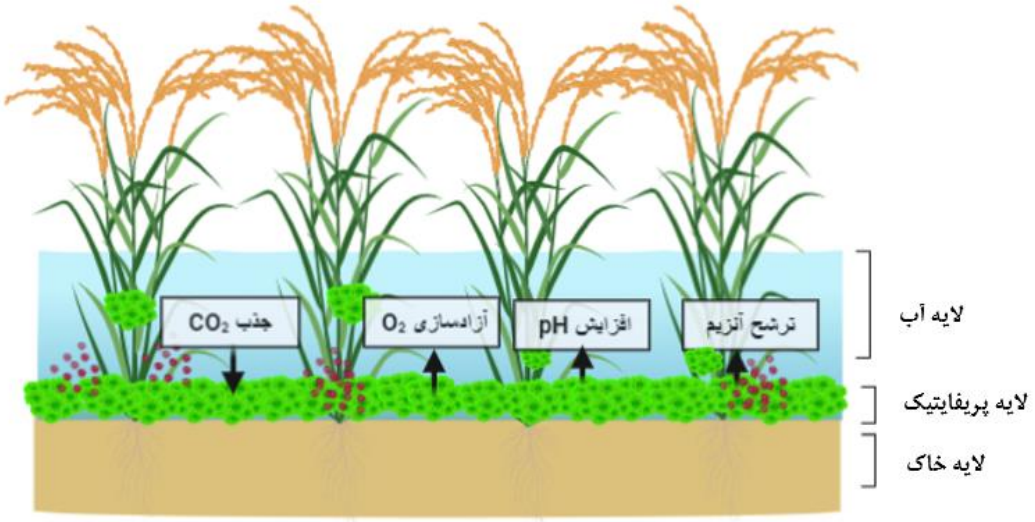
www.SID.ir

Archive of SID

۱الف)، و اهمیت پریفایتون بین این دو، به عنوان سومین فاز نادیده یا دست کم گرفته شده است (Lu *et al*., 2017). جلبک-های رشته‌ای[1] با پیوستن به سطح خاک/ رسوب و تشکیل اجتماع با باکتری، قارچ و دیگر میکرو و مزواورگانیسم‌های خاک (مثل پروتوزوئرها و متازوآ) تشکیل لایه‌ای را می‌دهد که به عنوان لایه پریفایتیک (پریفایتون) شناخته می‌شود (شکل۱ب) (Liu *et al*., 2017; Wu *et al*., 2016). پریفایتون به عنوان یک جامعه زیستی که عمدتاً از فتواتوتروف‌ها تشکیل شده است، می‌تواند مقدار زیادی از مواد غذایی را جذب کند، آنزیم‌های خارج سلولی مختلفی تولید کند و pH و شرایط رداکس را از طریق مصرف دی اکسید کربن و آزادسازی اکسیژن در طی فرآیند فتوسنتز تغییر دهد (شکل ۲) (Ellwood *et al*., 2012; Liu *et al*., 2016b). بنابراین، پریفایتون می‌تواند جذب مواد غذایی معدنی را افزایش دهد، به عنوان یک مخزن موقت عمل کند و آزاد سازی پایدار عناصر غذایی را فراهم کند، و بر چرخه نیتروژن (از طریق تثبیت نیتروژن، تصعید آمونیاک، نیترفیکاسیون و دینتریفیکاسیون)، فسفر و پتاسیم موثر باشد (Wu *et al*., 2016; Lu *et al*., 2017). از این رو، در شرایط طبیعی شالیزارها، پریفایتون می‌تواند از طریق تغییرات پویا در اجزاء غالب خود نسبت به تغییرات شرایط محیطی (بویژه در مدیریت و انتقال عناصر غذایی) نقش داشته باشد. با این حال، نقش پریفایتون در تسهیل انتقال مواد غذایی در شالیزارها معمولاً نادیده و دست کم گرفته می‌شود و کارکرد ویژه این لایه زیستی در تنظیم روابط و استفاده از فسفر، نیتروژن و حتی پتاسیم به ندرت گزارش شده است (Wu *et al*., 2016).



شکل ۱ - الف) گیاه برنج در شالیزارها، ب) حضور لایه پریفایتون در حد فاصل آب و خاک در شالیزار



شکل ۲- نقش لایه پریفایتون در تسهیل جذب مواد غذایی، مصرف CO_2، تولید O_2 و تغییر pH در شالیزارها

ساختار زیستی پریفایتون

پریفایتون به طور عمده از جلبک‌ها، قارچ‌ها، باکتری‌ها و پروتوزئرها و همچنین جانوران با اندازه کوچک تشکیل شده است (Wu *et al*., 2016). ترکیب یا ساختار زیستی پریفایتون بدلیل مورفولوژی‌های متفاوت اجزاء آن، زمان حضور، وضعیت حرارتی محیط، تغییرات فصلی، موقعیت جغرافیایی و تغییرات ناشی از فعالیت‌های انسانی، در مناطق مختلف متفاوت است (Gurumayum and Goswami, 2013) . اجزاء جلبکی یکی از نشانگرهای مهم و بسیار کاربردی در مطالعات آب و خاک می‌باشد(Feng *et al*., 2011). دیاتومه‌ها جمعیت غالب اجزاء جلبکی می‌باشند (Feng *et al*., 2011). دو عامل مهم در نحوه ترکیب اجزای پریفایتون وجود دارد: اول اینکه دیاتومه‌ها گروهی از جلبک های تک سلولی هستند که در ساختمان پریفایتون با تراکم و فراوانی گونه‌ای بسیار بالایی حضور دارند و توان رقابت

۱ Filamentous algae

www.SID.ir

Archive of SID

زیادی در استفاده از منابع غذایی دارند و دوم اینکه بسیاری از جنس‌های دیاتومه دارای ساختمان سلولی منحصر بفردی هستند که ساختارهای موسیلاژی، و نیز توان بالا در تولید این گونه ترکیبات موسیلاژی موجب می‌شود تا مجموعه‌ای از آن‌ها را به شکل کلنی در آورد و لذا قادرند در اکوسیستم‌های غرقاب اغلب بعنوان اولین و توانمندترین گروه به بستره بیوفیلم‌های پریفایتیک اتصال یافته و سریعتر از مابقی اجزاء زیستی مستقر شوند (Round, 1991; Feng *et al*., 2011). گرچه دیاتومه‌ها بعنوان جامعه غالب پریفایتون در برخی برکه‌ها هستند، ولی ترکیب و ساختار پریفایتون، بویژه دیاتومه‌ها متاثر از تغییرات مکانی و دمایی می‌باشند. بطوریکه در طول یکسال، بیشترین فراوانی جنس‌ها در تابستان که وضعیت دمایی و غذایی مناسب است مشاهده شده است و این فراوانی در زمستان و بهار کاهش و در پاییز به حداقل مقدار خود می‌رسد. عموماً دیاتومه‌ها توانایی تطبیق دادن خود (سازگار شدن) با درجه حرارت‌های پایین در بهار، پاییز و زمستان را دارند. در صورتیکه سیانوباکتری‌ها و جلبک‌های *کلوروفیتا* درجه حرارت های بالاتر در تابستان و پاییز را ترجیح می‌دهند (Azim *et al*., 2005). Rodríguez *et al*. (2011) اجزاء جلبکی را بر روی دو ماکروفیت *Schoenoplectus californicus* و *Ricciocarpus natans* در حوضه رودخانه پارانا، آمریکای جنوبی مورد بررسی قرار دادند. در مجموع ۱۰۵ تاکسون جلبک از هر دو بستر ثبت شد، که ۴۸٪ آن‌ها Bacillariophyceae، ۲۲٪ Cyanobacteria، ۱۸٪ Chlorophytaو بقیه (۱۲٪) متعلق به Euglenophyta، Xanthophyceae، Synurophyceae و Cryptophyta بودند. در دریاچه دال، ۳۱ تاکسون متعلق به ۳ کلاس اصلی به نام‌های Bacillarophyceae، Chlorophyceae و Cyanophyceae ثبت شد. شایع ترین گونه‌های پریفایتیک دیده شده در تمام مکان‌ها.*Diatoma* sp، *Cymbella* sp.، *Synedra* sp.، *Fragillaria* sp.، *Oedogonium* sp.، *Tabellaria* sp.، *Cosmarium* sp.، *Scendesmus* sp و *Oscillatoria* sp. بودند. سهم کلی از نظر تراکم جمعیت برای سه کلاس Bacillariophyceae، Chlorophyceae و Cyanophyceae به ترتیب ۴۵٪، ۳۶٪ و ۱۹٪ بود (Pandit *et al*., 2014). در تحقیق دیگری Santos *et al*. (2018) در مجموع ۵۹ گونه از جلبک پریفایتیک را شناسایی کردند. این گونه‌ها متعلق به کلاس‌های Bacillariophyceae، Chlorophyceae، Chrysophyceae، Cryptophyceae، Cyanobacteria، Euglenophyceae و Zygnemaphyceae بودند. ساختار اجزاء جلبکی رودخانه Namsang، شامل ۴۷ جنس مختلف متعلق به ۸ کلاس می‌باشد که سهم اجزاء Bacillariophyceae و Chlorophyceae، Myxophyceae و جانوران به ترتیب ۴۵٪، ۳۰٪، ۱۳٪ و ۱۲٪ بود را شامل می‌شود (Dutta *et al*., 2018).

در پژوهشی که توسط Alikhani *et al*. (2020) در برخی برکه‌های استان گیلان صورت گرفت نتایج نشان داد که در برکه قلعه ورسل شاخه‌های کلروفیتا، باسیلاریوفیتا و سیانوباکتریا به ترتیب با ۲۶/۲۴ ، ۵۶/۰۶ و ۱۷/۶۹ درصد فراوانی، در برکه فشتام شاخه‌های کلروفیتا، کاروفیتا، اگلنوزوآ، اوکروفیتا، باسیلاریوفیتا و سیانوباکتریا به ترتیب با حدود ۳۸/۴۸ ، ۲۰/۵۸ ، ۱/۷۲، ۱/۷۴، ۱۹/۶۸ و ۱۹/۵۲ درصد فراوانی و در برکه تازه سل شاخه‌های کلروفیتا، اگلنوزوآ، باسلاریوفیسه و سیانوباکتریا به ترتیب حدود ۱۳/۹۳، ۰/۵۶، ۵۱/۹ و ۳۳/۶ درصد فراوانی اجزای پریفایتون را تشکیل می‌دهند.

یکی دیگر از اجزاء مهم پریفایتون، باکتری‌ها هستند که در متابولیسم آن دخیل هستند و می‌توانند مواد آلی محلول و بقایای موجود در پیکره آب، و همچنین محصولات متابولیکی که توسط باکتری‌ها و گونه‌های جلبکی آزاد می‌شوند، را به دام بیندازند (Makk *et al*., 2003). Lee *et al*. (2016) توالی ساختار جامعه باکتریایی در طول مراحل اولیه توسعه پره‌های زیستی پریفایتیک به همراه آب دریا (بعنوان شاهد) در منطقه ساحلی نزدیک ایستگاه King Sejong، جزیره King George، Antarctica را مورد بررسی قرار دادند. از میان ۲۶۶۱ توالی قرائت شده از آب دریا (شاهد) ، ۲۳۰۹ توالی (۸۶/۸ درصد) مربوط به باکتری‌ها و باقی‌مانده (۱۳/۲ درصد) یوکاریوتی بود. توالی‌های باکتریایی به ۱۷۰ OTUs خوشه بندی شده و به ۱۸ گروه اصلی طبقه‌بندی باکتری اختصاص داده شدند. *Alphaproteotobacteria*، *Bacteroidetes* و *Gammaproteobacteria*، گروه‌های طبقه‌بندی غالب، به ترتیب ۴۵/۸٪، ۳۸٪ و ۱۲٪ از جامعه باکتری هستند. تعداد توالی نمونه‌های بیوفیلم بین ۳۵۰۶ و ۵۰۷۱ متغیر است. در میان آن‌ها، توالی‌های باکتریایی ۳۴/۴-۶۵/۰٪ از کل توالی‌های به دست آمده را شامل می‌شود و آن‌ها به ۳۸ گروه اصلی طبقه بندی باکتری اختصاص داده شده است. فراوان‌ترین گروه‌های طبقه‌بندی شده شامل: *Gammaproteobacteria* (۳۰/۶-۵۷/۷٪)، *Bacteroidetes* (۱۲/۶-۴۹/۴٪)، *Alphaproteobacteria* (۴/۸-۹/۲٪)، *Cyanobacteria* (۲/۱-۴/۱٪)، *Firmicutes* (۰/۵-۵/۷٪)، *Deltaproteobacteria* (۰/۵-۱/۱٪)، *Actinobacteria* (۰/۳-۱/۳٪)، *Epsilonproteobacteria* (۰/۳-۱/۴٪) وOD1 (۰/۱-۰/۷٪) است.

www.SID.ir

Archive of SID

در ارتباط با جزء قارچ، جنس‌های *Aspergillus*، *Alternaria*، *Chaetomium*، *Cladosporium*، *Colletotrichum*، *Nigrospora*، *Pestalotia*، *Penicillium* و *Trichoderma* در ساختار پریفایتون مشاهده شده است (Lavadia *et al*., 2017). Mailafia and Agbede, (2016) نیز بیان کردند که قارچ‌های جدا شده از پره های زیستی پریفایتون شامل *Aspergillus niger* (۵۰٪)، *Penicillium rubrum* (۲۰٪)، و گونه*Fusarium* (۳۰٪) است. شایع‌ترین گونه‌های قارچی جدا شده از بیوفیلم‌های دریایی در خلیج مکزیک شامل *Aspergillus* ، *Aureobasidium*، *Cladosporium* ، *Penicillium* و *Trichoderma* بود (Salamone *et al*., 2016).

ساختار بیوشیمیایی پریفایتون

پریفایتون به طور عمده شامل پلی ساکاریدها، پروتئین‌ها، اسیدهای نوکلئیک، لیپیدها و مواد هومیک است (Saikia, 2011). چندین مطالعه قبلی به طور تقریبی ترکیبات پروتئین، چربی و کربوهیدرات را به ترتیب ۲تا۶۳٪، ۱تا۲۲٪ و ۱۰تا۵۷٪ گزارش کردند (Becker, 2007; Ledger and Hildrew, 2007) پلی ساکاریدها و پروتئین‌ها معمولاً جزء اصلی مواد پلیمری خارج سلولی (EPS)[1] هستند. مواد پلیمری خارج سلولی یک ترکیب پیچیده با وزن مولکولی بسیار بالاست که توسط میکروارگانیسم‌ها ترشح شده و در سطح سلول انباشته می‌شوند (Laspidou and Rittmann, 2002). پولونین برآورد کرد که میانگین مقدار پروتئین پریفایتون جمع‌آوری شده از صخره‌های مرجانی ۱۵٪ بوده است (Polunin, 1988). همچنین Dempster *et al*. (1993) ۲۸ تا ۵۵٪ پروتئین و ۵ تا ۱۸٪ لیپید را در برخی از گونه‌های جلبکی پریفایتون گزارش کردند. Keshavanath *et al*. (2004) میزان پروتئین پریفایتون را ۱۹/۲۷-۳۵/۵۶٪ ثبت کردند. به عنوان یک مجموعه کامل، تمام میکروفلور موجود در ساختار پریفایتون، یک منبع غذایی مکمل محسوب می‌شوند که مواد مغذی ضروری مانند اسیدهای چرب اشباع نشده، استرول‌ها، اسید آمینه، ویتامین‌ها و رنگدانه‌ها را ایجاد می‌کنند که به توسعه ارگانیسم‌ها کمک می‌کند (Thompson *et al*., 2002).

طبقه‌بندی پریفایتون

پریفایتون را می‌توان توسط صفات زندگی و نیز بسترهای ترجیحی آنها تقسیم بندی کرد. اگرچه اصطلاحات تقسیم بندی پریفایتون بسته به نوع بستر واضح است (شکل ۳)، اما صحت چنین مرزبندی هایی در زیستگاه های طبیعی نیاز به مطالعات بیشتر دارد. علاوه بر این، روش‌های نمونه برداری فعلی برای تفکیک دقیق آن‌ها در محیط‌های رسوبی گل آلود کافی نیستند، این مسئله با این واقعیت که رسوبات غالباً از مخلوطی از مواد شنی، سنگی و گل آلود تشکیل می شود، پیچیده‌تر می‌شود.

پریفایتون بسته به اینکه بر روی یا درون: رسوبات بستر (sediment) و یا سطوح جامد (solid surface) شکل گرفته باشد به ترتیب به دو نوع herpobenthos و haptobenthos تقسیم‌بندی می‌شوند. انواع پریفایتون‌های گروه haptobenthos را بر اساس نوع بستر به هشت دسته طبقه‌بندی می‌کنند که این هشت دسته شامل Epiphyton، Epilithon، Epizoon، Epipsammon، Epixylon، Endozoon، Endophyton و Endolithon هستند. Epiphyton به گیاهان، قطعات گیاهی، ماکروفیت و یا میکروالگ‌های بزرگ متصل می‌شود. Epilithon به مواد سختی مانند سنگ متصل می‌شوند. Epipsammon بر روی دانه‌های شن و ماسه رشد می‌کند. Epixylon به چوب متصل شده است. چند نوع دیگر از جمله آن‌هایی که درون حیوانات Endozoon، درون گیاهان Endophyton و درون سنگ Endolithon هستند نیز در محیط های آبی مشاهده شده است (Poulíčková *et al*., 2008). همچنین پریفایتون‌های گروه herpobenthos را به ۴ دسته Metaphyton، Epipelon، Endopelon و Endopsammon طبقه‌بندی می‌کنند (Poulíčková *et al*., 2008). Metaphyton بر روی رسوبات منشا می‌گیرد و لایه‌های جلبکی به طور آزاد شناورند و به هیچ بستری نمی‌چسبند. Epipelon در سطح رسوبات (خاک بستر) زندگی می‌کنند.

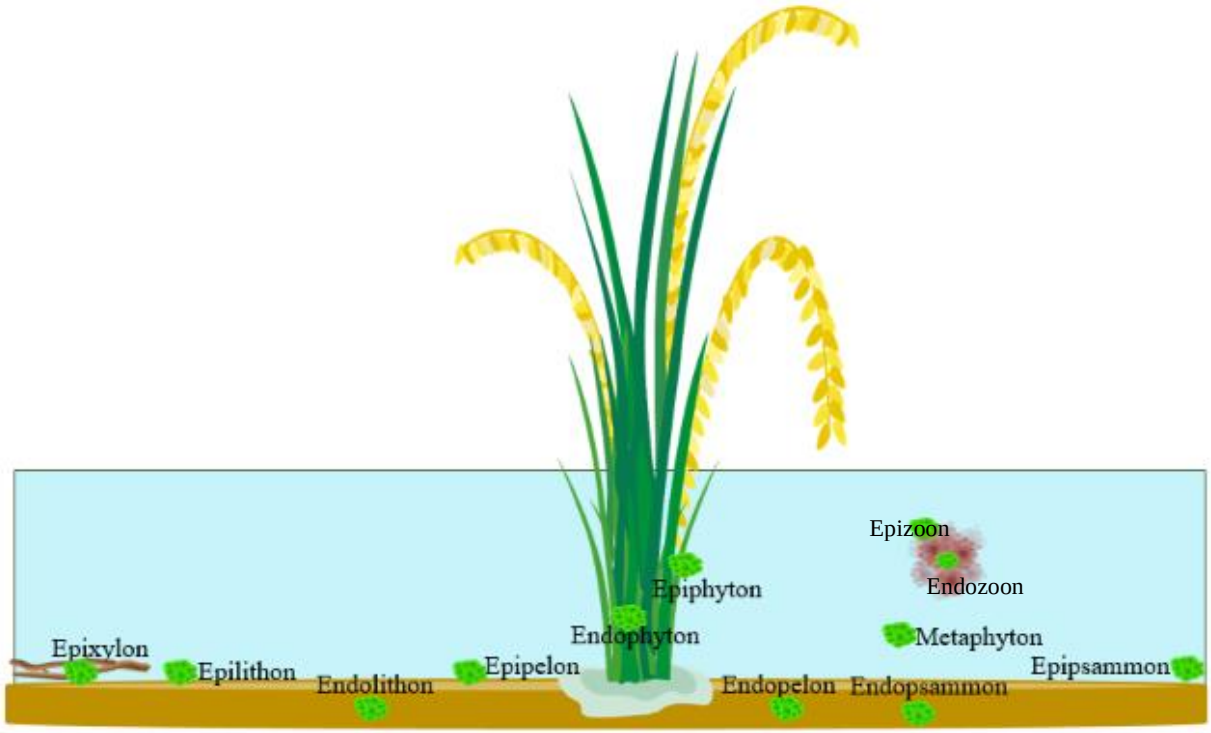
دو تاکسون Epipelon و Epipsammon، به دلیل ماهیت حرکتی خود، حتی برروی محیط‌های مصنوعی به سرعت کلونیزه می‌شوند که اجازه می‌دهد آن‌ها به راحتی توسط جریان آب پراکنده شوند. تاکسون‌های Epiphyton و Epilithon بسیار محکم به سطوح پیرامونی ماکروفیت‌ها متصل می‌شوند و چسبندگی آن‌ها با ترشحات موسیلاژ افزایش می‌یابد (Allan and Castillo, 2007). اپی‌فیتون معمولاً بر روی قسمت‌های گیاهی زندگی می‌کند اما پارازیت گیاهان نمی‌باشد. با این وجود رشد بیش از حد اپی‌فیتون می‌تواند گیاهان را تحت تأثیر قرار دهد (Martin, 2013). Epipelon و Epiphyton از انواعی هستند که به دلیل سهولت در کلونیزاسیون در بسترهای

۱ extracellular polymeric substances

www.SID.ir

Archive of SID

مصنوعی بیشترین مطالعات بر روی آن انجام شده است.



شکل ۳- طبقه‌بندی انواع پریفایتون بر اساس نوع بستر و یا رسوب

Epipsammon بر روی دانه های شن،Metaphyton روی رسوبات ساحلی، Endopsammon درون یا روی رسوبات شنی، Endopelon جابجایی داخل رسوبات آلی،Endozoon در داخل حیوانات، Epizoon روی حیوانات، Epiphyton بر روی ماکروفیت‌های غوطه ور یا میکرو جلبک‌های بزرگ، Endophyton رشد در داخل گیاهان یا موسیلاژ آنها، Epipelon در سطح بستر خاک، Endolithon در داخل سنگ، Epilithonبر روی بستر سخت مثل سنگ، Epixylon بر روی چوب.

عوامل مؤثر بر رشد پریفایتون

عوامل متفاوتی بر تنوع و ترکیبات تاکسونومیکی پریفایتون مانند: ۱) زمان غوطه‌وری، ۲) جریان آب، ۳) بستر، ۴) ترکیب شیمیایی آب ۵) تغذیه کنندگان، ۶) در دسترس بودن مواد مغذی، ۷) شدت و کیفیت نور و ۸) درجه حرارت تاثیر گذارند. سایر عوامل موثر بر تجمع زیست توده پریفایتون شامل: توپوگرافی، زمین شناسی، استفاده از زمین و نوع پوشش گیاهی است (Alikhani and Emami, 2019).

در حالیکه بستر یک سطح فیزیکی برای رشد را فراهم می‌کند، خواص شیمیایی و فیزیکی آن می‌توانند پریفایتون‌ها را تحت تاثیر قرار دهند. ترکیب شیمیایی بسترهای غیر زنده تاثیر زیادی بر روی جوامع پریفایتون و میزان تجمع زیست توده پریفایتیک ندارد، در حالیکه خصوصیات فیزیکی این بسترهای غیر زنده، از قبیل میکروتوپوگرافی و جهت‌گیری، تاثیر زیادی بر جامعه پریفایتیک و ساختار آن دارد. با گذشت زمان، جوامع جلبکی پریفایتون بوسیله یک لایه ژلاتینی با ضخامت بیشتر از یک سانتی‌متر می‌توانند توپوگرافی بستر را تغییر دهند که باعث تغییر شکل و ساختار بستر می‌شود و تاثیر توپوگرافی بر روی توسعه پریفایتون‌ها را کاهش می‌دهد (Murdock and Dodds, 2007; Bergey, 2008).

نور (شدت و فتوپریودیسم) یک عامل کلیدی است که از طریق تأثیر بر دمای محیط و رشد موجودات زنده و گیاهان، کنترل کننده اکولوژی نهرها است. میزان تولید زیست توده و تراکم اتوتروف‌ها معمولاً با نور افزایش می‌یابد. نور همچنین تاثیر قابل توجهی بر تجمع کلروفیل a در محیط‌های آبزی دارد. افزایش نور موجب افزایش نرخ تبدیل مواد معدنی به زیست توده آلی زنده می‌شود. تغییر در فراهمی و شدت نور ممکن است تأثیر عمیقی بر ساختار، فیزیولوژی و رشد پریفایتون داشته باشد (Larned and Santos, 2000; Guschina and Harwood, 2009). تأثیر ناشی از تغییرات در جریان آب بر الگوهای رشد جلبک‌ها، بی‌مهرگان و پوشش گیاهان به خوبی مستند شده است. سرعت جریان می‌تواند تاثیر برش (shearing) یا جذب کننده (assimilating) بر جوامع پریفایتیک بر اساس انواع موجودات موجود در بیوفیلم و ضخامت لایه مرزی انتشار داشته باشد (Growns and Growns, 2001).

گرچه رشد جلبک در طیف وسیعی از دماهای مختلف اتفاق

www.SID.ir

Archive of SID

می‌افتد، اما تغییرات شدید دمای آب می‌تواند میزان متابولیسم جوامع آبزی را تغییر دهد که به نوبه خود بر ساختار جوامع، توزیع گونه، روابط متقابل و تنوع زیستی و فرآیندهای مانند معدنی شدن کربن، تولید اولیه و دنیتریفیکاسیون تاثیر می‌گذارد. نوسانات دما همچنین می‌تواند اثرات خاصی را بر روی غلظت رنگدانه جوامع پریفایتیک داشته باشد. تغییرات در رفتار، ساختار، عملکرد و تراکم بیوفیلم‌ها به علت نوسانات دما بستگی به فعالیت آنزیمی پریفایتون دارد (Demars *et al*., 2011; Larras *et al*., 2013).

در دسترس بودن مواد غذایی، به ویژه نیتروژن و فسفر، نقش مهمی در زیست توده پریفایتون دارد. به طور کلی، افزایش فراهمی مواد مغذی منجر به تغییر در ترکیب تاکسونومیک و افزایش تراکم و ضخامت بیوفیلم‌های پریفایتیک می‌شود. از آنجا که پریفایتون اغلب تحت سلطه دیاتومه‌ها قرار می‌گیرند، در دسترس بودن سیلیسیم نیز باید مورد توجه قرار گیرد. غلظت سیلیسیم اغلب با افزایش عمق در دریاچه‌ها، عمدتاً به علت انحلال پوسته‌های دیاتومه‌ای، افزایش می‌یابد (Wu *et al*., 2016).

ماده آلی در تشکیل بیوفیلم اولیه و توسعه پریفایتون در آب‌های آزاد اهمیت دارد و مقدار ماده آلی به طور مستقیم با سرعت رشد بیوفیلم‌های پریفایتیک مرتبط است. ماده آلی محلول می‌تواند به عنوان یک منبع مواد مغذی به منظور افزایش رشد جلبک‌ها و رشد باکتری‌های هتروتروف باشد (Bernhardt and Likens, 2002). فرآیندهای همچون آللوپاتی و پارازیتیسم نیز می‌تواند فیزیولوژی و رفتار و تغییرات در تراکم، میزان بقا، طول عمر و نرخ رشد میزبان را تغییر دهد.

برهم کنش‌های میکروبی در پریفایتون

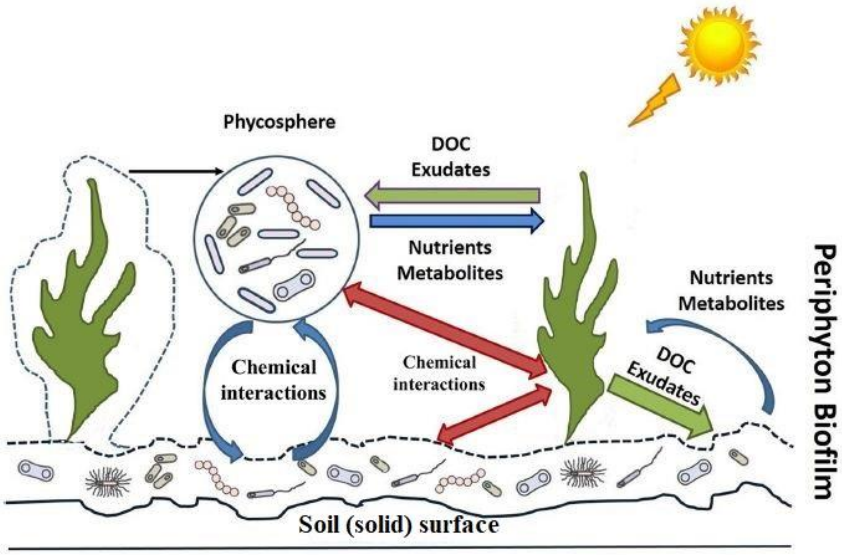
پریفایتون جوامع میکروبی خاصی را در یک ماتریکس پلی ساکاریدی ایجاد کرده و محیط مناسبی را برای تعاملات میکروبی در فواصل مکانی کوتاه فراهم می‌کنند. بیوفیلم‌های پریفایتیک زیستگاه مناسبی را برای تعداد زیادی از موجودات زنده مانند جلبک‌ها، پروتوزوها، نماتدها و حتی برخی از حشرات را به وجود می‌آورند (Battin *et al*., 2016). به نظر می‌رسد علاوه بر تعاملات زیستی بین اجزاء میکروبی در پریفایتون، جوامع پریفایتون یک شبکه درهم تنیده از باکتری‌های آزادزی و مواد آلی مرده در محیط اطراف را تشکیل می‌دهند. توسعه فناوری‌ها و روش‌های جدید بسیاری از مکانیسم‌های عملکردی را در بین اجزاء میکروبی آشکار ساخته است. با این حال، بسیاری از جنبه‌های اساسی فعل و انفعالات میکروبی در اکوسیستم‌های آبی تقریباً به طور انحصاری در منطقه پلاژیک و بنتیک مورد مطالعه قرار گرفته است. این مطالعات منجر به ایجاد فرضیه Black Queen Hypothesis (BQH)، و توسعه مفهوم فایکوسفر[1] در منطقه پلاژیک شده است. در اکولوژی آب، مفهوم فایکوسفر شامل فعل و انفعالات بین میکروارگانیسم‌های اتوتروف و هتروتروف، مشابه مفهوم ریزوسفر در خاک، در نظر گرفته می‌شد. بدین ترتیب، فیکوسفر منطقه اطراف سلول، زنجیره یا کلنی جلبکی را به تصویر می‌کشد و منطقه‌ای را نشان می‌دهد که رشد باکتری توسط مواد خارج سلولی جلبک تحریک می‌شود (Bell and Mitchell, 1972). مطالعات بعدی بر روی پلانکتون تأیید کرد که فیتوپلانکتون‌ها توسط یک لایه مرزی پخشیده احاطه شده‌اند، که در آن مواد دفع شده فیتوپلانکتون به اندازه‌ای است که توسط باکتری‌ها شناسایی می‌شود و امکان برقراری ارتباط و تعامل شدید با جلبک‌ها را فراهم می‌کند (شکل ۴) (Jonsson *et al*., 2009). در همان زمان، محققان اشاره کردند که از فایکوسفر به عنوان یک زیستگاه متمایز برای باکتری‌ها بسیار غفلت شده است (Ramanan *et al*., 2016). گسترش مفهوم فایکوسفر به اجزاء جلبکی پریفایتون و در نظر گرفتن اینکه همه اجزاء در تماس نزدیکی با یکدیگر هستند، این سوال را پیش می‌آورد که آیا فایکوسفر جلبک‌های پریفایتون را به عنوان یک زیستگاه جداگانه و خاص زیست محیطی در نظر گرفته شده است که توسط جوامع میکروبی هتروتروف متمایز اشغال گردیده است. علاوه بر این، از آنجا که همه ارگانیسم‌های پریفایتون در تماس نزدیک با هم هستند فعل و انفعالات شدیدی بین آنها ایجاد می‌شود. دو نوع تعامل اصلی بین میکروب‌ها در این جوامع وجود دارد: رقابت و همکاری. مفهوم همکاری اخیراً از طریق فرضیه BQH ایجاد شده است، که پیشنهاد می‌کند این همکاری می‌تواند نتیجه‌ای از تکامل باکتری‌های همزیست و از دست دادن ژن‌های سازگار باشد (Morris *et al*., 2012). این نشان می‌دهد که برخی از باکتری‌های آزادزی به دلیل از دست دادن تعدادی از ژن‌ها در طی تکامل کاهش دهنده ژنوم، به عملکرد باکتری‌های دیگر وابسته هستند. فرضیه تغذیه متقابل، گونه های موجود را به عنوان "کمک کننده" و "ذینفع" تعیین می‌کند (Elias and Banin, 2012). برخلاف بسیاری از نظریه‌های دیگر، BQH پیشنهاد می کند که روابط بین کمک کننده و ذینفع لزوما از تعاملات مستقیم ناشی نمی‌شود، اما ذینفعان می توانند به راحتی عملکردهای پرهزینه‌ای را که توسط آنها انجام می‌شد را متوقف کنند (Morris *et al*., 2012). با این حال، در مورد بیوفیلم‌ها و فعل و انفعالات جلبکی و باکتریایی، جوامع میکروبی با توجه به نوع بستر و توانایی همزیستی با یک میزبان جلبکی

۱. phycosphere

www.SID.ir

Archive of SID

خاص و سایر میکروب‌ها با انتخاب روبرو می‌شوند. همچنین، مطالعات بر روی فعل و انفعالات دیاتوم و باکتری‌ها نشان می‌دهد که وابستگی ویژه‌ای بین میزبان جلبکی و باکتری‌ها وجود دارد (Stock *et al*., 2019). علاوه بر این، باکتری‌ها می‌توانند با تقویت رشد یک گونه و سرکوب رشد سایر گونه‌ها، بر ترکیب جامعه دیاتوم تأثیر بگذارند (Koedooder *et al*., 2019). بنابراین، جامعه زیستی پریفایتون و بویژه تجمیع باکتری-دیاتوم، توانایی زیادی برای سنجش دقیق مکانیسم‌های تغذیه متقابل و ارزیابی جهش‌هایی که منجر به از دست دادن عملکرد می شود را دارد. توسعه مفاهیم جدید، مبتنی بر تکامل ژنوم میکروبی و سیگنال‌های شیمیایی، نویدبخش پیشرفت دانش ما در مورد فعل و انفعالات میکروبی و نقش اکولوژیکی آن‌ها، به ویژه در پریفایتون است (Gubelit and Grossart, 2020).



شکل ۴- برهمکنش‌های میکروبی در پریفایتون (Gubelit and Grossart, 2020)

نقش پریفایتون در چرخه نیتروژن در شالیزارها

نیتروژن محدودترین عنصر غذایی در تولید برنج در شالیزارها است برای تولید یک کیلوگرم محصول برنج معمولاً به ۰/۰۷- ۰/۰۵ کیلوگرم نیتروژن نیاز است (Ladha and Reddy, 2003). از دست دادن نیتروژن از طریق تصعید آمونیاک، نیتریفیکاسیون و دنیتریفیکاسیون دلیل اصلی بهره‌وری کم نیتروژن در تالاب های مصنوعی مانند شالیزارها می باشد (شکل ۵الف) (Su *et al*., 2017; Liu *et al*., 2017). از آنجا که آمونیوم (به عنوان مثال NH_4HCO_3، $(NH_4)_2SO_4$، NH_4Cl) رایج ترین کود نیتروژن مصرفی در شالیزارها است، طی فرآیند فتوسنتز و مصرف دی اکسید کربن توسط پریفایتون، تصعید آمونیاک و هدررفت نیتروژن افزایش یافته و میزان pH تا حدودی افزایش می یابد (Cao *et al*., 2013). به طور کلی نیتریفیکاسیون در ۰-۲ میلی‌متر زیر ریزوپلان و دنیتریفیکاسیون بین ۱،۵ - ۵،۰ میلی متر زیر ریزوپلان اتفاق می افتد (Zhu *et al*., 2003). با این حال، اکسیژن آزاد شده توسط پریفایتون در فرآیند فتوسنتز می‌تواند سطح اکسیژن محلول آب و خاک سطحی را در تالاب ها افزایش دهد و درنهایت نیتریفیکاسیون آمونیوم و اوره را ایجاد کند. پس از آن، نیترات ممکن است به ناحیه بی هوازی منتقل شود و در حضور باکتری‌های دنیتریفیکاتور به نیتروژن تبدیل شود. خاک پوشیده از آب معمولاً دارای توان دنیتریفیکاسیون شدید است به ویژه هنگامی که با میزان متوسط ماده آلی ترکیب شود.

تثبیت زیستی نیتروژن یک ویژگی متمایز بسیاری از گونه‌های سیانوباکتری که عمدتا پریفایتون را در تالاب ها تشکیل می‌دهند می‌باشد (شکل ۵ب) (Ladha and Reddy, 2003; Pereira *et al*., 2009). جمعیت سیانوباکتری‌های تثبیت کننده نیتروژن در شالیزارها در اواخر مرحله رشد و بلوغ پریفایتون هنگامی که نیتروژن در آب کاهش پیدا می‌کند، افزایش می‌یابد (Su *et al*., 2017). جذب نیتروژن (آلی شدن) توسط پریفایتون در تالاب‌های مصنوعی می‌تواند ۳۰ تا ۵۰ درصد میزان نیتروژن را در آب کاهش دهد (شکل ۵ج)، زیرا رشد جلبک‌ها و باکتری‌ها در درجه اول به نیتروژن موجود در آب بستگی دارد (Liu *et al*., 2017). با این حال ، نیتروژن جذب شده توسط پریفایتون به شکل آلی تبدیل شده و در زیست توده حفظ می شود. پس از پوسیدگی بیوفیلمهای پریفایتیک ، نیتروژن دوباره به خاک / رسوب رها می شود و پریفایتون را می توان به عنوان یک مخزن موقت نیتروژن و کود کند رهش در نظر گرفت (شکل ۵د) (Nakanishi *et al*., 2014). جذب روش دیگری برای کاهش غلظت نیتروژن در آب

www.SID.ir

Archive of SID

برکه‌ها و شالیزارها است. به طور کلی، نباید از اثر تاثیر مثبت پریفایتون در تسهیل طبیعی چرخه نیتروژن در شالیزارها غافل شد. اگرچه افزایش pH و آزاد شدن اکسیژن ناشی از فتوسنتز بیوفیلمهای محیطی ممکن است باعث از بین رفتن نیتروژن شود، اما تثبیت زیستی نیتروژن و جذب نیتروژن معدنی می‌تواند نیتروژن را در زیست توده حفظ کرده و سپس آن را در خاک / رسوب آزاد کند.

با در نظر گرفتن پریفایتون به عنوان یک مجموعه گسترده، به مطالعات عمیق تر علمی و مولکولی برای درک ترکیب و رفتار جوامع میکروبی آن نیاز است تا بینش بیشتری نسبت به پویایی فرآیندهای سطح خرد و کلان درگیر داشته باشیم. چنین آگاهی هدررفت نیتروژن را تا حد زیادی کاهش می‌دهد و در نتیجه کارایی استفاده از نیتروژن را در تالاب های مصنوعی مانند شالیزارها بهبود می بخشد.

نقش پریفایتون بر چرخه فسفر در شالیزارها

فسفر یک ماده مغذی ضروری برای رشد محصولات کشاورزی است و تأمین کافی آن در خاک حیاتی است (Zhang *et al.*, 2008). با این حال فسفر مهمترین عامل در بروز پدیده اوتروفیکاسیون[1] (هوپرورش) از طریق ایجاد مزاحمت ناشی از افزایش غیر طبیعی رشد و تکثیر جلبک های مضر در آبهای سطحی(کم عمق) است (Smith and Schindler, 2009). بر این اساس، آزادسازی فسفر در آبراه های طبیعی باید کنترل شود (Lu *et al.*, 2016b). اما کنترل آن از منابع آلودگی های غیر نقطه‌ای (فراگیر) مانند رواناب کشاورزی معمولاً دشوار است. مزارع شالی یکی از منابع مهم آلودگی‌های غیر نقطه ای فسفر محسوب می‌شوند. به دلیل افزایش جمعیت انسانی و محدود بودن زمین های کشاورزی، خاک‌های شالیزار معمولاً بیش از حد کوددهی می‌شوند. با این وجود، همه بخش‌های فسفر در خاک/ رسوب به طور مستقیم برای جذب گیاه در دسترس نیست. در میان بخش-های مختلف فسفر، فسفر محلول در آب از بخش‌های کلیدی هستند که می‌توانند به طور مستقیم توسط گیاه جذب شوند (Hinsinger, 2001). در نتیجه ، غلظت فسفر در خاک شالیزار به مراتب بیش از حد مطلوب زراعی برای تولید محصول است (Huang *et al.*, 2014). عوامل متعددی می توانند فراهمی زیستی فسفر را در خاکهای شالیزاری تحت تأثیر قرار دهند ، مانند نوع و مقدار رس، pH، پتانسیل رداکس، میزان فسفر کل خاک ، جامعه میکروبی، غلظت اکسیدهای آهن و آلومینیوم در شرایط اسیدی، و مقدار کربنات کلسیم در خاک‌های قلیایی (Shafqat and Pierzynski, 2014). گزارش شده است که پریفایتون نقشی اساسی در چرخه فسفر دارد و می تواند به عنوان یک منبع فسفر بالقوه در تالاب ها عمل کند (Dodds, 2003؛ Drake *et al.*, 2012). از یک طرف، پریفایتون میل زیادی به فسفر دارد و می تواند از طریق به دام انداختن (Dodds, 2003)، اسیمیله کردن (Liu *et al.*, 2016a)، جذب (Lu *et al.*, 2014a)؛ یا هم رسوبی (Borovec *et al.*, 2010) آن را به طور موثری از آب آزاد خارج کند. از طرف دیگر، پریفایتون می‌تواند آنزیم‌های خارج سلولی مانند فسفاتاز قلیایی را ترشح کند که می تواند فسفات‌های نامحلول آلی را به فسفر محلول تبدیل کند (Ellwood *et al.*, 2012; Lu *et al.*, 2014b).

مطالعه‌ای که توسط Wu *et al.* (2016) انجام شد نشان داد که حضور پریفایتون در شالیزارها پیوسته باعث کاهش غلظت فسفر در آب سطحی تا ۱۲-۲ میلی‌گرم در لیتر و محتوای فسفر خاک شالیزار به ویژه فسفر به آسانی در دسترس بین ۳۲۰-۱۴۰ میلی‌گرم در کیلوگرم در مقایسه با عدم حضور پریفایتون شد (Wu *et al.*, 2016). مقدار pH بالا (مثلا ۱۰-۸) که با انجام فرآیند فتوسنتز توسط لایه پریفایتون القا می‌شود، که در نتیجه آن فسفر محلول با نمک‌های فلزی رسوب تشکیل می‌دهد (مثلا کلسیم) و در نهایت آزاد شدن فسفر از خاک/ رسوب به آب سطحی کاهش می‌یابد (Lu *et al.*, 2017). علاوه بر این، جلبک در لایه پریفایتون دارای ظرفیت بالایی در جذب فسفر می‌باشد (Liu *et al.*, 2017). زیست توده جلبک می‌تواند به طور موقت فسفر را به شکل اتصال با آهن، آلومنیوم و کلسیم از فاز محلول خارج کند و آزادسازی آن در خاک زمانی انجام می شود که زیست توده پس از زهکشی تخریب می‌شود (Lu *et al.*, 2016a). این مکانسیم ذخیره سازی فسفر می‌تواند تا حد زیادی به کاهش تخلیه فسفر محلول از شالیزارها کمک کند (شکل ۵).

فسفر حبس شده بسته به این که به شکل فیزیکی (درون کپسولی[2]) یا با کانی‌های ثانویه (به عنوان مثال آهن، آلومنیوم، کلسیم) نگهداری شود به عنوان فرم کمتر در دسترس برای گیاهان یا دیگر موجودات شناخته می‌شود (Zhang *et al.*, 2017). معمولاً pH بالا (< ۸) و حضور پریفایتون در شالیزار ممکن است این فرآیند را افزایش دهد و قابلیت زیست فرآهمی فسفر در خاک/ رسوب را کاهش دهد. با این حال، تشکیل فسفر حبس شده را می‌توان به عنوان یک فرآیند تثبیت در نظر گرفت که می‌تواند فسفر محلول را از آب و خاک/ رسوب جذب کند و آنرا را بر روی لایه پریفایتون تثبیت کند و از هدررفت آن در طی

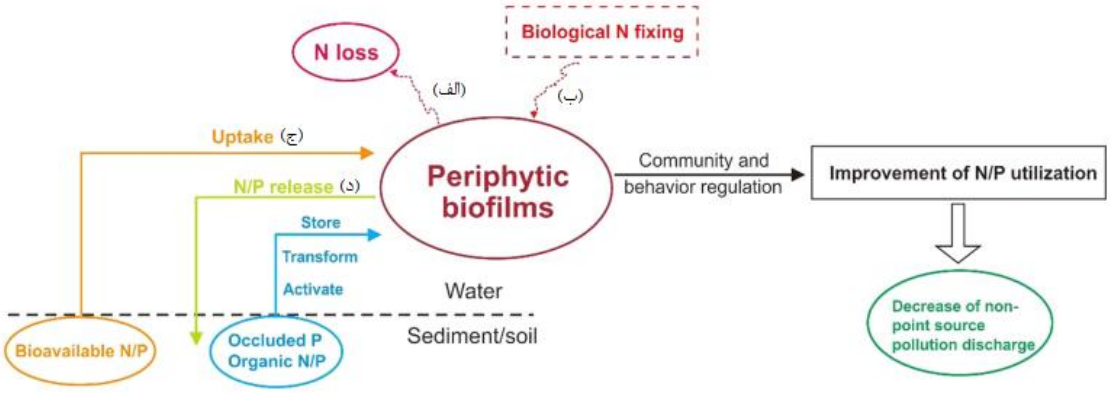
1 Eutrophication

۲ physically encapsulated

www.SID.ir

Archive of SID

زهکشی جلوگیری نماید (Wu *et al*., 2016). علاوه بر تثبیت فسفر با تشکیل رسوب با نمک‌های فلزی، حضور باکتری‌های حل کننده فسفات به طور موثری می‌تواند ترکیب Ca-P را حل نموده و به این ترتیب فسفر رسوب کرده در بخش خاک/ رسوب قابل دسترس گیاه شود (Maitra *et al*., 2015). بر این اساس، افزایش فرآوانی باکتری‌های حل کننده فسفات در لایه پریفایتون ممکن است به زیست فراهمی فسفر در خاک/ رسوب کمک کند. تولید آنزیم خارج سلولی از دیگر ویژگی‌های لایه پریفایتون است. فسفاتاز می‌تواند توسط لایه پریفایتون آزاد شود. این آنزیم، فسفر نامحلول به شکل آلی را از طریق هیدرولیز به شکل معدنی تبدیل می‌کند (Ellwood *et al*., 2012; Flemming and Wingender, 2010). آنزیم‌های فسفاتاز همچنین می‌توانند انواع فسفو استرها را هیدرولز و فسفات را از مولکول‌های آلی حل نموده و برای جذب سلول در دسترس قرار دهند. تحریک تولید و فعالیت آنزیم-های فسفاتاز توسط لایه پریفایتون می‌تواند زیست فراهمی و استفاده از فسفرهای آلی را در شالیزارها افزایش دهد (شکل ۵). علاوه بر این، برخی از باکتری‌ها و قارچ های پریفایتون می‌تواند از طریق ساز وکارهای مختلف فسفات‌های نامحلول تشکیل شده را به شکل فسفر محلول درآورند. به عنوان مثال، تیم تحقیقاتی ما در تحقیقی که روی اجزاء نمونه‌های پریفایتون شالیزارهای استان گیلان صورت گرفت نشان داد که بیشترین مقدار فسفر محلول توسط جدایه‌های باکتری (در محیط اسپربر حاوی تری کلسیم فسفات) مربوط به سویه *Acinetobacter calcoaceticus* بمقدار ۹/۲± ۳۵۴ میلی‌گرم در لیتر بود؛ همچنین مقدار pH در محیط رشدی این جدایه ۰/۰۸± ۳/۸ ثبت شد. کاهش pH محیط می‌تواند به دلیل تولید اسیدهای آلی توسط این سویه باشد که بیشترین اسید تولیدی توسط این سویه از نوع ۲-کتوگلوکونیک اسید و گلوکونیک اسید بود. روند تغییرات pH در محیط اسپربر با مقدار فسفر محلول همبستگی داشت به طوری که با کاهش pH محیط، میزان فسفر محلول افزایش نشان داد. علاوه بر این سویه‌های قارچ *Penicillium minioluteu* و *Talaromyces stipitatus* در محیط کشت مایع حاوی تری کلسیم فسفات دارای توانایی بالایی در انحلال فسفر بودند و غلظت فسفر حل شده در محیط به ترتیب به ۶ ± ۷۴۲ و ۷± ۸۱۸ میلی گرم در لیتر پس از تلقیح با این قارچها رسید (داده ها منتشر نشده).



شکل ۵- نقش لایه پریفایتون بر چرخه نیتروژن و فسفر در شالیزارها (Wu *et al*., 2018)

نقش پریفایتون در چرخه پتاسیم در شالیزارها

عنصر پتاسیم به عنوان یک ماده مغذی ضروری و یک ترکیب اصلی در تمام سلول‌های زنده در نظر گرفته می‌شود. به طور طبیعی، خاک دارای مقادیر فراوان پتاسیم است. با این حال بخش عظیمی از پتاسیم موجود در خاک برای جذب گیاه در دسترس نیست. باکتری‌های حل کننده پتاسیم می‌توانند کانی‌های معدنی حاوی پتاسیم (بیوتیت، فلدسپات، ایلایت، مسکوویت، ارتوکلاز و میکا) را حل کرده و پتاسیم نامحلول را به فرم‌های محلول تبدیل و برای گیاه قابل جذب نماید. بسیاری از باکتری‌ها مانند *Acidothiobacillus ferrooxidans*، *Paenibacillus spp.*، *Bacillus mucilaginosus*، *B. edaphicus* و *B. circulans* توانایی حل کردن کانی‌های معدنی پتاسیمی را دارند (Etesami *et al*., 2017). باکتری‌های حل کننده پتاسیم از طریق تولید اسیدهای آلی و غیرآلی، واکنش‌های پلی ساکارید، کمپلکس، کلات و تبادل می‌توانند کانی های سیلیکاتی را حل کنند. از این رو، تولید و مدیریت کودهای بیولوژیکی حاوی باکتری‌های حل کننده پتاسیم می‌تواند جایگزینی موثر برای کودهای شیمیایی پتاسیمی باشد (Etesami *et al*., 2017). میکروبیوم پریفایتون حاوی مجموعه‌ای از باکتری‌ها و از جمله انواع آزاد کننده پتاسیم می‌باشد و احتمالا بیوفیلم‌های پریفایتیک بر مهاجرت و حمل و نقل پتاسیم در شالیزارها و در نتیجه رشد گیاهان برنج تأثیر می‌گذارند. لذا تیم تحقیقاتی ما در یک مطالعه‌ای نشان داد که

www.SID.ir

Archive of SID

مقدار پتاسیم آزاد شده از منبع مسکوویت در محیط الکساندروف توسط دو جدایه باکتری *Bacillus cereus* و *Acinetobacter calcoaceticus* و دو جدایه قارچ *Penicillium minioluteu* و *Talaromyces stipitatus* جداسازی شده از پریفایتون‌های مختلف به ترتیب برابر ۱/۸ ± ۵۷/۲، ۱/۴ ± ۴۴/۲، ۰/۹ ± ۱۶۵/۱ و ۱/۴۹ ± ۹۳/۶ میلی‌گرم در لیتر گزارش شد. مقدار pH در محیط حاوی این چهار جدایه نیز به ترتیب برابر ۰/۰۳ ± ۴/۴، ۰/۰۸ ± ۴/۵ ، ۰/۰۶ ± ۲/۷ و ۰/۰۶ ± ۴/۰ بود (داده ها منتشر نشده). از این رو باکتری‌های حل کننده پتاسیم جداسازی شده از پریفایتون احتمالا این پتانسیل را دارند که به عنوان ماده تلقیح کننده زیستی برای کاهش مصرف کود شیمیایی پتاسیم برای تولید برنج در شرایط آبیاری غرقاب مورد استفاده قرار گیرند، که این موضوع باید در تحقیقات آینده مورد بررسی قرار گیرد.

نقش پریفایتون در جوانه زنی و رشد گیاه برنج در شالیزار

بیوفیلم‌های پریفایتیک نقش مهمی به عنوان منبع انرژی و غذایی و بر گردش عناصر غذایی بین خاک و آب و لذا بر جوانه زنی بذور و رشد گیاهان برنج در شالیزارها دارد. علیرغم اهمیت اقتصادی قابل توجه و گسترده مزارع شالیزاری، بیشتر تحقیقات فعلی در مورد بیوفیلم‌های پریفایتیک بر حوضچه ها، رودخانه ها، نهرها و دریاچه ها تمرکز دارد. hitton and Roger, (1989)، گزارش کردند که گنجاندن سیانوباکتری‌ها در خاک‌های شالیزار با اثری معادل افزودن ۲۰-۳۰ کیلوگرم در هکتار کود نیتروژن و فسفر عملکرد برنج را افزایش داد. با این حال، استدلال عموم این بود که گنجاندن سیانوباکتری‌ها در مزارع شالیزاری به ویژه در شرایط واقعی منافع محدودی دارد. در مقایسه با یک گونه میکروبی منفرد مانند سیانوباکتری‌ها، پریفایتون به صورت کمپلکس میکروبی بوده و دارای آرایش ساختاری پیچیده تر و همچنین دارای عملکردهای اکولوژیکی پایدار هستند (Yang *et al*., 2016). به عنوان مثال، منافذ ریز زیادی در سطح پریفایتون وجود دارد (Lu *et al*., 2014a)، که به عنوان مکان‌های جذب عمل می‌کنند و انتقال مواد مغذی مانند نیتروژن و فسفر را به طور مستقیم از آب امکان پذیر می‌کنند (Dodds, 2003; Wu *et al*., 2011). علاوه بر این، ثابت شده است که بیوفیلم‌های پریفایتیک می‌توانند از طریق تولید آنزیم‌هایی مانند نیتروژناز و یا فسفاتاز، بترتیب نیتروژن ملکولی (N_2) هوا را تثبیت کرده و یا فسفر آلی را به شکل غیرآلی تبدیل و قابل جذب نمایند (Ellwood *et al*., 2012; Wu *et al*., 2018). با این وجود حضور پریفایتون در شالیزار همراه با گیاهان برنج منجر به رقابت برای جذب مواد غذایی و فضا نیز می شود. فعل و انفعالات رقابتی حاصل باید برای بررسی تأثیر آن‌ها بر رشد گیاه برنج و تولید محصول در نظر گرفته شود. تاثیر پریفایتون شکل گرفته بر روی بستره های مختلف (خاک، کاه و بیوچار) در جوانه زنی بذور برنج، و رشد آن ها در شالیزار توسط Lu *et al*. (2017) بررسی شد. بستره به عنوان یک عامل تعیین کننده در ترکیب جامعه زیستی بیوفیلم‌های پریفایتیک و رشد آن در دریاچه‌ها و آب‌های روان در نظر گرفته می‌شود. در مقایسه با بستره خاک، استفاده از کاه به عنوان بستره باعث افزایش تولید و متابولیسم زیست توده پریفایتون شد. کاه یک منبع غنی کربن است و بنابراین میزان مواد آلی و رشد بیوفیلم‌های پریفایتیک را افزایش می‌دهد (Hao *et al*., 2008). با این حال، استفاده از بیوچار به به عنوان بستره، رشد پریفایتون را در مزارع شالیزاری مهار کرد و در نتیجه فعالیت میکروبی و زیست توده کمتری ایجاد نمود (Lu *et al*., 2017). گزارش شده است که بیوچار می تواند با ایجاد میکروزیستگاه‌های بیشتر (Wardle *et al*., 2008)، منبع مواد آلی ناپایدار (Graber *et al*., 2010) و تنظیم نگهداری مواد مغذی (Keech *et al*., 2005)، رشد میکروارگانیسم‌های خاک را تسهیل کند. اما، مهار فعالیت‌های میکروبی خاک توسط بیوچار نیز بسته به نوع و میزان بیوچار (مواد اولیه بیوچار و درجه حرارت پیرولیز) و همچنین نوع خاک گزارش شده است Singh *et al*., (2010). عوامل زیادی در جوانه زنی بذور برنج در مزارع شالیزاری از جمله آب، دما و pH تأثیر دارند. با این حال، اثر پریفایتون به ندرت شناخته شده است، حضور بیوفیلم‌های پریفایتیک در حدفاصل بین خاک و آب در مزارع شالیزار بصورت همه جایی وجود دارد (Yang *et al*., 2016). بنابراین کم و بیش خصوصیات فیزیکی و شیمیایی خاک و سطح آب به ویژه pH را تغییر می دهد. در نتیجه وجود پریفایتون بر جوانه زنی بذر برنج تأثیر می‌گذارد. در آن مطالعه، وجود پریفایتون جوانه زنی بذر برنج را تسهیل کرد، اما متعاقباً نشاط و رشد گیاهچه‌های برنج را مهار نمود. یک دلیل احتمالی برای این پدیده این است که وجود پریفایتون در سطح خاک باعث تغییر وضعیت حرارتی و آبی لایه سطحی خاک می‌شود (Lu *et al*., 2017). Belnap *et al*. (2001) گزارش کردند که وجود پوسته‌های زیستی خاک در اکوسیستم‌های بیابانی دمای سطح خاک را تا ۱۴ درجه سانتی‌گراد بیشتر از خاک بدون پوسته افزایش می‌دهد. پریفایتون موجود در سطح خاک شالیزار ها را تا حدی می‌توان به عنوان نوعی پوسته بیولوژیکی خاک های خشک در نظر گرفت. در نتیجه وجود پریفایتون باعث افزایش دما و رطوبت سطح خاک و در

www.SID.ir

Archive of SID

نهایت افزایش جوانه‌زنی بذر برنج می‌شود. کاهش نشاط گیاهچه‌های برنج ممکن است به دلیل کاهش توانایی نفوذ ریشه باشد (Lu et al., 2017)، ریشه رکن حیاتی در گیاه است و مواد مغذی ضروری را برای رشد و نمو برنج تامین می‌کند. در سطح خاک، پریفایتون یک پوسته زیستی را تشکیل می‌دهد که می‌تواند بصورت نسبی از نفوذ ریشه برنج به خاک جلوگیری کند و در نتیجه از نشاط گیاهچه برنج بکاهد. تأثیر پریفایتون بر رشد برنج نیاز به بررسی بیشتر در مراحل مختلف رشدی گیاه دارد (Lu et al., 2017).

نقش پریفایتون در کاهش آلودگی در شالیزارها

هر چند که کشاورزی و تولید محصولات بدون استفاده از کود شیمیایی امکان پذیر نیست، ولی مصرف بی‌رویه‌ی این نوع کودها به یک نگرانی در میان کارشناسان محیط زیست و حتی کشاورزی تبدیل شده است. در این میان کودهای شیمیایی و تاثیرات مخرب آن‌ها بر محصولات، محیط زیست و بدن انسان مورد توجه قرار گرفته است. مصرف این نوع کودها در اراضی کشاورزی سبب افزایش غلظت نیترات در آب‌های زیرزمینی و سطحی و بروز آلودگی های غیر نقطه‌ای (فراگیر) می‌شود. که این موضوع به رغم مفید بودن برای رشد گیاهان سلامت انسان‌ها را به خطر می‌اندازد. همچنین آلودگی کادمیم و عمدتا" توسط کودهای شیمیایی فسفاتی به عنوان یکی از اصلی‌ترین منابع افزایش این عنصر آلاینده در کشاورزی مدرن به شمار می رود که با افزایش سطح کادمیم خاک مقدار آن در محصولات برداشت شده نیز افزایش می‌یابد (Samonte *et al*., 2006). در میان راهبردهای مختلف کاهش آلودگی‌های غیرنقطه‌ای، رویکرد پیشگیرانه کاهش میزان ورودی کود به شالیزارها به عنوان کارآمدترین روش در نظر گرفته می‌شود که شامل غربالگری و بهینه‌سازی کود مناسب شالیزارها است (Ongley *et al*., 2010) . به دلیل تاثیر مثبت پریفایتون در تنظیم چرخه عناصر غذایی گیاه، تحقیقات بیشتر باید به منظور بهبود کارایی استفاده از کود در جهت کاهش آلودگی آلودگی‌های غیرنقطه‌ای در شالیزارها صورت گیرد (Samonte *et al*., 2006).

نتیجه‌گیری و جنبه‌های تحقیقاتی آینده

تا حال حاضر بیشتر تحقیقات در زمین‌های غرقاب مصنوعی مانند شالیزارها تنها بر دو فاز: آبی و خاکی، متمرکز بوده و اهمیت بیوفیلم‌های پریفایتیک (پریفایتون)، بین این دو، به عنوان سومین فاز نادیده یا دست کم گرفته شده است. گزارش‌های متعدد ثابت نموده است که این لایه زیستی به صورت یک ماتریکس پیچیده شامل انواع اتوتروف و هتروتروف از جمله انواع مختلف جلبک، باکتری، قارچ، پروتوزوئرها، و متازوآ می‌باشند که به عنوان فاز سوم بین آب غرقاب و لایه خاک در شالیزارها، نقش قابل توجهی در فرآیندهای تغییر و تبدیل عناصر غذایی از جمله نیتروژن، فسفر و پتاسیم دارد. بر این اساس، پریفایتون می‌تواند باعث بهبود کارایی استفاده از کود و کاهش آلودگی‌های غیرنقطه‌ای (فراگیر) شود. تحقیقات آتی باید بر روی شناسایی و غنی‌سازی میکروارگانیسم‌های تثبیت کننده نیتروژن، حل کننده فسفات‌های نامحلول آلی و معدنی و میکروارگانیسم‌های حل کننده کانی‌های سیلیکاتی در پریفایتون برای بهبود کارایی استفاده از کود در شالیزارها متمرکز شود. دستورالعمل‌های تحقیقاتی بین رشته‌ای در زمینه بیوتکنولوژی، اکولوژی و مهندسی ژنتیک، باید جنبه‌های زیر را در نظر بگیرند: (i) برآورد کمی سهم پریفایتون در هدررفت نیتروژن، به ویژه نقش آنها در تصعید آمونیاک، نیتریفیکاسیون و دنیتریفیکاسیون، و ارائه دستورالعمل‌هایی برای به حداقل رساندن هدررفت نیتروژن؛ (ii) شناسایی سیانوباکتری‌های تثبیت کننده نیتروژن در پریفایتون و ارزیابی سهم آنها در جریان نیتروژن در شالیزارها، (iii) جداسازی و غنی‌سازی میکروارگانیسم‌های حل کننده فسفات‌های نامحلول معدنی و میکروارگانیسم‌های مولد آنزیم فسفاتاز (انحلال فسفات‌های نامحلول آلی) در پریفایتون برای کمک به درک مکانیسم‌های بیوشیمیایی درگیر در فعال‌سازی فسفر مسدود شده؛ و (iv) جداسازی و غنی‌سازی میکروارگانیسم‌های حل کننده کانی‌های سیلیکاتی در پریفایتون و استفاده از توانایی های آن ها در شالیزارها مورد توجه قرار گیرد.

"هیچ‌گونه تعارض منافع توسط نویسندگان وجود ندارد"

REFERENCES

Abalos, D., Jeffery, S., Sanz-Cobena, A., Guardia, G., & Vallejo, A. (2014). Meta-analysis of the effect of urease and nitrification inhibitors on crop productivity and nitrogen use efficiency. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *189*, 136-144.

Alikhani, H. A., & Emami, S. (2019). Periphyton is an opportunity to achieve sustainable agriculture. *16th Iranian soil science congress*. (In Farsi)

Alikhani, H. A., Ahmadi, H., Etesami, H., Noroozi, M., Asadi-Rahmani, H., & Emami, S. (2020). A study of the algae flora of the periphyton community in aquatic ecosystems of Guilan province. Soil Biology. (In Farsi)

Allan, J. D., & Castillo, M. M. (2007). Stream ecology: structure and function of running waters. Springer

www.SID.ir

Archive of SID

Science & Business Media.

Azeem, B., KuShaari, K., Man, Z. B., Basit, A., & Thanh, T. H. (2014). Review on materials & methods to produce controlled release coated urea fertilizer. Journal of Controlled Release, 181, 11-21.

Azim, M. E. (2009). Photosynthetic periphyton and surfaces. Encyclopedia of Inland Waters, Academic Press, Oxford, pp. 184-191.

Azim, M. E., Verdegem, M. C., van Dam, A. A., & Beveridge, M. C. (Eds.). (2005). *Periphyton: ecology, exploitation and management*. CABI.

Battin, T. J., Besemer, K., Bengtsson, M. M., Romani, A. M., & Packmann, A. I. (2016). The ecology and biogeochemistry of stream biofilms. *Nature Reviews Microbiology*, *14*(4), 251.

Battin, T. J., Kaplan, L. A., Newbold, J. D., & Hansen, C. M. (2003). Contributions of microbial biofilms to ecosystem processes in stream mesocosms. *Nature*, *426*(6965), 439-442.

Becker, E. W. (2007). Micro-algae as a source of protein. Biotechnology advances, 25(2), 207-210.

Bell, W., & Mitchell, R. (1972). Chemotactic and growth responses of marine bacteria to algal extracellular products. The Biological Bulletin, 143(2), 265-277.

Belnap, J., Prasse, R., & Harper, K. T. (2001). Influence of biological soil crusts on soil environments and vascular plants. In Biological soil crusts: structure, function, and management (pp. 281-300). Springer, Berlin, Heidelberg.

Bergey, E. A. (2008). Does rock chemistry affect periphyton accrual in streams?. Hydrobiologia, 614(1), 141-150.

Bernhardt, E. S., & Likens, G. E. (2002). Dissolved organic carbon enrichment alters nitrogen dynamics in a forest stream. *Ecology*, *83*(6), 1689-1700.

Borovec, J., Sirová, D., Mošnerová, P., Rejmánková, E., & Vrba, J. (2010). Spatial and temporal changes in phosphorus partitioning within a freshwater cyanobacterial mat community. *Biogeochemistry*, *101*(1-3), 323-333.

Bowes, M. J., Ings, N. L., McCall, S. J., Warwick, A., Barrett, C., Wickham, H. D., ... & Lehmann, K. (2012). Nutrient and light limitation of periphyton in the River Thames: implications for catchment management. *Science of the Total Environment*, *434*, 201-212.

Cao, Y., Tian, Y., Yin, B., & Zhu, Z. (2013). Assessment of ammonia volatilization from paddy fields under crop management practices aimed to increase grain yield and N efficiency. *Field Crops Research*, *147*, 23-31.

Chauhan, B. S., Jabran, K., & Mahajan, G. (Eds.). (2017). *Rice production worldwide* (Vol. 247). Springer International Publishing.

Cho, M., Jang, T., Jang, J. R., & Yoon, C. G. (2016). Development of agricultural non-point source pollution reduction measures in Korea. *Irrigation and Drainage*, *65*, 94-101.

Demars, B. O., Russell Manson, J., Olafsson, J. S., Gislason, G. M., Gudmundsdottír, R., Woodward, G. U. Y., ... & Friberg, N. (2011). Temperature and the metabolic balance of streams. *Freshwater Biology*, *56*(6), 1106-1121.

Dempster, P. W., Beveridge, M. C. M., & Baird, D. J. (1993). Herbivory in the tilapia Oreochromis niloticus: a comparison of feeding rates on phytoplankton and periphyton. *Journal of Fish Biology*, *43*(3), 385-392.

Dodds, W. K. (2003). The role of periphyton in phosphorus retention in shallow freshwater aquatic systems. *Journal of Phycology*, *39*(5), 840-849.

Drake, W. M., Scott, J. T., Evans-White, M., Haggard, B., Sharpley, A., Rogers, C. W., & Grantz, E. M. (2012). The effect of periphyton stoichiometry and light on biological phosphorus immobilization and release in streams. *Limnology*, *13*(1), 97-106.

Dutta, R., Dutta, A., Bhagobaty, N., & Bhagabati, S. K. (2018). Periphyton community structure of Namsang stream, Arunachal Pradesh. *COLDWATER FISHERIES SOCIETY OF INDIA*, *1*(1), 113-120.

Elias, S., & Banin, E. (2012). Multi-species biofilms: living with friendly neighbors. *FEMS microbiology reviews*, *36*(5), 990-1004.

Ellwood, N. T., Di Pippo, F., & Albertano, P. (2012). Phosphatase activities of cultured phototrophic biofilms. *Water research*, *46*(2), 378-386.

Etesami, H., Emami, S., & Alikhani, H. A. (2017). Potassium solubilizing bacteria (KSB):: Mechanisms, promotion of plant growth, and future prospects A review. *Journal of soil science and plant nutrition*, *17*(4), 897-911.

Feng, J., Wang, F., & Xie, S. (2011). Structure and dynamics of the periphytic algae of Jinyang Lake in Shanxi Province, North China. *Acta Ecologica Sinica*, *31*(6), 310-316.

Flemming, H. C., & Wingender, J. (2010). The biofilm matrix. *Nature reviews microbiology*, *8*(9), 623-633.

Gillett, N. D., Pan, Y., Asarian, J. E., & Kann, J. (2016). Spatial and temporal variability of river periphyton below a hypereutrophic lake and a series of dams. *Science of the Total Environment*, *541*, 1382-1392.

Graber, E. R., Harel, Y. M., Kolton, M., Cytryn, E., Silber, A., David, D. R., & Elad, Y. (2010). Biochar impact on development and productivity of pepper and tomato grown in fertigated soilless media. *Plant and soil*, *337*(1-2), 481-496.

Growns, I. O., & Growns, J. E. (2001). Ecological effects of flow regulation on macroinvertebrate and periphytic diatom assemblages in the Hawkesbury–Nepean River, Australia. *Regulated Rivers: Research & Management: An International Journal Devoted to River Research and Management*, *17*(3), 275-293.

Gubelit, Y. I., & Grossart, H. P. (2020). New Methods, New Concepts: What Can Be Applied to Freshwater Periphyton?. *Frontiers in Microbiology*, *11*, 1275.

www.SID.ir

Archive of SID

Gurumayum, S. D., & Goswami, U. C. (2013). Studies on seasonal and topographical variations of periphyton in the rivers of Manipur. *Journal of Environmental Biology*, *34*(3), 599.

Guschina, I. A., & Harwood, J. L. (2009). Algal lipids and effect of the environment on their biochemistry. In *Lipids in aquatic ecosystems* (pp. 1-24). Springer, New York, NY.

Hao, X. H., Liu, S. L., Wu, J. S., Hu, R. G., Tong, C. L., & Su, Y. Y. (2008). Effect of long-term application of inorganic fertilizer and organic amendments on soil organic matter and microbial biomass in three subtropical paddy soils. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, *81*(1), 17-24.

Hinsinger, P. (2001). Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and soil*, *237*(2), 173-195.

Huang, L. M., Thompson, A., & Zhang, G. L. (2014). Long-term paddy cultivation significantly alters topsoil phosphorus transformation and degrades phosphorus sorption capacity. *Soil and Tillage Research*, *142*, 32-41.

Jonsson, P. R., Pavia, H., & Toth, G. (2009). Formation of harmful algal blooms cannot be explained by allelopathic interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(27), 11177-11182.

Kasai, F. (1999). Shifts in herbicide tolerance in paddy field periphyton following herbicide application. Chemosphere, 38(4), 919-931.

Keech, O., Carcaillet, C., & Nilsson, M. C. (2005). Adsorption of allelopathic compounds by wood-derived charcoal: the role of wood porosity. *Plant and Soil*, *272*(1-2), 291-300.

Keshavanath, P., Gangadhar, B., Ramesh, T. J., Van Dam, A. A., Beveridge, M. C. M., & Verdegem, M. C. J. (2004). Effects of bamboo substrate and supplemental feeding on growth and production of hybrid red tilapia fingerlings (Oreochromis mossambicus× Oreochromis niloticus). *Aquaculture*, *235*(1-4), 303-314.

Koedooder, C., Stock, W., Willems, A., Mangelinckx, S., De Troch, M., Vyverman, W., & Sabbe, K. (2019). Diatom-bacteria interactions modulate the composition and productivity of benthic diatom biofilms. *Frontiers in microbiology*, *10*, 1255.

Ladha, J. K., & Reddy, P. M. (2003). Nitrogen fixation in rice systems: state of knowledge and future prospects. *Plant and soil*, *252*(1), 151-167.

Larned, S. T., & Santos, S. R. (2000). Light-and nutrient-limited periphyton in low order streams of Oahu, Hawaii. *Hydrobiologia*, *432*(1-3), 101-111.

Larras, F., Lambert, A. S., Pesce, S., Rimet, F., Bouchez, A., & Montuelle, B. (2013). The effect of temperature and a herbicide mixture on freshwater periphytic algae. *Ecotoxicology and environmental safety*, *98*, 162-170.

Laspidou, C. S., & Rittmann, B. E. (2002). A unified theory for extracellular polymeric substances, soluble microbial products, and active and inert biomass. *Water research*, *36*(11), 2711-2720.

Lavadia, M. G. B., Dagamac, N. H. A., & de la Cruz, T. E. (2017). Diversity and biofilm inhibition activities of algicolous fungi collected from two remote islands of the Philippine archipelago. *Curr Res Environ Appl Mycol*, *7*(4), 309-21.

Ledger, M. E., & Hildrew, A. G. (1998). Temporal and spatial variation in the epilithic biofilm of an acid stream. *Freshwater Biology*, *40*(4), 655-670.

Lee, Y. M., Cho, K. H., Hwang, K., Kim, E. H., Kim, M., Hong, S. G., & Lee, H. K. (2016). Succession of bacterial community structure during the early stage of biofilm development in the Antarctic marine environment. *Korean Journal of Microbiology*, *52*(1), 49-58.

Liu, J., Danneels, B., Vanormelingen, P., & Vyverman, W. (2016a). Nutrient removal from horticultural wastewater by benthic filamentous algae Klebsormidium sp., Stigeoclonium spp. and their communities: From laboratory flask to outdoor Algal Turf Scrubber (ATS). *Water research*, *92*, 61-68.

Liu, J., Liu, W., Wang, F., Kerr, P., & Wu, Y. (2016b). Redox zones stratification and the microbial community characteristics in a periphyton bioreactor. *Bioresource Technology*, *204*, 114-121.

Liu, J., Wu, Y., Wu, C., Muylaert, K., Vyverman, W., Yu, H. Q., ... & Rittmann, B. (2017). Advanced nutrient removal from surface water by a consortium of attached microalgae and bacteria: a review. *Bioresource technology*, *241*, 1127-1137.

Lu, H., Feng, Y., Wu, Y., Yang, L., & Shao, H. (2016a). Phototrophic periphyton techniques combine phosphorous removal and recovery for sustainable salt-soil zone. *Science of the Total Environment*, *568*, 838-844.

Lu, H., Liu, J., Kerr, P. G., Shao, H., & Wu, Y. (2017). The effect of periphyton on seed germination and seedling growth of rice (*Oryza sativa*) in paddy area. *Science of the Total Environment*, *578*, 74-80.

Lu, H., Wan, J., Li, J., Shao, H., & Wu, Y. (2016b). Periphytic biofilm: A buffer for phosphorus precipitation and release between sediments and water. *Chemosphere*, *144*, 2058-2064.

Lu, H., Yang, L., Shabbir, S., & Wu, Y. (2014a). The adsorption process during inorganic phosphorus removal by cultured periphyton. *Environmental Science and Pollution Research*, *21*(14), 8782-8791.

Lu, H., Yang, L., Zhang, S., & Wu, Y. (2014b). The behavior of organic phosphorus under non-point source wastewater in the presence of phototrophic periphyton. *Plos one*, *9*(1), e85910.

Ma, Q., Zhang, F., Rengel, Z., & Shen, J. (2013). Localized application of NH 4+-N plus P at the seedling and later growth stages enhances nutrient uptake and maize yield by inducing lateral root proliferation. *Plant and Soil*, *372*(1-2), 65-80.

Mailafia, S., & Agbede, S. A. (2016). Evaluation of Bacterial and Fungal Isolates of Biofilm of Water Distribution Systems and Receptacles in Abuja,

www.SID.ir

Archive of SID

Nigeria. *European Journal of Experimental Biology*, *6*(4), 12-19.

Maitra, N., Manna, S. K., Samanta, S., Sarkar, K., Debnath, D., Bandopadhyay, C., ... & Sharma, A. P. (2015). Ecological significance and phosphorus release potential of phosphate solubilizing bacteria in freshwater ecosystems. *Hydrobiologia*, *745*(1), 69-83.

Makk, J., Beszteri, B., Ács, É., Márialigetl, K., & Szabó, K. (2003). Investigations on diatom-asso-ciated bacterial communities colonizing an artificial substratum in the River Danube. *Large Rivers*, 249-265.

Martin, J. L. (2013). Hydro-environmental analysis: freshwater environments. CRC Press.

Morris, J. J., Lenski, R. E., & Zinser, E. R. (2012). The Black Queen Hypothesis: evolution of dependencies through adaptive gene loss. *MBio*, *3*(2).

Murdock, J. N., & Dodds, W. K. (2007). Linking benthic algal biomass to stream substratum topography 1. *Journal of Phycology*, *43*(3), 449-460.

Nakanishi, K., Takakura, K. I., Kanai, R., Tawa, K., Murakami, D., & Sawada, H. (2014). Impacts of environmental factors in rice paddy fields on abundance of the mud snail (Cipangopaludina chinensis laeta). Journal of Molluscan Studies, 80(4), 460-463.

Ongley, E. D., Xiaolan, Z., & Tao, Y. (2010). Current status of agricultural and rural non-point source pollution assessment in China. Environmental Pollution, 158(5), 1159-1168.

Pandit, A. K., Farooq, S., & Shah, J. A. (2014). Periphytic algal community of Dal Lake in Kashmir Valley, India. *Research Journal of Environmental Sciences*, *8*(7), 391.

Pereira, I., Ortega, R., Barrientos, L., Moya, M., Reyes, G., & Kramm, V. (2009). Development of a biofertilizer based on filamentous nitrogen-fixing cyanobacteria for rice crops in Chile. *Journal of applied phycology*, *21*(1), 135-144.

Polunin, N. V. C. (1988). Efficient uptake of algal production by a single resident herbivorous fish on the reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *123*(1), 61-76.

Poulíčková, A., Hašler, P., Lysáková, M., & Spears, B. (2008). The ecology of freshwater epipelic algae: an update. *Phycologia*, *47*(5), 437-450.

Ramanan, R., Kim, B. H., Cho, D. H., Oh, H. M., & Kim, H. S. (2016). Algae–bacteria interactions: evolution, ecology and emerging applications. *Biotechnology advances*, *34*(1), 14-29.

Rodríguez, P., Tell, G., & Pizarro, H. (2011). Epiphytic algal biodiversity in humic shallow lakes from the Lower Paraná River Basin (Argentina). *Wetlands*, *31*(1), 53-63.

Round, F. E. (1991). Diatoms in river water-monitoring studies. *Journal of applied phycology*, *3*(2), 129-145.

Saikia, S. K. (2011). Review on Periphyton as Mediator of nutrient transfer in aquatic ecosystems. *Ecologia Balkanica*, *3*(2).

Saikia, S. K., Nandi, S., & Majumder, S. (2013). A review on the role of nutrients in development and organization of periphyton. *Journal of Research in Biology*, *3*(1), 780-788.

Salamone, A. L., Robicheau, B. M., & Walker, A. K. (2016). Fungal diversity of marine biofilms on artificial reefs in the north-central Gulf of Mexico. *Botanica Marina*, *59*(5), 291-305.

Samonte, S. O. P., Wilson, L. T., Medley, J. C., Pinson, S. R., McClung, A. M., & Lales, J. S. (2006). Nitrogen utilization efficiency: relationships with grain yield, grain protein, and yield-related traits in rice. *Agronomy journal*, *98*(1), 168-176.

Santos, T. R. D., & Ferragut, C. (2018). Changes in the taxonomic structure of periphytic algae on a free-floating macrophyte (Utricularia foliosa L.) in relation to macrophyte richness over seasons. *Acta Botanica Brasilica*, *32*(4), 595-601.

Shafqat, M. N., & Pierzynski, G. M. (2014). The Freundlich adsorption isotherm constants and prediction of phosphorus bioavailability as affected by different phosphorus sources in two Kansas soils. *Chemosphere*, *99*, 72-80.

Singh, B., Singh, B. P., & Cowie, A. L. (2010). Characterisation and evaluation of biochars for their application as a soil amendment. *Soil Research*, *48*(7), 516-525.

Smith, V. H., & Schindler, D. W. (2009). Eutrophication science: where do we go from here?. *Trends in ecology & evolution*, *24*(4), 201-207.

Stock, W., Blommaert, L., De Troch, M., Mangelinckx, S., Willems, A., Vyverman, W., & Sabbe, K. (2019). Host specificity in diatom–bacteria interactions alleviates antagonistic effects. *FEMS Microbiology Ecology*, *95*(11), fiz171.

Su, J., Kang, D., Xiang, W., & Wu, C. (2017). Periphyton biofilm development and its role in nutrient cycling in paddy microcosms. *Journal of Soils and Sediments*, *17*(3), 810-819.

Thompson, F. L., Abreu, P. C., & Wasielesky, W. (2002). Importance of biofilm for water quality and nourishment in intensive shrimp culture. *Aquaculture*, *203*(3-4), 263-278.

Wardle, D. A., Nilsson, M. C., & Zackrisson, O. (2008). Fire-derived charcoal causes loss of forest humus. *Science*, *320*(5876), 629-629.

Whitton, B. A., & Roger, P. A. (1989). Use of blue-green algae and Azolla in rice culture.

Wu, Y. (2013). The studies of periphyton: From waters to soils. Hydrology: Current Research, 4, e107.

Wu, Y. (2013). The studies of periphyton: From waters to soils. *Hydrology: Current Research*, *4*, e107.

Wu, Y., Liu, J., & Rene, E. R. (2018). Periphytic biofilms: a promising nutrient utilization regulator in wetlands. *Bioresource technology*, *248*, 44-48.

Wu, Y., Liu, J., Lu, H., Wu, C., & Kerr, P. (2016). Periphyton: an important regulator in optimizing soil phosphorus bioavailability in paddy fields. *Environmental Science and Pollution Research*, *23*(21), 21377-21384.

Wu, Y., Liu, J., Yang, L., Chen, H., Zhang, S., Zhao, H.,

www.SID.ir

Archive of SID

& Zhang, N. (2011). Allelopathic control of cyanobacterial blooms by periphyton biofilms. *Environmental Microbiology*, *13*(3), 604-615.

Xie, Z., Xu, Y., Liu, G., Liu, Q., Zhu, J., Tu, C., ... & Hu, S. (2013). Impact of biochar application on nitrogen nutrition of rice, greenhouse-gas emissions and soil organic carbon dynamics in two paddy soils of China. *Plant and Soil*, *370*(1-2), 527-540.

Yang, J., Tang, C., Wang, F., & Wu, Y. (2016). Co-contamination of Cu and Cd in paddy fields: using periphyton to entrap heavy metals. Journal of hazardous materials, 304, 150-158.

Zhang, B., Shi, Y. T., Liu, J. H., & Xu, J. (2017). Economic values and dominant providers of key ecosystem services of wetlands in Beijing, China. *Ecological Indicators*, *77*, 48-58.

Zhang, W., Ma, W., Ji, Y., Fan, M., Oenema, O., & Zhang, F. (2008). Efficiency, economics, and environmental implications of phosphorus resource use and the fertilizer industry in China. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, *80*(2), 131-144.

Zhou, L., Rong, X. M., Xie, G. X., Wang, X., & Xie, Y. (2014). Effects of different nitrogen fertilizers on rice yield and nitrogen use efficiency. *Soils*, *46*(6), 971-975.

Zhu, J. G., Liu, G., Han, Y., Zhang, Y. L., & Xing, G. X. (2003). Nitrate distribution and denitrification in the saturated zone of paddy field under rice/wheat rotation. *Chemosphere*, *50*(6), 725-732.

www.SID.ir