

Mechanisms of Mycorrhizal Dependency: Analysis of the Physiological, and Molecular Processes Involved in the Establishment of Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis

H. Nadian Ghomsheh  1*

1- Agricultural and Natural Resources University of Khozestan, Ahvaz, Iran
(* - Corresponding Author Email: nadian_habib@yahoo.com)

Received: 21 June 2026
Revised: 03 August 2026
Accepted: 24 August 2026
Available Online: 24 August 2026

How to cite this article:

Nadian Ghomsheh, H. (2026). Mechanisms of mycorrhizal dependency: Analysis of the physiological, and molecular processes involved in the establishment of arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Journal of Soil and Water*, 40(3), 245-273. (In Persian).
<https://doi.org/10.22067/jsw.2026.99478.1560>

Introduction

Mycorrhizal symbiosis, particularly arbuscular mycorrhiza, is recognized as one of the most widespread and beneficial interactions between plants and soil microorganisms and has been extensively studied. This symbiosis plays a significant role in improving plant nutritional status, enhancing resistance to both biotic and abiotic stresses, reducing the impact of certain pathogens, and promoting synergistic interactions with other beneficial microbial communities. Ultimately, these effects contribute to improved crop health and productivity. One of the most important benefits of this association is the enhancement of plant nutrition. Mycorrhizal plants acquire nutrients either directly through their roots or indirectly via the hyphal network of symbiotic fungi. The predominance of either pathway depends on a complex set of biochemical and molecular mechanisms within the common symbiosis pathway, as well as phosphorus availability, plant phenotypic traits (especially root characteristics), and environmental conditions. Despite its importance, the degree of mycorrhizal dependency varies among plant species and cultivars. Mycorrhizal dependency is defined as the extent to which a plant relies on mycorrhizal fungi to achieve optimal growth or yield. It is determined by the interaction between plant genotype and phenotype in combination with environmental factors.

Mycorrhizal symbiosis is the result of a complex molecular dialogue between plant and fungus, involving the exchange of signals at cellular, molecular, and genetic levels. In the early stages of symbiosis, plants secrete compounds such as strigolactones from their roots, which stimulate spore germination and hyphal branching. This is followed by fungal signalling molecules, including chito-lipo-oligosaccharides, which act as key signals in the initiation and regulation of arbuscular mycorrhizal symbiosis. Disruption in this shared signalling pathway can lead to failure of symbiosis establishment or reduced mycorrhizal dependency.

Under high nutrient conditions, particularly high phosphorus availability, plant secretion of strigolactones is typically reduced. This illustrates how excess soil phosphorus can interfere with the common symbiosis signalling pathway and thereby decrease mycorrhizal dependency. The synthesis and secretion of strigolactones are regulated by the upregulation of genes such as D27, CCD7, CCD8, and MAX1.

Recent advances in plant molecular biology and genetics have identified a set of genes involved in the common symbiosis pathway that play essential roles in fungal signal recognition, activation of cellular responses, and the formation of fungal structures such as arbuscules. These genes, including SYMRK, CCaMK, and CYCLOPS, will be discussed in detail later. Depending on the upregulation or downregulation of these genes in the plant–fungus symbiotic pathway, a higher or lower degree of mycorrhizal dependency can be expected, respectively.

Materials and Methods

This analytical review integrates findings from researchers in this field by utilizing up-to-date studies on the



Authors retain the copyright. This is an open access article distributed under [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

<https://doi.org/10.22067/jsw.9.20269478.1560>

intensity of plant–fungus symbiosis and the degree of mycorrhizal dependency from morphological, physiological, biochemical, and especially molecular dimensions. These studies are accessible through major international databases, including Web of Science and Scopus. In addition, Google Scholar provides an open-access platform for identifying recent publications, while specialized resources such as ScienceDirect, SpringerLink, and Taylor & Francis offer valuable journal articles, book chapters, and authoritative reference works related to mycorrhizal dependency and the underlying mechanisms involved, particularly from a molecular perspective.

Results

The results of numerous studies indicate that the establishment of symbiosis between plants and arbuscular mycorrhizal fungi requires a series of complex physiological, biochemical, and molecular interactions. This process is initiated by the secretion of Myc-LCO signalling molecules by the fungus, which are subsequently recognized by specific receptors in plant roots, including SYMRK (DMI2). Following recognition, the common symbiosis signalling pathway is activated, and the release of calcium ions (Ca^{2+}) through DMI1 generates rhythmic calcium oscillations within plant cells. These oscillations function as informational codes that are decoded by the calcium and calmodulin-dependent protein kinase (CCaMK). The calcium signals are then translated into molecular responses, leading to the activation of the transcription factor CYCLOPS and the regulation of symbiosis-related gene expression, ultimately resulting in arbuscule formation. Any disruption or interruption in this signalling pathway may prevent arbuscule development, particularly in non-host plants. The degree of plant dependence on mycorrhizal fungi is influenced by a range of factors, including plant, fungal, and environmental characteristics. Among environmental factors, abiotic stresses such as drought play a critical role. Under drought conditions, the influx of Ca^{2+} into the plant cell cytosol decreases, leading to disturbances in cellular ion homeostasis. However, the presence of mycorrhizal fungi enhances the expression of calcium-sensing and signalling genes, including CBLs, CDPKs, and MAPKs, thereby activating Ca^{2+} -dependent signalling pathways. This process regulates and reinforces the increase in cytosolic Ca^{2+} concentration, which acts as an important secondary messenger during the establishment and maintenance of mycorrhizal symbiosis. Furthermore, numerous studies have demonstrated a significant relationship between mycorrhizal dependency and root morphological characteristics. In general, plant species possessing a magnolioid root architecture exhibit a greater degree of dependence on arbuscular mycorrhizal fungi than species with non-magnolioid root systems.

Conclusions

Although many plant species can establish symbiosis with mycorrhizal fungi, the degree of dependency and effectiveness of this association varies considerably. These differences are largely determined by the complexity of signalling pathways and the regulation of symbiosis-related genes. A deeper understanding of the underlying molecular and cellular mechanisms is essential for improving mycorrhizal symbiosis, although significant challenges remain in its practical application.

Keywords: Myc-LCOs, Mycorrhizal growth response, Non-host plant, Root architecture, Sterigolactones

سازوکارهای وابستگی میکوریزایی: تحلیل فرآیندهای فیزیولوژیک و مولکولی مؤثر در برقراری همزیستی میکوریزا آربوسکولار

حبیب الله نادیان قمشه ^۱id*

تاریخ دریافت: ۱۴۰۵/۰۳/۳۱

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۵/۰۶/۰۲

چکیده

طیف گسترده‌ای از گیاهان قادرند با قارچ‌های میکوریزا آربوسکولار رابطه همزیستی برقرار کنند. این همزیستی سودمند حاصل مجموعه‌ای از تعاملات مولکولی و بیوشیمیایی بسیار پیچیده میان گیاه و قارچ است. برقراری این همزیستی از طریق تبادل پیام‌های شیمیایی ویژه‌ای آغاز می‌شود که هر یک از دو طرف برای شناسایی و برقراری ارتباط با دیگری ترشح می‌کنند و در نهایت به ایجاد یک ارتباط کارآمد منجر می‌گردد. با وجود این، شدت وابستگی گیاهان به قارچ‌های میکوریزا بسیار متفاوت است. هر گونه اختلال در فرآیندهای پیچیده فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و مولکولی میان دو همزیست، می‌تواند به کاهش وابستگی میکوریزایی یا ناقص ماندن مسیر پیام‌رسانی در برقراری رابطه همزیستی و در نهایت عدم تشکیل آربسکول، که به‌عنوان قلب این همزیستی شناخته می‌شود، منجر شود. در "گیاهان نا میزبان" مسیر پیام‌رسانی مشترک بین قارچ و گیاه، مشابه گیاهان میکوریزایی آغاز می‌شود و تا مراحل پیش می‌رود، با این حال، این مسیر به‌صورت ناقص متوقف شده و تشکیل آربسکول رخ نمی‌دهد. پیشرفت‌های اخیر در زیست‌شناسی مولکولی نشان داده است که مجموعه‌ای از ژن‌ها موسوم به "ژن‌های مسیر همزیستی مشترک" در شناسایی و برقراری همزیستی نقش اساسی دارند. هر چند پیشرفت‌های حاصل در فناوری‌های زیستی افق‌های تازه‌ای را برای بهبود و تقویت همزیستی میکوریزایی گشوده است، با وجود این، هنوز چالش‌های زیادی در شناخت، گسترش و کاربرد آن‌ها وجود دارند. مقاله مروری-تحلیلی حاضر با هدف ارائه یک دیدگاه جامع و یکپارچه به بررسی سازوکارهای مختلف بیوشیمیایی، مولکولی و فنوتیپی دخیل در میزان وابستگی میکوریزایی گیاهان می‌پردازد. چنین دیدگاهی می‌تواند نقش مهمی در پیش‌برد کشاورزی پایدار و استفاده بهینه از منابع طبیعی ایفا نماید.

واژه‌های کلیدی: استریگولاکتون، پاسخ رشد میکوریزایی، فاکتورهای قارچی، غیرمیزبان، معماری ریشه

مقدمه

است. این همزیستی نقش قابل‌توجهی در بهبود وضعیت تغذیه‌ای گیاه، افزایش مقاومت گیاه در برابر تنش‌های زیستی و غیرزیستی (Dastogeer et al., 2020; Nadian, 2026)، کاهش اثرات برخی عوامل بیماری‌زا (Wang & Chen, 2024)، ایجاد هم‌افزایی با سایر جوامع میکروبی مفید و یا تأثیر بر ترکیب آن‌ها (Hestrin et al., 2019; Lu et al., 2023) و در نهایت افزایش سلامت و عملکرد محصولات کشاورزی ایفا می‌کند. شاید بیشترین اثرات مفید این همزیستی را بتوان بهبود تغذیه گیاه میزبان دانست (Qi et al., 2022).

در سال‌های اخیر، کاهش حاصلخیزی خاک، محدودیت منابع فسفر و پیامدهای زیست‌محیطی ناشی از مصرف بی‌رویه کودهای شیمیایی، توجه پژوهشگران را به بهره‌گیری از راهکارهای زیستی پایدار جلب کرده است. در این میان، همزیستی میکوریزایی، به‌ویژه میکوریزا آربوسکولار، به‌عنوان یکی از رایج‌ترین و سودمندترین روابط بین گیاهان و ریزجانداران خاک مورد توجه و پژوهش‌های فراوان قرار گرفته

۱- دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان، اهواز، ایران
(*)- نویسنده مسئول: Email: nadian_habib@yahoo.com

(Lu et al., 2023). گیاهان همزیست با قارچ‌های میکوریزا عناصر غذایی مورد نیاز خود را از دو مسیر بدست می‌آورند. یک مسیر به‌طور مستقیم است که طی آن ریشه گیاه عناصر غذایی را بدون وابستگی به قارچ‌های میکوریزا مستقیماً از خاک جذب می‌کند. در مسیر دیگر، عناصر غذایی از طریق شبکه هیف‌های خارجی^۱ قارچ میکوریزا از خاک جذب و پس از انتقال به هیف‌های قارچی درون ریشه‌ها^۲ نهایتاً از طریق آربسکول‌ها به ریشه گیاه میزبان منتقل می‌شود. اینکه کدامیک از این دو مسیر بر دیگری برتری دارد، همچنانکه خواهیم دید، به مجموعه‌ای از سازوکارهای بیوشیمیایی و مولکولی مسیر همزیستی مشترک و در ترکیب پیچیده با شرایط تغذیه‌ی فسفری گیاه، مشخصات فنوتیپی گیاه (به خصوص ریشه گیاه) و شرایط محیطی بستگی دارد (Smith & Read, 2008).

با وجود اهمیت این همزیستی، میزان "وابستگی میکوریزایی"^۳ در گونه‌ها و ارقام مختلف گیاهی متفاوت است. بر حسب تعریف، به میزانی که گیاه برای دستیابی به حداکثر رشد یا عملکرد به قارچ میکوریزا وابسته هست اصطلاحاً "وابستگی میکوریزایی" گفته می‌شود. این وابستگی به درجات مختلف بین گیاه و شریک قارچی خود دیده می‌شود (Janose, 1980; Brundrett & Kendrick 1988; Navarro et al., 2026). عوامل متعددی، از عوامل محیطی گرفته تا سازوکارهای همزیستی مشترک بکارگرفته شده توسط هر دو همزیست، در این وابستگی دخالت دارند. به عبارت دیگر، میزان وابستگی میکوریزایی یک گیاه نتیجه برهمکنش فنوتیپ و ژنوتیپ گیاه در ترکیب با مؤلفه‌های محیطی می‌باشد. به‌عنوان مثال گیاهان با سیستم ریشه‌ای انبوه، پرانشعاب و ریشه‌های مویی فراوان معمولاً وابستگی کمتری به قارچ‌های میکوریزا آربسکولار دارند تا گیاهان با سیستم ریشه‌ای ضعیف و ریشه‌های مویی ناچیز (Baylis, 1975; Nadian et al., 2013a; Ghasemjokar et al., 2016; Ma et al., 2021). وابستگی میکوریزایی یکی از ویژگی‌های کلیدی گیاهان در بهره‌برداری کارآمد از منابع خاک است و شناخت دقیق آن می‌تواند نقش مهمی در افزایش عملکرد محصولات، کاهش مصرف کودهای شیمیایی، بهبود سلامت خاک و افزایش پایداری کشاورزی داشته باشد. با وجود پیشرفت‌های چشمگیر، هنوز شناخت تنوع ژنتیکی گیاهان، انتخاب سویه‌های مؤثر قارچی، درک سازوکارهای مولکولی همزیستی و ارزیابی عملکرد در شرایط واقعی مزرعه از مهم‌ترین اولویت‌های پژوهشی محسوب می‌شوند.

همزیستی میکوریزایی نتیجه یک گفت‌وگو و دادوستد پیچیده بین

گیاه و قارچ است که با تبادل پیام‌ها در سطح سلولی، ملکولی و ژنتیکی صورت می‌گیرد. در مراحل اولیه‌ی همزیستی، گیاهان ترکیباتی مانند استریگولاکتون‌ها^۴ را از ریشه ترشح می‌کنند که موجب تحریک جوانه‌زنی اسپورها و رشد هیف‌های خارجی قارچ می‌شود. فرآیندی که با پاسخ متقابل قارچ از طریق ترشح فاکتورهای قارچی همراه است (Nagahashi & Douds, 2011; Tian et al., 2019; Mashiguchi et al., 2021). در واقع، ترکیبات کیتو-لیپوالیگوساکاریدها به‌عنوان فاکتورهای پیام دهنده قارچی^۵ در آغاز و تنظیم همزیستی بین گیاه و قارچ‌های میکوریزا آربسکولار شناخته می‌شوند. هر گونه اختلال در این مسیر پیام‌رسانی مشترک می‌تواند به عدم شکل‌گیری همزیستی یا کاهش وابستگی گیاه به میکوریزا منجر شود. معمولاً تحت شرایط زیادی عناصر غذایی به خصوص فراوانی فسفر ترشح استریگولاکتون توسط گیاه کاهش می‌یابد. این نشان می‌دهد که چگونه زیادی فسفر خاک سبب اختلال در مسیر پیام‌رسانی مشترک همزیستی می‌شود و در نتیجه در کاهش وابستگی میکوریزایی گیاه دخیل است (Yoneyama, 2019). سنتز و ترشح استریگولاکتون توسط گیاه از طریق بیان افزایشی ژن‌های دخیل نظیر *D27*^۶، *CCD7*^۷، *CCD8*^۸، *MAX1*^۹ می‌باشد (Alder et al., 2012; Ahmed et al., 2025). پیشرفت‌های اخیر در زیست‌شناسی مولکولی و ژنتیک گیاهی نشان داده است که مجموعه‌ای از ژن‌های دخیل در "مسیر همزیستی مشترک"^{۱۰} در شناسایی پیام‌رسانی قارچی، فعال‌سازی پاسخ‌های سلولی و تشکیل ساختارهای قارچی مانند آربسکول‌ها نقش اساسی دارند. این ژن‌ها که شامل *CCaMK*، *SYMCK* و *CYCLOPS* می‌باشند و بعداً مورد اشاره و بحث قرار خواهند گرفت نقش مهمی در برقراری همزیستی میکوریزایی دارند. بسته به میزان بیان "افزایشی" و یا "کاهشی" این ژن‌ها، در مسیر همزیستی مشترک گیاه و قارچ، می‌توان انتظار وابستگی میکوریزایی "زیاد" و یا "کم" را به‌ترتیب داشت.

نتایج بسیاری از مطالعات نشان می‌دهد که گیاه زمانی که تحت تنش‌های غیر زنده نظیر شوری و یا خشکی قرار می‌گیرد وابستگی آن به قارچ میکوریزا افزایش می‌یابد (Liang et al., 2022; Dong et al., 2023; Navarro et al., 2026). این افزایش در وابستگی گیاه به قارچ میکوریزا می‌تواند به‌عنوان جبران بخشی از آسیب‌های وارده تحت تنش باشد. گیاهان برای مقابله با این تنش‌ها، مجموعه‌ای از سازوکارهای بیوشیمیایی، فیزیولوژیک و مولکولی را فعال می‌کنند. بیشتر مطالعات اتجام شده طی چند دهه اخیر در زمینه نقش قارچ‌های

6- DWARF27

7- Carotenoid Cleavage Dioxygenase 7

8- Carotenoid Cleavage Dioxygenase 8

9- More Axillary Growth

10- Common Symbiosis Pathway

1- Extraradical hyphae

2- Intraradical fungal structures

3- Mycorrhizal dependency

4- Sterigolactones

5- Myc-LCO

بحث و تحلیل قرار می‌گیرند. در مراحل اولیه همزیستی، پیش از تماس مستقیم ریشه و قارچ، هر دو شریک همزیست با ترشح مولکول‌های پیام‌رسان در ناحیه ریزوسفر، پاسخ‌های فیزیولوژیک و مولکولی اولیه را در یکدیگر برمی‌انگیزند و زمینه را برای برقراری همزیستی فراهم می‌کنند. شواهد و داده‌های موجود نشان می‌دهند که گفت‌وگوی مولکولی میان گیاه و قارچ با استریگولاکتون‌ها آغاز می‌شود. در گذشته بر سر این موضوع که ارسال پیام همزیستی بین گیاه و قارچ ابتدا از کدام شریک همزیست شروع می‌شود اختلاف نظر وجود داشت. ولی امروزه پژوهشگران بر این عقیده هستند که شروع پیام‌های همزیستی از طریق گیاه میزبان می‌باشد (Diaz et al., 2025). استریگولاکتون‌ها گروهی از فیتوهورمون‌های مشتق از کاروتنوئیدها هستند که توسط گیاه تولید شده و علاوه بر ایفای نقش در برقراری همزیستی، بسیاری از فرآیندهای رشد و نمو گیاه را نیز تنظیم می‌کنند (Akiyama et al., 2005; Akiyama & Hayash, 2006; Lopez-Obando et al., 2015; Boyno et al., 2022; Diaz et al., 2025). این ترکیبات به‌عنوان پیام شیمیایی توسط قارچ‌های میکوریزا شناسایی می‌شوند و پاسخ و فعالیت‌های متعددی را در قارچ‌ها سبب می‌شوند. استریگولاکتون‌ها باعث جوانه‌زنی اسپورها، ایجاد و رشد جرم تیوب (اولین رشته منشعب از اسپور) و رشد هیف‌ها (Akiyama et al., 2005) می‌شوند (شکل ۱). اسپورها بدون این ملکول‌های پیام‌آور قادر نیستند مسیر رشد خود را طی کنند و از بین می‌روند. بهمین دلیل به این قارچ‌ها همزیست‌های اجباری نیز گفته می‌شوند. استریگولاکتون‌ها همچنین متابولیسم میتوکندری و تولید الیگوساکاریدهای کیتین را در قارچ‌ها تحریک می‌کنند (Lanfranco et al., 2018). استریگولاکتون‌ها نه تنها به‌عنوان پیام‌های آغازگر فرآیند همزیستی عمل می‌کنند بلکه در برهمکنش با بسیاری از هورمون‌ها قادرند مؤلفه‌های رشدی و تغذیه‌ای گیاه را نیز بهبود بخشند. پژوهش‌های مولکولی اخیر توانسته‌اند چگونگی بیوسنتز استریگولاکتون‌ها و برهمکنش آنها با بعضی از هورمون‌های گیاهی را توضیح دهند (Mashiguchi et al., 2021). علاوه بر استریگولاکتون‌ها، برخی اسیدهای هیدروکسی مانند ۲-هیدروکسی تترادکانوئیک^۳ و ۲-هیدروکسی دودکانوئیک^۵ نیز رشد هیف قارچ‌ها را تحریک می‌کنند (Nagahashi & Douds, 2011). به‌طور کلی مطالعات زیادی در خصوص چگونگی بیوسنتز استریگولاکتون‌ها و ژن‌های دخیل در انتقال استریگولاکتون‌ها تاکنون صورت گرفته شده است (Mashiguchi et al., 2021; Nagahashi & Douds, 2011; Tian et al., 2019). مطالعات نسبتاً جدید نشان می‌دهد استریگولاکتون‌ها تنها ملکول‌های

آرسکولار میکوریزا در افزایش تحمل گیاهان به تنش‌های محیطی بیشتر بر صفات رشدی و فیزیولوژیک مانند زیست‌توده، هدایت روزنه‌ای، فتوسنتز و جذب عناصر غذایی متمرکز بوده و سازوکارهای مولکولی و تنظیمات ژنی همزیستی در شرایط تنش‌های غیرزنده هنوز به‌طور جامع شناخته نشده‌اند. بنابراین، لازم است آینده تحقیقات در این زمینه از مطالعات صرفاً توصیفی و تک‌صفیتی به سمت پژوهش‌های جامع (از ژن تا اکوسیستم) در شرایط واقعی اقلیمی و کشاورزی حرکت کند. اولین گام در مسیر مقابله گیاه با تنش شوری، درک و شناسایی یون سدیم (Na^+) و به‌دنبال آن، فعال‌سازی مسیر پیام‌رسانی وابسته به کلسیم (Ca^{2+}) است. این فرآیند به‌واسطه ژن‌های کلیدی مانند GIPC^1 و MOCA1^2 انجام می‌شود که نقش مهمی در آغاز پاسخ‌های سلولی به افزایش شوری ایفا می‌کنند. پس از این مرحله، مسیرهای تنظیمی متعددی فعال می‌شوند که به گیاه کمک می‌کنند تعادل یونی خود را حفظ کند. ژن‌های خانواده SOS^3 شامل SOS1 ، SOS2 و SOS3 از اجزای اصلی این مسیر یعنی حذف زیادی از Na^+ از سیتوپلاسم و تنظیم نسبت K^+/Na^+ می‌باشند (Jiang et al., 2019). علاوه بر این، ناقل‌های خانواده NHX با دفع و کاهش غلظت Na^+ از سیتوپلاسم نقش مهمی در هموستازی نسبت K^+/Na^+ دارند.

هر چند پیشرفت در فناوری‌های زیستی شرایط جدیدی برای بهبود همزیستی میکوریزایی را فراهم کرده است، با وجود این، پیچیدگی‌ها و ناشناختی‌های فراوانی کماکان وجود دارد. در این خصوص می‌توان به پیچیدگی مسیرهای تنظیمی، تأثیر شرایط محیطی و گیاهی در این مسیرها و چگونگی بیان ژن‌های دخیل اشاره کرد. بنابراین، هدف از این مقاله‌ی مروری-تحلیلی، بررسی جامع سازوکارهای مختلف بیوشیمیایی، مولکولی و فنوتیپی گیاه، دخیل در برقراری همزیستی میکوریزایی و بیان راهکارهای مبتنی بر مهندسی ژنتیک برای افزایش وابستگی میکوریزایی در گیاهان است. این یافته‌ها می‌تواند به‌عنوان یک ابزار مهم برای توسعه کشاورزی پایدار و بهره‌برداری از منابع طبیعی مورد استفاده قرار گیرد.

برقراری رابطه همزیستی بین قارچ میکوریزا و گیاه

برقراری رابطه همزیستی بین گیاه و قارچ میکوریزا آرسکولار نیازمند انجام مجموعه‌ای از فرآیندهای پیچیده‌ی بیوشیمیایی و تعاملات مولکولی است. در ذیل مراحل مختلف این همزیستی، سازوکارهای برقراری این رابطه، شکاف‌ها و ناشناختی‌های موجود مورد

3- Salt Overly Sensitive (SOS) حساسیت بیش از حد به شوری
4- 2-hydroxytetradecanoic acid (2OH-TDA)
5- 2-hydroxydodecanoic acid (2OH-DDA)

1- Glycosyl Inositol Phosphoryl Ceramide (GIPC)
2- Monocation-induced $[\text{Ca}^{2+}]$ increase1

(ژنی که در افزایش کلسیم سیتوزولی در پاسخ به کاتیون‌های تک ظرفیتی سدیم نقش دارد)

پیامدهی گیاه در شناسایی سیگنال‌های قارچ نمی‌باشند بلکه ترکیباتی نظیر ناقل N-acetylglucosamine و گیرنده‌های خانواده alpha/beta-fold hydrolase در شناسایی پیام‌های قارچ و آغاز مراحل اولیه همزیستی میکوریزا نقش دارند (Nadal et al., 2017; MacLean et al., 2017). این یافته‌ها نشان می‌دهند که ادراک قارچ توسط گیاه بسیار پیچیده‌تر از آن چیزی است که پیش‌تر تصور می‌شد و احتمالاً گیرنده‌های دیگری به‌طور همزمان در این فرآیند مشارکت دارند. با توجه به نقش دوگانه استریگولاکتون‌ها در تنظیم فرآیندهای رشدی گیاه و پیام‌رسانی در ریزوسفر، این سؤال اساسی مطرح می‌شود که آیا سنتز این ترکیبات در گیاهان در ابتدا به‌منظور ایفای نقش درون‌زاد آن‌ها به‌عنوان تنظیم‌کننده‌های رشد و نمو بوده است یا آنکه نقش برون‌زاد آن‌ها به‌عنوان مولکول‌های پیام‌رسان برای برقراری همزیستی با قارچ‌های میکوریزا آربوسکولار، منشأ تکاملی و کارکرد اولیه این ترکیبات را تشکیل می‌دهد. مطالعات جدید پاسخ نسبتاً روشنی به این سؤال داده‌اند. اگرچه امروزه استریگولاکتون‌ها یک هورمون گیاهی شناخته شده محسوب می‌شوند، اما نقش اولیه و احتمالاً اصلی آن‌ها در طول تکامل گیاهان خشکی‌زی، پیام‌رسانی ریزوسفری بوده است. مطالعه کومودا و همکاران (Komoda et al., 2022) با استفاده از جهش‌یافته‌های گونه‌ای از گیاه جگرواش^۱ نشان دادند که استریگولاکتون‌های ترشح شده و استریگولاکتون‌های دخیل در پیام‌رسانی هورمونی می‌توانند تا حدودی مسیرهای مستقلى داشته باشند. این یافته تأییدی بر این فرضیه است که گیاهان ابتدا از این مولکول‌ها برای جذب قارچ‌های میکوریزا استفاده کرده‌اند و سپس همان مولکول‌ها مشابه را در سیستم تنظیم رشد داخلی خود بکار برده‌اند.

در مقابل، شریک دیگر این همزیستی یعنی قارچ‌های میکوریزا، مجموعه‌ای از مولکول‌های پیام‌دهنده شامل کیتو و لیپوالیگوساکاریدها^۲ (Myc-LCOs) سنتز و به ریزوسفر ترشح می‌کنند که به‌عنوان فاکتورهای قارچی^۳ شناخته می‌شوند (Maillet et al., 2011; Genre et al., 2013; He et al., 2024). این ترکیبات پیام‌دهنده قارچی قادرند مسیر پیام‌رسانی^۴ را برای برقراری رابطه همزیستی با ریشه گیاه فعال نمایند (Genre et al., 2013; Ho-Plagaro et al., 2022; He et al., 2024). قارچ‌های میکوریزا گیرنده‌های بسیار حساس برای دریافت پیام‌رسان استریگولاکتون‌ها دارند، به‌طوری که حتی مقادیر خیلی کم استریگولاکتون‌ها می‌تواند جوانه زنی اسپور و رشد هیف‌ها را فعال کند (Ho-Plagaro & García-Garrido, 2022).

سنتز فاکتورهای قارچی و استریگولاکتون‌ها

نظر به نقش محوری فاکتورهای قارچی (Myc-LCOs) و

استریگولاکتون‌ها در آغاز گفت‌وگوی مولکولی و استقرار همزیستی، در این‌جا به اختصار مسیر بیوسنتز این مولکول‌ها و ژن‌های کلیدی دخیل در سنتز و تنظیم آن‌ها مورد بررسی قرار می‌گیرد. اطلاعات ما درباره بیوسنتز فاکتورهای قارچی Myc-LCOs هنوز به اندازه فاکتورهای nod در ریزوبیوم‌ها کامل نیست. با این حال، طی دهه اخیر پیشرفت‌های مهمی حاصل شده است. در همزیستی میان گیاهان لگوم و باکتری‌های ریزوبیومی در فرآیند تثبیت زیستی نیتروژن، مسیر بیوسنتز لیپوکیٹوالیگوساکاریدها به‌خوبی شناخته شده است و ژن‌های کلیدی دخیل در این مسیر، به‌ویژه ژن‌های nod شامل nodB، nodA و nodC به‌طور دقیق شناسایی و مطالعه شده‌اند. این ژن‌ها در سنتز ساختار کیتینی الیگوساکاریدی نقش اساسی ایفا می‌کنند (Atkinson et al., 1994; Yang et al., 2022).

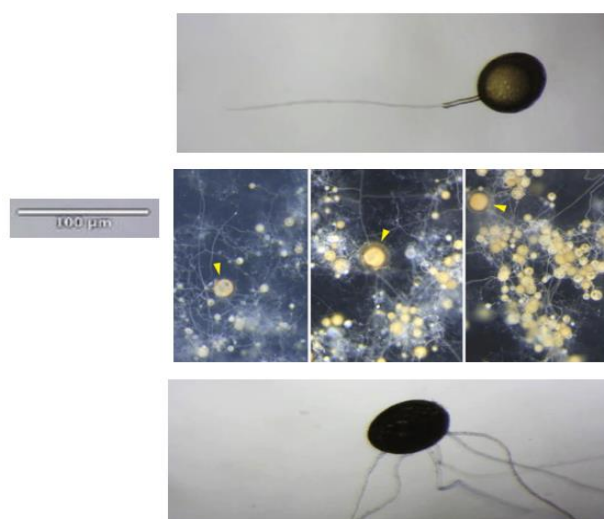
در مقابل، مطالعات انجام‌شده در قارچ‌های میکوریزا آربسکولار، از جمله گونه‌هایی مانند *رایزوفاکوس/ایریگلاریس* نشان می‌دهد که پیام‌های Myc-LCO نیز در آغاز فرآیند همزیستی با گیاهان نقش مهمی دارند. در این میان، مجموعه‌ای از ژن‌ها و آنزیم‌های مرتبط با متابولیسم کیتین نیز مورد توجه قرار گرفته‌اند، از جمله ژن‌های *Chitin synthase* که در سنتز زنجیره‌های کیتینی نقش دارند، و همچنین ژن‌های *Chitin deacetylase* و *Chitinase-like enzymes* که در سنتز الیگوساکاریدهای کیتینی دخیل هستند (Maillet et al., 2011; Toro & Brachmann, 2016; Rush et al., 2020). با این وجود، برخلاف سیستم ریزوبیومی که در آن مسیر ژنتیکی بیوسنتز LCO ها به‌واسطه مجموعه مشخص ژن‌های nod به‌خوبی تعریف شده است، در قارچ‌های میکوریزا مسیر ژنتیکی و آنزیمی مسئول تولید مستقیم Myc-LCO هنوز به‌طور کامل شناسایی نشده است. تاکنون تنها شواهد غیرمستقیم، به‌ویژه بر اساس داده‌های ژنومی، احتمال وجود ژن‌هایی مشابه با ژن‌های nod را در این قارچ‌ها مطرح کرده‌اند، ولی نقش دقیق این ژن‌ها و میزان مشارکت آن‌ها در بیوسنتز Myc-LCO همچنان نامشخص باقی مانده است. در اینجا باید متذکر شد که شناسایی Myc-LCOها در قارچ‌های میکوریزا بر پایه این فرض صورت گرفته شده است که این مولکول‌ها از نظر ساختار شیمیایی مشابه Nod-factor های باکتری‌های ریزوبیا هستند و به‌عنوان پیام‌های مهم این قارچ‌ها شناخته می‌شوند (Maclean et al., 2017)، اما احتمالاً تنها پیام‌های دخیل در برقراری همزیستی نیستند، زیرا قارچ‌ها ممکن است مولکول‌های پیام‌رسان دیگری نیز تولید کنند و همه گیاهان نیز الزاماً Myc-LCOها را به یک شکل شناسایی نکنند.

3- Myco factor

4- Signaling

1- *Marchantia paleacea*

2- Mycorrhizal lipochitoooligosaccharides (Myc-LCOs)



شکل ۱- تصویر بالا یک تک اسپور همراه با جرم تیوب (اولین انشعاب سیتوپلاسمی خارج شده از اسپور و شروع رشد هیف) و تصویر زیرین اسپور با تولید چند جرم تیوب و تصویر میانی اجتماعی از اسپورها به رنگ زرد همراه با جرم تیوب و انشعابات هیفی *رایزوفآگوس ایریگولاریس* (Tanaka et al., 2022)

Figure 1- Upper image: a single spore showing a germ tube (the first cytoplasmic protrusion emerging from the spore and representing the initiation of hyphal growth), lower image: a spore producing multiple germ tubes, middle image: a spore community of yellow-colored spores accompanied by germ tubes and hyphal branching of *Rhizophagus irregularis* (Tanaka et al., 2022)

از این رو سازوکار تشخیص قارچ‌های میکوریزا توسط گیاهان هنوز به طور کامل شناخته نشده است. این خلأ تحقیقاتی یکی از چالش‌های اساسی در شناخت سازوکارهای مولکولی برقراری همزیستی میکوریزایی محسوب می‌شود. لذا، شناسایی ژن‌های مسئول سنتز این مولکول‌ها همچنان یکی از موضوعات مهم در مطالعات مولکولی همزیستی میکوریزایی به شمار می‌رود و انتظار می‌رود پیشرفت‌های آینده در این زمینه بتواند به روشن شدن این مسیر بیوسنتزی کمک کند.

از نظر بیوشیمیایی، استریگولاکتون‌ها از کاروتنوئیدها ساخته می‌شوند و چند ژن کلیدی در مسیر سنتز آنها دخیل هستند. مسیر سنتز استریگولاکتون‌ها به صورت ذیل خلاصه می‌شود:

$\beta\text{-carotene} \rightarrow \text{Carlactone} \rightarrow \text{Carlactonoic acid} \rightarrow \text{Strigolactones}$

ژن‌های دخیل در سنتز استریگولاکتون‌ها شامل $D27$ ، $CCD7$ ،

از این رو سازوکار تشخیص قارچ‌های میکوریزا توسط گیاهان هنوز به طور کامل شناخته نشده است. این خلأ تحقیقاتی یکی از چالش‌های اساسی در شناخت سازوکارهای مولکولی برقراری همزیستی میکوریزایی محسوب می‌شود. لذا، شناسایی ژن‌های مسئول سنتز این مولکول‌ها همچنان یکی از موضوعات مهم در مطالعات مولکولی همزیستی میکوریزایی به شمار می‌رود و انتظار می‌رود پیشرفت‌های آینده در این زمینه بتواند به روشن شدن این مسیر بیوسنتزی کمک کند.

از نظر بیوشیمیایی، استریگولاکتون‌ها از کاروتنوئیدها ساخته می‌شوند و چند ژن کلیدی در مسیر سنتز آنها دخیل هستند. مسیر سنتز استریگولاکتون‌ها به صورت ذیل خلاصه می‌شود:

$\beta\text{-carotene} \rightarrow \text{Carlactone} \rightarrow \text{Carlactonoic acid} \rightarrow \text{Strigolactones}$

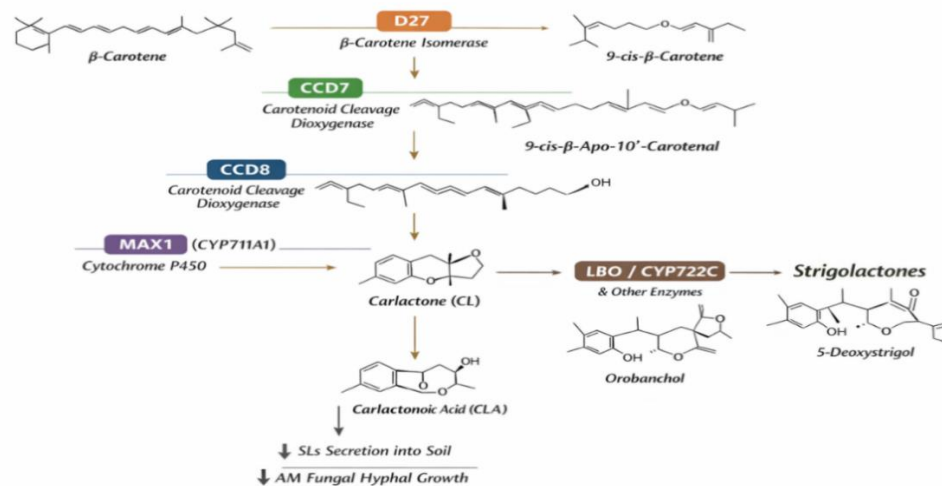
ژن‌های دخیل در سنتز استریگولاکتون‌ها شامل $D27$ ، $CCD7$ ،

گیاهانی که این ژن دچار جهش شده است، فنوتیپ کوتوله م مشاهده می‌شود. عدد ۲۷ به این معناست که این ژن بیست و هفتمین ژن شناخته شده از گروه ژن‌های dwarf در گونه‌های گیاهی است.

- 6- Carlactone
- 7- 5-Deoxystrogo
- 8- Strigol
- 9- Solanacol

- 1- DWARF27
- 2- Carotenoid Cleavage Dioxygenase 7
- 3- Carotenoid Cleavage Dioxygenase 8
- 4- More Axillary Growth

۵- توضیح اینکه در ژن $D27$ ، حرف D مخفف Dwarf به معنی کوتوله می‌باشد. در ژنتیک گیاهی، بسیاری از ژن‌هایی که باعث کاهش رشد گیاه یا کوتاه شدن ساقه می‌شوند با نام DWARF شناخته می‌شوند. دلیل این نام‌گذاری این است که در



شکل ۲- مسیر بیوسنتز استریگولاکتون‌ها در گیاهان

(این تصویر بر مبنای داده‌های مستخرج از مقالات از جمله Alder et al., 2012; Yoneyama, 2019 می‌باشد).

Figure 2- Biosynthetic pathway of strigolactones in plants

(this figure is based on data extracted from previous studies, including Alder et al., 2012 and Yoneyama, 2019).

شدن این گیرنده‌ها همزیستی شروع نمی‌شود.

ژن SYMRK^۳

پروتئین SYMRK یک گیرنده کینازی شبه‌گیرنده است که در غشای پلاسمایی سلول‌های ریشه قرار دارد و پیام‌های رسیده از قارچ را از طریق گیرنده‌های LysM دریافت و آن را به اجزای پائین دستی مسیر پیام‌رسانی همزیستی منتقل و یک‌پارچه می‌نماید (شکل ۳). شواهد جدید نشان می‌دهد که SYMRK علاوه بر ایفای نقش یک پروتئین انتقال‌دهنده‌ی پیام، به‌عنوان یک عامل یکپارچه‌کننده مولکولی، در تشکیل کمپلکس‌های گیرنده‌ای و هماهنگ‌سازی رویدادهای اولیه شناسایی همزیست نقش اساسی دارد. فعال شدن این پروتئین، آغازگر مجموعه‌ای از رویدادهای پیام‌رسانی شامل القای نوسانات کلسیمی هسته‌ای و فعال‌سازی ژن‌های اختصاصی همزیستی است که در نهایت به تشکیل آربوسکول و استقرار موفق قارچ در سلول‌های ریشه منجر می‌شود. حذف یا ایجاد جهش در ژن SYMRK در گیاهان مختلف موجب اختلال شدید یا توقف کامل مراحل اولیه برقراری همزیستی میکوریزایی و ریزوبیومی شده است که بیانگر نقش محوری این ژن در آغاز و تداوم مسیر پیام‌رسانی همزیستی است برخلاف تصور اولیه، به نظر می‌رسد SYMRK الزاماً گیرنده مستقیم مولکول‌های Myc-LCOs نیست، بلکه پس از شناسایی این مولکول‌ها توسط گیرنده‌های خانواده LysM، در تشکیل کمپلکس‌های پیام‌رسانی

زمانی که گیاه با کمبود فسفر مواجه هست بیان ژن‌های اشاره شده در بالا به شدت بیان می‌شوند و این منجر به سنتز بیشتر استریگولاکتون در ریشه گیاه، ترشح آن به ریزوسفر و پیام‌رسانی ریشه‌ای می‌شود (Kodama et al., 2022). مسیر بیوسنتز استریگولاکتون در شکل ۲ نشان داده شده است.

پروتئین D14 (DWARF1) یک گیرنده استریگولاکتون در گیاهان است. در برنج این گیرنده به نام DWARF14-LIKE (DWARF14-LIKE)D14L شناخته می‌شود. پس از اتصال استریگولاکتون به D14، این گیرنده فعال شده و با پروتئین‌های پیام‌رسانی مانند MAX2/D3 و SMXL/D53 وارد برهم‌کنش شده و آن‌را تخریب می‌نماید. SMAX1 یک تنظیم‌کننده منفی است؛ بنابراین تخریب آن باعث فعال شدن ژن‌های مورد نیاز برای همزیستی میکوریزایی می‌شود (Stanga et al., 2013; Hull et al., 2021).

در برقراری همزیستی بین گیاهان و قارچ‌های میکوریزا آربوسکولار، یک مسیر پیام‌رسانی مشترک^۱ فعال می‌شود. در این مسیر، ژن‌های کلیدی متعددی نقش دارند (شکل ۳) که مهم‌ترین آن‌ها عبارتند از:

گیرنده LysM^۲

گیرنده‌های LysM حسگرهای سطح سلول ریشه هستند که در مراحل اولیه پیام‌های قارچ میکوریزا را مستقیماً تشخیص داده و آغازگر مسیر پیام‌رسانی همزیستی بین گیاه و قارچ می‌شوند. بدون وجود و فعال

3- Symbiosis receptor-like kinase (SYMRK)

1- Common symbiosis signaling pathway (CSSP)

2- Lysin Motif

عهده دارد و از این طریق فرآیند کلونیزاسیون قارچی و شکل‌گیری روابط همزیستی را تنظیم و هدایت می‌کند. این ژن در شرایط پایه و زمانی که غلظت یون کلسیم در سطح پایینی قرار دارد، به‌صورت غیرفعال باقی می‌ماند. با افزایش میزان Ca^{2+} در هسته، *CCaMK* فعال شده و از طریق انتقال پیام‌های درون سلولی، بیان ژن‌های مرتبط با برقراری همزیستی را تحریک می‌کند. لذا، فعالیت این ژن نقش اساسی در آغاز و تداوم ارتباط همزیستی میان گیاه و قارچ ایفا کرده و موجب تشکیل ساختارهای همزیستی و بهبود تعاملات سلولی میان دو شریک همزیست می‌شود. باید توجه داشت تنها افزایش کلسیم فعالیت ژن *CCaMK* را سبب نمی‌شود، زیرا ممکن است افزایش کلسیم ناشی از عوامل دیگری باشد. تنها افزایشی که به‌صورت دوره‌ای یا ریتمیک باشد می‌تواند فعالیت این ژن را در مسیر برقراری همزیستی قرار دهد. منظور از نوسانات دوره‌ای کلسیم در هسته سلول^۴، افزایش سریع Ca^{2+} در هسته و سپس کاهش مجدد آن به سطح اولیه و تکرار این چرخه به‌صورت ریتمیک (هر چند ده ثانیه تا چند دقیقه) است. این نوسانات الگوی اطلاعاتی دارند (فرکانس و دامنه مشخص) و صرفاً پیام برقراری همزیستی را بیان می‌کنند. بنابراین، کلسیم در مسیر مشترک همزیستی گیاهان به‌عنوان یک پیام‌رسان ثانویه بسیار مهم و تعیین‌کننده عمل می‌کند که پیام‌های شناسایی قارچ را به الگوهای نوسانی Ca^{2+} در هسته سلول تبدیل می‌نماید. این نوسانات هسته‌ای توسط *CCaMK* رمزگشایی، شناسایی و تفسیر شده و در ادامه، مسیرهای پیام‌رسانی درون سلولی مرتبط با همزیستی را فعال می‌کنند. فعال شدن این مسیرها در نهایت موجب القای بیان ژن‌های دخیل در کلونیزاسیون قارچی، تمایز سلولی و تشکیل آریسکول در سلول‌های ریشه گیاه میزبان می‌شود. از این‌رو، کلسیم به‌عنوان حلقه واسط میان تشخیص پیام قارچی و پاسخ ژنتیکی گیاه در فرآیند همزیستی شناخته می‌شود (Sing & Parniske, 2012; Ho-Plagaro & García-; Garrido, 2022).

و انتقال مؤثر پیام نقش کلیدی دارد. مطالعات اخیر نشان داده‌اند که بخش بیرونی این پروتئین تحت فرآیندهای تنظیمی خاص قرار می‌گیرد که می‌تواند در تنظیم حساسیت و شدت پاسخ همزیستی نقش دارد (Antolion Llvora et al., 2014). این مکانیزم به گیاه اجازه می‌دهد حساسیت پاسخ خود را بر اساس سطح و غلظت سیگنال‌های دریافتی از قارچ تنظیم کند. اگر این سیستم کنترلی وجود نداشته باشد، پاسخ همزیستی می‌تواند بیش از حد شدید شده و با تحریک سیستم ایمنی گیاه، به یک رابطه پاتوژنی (بیماری‌زا) یا هدررفت انرژی گیاه منجر شود (Holsters, 2008; Antolion Llvora et al., 2014).

ژن‌های *DMI1* و *DMI2*^۱

ژن *DMI1*

در مسیر مشترک مولکولی همزیستی میکوریزایی، این ژن نقش کلیدی در ایجاد نوسانات دوره‌ای کلسیم در هسته سلول‌های ریشه گیاه دارند. در واقع، پروتئین *DMI1* به‌عنوان یک کانال یونی در غشای هسته آزاد شدن دوره‌ای Ca^{2+} از ذخایر داخلی و ایجاد نوسانات Ca^{2+} در اطراف هسته (Ca^{2+} spiking) در پاسخ به پیام‌های همزیستی را تنظیم می‌کند و جهش در این ژن باعث توقف کامل این نوسانات می‌شود (Charpentier et al., 2013; Yuan et al., 2022). آنزیم ردوکتاز *HMGR1*^۲ در تعامل با *DMI2* برای تولید نوسانات دوره‌ای Ca^{2+} و ادامه مسیر پیام‌رسانی همزیستی ضروری است (Maclean et al., 2017).

ژن *DMI2*

این ژن در مسیر مشترک همزیستی قرار دارد و عملکرد آن بین گیرنده‌های اولیه و اجزای هسته‌ای مسیر واقع شده است. در واقع، انتقال پیام از غشا به داخل سلول را تنظیم می‌کند.

ژن *CCaMK*^۳

این ژن یکی دیگر از ژن‌های کلیدی در "مسیر پیام‌رسانی مشترک همزیستی" در گیاهان است که نقش حیاتی در برقراری و تنظیم همزیستی بین گیاه و قارچ‌های میکوریزا ایفا می‌کند. این ژن یک پروتئین کیناز وابسته به کلسیم و کالمودولین^۴ است که در هسته سلول گیاهی قرار دارد (Ho-Plagaro & García-Garrido, 2022). ژن *CCaMK* به‌عنوان یکی از اجزای کلیدی مسیر پیام‌رسانی همزیستی، وظیفه تشخیص و رمزگشایی^۵ نوسانات کلسیم هسته‌ای (Ca^{2+}) را بر

۴- کالمودولین یک پروتئین تنظیم‌کننده کلسیم است که با پیوند به Ca^{2+} ، تغییر شکل داده و فعالیت آنزیم‌ها و پروتئین‌های دیگر را تنظیم می‌کند.

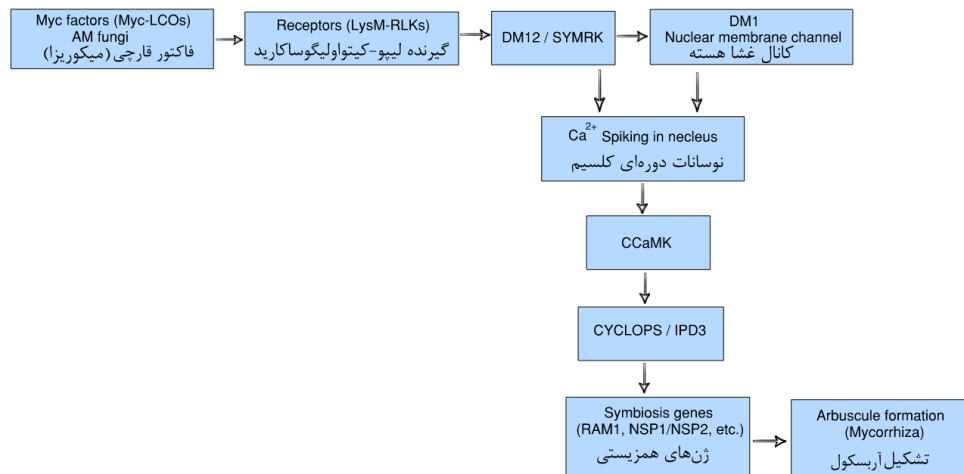
2- Decoder

6- Nuclear Ca^{2+} spiking

1- Does not make infection

2- 3-Hydroxy-3-Methylglutaryl-Coenzyme A

3 -Calcium/Calmodulin-dependent Protein Kinase (CCaMK)



شکل ۳- مسیر پیام‌رسانی همزیستی در برقراری همزیستی و تشکیل آربسکول به‌مراه ژن‌های دخیل در این مسیر
Figure 3- Symbiotic signaling pathway involved in the establishment of symbiosis and arbuscule formation, along with the genes participating in this pathway

آربوسکولار و تعیین این موضوع است که آیا گونه‌های مختلف این قارچ‌ها از مجموعه‌ای مشابه از مولکول‌های پیام‌رسان برای آغاز همزیستی استفاده می‌کنند یا هر گونه دارای الگوی پیام‌رسانی اختصاصی است. افزون بر این، سهم نسبی هر یک از دو همزیست در تولید و تنظیم پیام‌های شیمیایی آغازگر همزیستی، به‌ویژه فاکتورهای قارچی و استریگولاکتون‌های ترشح‌شده از ریشه گیاه، هنوز به‌طور دقیق مشخص نشده است. همچنین روشن نیست که تغییرات کمی و کیفی این پیام‌ها چگونه بر کارایی برقراری همزیستی، میزان کلونیزاسیون ریشه، شدت وابستگی میکوریزایی گیاه و نیز برهم‌کنش میان گونه‌های مختلف گیاه و قارچ تأثیر می‌گذارد. از سوی دیگر، چگونگی یکپارچه‌سازی این سیگنال‌ها با مسیر پیام‌رسانی مشترک (CSSP) و تعامل آن‌ها با شبکه‌های هورمونی و پاسخ‌های دفاعی گیاه، همچنان از مهم‌ترین موضوعات پژوهشی در این زمینه به‌شمار می‌رود. در اینجا لازم به تأکید است که بسیاری از نتایج گزارش شده از میان گونه‌های مختلف قارچ و گیاه بدست آمده است. این در حالی است که هدایت مطالعات آینده به یک جمع‌بندی و تلفیق نظام‌مند نیاز دارد (Wang et al., 2026). بر این اساس و به‌منظور رفع خلاء تحقیقاتی موجود در این زمینه، پیشنهاد می‌شود تا یک مطالعه جامع متاآنالیز^۲ به‌طور اختصاصی مسیر مشترک پیام‌رسانی بین گونه‌های مختلف قارچ میکوریزا آربوسکولار و گیاه را از نظر مولکولی و ژنتیکی به‌طور یکپارچه و جامع

ژن CYCLOPS^۱

این ژن نیز یکی دیگر از اجزای کلیدی در مسیر پیام‌دهی همزیستی بین گیاهان و قارچ‌های میکوریزا است و در مرحله‌ای عمل می‌کند که پیام‌رسانی کلسیمی تولید شده در هسته باید به فعال شدن ژن‌های همزیستی تبدیل شوند. این ژن در واقع یک فاکتور رونویسی تنظیمی است که نقش مهمی در تبدیل پیام های Ca^{2+} به پاسخ‌های ژنی دارد (شکل ۳).

در یک جمع‌بندی تحلیلی، می‌توان گفت که از زمانی که مایلت و همکاران (Maillet et al., 2011) برای اولین بار سنتز و ترشح لیپوکیتوآلیگوساکارید را در قارچ‌های گلوبوس/اینتر/رادیسز (نام جدید ریزوفگوس/اینتر/رادیسز) همزیست با نوعی یونجه کشف نمودند، تاکنون ۱۷۲ ژن با نقش عملکردی ثابت شده، دخیل در فرآیندهای مختلف همزیستی از جمله پیام‌رسانی مشترک، شناسایی شده‌اند (Wang et al., 2026). علی‌رغم پیشرفت‌های حاصل طی دو دهه اخیر هنوز شکاف‌های زیادی در درک سازوکارهای تنظیمی مسیر همزیستی مشترک باقی است و بسیاری از جنبه‌های مولکولی و عملکردی این فرآیندها نیازمند بررسی‌های بیشتر هستند. از جمله مهم‌ترین خلاءهای پژوهشی در این زمینه، شناسایی کامل ماهیت و تنوع پیام‌رسان‌های اولیه تولیدشده توسط قارچ‌های میکوریزا

یک نتیجه کلی، جامع و معتبر دست یابد. این نوع مطالعه به ویژه زمانی که نتایج مطالعات پراکنده یا متناقض باشند با ترکیب داده‌ها به شناسایی الگوهای کلی کمک کرده و تصمیم‌گیری از شواهد را معتبر می‌سازد.

۱- در زیست‌شناسی مولکولی، نام CYCLOPS (غول یک چشم) برای این ژن به‌صورت نمادین انتخاب شده است و بیشتر به نام‌گذاری پژوهشی مربوط می‌شود.
۲- متاآنالیز (Meta-Analysis) یک روش آماری پیشرفته است که نتایج مطالعات مستقل و مرتبط را به صورت سیستماتیک ترکیب و تحلیل می‌کند تا به

مورد بررسی و تحلیل قرار دهد.

وابستگی میکوریزایی

قارچ‌های میکوریزا آربسکولار با بیش از ۹۰ درصد گونه‌های گیاهی ارتباط همزیستی برقرار می‌نمایند (Smith & Read, 2008). با وجود این، نتایج بسیاری از مطالعات نشان می‌دهد که گیاهان مختلف دارای وابستگی‌های میکوریزایی^۱ متفاوتی می‌باشند (Nadian et al., 2013a; McHaffie & Maherali, 2020; Guo et al., 2022; Romero et al., 2023). در واقع، وابستگی میکوریزایی به میزان نیاز یک گیاه به همزیستی با قارچ‌های میکوریزا برای دستیابی به رشد و تغذیه مناسب و بهتر گفته می‌شود (Gerdemann, 1975; Ghosh et al., 2016). به این ترتیب، زمانی که مؤلفه‌های رشدی و تغذیه‌ای یک گیاه با حضور قارچ میکوریزا بیشتر از همان گیاه بدون حضور قارچ میکوریزا باشد می‌توان این گیاه را وابسته به قارچ میکوریزا دانست (Singh, 2001). این پدیده نتیجه مجموعه‌ای از سازوکارهای مولکولی، بیوشیمیایی و فیزیولوژیک میان گیاه و قارچ است. نتایج مطالعات انجام شده در اکوسیستم‌های طبیعی اختلاف‌های قابل ملاحظه‌ای از گونه‌های گیاهی را در شدت و پایداری تشکیل میکوریزا نشان می‌دهند. بنابراین برای یک خاک با درجه حاصلخیزی معین، میزان میکوریزایی شدن گونه‌های گیاهی می‌تواند شدید، متوسط و یا بدون میکوریزا باشند (Janose, 1980; Brundrett & Kendrick, 1988). بر این اساس، میکوریزایی شدن گونه‌های گیاهی می‌تواند به سه دسته شامل میکوریزایی شدن الزامی^۲، انتخابی^۳ و بدون میکوریزایی شدن^۴ تقسیم شوند. میکوریزایی شدن الزامی به این معنی است که گیاه الزاماً نیاز به برقراری ارتباط همزیستی با قارچ میکوریزا دارد (Janose, 1980). این گیاهان کلونیزاسیون میکوریزایی را به‌طور پیوسته در تمام ریشه‌های جوان خود فراهم و حمایت می‌کنند. گیاهانی که به‌طور انتخابی میکوریزایی می‌شوند به این معنی است که شرایط خاص، مثلاً حاصلخیزی ضعیف خاک، برای میکوریزایی شدن گیاه باید وجود داشته باشد. به‌طور کلی گیاهانی که میکوریزایی شدن برای آنها به‌طور پیوسته وجود ندارد و یا میزان کلونیزاسیون میکوریزایی آنها بسیار کم است (کمتر از ۲۵ درصد) به دسته میکوریزایی شدن انتخابی تعلق دارند (Brundrett & Kendrick, 1988). دسته سوم گیاهان غیر میکوریزایی به گیاهانی گفته می‌شوند که وقتی جوان و سالم هستند به‌طور پیوسته در مقابل میکوریزایی شدن از خود مقاومت نشان می‌دهند و از تشکیل ساختارهای قارچی جلوگیری می‌کنند (Brundrett, 1991). در ارزیابی کارکرد همزیستی میکوریزا آربسکولار در گیاهان،

پلنچتی و همکاران (Plenchette et al., 1938)، با الهام از نظرات پیشین، وابستگی میکوریزایی را برای اولین بار از طریق ارائه معادله زیر تعریف و کمیت سازی نمود:

$$MD (\%) = [(MDM - NDM)/MDM] \times 100 \quad (۱)$$

بر طبق رابطه فوق، وابستگی میکوریزایی (MD) بر حسب درصد برابر با خارج قسمت تفاضل وزن ماده خشک گیاه میکوریزایی (MDM^۵) و غیر میکوریزایی (NMD^۶) بر وزن ماده خشک گیاه میکوریزایی (MDM) می‌باشد.

این در حالی است که هتريک و همکاران (Hettrick et al., 1992) پاسخ رشد میکوریزایی (MGR^۷) بر حسب درصد را برابر با خارج قسمت تفاضل وزن ماده خشک گیاه میکوریزایی و غیرمیکوریزایی بر وزن ماده خشک گیاه غیرمیکوریزایی بر طبق رابطه ذیل نشان می‌دهد:

$$MGR (\%) = [(MDM - NDM)/NDM] \times 100 \quad (۲)$$

وابستگی میکوریزایی و پاسخ رشد میکوریزایی دو شاخص مهم در ارزیابی کارکرد همزیستی میکوریزا آربسکولار در گیاهان به شمار می‌روند. این دو شاخص اگر چه بهم ارتباط نزدیکی دارند، اما از نظر مفهومی یکسان نبوده و چندان قابل جایگزینی با یکدیگر نمی‌باشند و استفاده همزمان از آنها می‌تواند تصویر دقیق‌تری از کارکرد و اهمیت همزیستی میکوریزا در سیستم گیاه-خاک را ارائه دهد. همان‌طور که قبلاً اشاره گردید، وابستگی میکوریزایی به میزانی اطلاق می‌شود که در آن یک گیاه برای دستیابی به حداکثر رشد و عملکرد، به کلونیزاسیون قارچی نیاز دارد و در واقع بیانگر میزان ناتوانی گیاه در رسیدن به رشد مطلوب در غیاب همزیستی است. در مقابل، پاسخ رشد میکوریزایی بیانگر میزان افزایش رشد گیاه در اثر استقرار همزیستی نسبت به شرایط غیرمیکوریزایی بوده و شاخصی از شدت اثر همزیستی بر عملکرد گیاه محسوب می‌شود. به عبارت دیگر، وابستگی میکوریزایی بیشتر بازتابی از ویژگی‌های فیزیولوژیک و ژنتیکی گیاه است ولی پاسخ رشد میکوریزایی، به میزان زیادی، تحت تأثیر شرایط محیطی به‌ویژه فراهمی عناصر غذایی خاک قرار دارد. زمانی که شدت برقراری ارتباط همزیستی بر حسب وابستگی میکوریزایی بیان می‌شود این وابستگی حداکثر ۱۰۰ درصد خواهد بود. ولی زمانی که بر حسب پاسخ رشد میکوریزایی بیان شود میزان پاسخ گیاه به قارچ میکوریزا می‌تواند خیلی بیشتر از صد درصد باشد. اگر چه پاسخ رشد میکوریزایی در بعضی مواقع منفی نیز گزارش شده است. در برخی موارد، وابستگی میکوریزایی به‌صورت مشابه با پاسخ رشد میکوریزایی (مطابق فرمول فوق) تعریف می‌شود (Smith & Read, 2008). علاوه بر این، اسمیت و رید (Smith & Read, 2008) بر این باورند که برای بیان شدت رابطه همزیستی

5- Mycorrhizal dry matter (MDM)

6- Non-mycorrhizal dry matter (NMD)

7- Mycorrhizal growth response (MGR)

1- Mycorrhizal dependency (MD)

2- Obligatorily mycorrhizal

3- Facultatively mycorrhizal

4- Nonmycorrhizal

بین قارچ و گیاه، استفاده از شاخص رشد میکوریزایی نسبت به وابستگی میکوریزایی مناسب‌تر است.

زمانی که پاسخ رشد میکوریزایی گیاه مثبت است غلظت فسفر (میزان فسفر در واحد وزن گیاه) و به طبع آن تجمع و محتوی فسفر (میزان فسفر در اندام گیاه) در گیاهان میکوریزایی معمولاً بیشتر است تا گیاهان غیرمیکوریزایی. اکنون این سؤال مطرح می‌شود که در صورت عدم پاسخ رشد میکوریزایی آیا اثرات سودآور قارچ میکوریزا از نقطه نظر جذب فسفر نیز از بین می‌رود؟ نتایج مطالعات انجام شده با استفاده از فسفر نشان‌دار (^{33}P) و سیستم گلدانی چند قسمتی^۱ نشان می‌دهد که حتی در شرایطی که پاسخ رشد میکوریزایی گیاه مثبت نبوده یا منفی است، افزایش جذب فسفر از طریق مسیر قارچ‌های میکوریزا آریسکولار همچنان امکان‌پذیر است (Smith et al., 2003, 2004). بر این اساس، اسمیت و اسمیت (Smith & Smith, 2011) در مقاله تحلیلی خود استدلال می‌کنند که دیدگاه‌های پیشین مبنی بر تلقی عدم پاسخ رشد مثبت (یا پاسخ منفی) به عنوان نشانه‌ای از یک رابطه انگلی دور از واقعیت بوده و نیازمند مطالعات بیشتری است (Johnson et al., 1982; Bethlenfalvay et al., 1982; Smith, 1980; al., 1997). در مجموع، با توجه به این شواهد، انجام پژوهش‌های بیشتر برای درک دقیق‌تر این پدیده ضروری به نظر می‌رسد.

علاوه بر این، شاخص دیگری با عنوان شاخص کیفی دیکسون^۲ (DQI) برای کمی‌سازی شدت برقراری ارتباط همزیستی مورد استفاده قرار می‌گیرد که رابطه آن به صورت زیر بیان می‌شود (Dickson et al., 1960):

$$\text{DQI (\%)} = \text{TD00} \quad (۳)$$

که در آن: TDM نشان‌دهنده وزن کل ماده خشک گیاه، H بیانگر ارتفاع گیاه، SD معرف قطر ساقه، SDM نشان‌دهنده وزن ماده خشک برگ و RDM بیانگر وزن ماده خشک ریشه است. در واقع، شاخص کیفی دیکسون برای گیاه میکوریزایی و غیرمیکوریزایی تعیین و با هم مقایسه می‌شوند. در این رابطه، نتایج یک مطالعه نشان می‌دهد که زمانی که گیاه انجیر توسط چند گونه قارچ میکوریزا (*Gigaspora albida*; *Claroideoglossum etunicatum*; *Rhizophagus clarum*; *Gigaspora margarita*) همزیست می‌شود شاخص کیفی دیکسون برای گیاهان میکوریزایی شده در مقایسه با گیاهان شاهد (غیرمیکوریزایی) به میزان معنی‌داری افزایش می‌یابد. در این میان، در سطوح میانی فسفر مصرفی، بیشترین شاخص کیفی دیکسون مربوط به قارچ میکوریزا *رایزوفلاگوس کلاروم* بود (Rui et al., 2021).

پاسخ گیاه به قارچ میکوریزا نه تنها از نظر مؤلفه‌های رشد می‌تواند بررسی شود بلکه از نقطه نظر میزان جذب فسفر نیز می‌تواند مورد

ارزیابی قرار گیرد. پاسخ گیاه میکوریزایی به جذب فسفر^۳ بر حسب درصد از رابطه ذیل محاسبه می‌شود (Smith & Smith, 1997; Nadian, 2011). در واقع، پاسخ میکوریزایی به جذب فسفر برابر با خارج قسمت تفاضل محتوی فسفر گیاه میکوریزایی (MPC^۴) و غیرمیکوریزایی (NPC^۵) بر محتوی فسفر گیاه غیرمیکوریزایی (گیاه شاهد) است. چنین معادله‌ای برای عنصر غذایی دیگر و یا هر مؤلفه رشد دیگری (مانند طول ریشه گیاه، ارتفاع گیاه، شاخص سطح برگ و ...) در همزیستی قارچ میکوریزا و گیاه قابل تعمیم است (Smith & Smith, 2011; Ghosh et al., 2016).

$$\text{MPR (\%)} = \frac{(\text{MPC} - \text{NPC})}{\text{NPC}} \times 100 \quad (۴)$$

نقش ساختار و معماری ریشه گیاه در میزان وابستگی میکوریزایی

ساختار و معماری ریشه گیاه از عوامل مهم و اثرگذار در فرآیندهای گوناگون از جمله جذب آب و عناصر غذایی، پاسخ به تنش‌های زیستی و غیرزیستی و برقراری برهم‌کنش‌های پیچیده با جامعه میکروبی خاک به شمار می‌رود و در نهایت نقش تعیین‌کننده‌ای در رشد و عملکرد گیاه ایفا می‌کند. معماری سیستم ریشه‌ای در گیاهان، تحت تأثیر گونه گیاهی و شرایط محیطی، از تنوع ساختاری و مورفولوژیک قابل توجهی برخوردار است. پارامترهای مورد استفاده برای کمی‌سازی و توصیف ساختار ریشه، بسته به هدف مطالعه، شامل مجموع طول ریشه، قطر ریشه (ریشه اصلی و یا انشعابات فرعی)، میزان انبوهی و تراکم ریشه، مجموع طول و تراکم ریشه‌های مویی، جرم و حجم ریشه، چگالی ریشه، و همچنین ویژگی‌های بیومکانیکی نظیر الاستیسیته و پلاستیسیته ریشه می‌باشند. بین معماری ریشه، فیزیولوژی ریشه و پاسخ‌های مولکولی آن روابط بسیار تنظیم شده و متقابل وجود دارد، به گونه‌ای که این سه به عنوان یک مجموعه واحد و در هماهنگی کامل با هم، با بهینه نمودن جذب آب و مواد غذایی، مقابله با تنش‌ها و بهره‌گیری از روابط همزیستی با جامعه میکروبی خاک نقش اساسی در بهبود عملکرد کمی و کیفی گیاهان دارد. شکل ۴ چند نوع ریشه گیاه با ساختار متفاوت را نشان می‌دهد.

4- Mycorrhizal P content (MPC)

5- Non-mycorrhizal P content (NPC)

1- Compartmented pot

2- Dickson quality index (DQI)

3- Mycorrhiza P response (MPR)



شکل ۴- ریشه گیاهان با معماری و ساختار متفاوت

Figure 4- Plant roots with different architectures and structural characteristics

میکوریزا محسوب می‌شود (Menge *et al.*, 1978; Klironomos, 2003; Hoeksema, 2010; Maherali 2014).

بلعکس، گیاهان با سیستم ریشه‌ای انبوه و دارای ریشه‌های موئین فراوان و بلند حتی با وجود فسفر ناچیز خاک عموماً دارای وابستگی میکوریزایی کم و یا بدون وابستگی می‌باشند. به‌عنوان مثال غلات نظیر گندم و جو (Hetrick *et al.*, 1992; Boan *et al.*, 1993; Thirkell *et al.*, 2022) و بعضی از گراس‌های مرتعی (Wilson & Hartnett, 1998) وابستگی میکوریزایی ناچیزی دارا می‌باشند. این پژوهشگران رابطه‌ی بین مشخصات ریشه‌ای گیاه و وابستگی میکوریزایی را به خوبی نشان دادند. با وجود این، باید تأکید نمود که اختلافات قابل توجهی در وابستگی میکوریزایی ارقام مختلف یک گونه، از جمله گندم، تحت شرایط آزمایشی یکسان وجود دارد (Hetrick *et al.*, 1988, 1992; Thirkell *et al.*, 2022).

در مطالعه رابطه بین خصوصیات ریشه گیاه و وابستگی میکوریزایی، نتایج نشان می‌دهد که بعضی از گیاهان با سیستم ریشه‌ای نازک و انبوه نیز می‌توانند وابستگی میکوریزایی قابل توجهی داشته باشند. در یک مطالعه در جامعه گیاهی انگلیس، ملاحظه گردید که اگرچه گیاهان با سیستم ریشه‌ای ضعیف وابستگی میکوریزایی زیادتری دارند اما بعضی از گیاهان با سیستم ریشه‌ای انبوه نیز از وابستگی میکوریزایی بالایی برخوردارند (Fitter, 1989; Fitter & Merryweather, 1992). در اینجا این سوال مطرح می‌شود که چه میزان از تغییرات مورفولوژی ریشه گیاه تحت کنترل ژنتیکی و چه میزان ناشی از شرایط محیطی و حضور قارچ‌های میکوریزا است. در پاسخ به این سوال، نتایج مطالعات گلدانی نشان می‌دهد که زمانی که گیاه شبدر زیرزمینی^۲ کلنی شده با قارچ *گلوبوموس/ایترارادیسز* (*رایز/فاگوس/ایترارادیسز*) در خاکی با درجات مختلف فشردگی رشد داده شد مورفولوژی ریشه با افزایش تراکم خاک تغییر نمود. به‌طوری‌که قطر ریشه‌ها بیشتر و انشعاب‌بندی ریشه‌ها کاهش یافت (Nadian *et al.*, 1996, 1997). این تغییر در معماری و ساختار ریشه بر خلاف

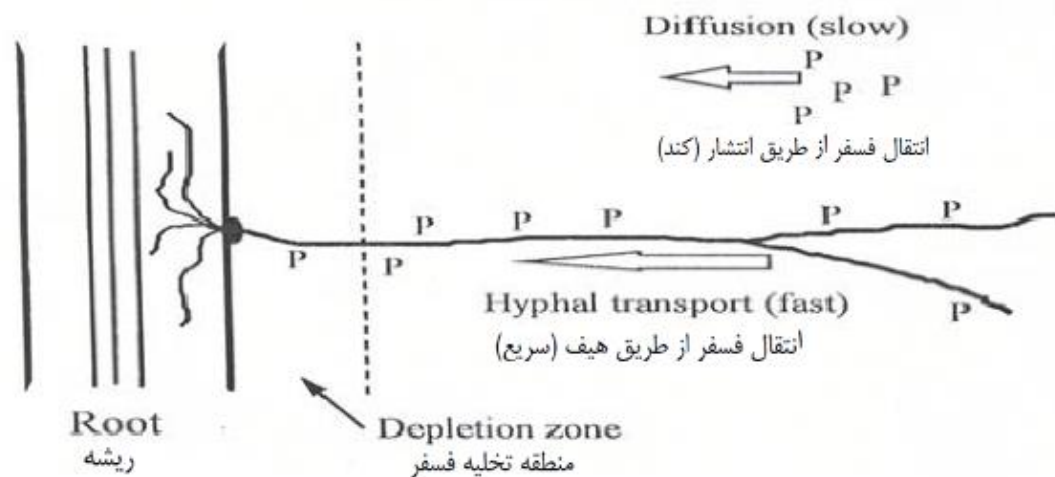
اولین بار بایلیس (Baylis, 1975) بیان نمود که گیاهان با ساختار ریشه‌ای مگنولیئید^۱ وابستگی بیشتری به قارچ‌های میکوریزا دارند تا گیاهان با سیستم ریشه‌ای غیر مگنولیئید. ریشه‌های مگنولیئید به ریشه‌هایی گفته می‌شود که معمولاً ضخیم و گوشتی، فاقد انشعابات زیاد و دارای ریشه‌های مویی ناچیز و یا اصلاً فاقد ریشه‌های موئین می‌باشند. بر این اساس، گزارش‌های متعددی وجود دارند که نشان می‌دهد گونه‌های گیاهی با ریشه‌های ضخیم و گوشتی و ریشه‌های موئین ناچیز و کم ارتفاع، همچون کاساوا، مرکبات، انگور، پیاز (آلیوم)، تره و اغلب لگوم‌ها وابستگی میکوریزایی قابل ملاحظه‌ای از خود نشان می‌دهند. این فرضیه اولین بار توسط استی‌جون (St John, 1980) آزمایش و مورد تأیید قرار گرفت. نتایج مطالعات بعدی فرضیه بایلیس را نیز تأیید نمودند (Brundrett & Kendrick, 1988; Brundrett, 2002; Fitter, 2004; Zangaro *et al.*, 2007; Hany *et al.*, 2007; Nadian, 2011; Nadian *et al.*, 2013a; Ghasemjokar *et al.*, 2016; Ma *et al.*, 2021). در همزیستی این گیاهان با قارچ‌های میکوریزا آریسکولار، از آنجایی‌که هیف‌های قارچ، در مقایسه با ریشه گیاه، می‌توانند به مسافت‌های بسیار دورتری از سطح ریشه گیاه گسترش پیدا کنند لذا فسفر از حجم بیشتری از خاک به گیاه میزبان منتقل می‌شود. این انتقال بیشتر فسفر به گیاه رشد بیشتر گیاه میزبان را در پی خواهد داشت. بر طبق شکل ۵ و شکل ۶ ملاحظه می‌شود که در گیاه غیر میکوریزایی انتقال فسفر از خاک به گیاه فقط از ناحیه اطراف ریشه گیاه صورت می‌گیرد. به همین دلیل است که ناحیه تخلیه فسفر در اطراف ریشه گیاه غیر میکوریزایی و یا گیاه با وابستگی میکوریزایی کم بسیار زیاد است. معمولاً با مصرف بیشتر کود فسفره پاسخ رشد میکوریزایی این گیاهان کاهش می‌یابد و می‌تواند به صفر برسد و یا حتی منفی شود. هرچند فرضیه اولیه Baylis برای میزان وابستگی گیاه به قارچ میکوریزا پیشنهاد شده بود، اما این مفهوم به‌طور ضمنی گسترش یافته و پاسخ رشد میکوریزایی را نیز در بر می‌گیرد، زیرا این شاخص برآوردی کلی از میزان واکنش گیاهان به تلقیح با قارچ‌های

چنانچه شاخص‌های مختلف معماری ریشه به‌صورت ترکیبی ارزیابی شوند، احتمال شناسایی چنین رابطه‌ای بیشتر خواهد بود. بنابراین، لازم است به این نکته توجه داشت که وابستگی میکوریزایی به عوامل متعددی از جمله به ویژگی‌های گیاه و شریک قارچی بستگی دارد. لذا، در شرایطی که گیاه با قارچ بتواند سازگارتر همراه شود، امکان مشاهده رابطه بین معماری ریشه و پاسخ رشد میکوریزایی افزایش می‌یابد. **جدول ۱** سطوح مختلف وابستگی میکوریزایی تعدادی از گونه‌های گیاهی را نشان می‌دهد.

آنچه در بالا در خصوص پاسخ گیاهان به قارچ‌های میکوریزا آربسکولار، خواه بر حسب مؤلفه‌های رشدی گیاه و خواه بر حسب میزان جذب عناصر غذایی به خصوص فسفر، گفته شد مربوط به وضعیتی است که شرایط محیطی ثابت باشد. ولی چنانچه گیاه ثابت باشد ولی عوامل محیطی (عوامل جوی و خاکی) تغییر نماید، در شرایط نامطلوب محیطی پاسخ گیاه به قارچ میکوریزا می‌تواند توازن میکوریزایی را از سودآور به خنثی و یا حتی به منفی تغییر دهد (Johanson et al., 1997). به‌عنوان مثال، زمانی که فسفر قابل جذب گیاه در خاک زیاد باشد میزان زیست‌توده گیاه میکوریزایی، با ادامه دریافت کربوئیدرات توسط قارچ از گیاه و جذب مستقیم فسفر از خاک توسط ریشه گیاه، ممکن است کاهش قابل توجه پیدا نماید (Peng et al., 1993; Olson et al., 1999; Xu et al., 2018).

فرضیه Baylis باعث کاهش رشد رویشی و کاهش محتوی فسفر گیاه گردید. این نتایج نشان می‌دهد که پاسخ رشد میکوریزایی همچنانکه در ادامه بحث خواهد آمد تحت تأثیر مجموعه‌ای از عوامل مورفولوژیک، فیزیولوژیک، مولکولی و محیطی قرار دارد و نمی‌توان آن را صرفاً بر اساس تغییرات ساختار ریشه تبیین کرد. در تأیید این نظر، ماهرعلی (Maherali, 2014) در یک مطالعه متاآنالیز و با هدف آزمون فرضیه Baylis، با استفاده از نتایج آزمایش خود و در ترکیب با نتایج پژوهش‌های پیشین و داده‌های فیلوژنتیکی منتشرشده نشان داد که هیچ رابطه معنی‌داری بین وابستگی میکوریزایی (پاسخ رشد میکوریزایی) و ویژگی‌های ریشه‌ای گیاه وجود ندارد. بر این اساس، وی نتیجه‌گیری کرد که ضخیم و کم انشعاب بودن ریشه‌ها الزاماً شاخص قابل اعتمادی برای وابستگی گیاه به قارچ‌های میکوریزا نیست.

ماهرعلی (Maherali, 2014) چنین نتیجه‌گیری نمود که اگرچه در این مطالعه‌ی متاآنالیز رابطه معنی‌داری بین معماری ریشه و وابستگی میکوریزایی مشاهده نشد، اما احتمال دارد برخی جنبه‌های مهم زیستی در این تحلیل در نظر گرفته نشده باشد. به‌عنوان مثال، در این مطالعه صرفاً بعضی از صفات رایج ریشه استفاده شده، در حالی که ویژگی‌هایی دیگری مانند میزان انشعاب دهی ریشه و یا سطح ویژه ریشه که فاکتورهای بسیار مهم و تأثیرگذار بر روی وابستگی میکوریزایی هستند مورد استفاده قرار نگرفته است. به بیان دیگر،

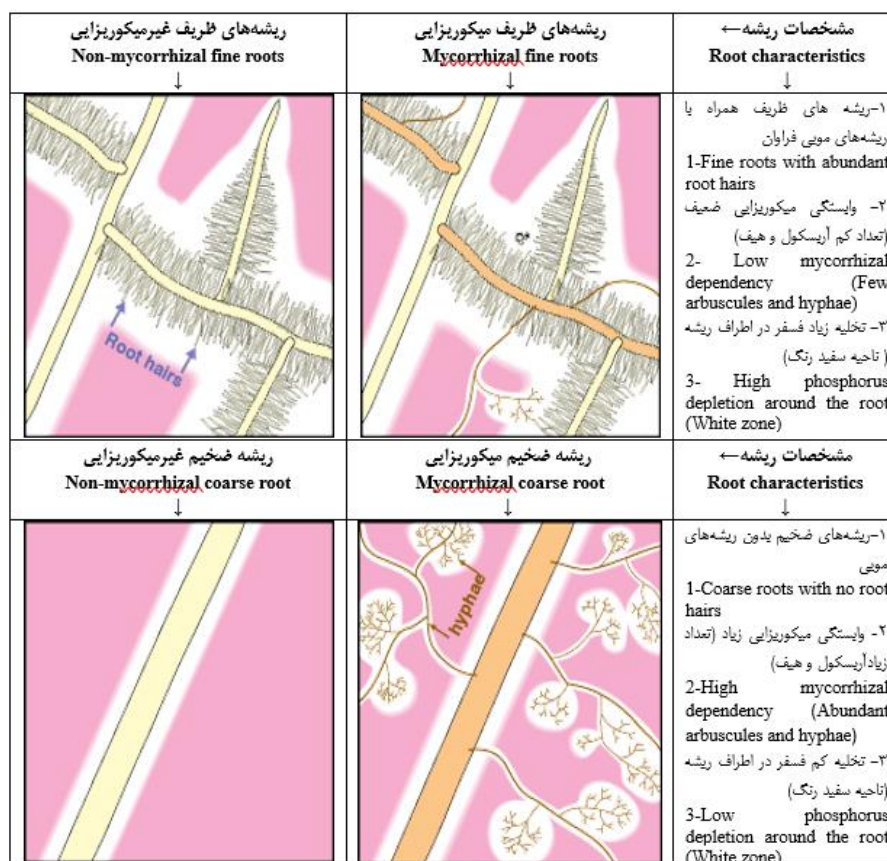


شکل ۵- انتقال فسفر توسط قارچ میکوریزا آربسکولار به گیاه میزبان

در صورت عدم حضور قارچ میکوریزا و یا وابستگی ناچیز گیاه به قارچ میکوریزا، منطقه تخلیه فسفر (Depletion zone) گسترده‌تر خواهد بود (Smith & Read, 2008).

Figure 5- Phosphorus transfer by arbuscular mycorrhizal fungi to the host plant

In the absence of mycorrhizal fungi or low mycorrhizal dependency, the phosphorus depletion zone becomes more extensive (Smith & Read, 2008).



شکل ۶- شدت میزان وابستگی میکوریزایی گیاه به قارچ میکوریزا آریسکولار تحت تأثیر معماری و ساختار ریشه گیاه

ضخامت نوار سفید در اطراف ریشه گیاه میزان تخلیه (جذب) فسفر را نشان می‌دهد. تخلیه بیشتر فسفر در اطراف ریشه گیاه غیرمیکوریزایی (ضخامت بیشتر نوار سفید) به معنی جذب فسفر عمدتاً توسط ریشه گیاه، تخلیه کمتر فسفر در اطراف ریشه گیاه (ضخامت کمتر نوار سفید) به معنی جذب فسفر از نقاط دور از دسترس ریشه گیاه میکوریزایی عمدتاً توسط هیف‌های خارجی قارچ میکوریزا (<http://mycorrhizas.info/methods.html>).

Figure 6- The degree of plant mycorrhizal dependency on arbuscular mycorrhizal fungi as influenced by root architecture and structural characteristics

The thickness of the white band surrounding the plant root represents the extent of phosphorus depletion (uptake). Greater phosphorus depletion around non-mycorrhizal plant roots (thicker white band) indicates that phosphorus uptake is mainly carried out by the plant root itself, whereas lower phosphorus depletion around mycorrhizal plant roots (thinner white band) indicates phosphorus uptake from regions beyond the root depletion zone, primarily through the extraradical hyphae of mycorrhizal fungi (<http://mycorrhizas.info/methods.html>).

جدول ۱- وابستگی میکوریزایی (درصد) بعضی از گیاهان (Eo & Eom, 2009)

Table 1- Mycorrhizal dependency (MD) of different plant species (Eo & Eom, 2009)

نام علمی Plant species	نام گیاه Plant	وابستگی میکوریزایی Mycorrhizal dependency (%)
<i>Glycine max</i>	سویا	20.6
<i>Vigna angularis</i>	لوبیا قرمز	57.2
<i>Senna tora</i>	سنا	87.5
<i>Hordeum vulgare</i>	جو	-124.1
<i>Zea mays</i>	ذرت	30.1
<i>Sorghum bicolor</i>	سورگوم	54.2
<i>Allium tuber</i>	تره چینی	90.1
<i>Solanum melongena</i>	بادنجان	-16.5
<i>Capsicum annuum</i>	نوعی فلفل	92.8

گیاهی و اصلاح معماری ریشه، این فرآیند را تنظیم می‌نماید. این دیدگاه یکپارچه می‌تواند مبنای پژوهش‌های آینده برای شناسایی ژنوتیپ‌های دارای کارایی بالاتر در همزیستی میکوریزایی و توسعه اهداف بیشتری در کشاورزی پایدار باشد.

گیاهان غیر میزبان و گیاهان غیر میکوریزایی

طیف گسترده‌ای از گیاهان، در سطوح مختلفی از وابستگی، قادرند با قارچ‌های میکوریزا نوعی همزیستی برقرار کنند (شکل ۷). به این دسته از گیاهان، "گیاهان میکوریزایی" گفته می‌شود. حدود ۱۰ درصد از گیاهان نیز قادر نیستند هیچ نوعی از همزیستی شناخته شده میکوریزایی را تشکیل دهند (Wang et al., 2022). به این گیاهان که تحت هیچ شرایطی قادر به برقراری رابطه همزیستی با این قارچ‌ها نیستند "گیاهان غیرمیکوریزایی"^۳ گفته می‌شوند. بین این دو دسته گیاهان، گیاهانی وجود دارند که به آنها "گیاهان غیرمیزبان یا نامیزبان"^۴ گفته می‌شوند. بیشتر مواقع، این گیاهان قادرند با قارچ‌های میکوریزا ارتباط همزیستی محدود و ناقص برقرار کنند. در واقع، هیف‌های خارجی قارچ‌های میکوریزا قادرند به ریشه این گیاهان نفوذ کنند و در آن منتشر شوند، حتی پیام‌های مولکولی در برقراری رابطه همزیستی، هر چند به‌طور ناقص، بین این دو صورت می‌گیرد ولی منجر به تشکیل آربسکول نمی‌شود و در نتیجه تبادل مواد غذایی نیز صورت نمی‌گیرد (Fernandez et al., 2019; Wang et al., 2022). به‌عنوان مثال، گیاه *آرابیدوپسیس تالیانا* که از اعضای خانواده براسیکاسه می‌باشد به‌عنوان یک گیاه غیرمیزبان شناخته می‌شود و زمانی که توسط قارچ میکوریزا تلقیح می‌شود برقراری پیام‌های همزیستی این گیاه و قارچ به صورت ناقص صورت می‌گیرد و نتیجه آن عدم تشکیل آربسکول‌های فعال جهت تبادل مواد غذایی است (Cosme et al., 2018). تشکیل آربسکول، که به‌عنوان هسته اصلی همزیستی و محل تبادل مواد غذایی بین دو شریک عمل می‌کند، شرط اساسی برای برقراری کامل این همزیستی به شمار می‌رود. نتایج یک مطالعه نشان می‌دهد زمانی که گیاه شور دوست *Salsola kali* توسط دو گونه قارچ میکوریزا آربسکولار تلقیح می‌شود، هر چند آربسکول تشکیل می‌شود اما پس از دو روز بخش ریشه کلنی شده قهوه‌ای شده و آربسکول‌ها ناپدید می‌شوند (Allen et al., 1989). این نشان می‌دهد که "گیاهان نامیزبان" در تعامل با قارچ‌های میکوریزا و پذیرش ورود هیف‌های قارچ بدرون ریشه‌های خود در مسیر پیام‌رسانی مشترک به‌صورت ناقص مشارکت دارند (Wang et al., 2022). تخمین زده می‌شود که حدود ۲۹ درصد از کل گونه‌های گیاهان آوندی، از جمله بعضی از گیاهان

واکنش خاک یک فاکتور محیطی مهم دیگر بر روابط همزیستی بین قارچ و گیاه است. به‌عنوان مثال قارچ *رایزوفگوس/اینتراادایسر* نسبت به پی‌اچ اسیدی خاک بسیار حساس است و تحت چنین شرایطی برقراری همزیستی بین قارچ و گیاه بسیار ضعیف و یا حتی غیر ممکن است (مشاهدات شخصی). حال آنکه قارچ *جیگسپورا مارگاریتا* عموماً شرایط اسیدی خاک را طالب هستند. عوامل دیگر نظیر میزان شوری خاک (Nadian et al., 2013b)، تنش خشکی (Nadian, 2026)، غلظت عناصر سنگین و سایر آلاینده‌های شیمیایی (Chen et al., 2022) و تراکم خاک (Nadian et al., 1996) نیز بر میزان پاسخ رشد میکوریزایی نقش بسیار مهم دارد. برهمکنش بین گیاه و قارچ میکوریزا بسته به سن و مراحل نمو گیاه نیز ممکن است از مسالمت‌آمیز^۱ به ارتباط انگلی^۲ تغییر کند (Grasso et al., 2025).

علاوه بر ویژگی‌های گیاه و خاک، گونه قارچ میکوریزا در میزان شدت برقراری ارتباط همزیستی نقش مهمی دارد. برای یک خاک مشخص و یک گونه گیاهی، میزان وابستگی میکوریزایی شدیداً تحت تأثیر گونه قارچ میکوریزا قرار می‌گیرد. به‌عنوان مثال، در یک مطالعه با استفاده از گلدان‌های چندقسمتی نشان داده شد که قارچ *Acaulospora laevis* در مقایسه با قارچ‌های *Glomus sp.* و *Scutellospora calospora* از توانایی بیشتری برای برقراری همزیستی با گیاه میزبان (نوعی شیدر) برخوردار است. همچنین این قارچ در افزایش سرعت جریان فسفر به درون ریشه گیاه که به‌صورت مقدار فسفر جذب‌شده در واحد طول ریشه کلنی شده و در واحد زمان تعریف می‌شود عملکرد به‌مراتب مؤثرتری از دو قارچ دیگر نشان داد (Jakobsen et al., 1992). این مشاهدات با وابستگی بیشتر گیاه شیدر به قارچ *A. laevis* که هیف‌های خارجی آن توانایی بیشتری در گسترش و انتشار در خاک را داشتند کاملاً مطابقت و قابل توجیه می‌باشد. بیشترین گسترش و انتشار هیف‌های خارجی مربوط به قارچ *A. laevis* بود که قادر بودند تا فاصله ۱۱ سانتی‌متری از سطح ریشه گیاه منتشر شوند و بیشترین طول هیف (متر در هر گرم خاک) را تشکیل دهند. این نتایج نشان می‌دهد که توانایی قارچ‌های میکوریزا در میزان انتشار هیف‌های خارجی خود در خاک یکی از عوامل مهم در بهبود تغذیه گیاه به خصوص تغذیه عناصر کم‌تحرک نظیر فسفر می‌باشد.

در یک جمع‌بندی کلی، می‌توان گفت که وابستگی میکوریزایی گیاهان تنها تابع ویژگی‌های مورفولوژیکی ریشه گیاه نیست، بلکه حاصل برهم‌کنش پیچیده‌ای میان صفات مورفولوژیکی ریشه، پاسخ‌های مولکولی گیاه-قارچ و ترکیب و میزان ترشحات ریشه است. از سوی دیگر، قارچ میکوریزا نیز با تغییر بیان ژن‌ها، تنظیم هورمون‌های

3- Non-mycorrhizal plants

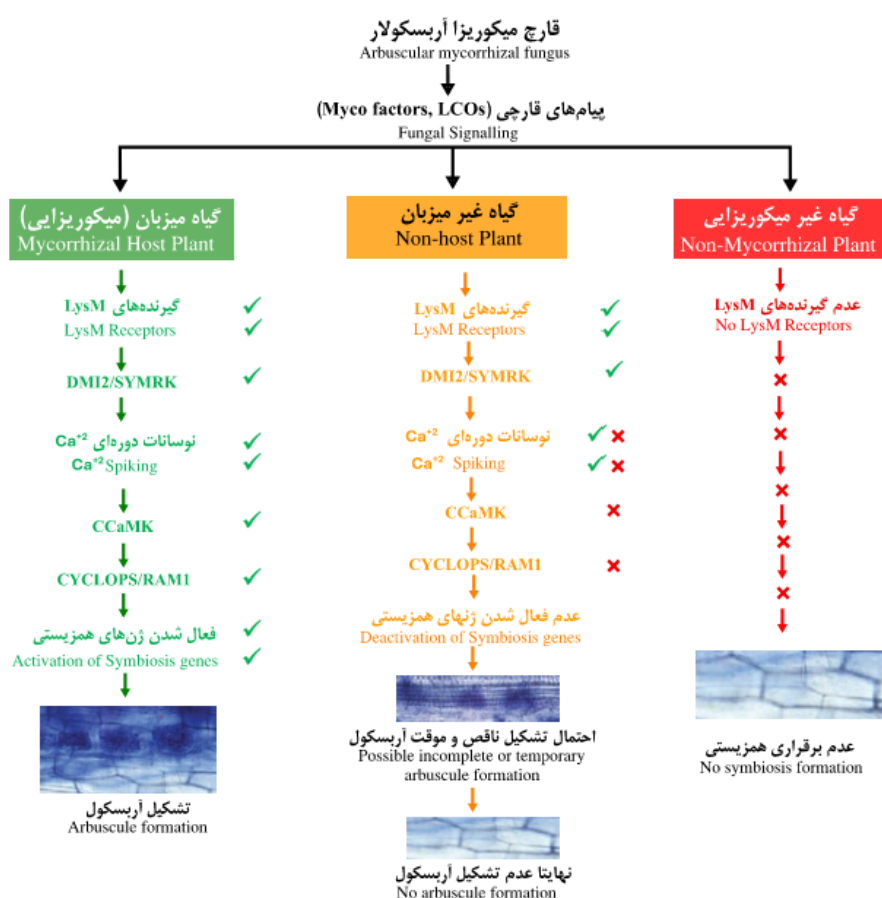
4- Non-host plants

1- Mutualistic

2- Parasitic

یا نامیزبان" ممکن است اشتباها به جای یکدیگر به کار گرفته شوند ولی از نظر مفاهیم تخصصی کاملاً با هم متفاوت هستند. گیاه غیرمیزبان یعنی اینکه گیاه تحت شرایط خاصی می‌تواند ارتباط میکوریزایی برقرار کند. این اصطلاح بیشتر نسبی و وابسته به نوع قارچ میکوریزا است، به این معنی که یک گیاه ممکن است برای یک قارچ خاص میزبان نباشد اما برای قارچ دیگر بتواند میزبان باشد. بنابراین، می‌بینیم که نامیزبان بودن وابسته به قارچ میکوریزا می‌باشد ولی غیرمیکوریزایی بودن وابسته به ویژگی کلی و ذاتی گیاه است. پس به این ترتیب، هر گیاه غیرمیکوریزایی را می‌توان «نامیزبان» هم در نظر گرفت، اما هر گیاه نامیزبان لزوماً غیرمیکوریزایی نیست (Fernandez *et al.*, 2019, Alborno *et al.*, 2021, Wang, 2022).

زراعی، میزبان واقعی قارچ‌های میکوریزا آربسکولار نیستند (Cosme *et al.*, 2018). معیارهای مورد استفاده برای تعریف گیاهان غیرمیزبان همیشه با چالش‌هایی همراه بوده است و ترسیم مرز مشخصی بین گیاهان میزبان و غیرمیزبان دشوار است. برای مثال، در گذشته هر گیاهی که هرگز توسط قارچ‌های میکوریزا کلونیزه نمی‌شد، به عنوان گیاه غیرمیزبان شناخته می‌شد. با این حال، این تعریف امروزه دستخوش تغییر شده است و بسیاری از پژوهشگران بر این باورند که معیار اصلی غیرمیزبان بودن، عدم تشکیل آربسکول‌های فعال در بافت‌های گیاه است، نه صرفاً عدم کلونیزاسیون توسط قارچ میکوریزا. (Glenn *et al.*, 1985; Brundrett & Tedersoo, 2018, Wang *et al.*, 2022). هر چند دو اصطلاح گیاهان "غیرمیکوریزایی" و "غیرمیزبان



شکل ۷- مسیر پیام‌رسانی مشترک در گیاهان میکوریزایی، غیرمیکوریزایی و غیرمیزبان

علامت ✓ به معنی انجام پیام‌دهی و ✗ به معنی توقف پیام‌دهی می‌باشد (شکل در Word و Table و با استفاده از نرم‌افزار تخصصی Bluebeam Revu x64 - Version 21.1 تهیه و ویرایش شده است).

Figure 7- The common symbiotic signaling pathway in mycorrhizal, non-host, and non-mycorrhizal plants

The symbol ✓ indicates that messaging has been carried out, while ✗ indicates that messaging has been stopped (The diagram was created and edited in Microsoft Word using tables and the specialized software Bluebeam Revu x64 - Version 21.1).

شکل ۷، آغاز برقراری همزیستی با تبادل پیام‌های مولکولی و در پاسخ

در "گیاهان میکوریزایی" همان‌طور که پیش‌تر اشاره شد و مطابق

به فاکتورهای قارچی (Myc LCO) صورت می‌گیرد. این فرآیند با فعال شدن گیرنده‌های کینازی (SYMRRK) در گیاه و شناسایی شریک قارچی ادامه پیدا می‌کند. در مسیر مشترک پیام‌رسانی همزیستی میکوریزایی، DMI موجب ایجاد نوسانات دوره‌ای یون Ca^{2+} در هسته سلول‌های ریشه می‌شود. این نوسانات توسط ژن *CCaMK* رمزگشایی شده و در نهایت به فعال‌سازی ژن‌های مرتبط با کلونیزاسیون قارچ و تشکیل آربسکول می‌انجامد.

در "گیاهان غیرمیزبان"، همان‌گونه که در شکل ۷ نشان داده شده است، مسیر پیام‌رسانی مشترک بین قارچ و گیاه، مشابه گیاهان میکوریزایی آغاز می‌شود و بسته به نوع گیاه، قارچ میکوریزا و شرایط محیطی تا مراحل پیش می‌رود. با این حال، این مسیر به‌صورت ناقص متوقف شده و تشکیل آربسکول رخ نمی‌دهد. البته در یک مورد، تشکیل آربسکول ناپایدار و غیرفعال نیز گزارش شده است (Allen et al., 1989).

اگرچه مشخص شده است که در بسیاری از گیاهان غیرمیزبان، مراحل اولیه شناسایی قارچ و حتی نفوذ هیف‌ها انجام می‌شود، اما هنوز به‌طور دقیق مشخص نیست کدام ژن‌ها یا شبکه‌های تنظیمی مانع تشکیل آربوسکول‌های فعال می‌شوند. بیشتر مطالعات تنها چند ژن مسیر مشترک همزیستی را بررسی کرده‌اند، در حالی که احتمالاً شبکه‌ای از ژن‌های تنظیم‌کننده، فاکتورهای رونویسی و مسیرهای ایمنی گیاه در این فرآیند نقش دارند. در برخی گیاهان غیرمیزبان، قارچ تا قشر ریشه پیشروی می‌کند، اما در برخی دیگر حتی نفوذ اولیه نیز رخ نمی‌دهد. هنوز مشخص نیست چه عواملی تعیین می‌کنند که توقف همزیستی در کدام مرحله اتفاق صورت می‌گیرد و آیا این توقف تحت کنترل گیاه، قارچ یا هر دو است. اگرچه نقش استریگولاکتون‌ها در آغاز همزیستی شناخته شده است، اما اطلاعات کمی درباره سایر ترکیبات ترشحی ریشه و نقش آن‌ها در پذیرش یا رد قارچ وجود دارد. مشخص نیست آیا تغییر ترکیب ترشحات ریشه می‌تواند گیاهان غیرمیزبان را به سمت برقراری همزیستی سوق دهد یا خیر. پرداختن به این شکاف‌های تحقیقاتی می‌تواند دستاوردهای مهمی برای کشاورزی پایدار داشته باشد.

سازوکارهای مولکولی در افزایش وابستگی میکوریزایی گیاه تحت تأثیر برخی تنش‌های غیرزنده

بسیاری از ویژگی‌های رشدی و تغذیه‌ای گیاهان، همچنین تعاملات زیستی آن‌ها با جامعه میکروبی خاک، تحت تأثیر عوامل محیطی

گوناگون، به‌ویژه تنش‌های محیطی قرار می‌گیرند. در میان تنش‌های غیرزنده، تنش شوری و خشکی از مهم‌ترین عوامل مؤثر بر این ویژگی‌ها به شمار می‌روند. در بسیاری از مناطق خشک و نیمه‌خشک، تنش شوری با برهم‌زدن هموستاز یونی، کاهش جذب آب و القای تنش‌های اکسیداتیو، موجب کاهش رشد و عملکرد گیاهان می‌شود. گیاهان میکوریزایی برای مقابله با تنش شوری، مجموعه‌ای از سازوکارها از جمله سازوکارهای بیوشیمیایی (نظیر سنتز متابولیت‌های اسمزی و آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی و غیرآنزیمی)، فیزیولوژیکی (نظیر هدایت روزنه‌ای و محتوای کلروفیل) و مولکولی (نظیر بیان ژن‌های دخیل در جذب و انتقال پتاسیم و سدیم) را بکار می‌گیرند. در اینجا هدف بررسی جامع تمامی سازوکارهایی نیست که گیاهان میکوریزایی برای مقابله با تنش شوری به کار می‌گیرند. از این رو، با توجه به اهمیت و نقش برجسته هموستازی K^+ / Na^+ در کاهش اثرات زیان‌بار شوری و افزایش تحمل گیاهان میکوریزایی به این تنش، این سازوکار به‌اختصار مورد بحث قرار می‌گیرد و سپس به وابستگی میکوریزایی گیاه تحت تنش شوری پرداخته می‌شود. اگر بخواهیم مهم‌ترین نقش گیاهان میکوریزایی در کاهش تنش شوری را بیان کنیم، می‌توان به تنظیم هموستازی یونی " K^+ / Na^+ " اشاره نمود. بسیاری از پژوهشگران معتقدند که تحمل شوری در گیاهان میکوریزایی قبل از آنکه ناشی از افزایش آنتی‌اکسیدان‌ها یا تجمع متابولیت‌های اسمزی باشد، نتیجه توانایی آن‌ها در محدود کردن ورود سدیم، افزایش جذب پتاسیم و حفظ تعادل یونی سلول است (Incesu et al., 2025; Marques-Galvez et al., 2025). دلیل این موضوع آن است که نخستین و مخرب‌ترین اثر شوری، اختلال در تعادل یونی سلول‌های گیاهی است. ورود بیش از حد سدیم موجب برهم خوردن عملکرد بسیاری از آنزیم‌ها، کاهش جذب پتاسیم و کلسیم، اختلال در پایداری غشاهای سلولی و کاهش فعالیت فتوسنتزی می‌شود. بنابراین، گیاهی که بتواند نسبت K^+ / Na^+ را حفظ کند، در واقع بخش عمده‌ای از آسیب‌های ناشی از شوری را کنترل کرده است. مطالعات مولکولی سال‌های اخیر نیز تأییدی است بر این دیدگاه. اولین فرآیند در مسیر کاهش تنش شوری حس نمودن Na^+ و القای پیام‌رسانی کلسیم است که توسط ژن‌های کلیدی *GIPC*¹ و *MOCA1*² صورت می‌گیرد. ژن‌های خانواده *SOS*³ شامل *SOS1*، *SOS2* و *SOS3* از اجزای اصلی این مسیر یعنی حذف زیادی Na^+ از سیتوپلاسم و تنظیم نسبت K^+ / Na^+ می‌باشند (Jiang et al., 2019). علاوه بر این، ناقل‌های خانواده *NHXs* با دفع و کاهش غلظت Na^+ از سیتوپلاسم نقش مهمی در هموستازی

حساسیت بیش از حد به شوری (SOS) 3- Salt Overly Sensitive

1- Glycosyl Inositol Phosphoryl Ceramide (GIPC)

2- Monocation-induced $[Ca^{2+}]$ increase1

(ژنی که در افزایش کلسیم سیتوزولی در پاسخ به کاتیون‌های تک ظرفیتی سدیم نقش دارد)

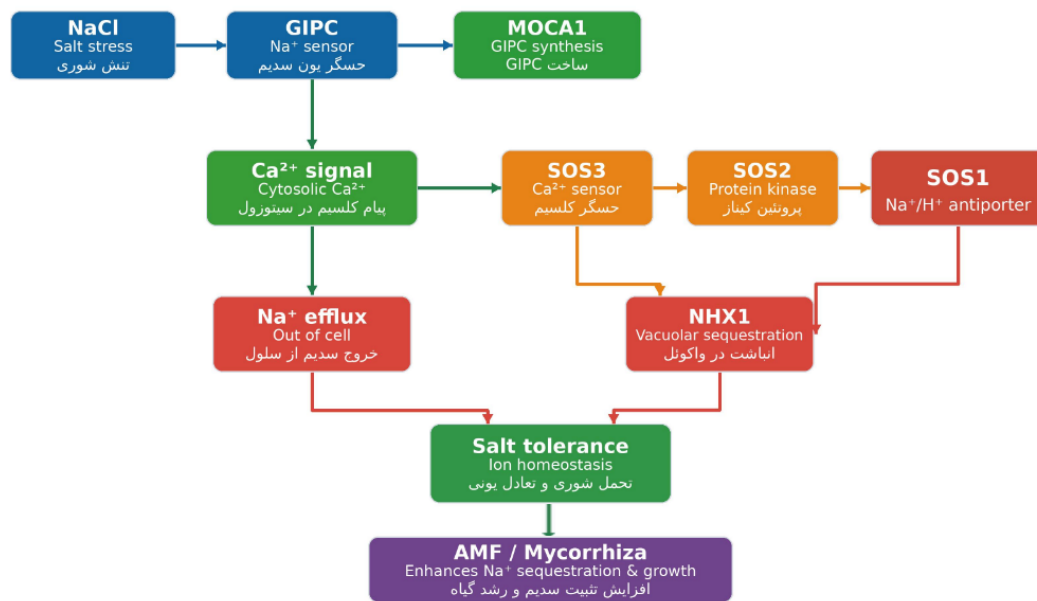
میکوریزایی شده توسط *فانلورمیس موسه* در مقایسه با گیاهان غیرمیکوریزایی بسیار کمتر است (Marques-Galvez et al., 2025). کلونیزاسیون میکوریزایی علاوه بر بهبود مولفه‌های رشدی، قادر است مؤلفه‌های بیوشیمیایی (مانند پرولین و فیتوهورمون‌های گیاهی نظیر اسید جیبرالیک، اسید آبسسیک، اسید جاسمونیک) و فیزیولوژیک گیاه (مانند تبادلات گازی و محتوای کلروفیل) را نیز بهبود بخشد. بررسی نتایج مولکولی این مطالعه نیز نشان می‌دهد که ژن‌های دخیل در پیام‌رسانی Ca^{2+} و حس تنش شوری، از جمله *SIMOCA1* و اجزای مسیر پیام‌رسانی نظیر *SINHX1;3;4SISOS1;2* بیان افزایشی داشتند. این پاسخ میکوریزا به تنش شوری که با بهبود هموستاز یونی و تنظیم نسبت K^+/Na^+ همراه بود (Marques-Galvez et al., 2025) وابستگی میکوریزایی بیشتر گیاه به تنش شوری را نشان می‌دهد. مشابهاً، افزایش بیان هشت ژن از خانواده NHX در گیاه صنوبر^۳ کلنی شده با قارچ آریسکولار *فانلورمیس موسه* از یک‌سو موجب افزایش جذب یون‌های K^+ و Ca^{2+} گردید و از سوی دیگر با کاهش غلظت Na^+ در سیتوزول سلولی همراه بود. این تغییرات نه تنها به بهبود شاخص‌های رشدی، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی گیاه تحت تنش شوری انجامید، بلکه وابستگی میکوریزایی گیاه را تا ۷۸ درصد و پاسخ رشد میکوریزایی را نیز تا ۳۷۳ درصد^۴ افزایش داد (Dong et al., 2023). این نشان می‌دهد که قارچ‌های میکوریزا در شرایط تنش ناشی فراتر از بهبود تغذیه گیاه میزبان را بهبود دارند. در تأیید این نتایج، مشاهده می‌شود که کلونیزاسیون میکوریزایی گوجه فرنگی توسط *Paraglomus occultum* سبب افزایش بیان ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش شوری، به‌ویژه *SOS1* و *SOS2* و در نتیجه بهبود توازن یونی و بالا بردن مقاومت گیاه گوجه فرنگی در مقابل تنش شوری می‌شود. این در حالی است که گیاهان غیرمیکوریزایی در تیمار تنش شوری کاهش بیان ژن‌های *SOS1* و *SOS2* را از خود نشان می‌دهند (Liu et al., 2023). نتایج مشابهی مبنی بر بیان افزایشی ژن ناقل *SOS1*، از اجزای اصلی مسیر انتقال و حذف Na^+ ، توسط گوجه فرنگی میکوریزایی شده تحت تنش شوری نیز گزارش شده است. در این مطالعه وابستگی میکوریزایی و پاسخ رشد میکوریزایی گیاه تحت تنش شوری ($NaCl$) به‌ترتیب ۳۳ و ۴۳ درصد افزایش یافت (Liang et al., 2022).

نسبت K^+/Na^+ دارند (Chen et al., 2017). *NHX1* ناقل آنتی‌پورتر H^+/Na^+ در غشای واکوئلی است و سبب انتقال و انباشت Na^+ در واکوئل می‌شود، این در حالی است که ناقل *NHX7* در غشای سیتوپلاسمی سلول قرار دارد و وظیفه خروج Na^+ از سلول (Efflux) را برعهده دارد. ناقل‌های خانواده HKTs نیز نقش مهمی در جذب K^+ و کاهش جذب Na^+ دارد. فعالیت و هماهنگی ژن‌های این ناقلین در یک سازوکار بسیار پیچیده به خصوص با حضور قارچ‌های میکوریزا موجب بهبود هموستازی یونی و افزایش تحمل گیاه در شرایط تنش شوری می‌شود. در واقع، حضور قارچ‌های میکوریزا نه تنها باعث بهبود جذب آب و مواد غذایی می‌شود، بلکه با بیان افزایشی ژن‌های دخیل در حس شوری (Na^+)، فعال نمودن کانال‌های Ca^{2+} و مسیر پیام‌رسانی ژن‌های خانواده *SOSs* (*SOS1*, *SOS2*, *SOS3*)، همچنانکه خواهیم دید، سبب افزایش بیشتر وابستگی میکوریزایی گیاهان در شرایط تنش شوری می‌شود. در ذیل به‌طور خلاصه نقش ژن‌های *GIPC*، *MOCA1* و *SOS1-3* در دفع یا کاهش سمیت یون‌های Na^+ با حضور و بدون حضور قارچ‌های میکوریزا ارائه می‌شود. ژن *GIPC* یکی از ژن‌های مهم در تحمل شوری در گیاهان است که در سال‌های اخیر به‌ویژه در گیاه *آرابیدوپسیس تالیانا* به‌خوبی مطالعه شده است. این ژن در تنظیم پایداری غشاء، تعادل یونی و کاهش سمیت سدیم نقش اساسی دارد و به‌عنوان یکی از اجزای کلیدی سازوکارهای مقاومت به تنش شوری شناخته می‌شود. این ژن که در غشای پلاسما می‌سلول قرار دارد، به‌عنوان حسگر اصلی یون Na^+ عمل می‌کند. با قرار گرفتن گیاه در شرایط تنش شوری، بیان این ژن افزایش می‌یابد و به سرعت یک پیام اولیه را القا می‌کند. این پیام موجب فعال‌سازی و باز شدن کانال‌های کلسیمی (Ca^{2+}) شده و در نتیجه ورود سریع و قابل‌توجه یون کلسیم به سیتوزول را در پی دارد. افزایش غلظت کلسیم سیتوزولی، مسیر پیام‌رسانی ژن‌های *SOS* را فعال می‌کند که در نهایت منجر به خروج سدیم از سلول و/یا انتقال آن به واکوئل جهت ذخیره‌سازی می‌شود. در نتیجه این فرآیندها، تعادل یونی سلول بهبود یافته و نسبت K^+/Na^+ افزایش می‌یابد (Eveline et al., 2019). ژن دیگری که در تحمل به شوری گیاه دخالت دارد *MOCA1* می‌باشد که به اتفاق *GIPC* در یک مسیر واحد برای حس شوری و شروع پیام‌رسانی Ca^{2+} عمل می‌کنند (شکل ۸). *MOCA1* آنزیمی است که برای سنتز *GIPC* لازم است. بدون وجود این آنزیم حسگری سدیم، فعال شدن کانال‌های کلسیمی و مسیر پیام‌رسانی *SOS* و در نتیجه هموستازی یونی صورت نمی‌گیرد (Marques-Galvez et al., 2025; Hou et al., 2026). نتایج یک مطالعه نشان داد که اثرات زیان‌آور شوری بر گوجه فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.)

- 1- High-affinity K^+ Transporter (HKT)
- 2- *Populus simonii*

۳- اندازه‌ها با استفاده از داده‌های مقاله توسط نگارنده محاسبه شده است.

4- *Glomus occultum* (نام قبلی)



شکل ۸- مسیر مولکولی کاهش تنش شوری (Na^+) توسط ناقل‌های مختلف. بیان افزایشی ژن‌های دخیل قادر است با دفع سدیم از ورود آنها به واکنش‌های زیستی گیاه میکوریزایی جلوگیری نماید

بر طبق شکل فوق Na^+ توسط لیپیدهای غشایی GIPC که بیوسنتز آنها توسط MOCA1 صورت می‌گیرد، حس می‌شود و منجر به فعال شدن کانال‌های Ca^{2+} و افزایش ورود آن به سیتوزول می‌شود (شکل در Word و Table و با استفاده از نرم‌افزار تخصصی Bluebeam Revu x64 - Version 21.1 تهیه و ویرایش شده است).

Figure 8- Molecular pathway of salinity (Na^+) stress reduction mediated by various transporters

Upregulation of the involved genes can prevent sodium entry into plant biological processes by facilitating its efflux in mycorrhizal plants. According to the figure, Na^+ is perceived by GIPC sphingolipids in the plasma membrane, whose biosynthesis is mediated by MOCA1, leading to the activation of Ca^{2+} channels and consequently an increase in cytosolic Ca^{2+} influx (The diagram was created and edited in Microsoft Word using tables and the specialized software Bluebeam Revu x64 - Version 21.1).

با توجه به مطالب بالا شاید اگر مجبور باشیم تنها یک نقش را به عنوان مهم‌ترین نقش قارچ‌های آربوسکولار میکوریزا در کاهش تنش شوری انتخاب کنیم، آن نقش حفظ هموستازی یونی گیاه و به‌ویژه حفظ نسبت مناسب K^+/Na^+ باشد. این سازوکار شاید نه تنها اختصاصی‌ترین پاسخ به شوری محسوب می‌شود، بلکه بسیاری از پاسخ‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی دیگر گیاه نیز به صورت مستقیم یا غیرمستقیم بر پایه آن شکل می‌گیرند. بنابراین، لازم است در یک مطالعه جامع ارتباط بین هموستازی یونی، تنظیم ژنی، پاسخ‌های آنتی‌اکسیدانی و وابستگی میکوریزایی را در یک مجموعه‌ی علت و معلولی تبیین نمود. این موضوع می‌تواند یکی از مهم‌ترین شکاف‌های پژوهشی در این زمینه باشد.

وابستگی میکوریزایی گیاه تحت تنش خشکی

تنش خشکی به‌عنوان یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیرزیستی، محدودیت قابل‌توجهی در تولیدات کشاورزی ایجاد می‌کند و افزون بر

افزون بر این، افزایش وابستگی میکوریزایی گیاه زعفران (Nadian et al., 2013b) و نوعی خرما وحشی^۱ (Incesu et al., 2025) با افزایش شوری خاک نیز گزارش شده است. به‌طور کلی، بررسی نقش ژن‌های *GIPC*، *MOCA1* و خانواده *SOS* (*SOS1*، *SOS2*، *SOS3*) در گیاهان میکوریزایی و ارتباط آن با وابستگی میکوریزایی، زمینه‌ی مناسبی را برای درک بهتر از سازوکارهای مولکولی تحمل به شوری در کشاورزی فراهم می‌آورد. فعال شدن پیام‌رسانی Ca^{2+} موجب تحریک مسیر ناقل‌های خانواده *SOS* شامل (*SOS1*، *SOS2*، *SOS3*) می‌شود، به‌طوری‌که در نتیجه آن، یون Na^+ از طریق ناقل *NHX7* واقع در غشای پلاسمایی به خارج از سلول منتقل شده و یا توسط ناقل *NHX1* مستقر در تونوپلاست، در واکوئل انباشته می‌گردد. همچنین، قارچ‌های میکوریزا آربوسکولار با تقویت پیام‌رسانی Ca^{2+} ، بهبود انتقال یون‌ها و افزایش فعالیت سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی موجب افزایش تحمل به شوری شده و وابستگی میکوریزایی گیاه را در شرایط تنش شوری افزایش می‌دهند.

کاهش عملکرد گیاهان و امنیت غذایی، پایداری اکوسیستم‌های زراعی و طبیعی را نیز تحت تأثیر قرار می‌دهد. در پاسخ به این تنش، گیاهان با فعال‌سازی مجموعه‌ای از سازوکارهای حفاظتی و تطبیقی در سطوح مرفولوژیک، فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و مولکولی تلاش می‌کنند اثرات نامطلوب کمبود آب را کاهش دهند. در این میان، همزیستی با قارچ‌های میکوریزا به عنوان یک رویکرد زیستی و مؤثر، نقش مهمی در افزایش تحمل گیاهان به تنش خشکی دارد. این همزیستی از طریق برهم‌کنش‌های هم‌افزا در سطوح سلولی و مولکولی، با تنظیم هماهنگ مسیرهای پیام‌رسانی و تنظیم بیان ژن‌ها در هر دو شریک همزیست، به بهبود سازگاری گیاه و افزایش بیشتر وابستگی گیاه به قارچ میکوریزا در شرایط تنش خشکی کمک می‌کند (جدول ۲). تفاوت در میزان وابستگی میکوریزایی گیاهان در این جدول می‌تواند ناشی از چگونگی برهم‌کنش میان ژنوتیپ گیاه، قارچ میکوریزا، شدت و مدت تنش خشکی، ویژگی‌های خاک و هزینه‌های کربنی همزیستی باشد. وابستگی میکوریزایی گیاهان تحت تنش خشکی در سطح مولکولی نتیجه‌ی مجموعه‌ای از فرآیندهای پیچیده شامل مسیرهای پیام‌رسانی، تنظیم بیان ژن و تغییر در تعادل هورمونی در اثر همزیستی با قارچ‌های میکوریزا آربسکولار است. در شرایط تنش خشکی، این وابستگی افزایش می‌یابد زیرا گیاه برای حفظ بقای خود، بیش از پیش به

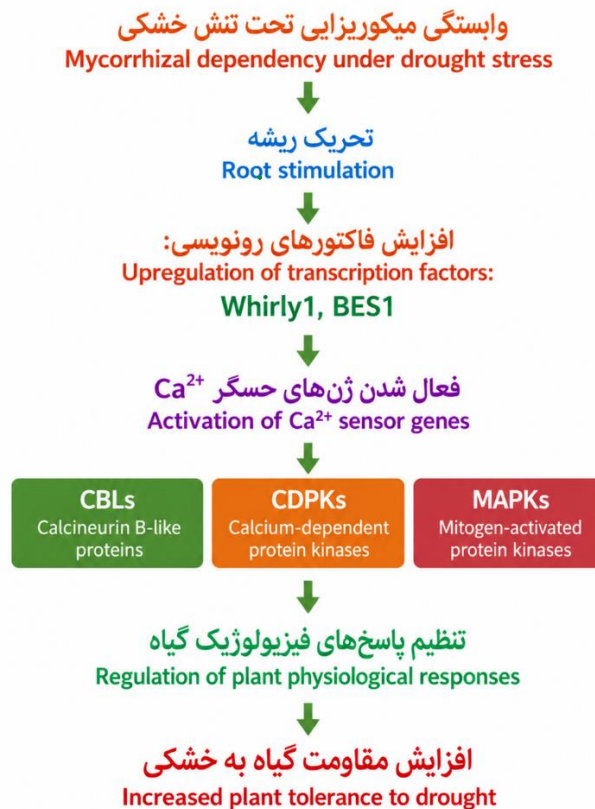
بهره‌برداری از قارچ همزیست خود متکی و وابسته می‌شود. در حقیقت، وابستگی میکوریزایی از همان مراحل ابتدایی پیام‌رسانی آغاز می‌شود، جایی که افزایش تولید استریگولاکتون با هدف تحریک رشد و شاخه‌زایی هیف‌های قارچی، موجب تسهیل و تقویت برقراری فرآیندهای همزیستی می‌گردد. استریگولاکتون‌ها علاوه بر محافظت از فرآیند فتوسنتز، افزایش ظرفیت آنتی‌اکسیدانی گیاه و تقویت همزیستی میکوریزایی، از طریق برهم‌کنش با فیتوهورمون‌هایی نظیر اکسین، سیتوکینین، اسید جاسمونیک، اسید سالیسیلیک و اسید آسبازیک در تنظیم و افزایش مقاومت گیاه در برابر تنش خشکی و نیز سازگاری آن با شرایط کمبود فسفر نقش مهمی ایفا می‌کنند (Bhoi et al., 2021; Kodama et al., 2022; Qi et al., 2024). استفاده از استریگولاکتون‌های سنتزی (نظیر GR24) که از آن در تحقیقات کشاورزی و گیاه‌شناسی برای بررسی اثرات هورمونی آن استفاده می‌شود، به دلیل تجمع زیستی بالاتر آن می‌تواند یکی از رویکردهای ممکن برای ایجاد تحمل تنش‌های غیرزیستی مختلف در گیاهان باشد (Bhoi et al., 2021). در واقع، استریگولاکتون‌های سنتزی و استفاده دستی از آنها می‌تواند بیوسنتز استریگولاکتون را در گیاهان القا کند و این می‌تواند آسیب‌های ناشی از تنش‌های غیرزیستی را کاهش دهد.

جدول ۲- میزان وابستگی گیاهان مختلف به قارچ میکوریزا تحت تنش خشکی بر حسب درصد

توضیح اینکه بعضی از مقادیر وابستگی گیاهان از داده‌های مقاله توسط نگارنده محاسبه شده است.

Table 1- The percentage of mycorrhizal dependency in different plant species under drought stress conditions
It should be noted that some of the plant dependency values were calculated by the author based on data extracted from published studies.

گیاه Plant	قارچ میکوریزا AM fungus	وابستگی میکوریزایی Mycorrhizal dependency (%)	منبع Reference
<i>Phaseolus vulgaris</i>	<i>R. intraradices</i>	34.7	Auge, 2001
<i>Sorghum bicolor</i> L.) Speedfid	<i>R. intraradices</i>	50.1	Nadian, 2011
<i>Sorghum bicolor</i> L.) SKF2	<i>R. intraradices</i>	62.0	Nadian, 2011
Wheat	<i>F. mossae</i>	10.3	Al-Karaki & Al-Raddad (1997)
<i>Triticum durum</i> L.	-	75.2	Abdel-Salam et al., 2018
<i>Poncirus trifoliata</i> L.	<i>Rhizophagus irregularis</i>	61.0	Zhang et al., 2024
<i>Poncirus trifoliata</i> L.	<i>Rhizophagus irregularis</i>	25.3	Yin et al., 2024
<i>Ephedra foliate</i>	<i>Funneliformis mosseae</i> + <i>Rhizophagus irregularis</i>	29.1	Al-Arjani et al., 2020
<i>Allium porrum</i> L.	<i>Rhizophagus irregularis</i>	71.4	Ghasemjokar et al., 2016
<i>Allium ampeloprasum</i> ssp. <i>Persicum</i> (Shadegan)	<i>Rhizophagus irregularis</i>	78.8	Ghasemjokar et al., 2016
<i>Allium ampeloprasum</i> ssp. <i>Persicum</i> (Esfahan)	<i>Rhizophagus irregularis</i>	73.6	Ghasemjokar et al., 2016
<i>Citrus aurantifolia</i>	<i>Rhizophagus irregularis</i>	59.1	Haghighatnia et al., 2012
<i>Citrus macrophylla</i> Wester	<i>Rhizophagus irregularis</i> + <i>Funneliformis mosseae</i>	15.7	Navarro et al., 2026
<i>Cleopatra</i> ' mandarin	<i>Rhizophagus irregularis</i> + <i>Funneliformis mosseae</i>	9.1	Navarro et al., 2026



شکل ۹- مسیر پیام‌رسانی همزیستی میکوریزایی تحت تنش خشکی، شامل سنتز بیشتر پروتئین‌های Whirly1^۱ و BES1^۲، بیان افزایشی ژن‌های CBLs، CDPKs، MAPKs به‌همراه فعال شدن سیستم پیام‌رسانی Ca²⁺ و نتیجتاً افزایش مقاومت گیاه در مقابل تنش خشکی (شکل در Word و Table و با استفاده از نرم‌افزار تخصصی Bluebeam Revu x64 - Version 21.1 تهیه و ویرایش شده است).

Figure 9- Mycorrhizal symbiotic signaling pathway under drought stress, involving increased synthesis of Whirly1 and BES1 proteins, upregulated expression of CBL, CDPK, and MAPK genes, activation of the Ca²⁺ signaling system, and consequently enhanced plant resistance to drought stress
(The diagram was created and edited in Microsoft Word using tables and the specialized software Bluebeam Revu x64 - Version 21.1).

تغییرات افزایشی غلظت Ca²⁺ در سیتوزول را به‌عنوان یک پیام ثانویه مهم در پاسخ به همزیستی میکوریزایی تنظیم می‌کند. توضیح اینکه، بیان افزایشی ژن‌های حسگر Ca²⁺ نتیجه دخالت برخی فاکتورهای رونویسی از جمله Whirly1 و BES1 می‌باشد که می‌تواند توسط قارچ‌های میکوریزا تشدید شود (Weinl & Kudla, 2009; Xu & Huang, 2017; Su et al., 2024; Zhang et al., 2025). در واقع، میکوریزا مثل یک "تقویت‌کننده سیستم ایمنی" برای گیاه عمل می‌کند و این باعث می‌شود ژن‌های مهم دخیل به خوبی

یکی از اثرات تنش خشکی در گیاه کاهش جریان Ca²⁺ بدرون سیتوزول سلول و بهم خوردن همستاز یونی آن می‌باشد. این در حالی است که حضور قارچ میکوریزا با فعال نمودن ژن‌های دخیل سبب افزایش ورود یون‌های Ca²⁺ بدرون سیتوزول و حفظ تعادل یونی آن می‌شود (Zhang et al., 2025). این ژن‌ها که به آنها ژن‌های حسگر Ca²⁺ نیز گفته می‌شود شامل CBLs^۳، CDPKs^۴ و MAPKs^۵ می‌باشند (شکل ۹). در نتیجه بیان افزایشی این ژن‌ها، تحت تنش خشکی، مسیرهای پیام‌رسانی وابسته به یون Ca²⁺ فعال شده و

- 2- Bri1-EMS Suppressor (Brassinosteroids, BRs)
- 3- Calcineurin B-like protein
- 4- Calcium-Dependent Protein Kinases
- 5- Mitogen-Activated Protein Kinase 1

۱- این پروتئین‌ها رفتار غیرمعمول در اتصال به DNA دارند و می‌توانند بین کلروپلاست و هسته "جابجا" شوند. الگوی عملکردشان شبیه یک گردش/حرکت پویا (whirling movement concept) در تنظیم ژنی تصور شده است.

است. بیشتر مطالعات، وابستگی میکوریزایی را تنها بر اساس افزایش وزن خشک گیاه محاسبه کرده‌اند، در حالی که این شاخص قادر به توصیف تغییرات پیچیده فیزیولوژیک و مولکولی ناشی از تنش خشکی نیست. علاوه بر این، نقش تنوع ژنتیکی قارچ‌های آربسکولار میکوریزا در تعیین میزان وابستگی میکوریزایی هنوز به خوبی شناخته نشده است. به عنوان مثال، مشخص نیست که آیا گونه‌های مختلف قارچی، سطوح متفاوتی از وابستگی میکوریزایی را در یک گیاه واحد تحت تنش ایجاد می‌کنند یا خیر. مطالعات مربوط به هزینه‌های کربنی همزیستی در شرایط تنش بسیار محدود هستند و هنوز مشخص نیست در چه نقطه‌ای هزینه انتقال کربن به قارچ از مزایای حاصل از مقاومت در مقابل تنش بیشتر می‌شود. از نگاه مولکولی نیز خلأهای قابل توجهی وجود دارد. تاکنون مطالعات معدودی ارتباط میان ژن‌های مسیر مشترک پیام‌رسانی همزیستی و میزان وابستگی میکوریزایی را در شرایط تنش بررسی کرده‌اند. مطمئناً پژوهش‌های آینده با تمرکز بر این شکاف‌ها می‌تواند مفهوم کلاسیک وابستگی میکوریزایی را از یک شاخص صرفاً مبتنی بر زیست‌توده به یک شاخص چندبعدی و کاربردی در کشاورزی آینده تبدیل نماید.

نتیجه‌گیری و چشم‌اندازهای آینده

در روابط همزیستی بین گیاه و جامعه زیستی خاک، همزیستی میکوریزایی از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است به گونه‌ای که نه تنها سبب بهبود اکوسیستم‌های زراعی و باغی می‌شود، بلکه سلامت و کیفیت بیشتر محصولات کشاورزی را در پی دارد. برقراری رابطه همزیستی بین گیاه و قارچ‌های میکوریزا آربسکولار نتیجه انجام دسته‌ای از فرآیندهای پیچیده فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و مولکولی است. پژوهش‌های سال‌های اخیر ابعاد مختلف این همزیستی را تا حد زیادی روشن ساخته‌اند. با وجود آن که طیف گسترده‌ای از گونه‌های گیاهی قادر به برقراری همزیستی با قارچ‌های میکوریزا هستند، شدت و کارایی این تعامل در میان آن‌ها به‌طور قابل توجهی متفاوت است. در واقع، تفاوت در شدت وابستگی گیاهان به قارچ‌های میکوریزا، تا حد زیادی به نحوه عملکرد شبکه‌های پیام‌رسانی و تنظیم بیان ژن‌های مرتبط با همزیستی بستگی دارد. این تفاوت‌ها، به سبب پیچیدگی مسیرهای پیام‌رسانی بین قارچ و گیاه است که انجام و تداوم این همزیستی را کنترل می‌کنند. از این رو، شناخت سازوکارهای مولکولی و سلولی دخیل در مسیرهای پیام‌رسانی، می‌تواند شناخت بهتری را از عوامل تعیین‌کننده میزان وابستگی میکوریزایی فراهم آورد. در این میان شناسایی ژن‌ها و مسیرهای پیام‌رسانی کلیدی که در تنظیم پاسخ‌های گیاه به قارچ‌های میکوریزا نقش دارند، امیدهای فراوانی را برای بهبود کارایی این همزیستی ایجاد کرده است. اهمیت این موضوع به‌ویژه در مورد گیاهان "نامیزبان" بیشتر است، گیاهانی که علی‌رغم توانایی کلنی

بیان شوند و سیستم پیام‌رسانی کلسیم بهتر کار کند و در نهایت گیاه در برابر خشکی مقاوم‌تر شود.

نتایج مطالعات انجام شده نشان می‌دهد که قارچ‌های میکوریزا در طی دوره تنش خشکی از راه‌های مختلف نظیر افزایش جذب آب و عناصر غذایی به‌خصوص فسفر، سنتز و تجمع تنظیم‌کننده‌های اسمزی نظیر قندها، پرولین و پلی‌آمین‌ها، افزایش متابولیت‌های آنتی‌اکسیدان نظیر گلوتاتیون و فلاونوئیدها، افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان نظیر سوپر اکسید دیسموتاز و نیز بهبود تبادلات گازی نظیر فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و تعرق باعث کاهش اثرات مخرب تنش خشکی بر گیاه می‌زبان می‌شوند (Ding et al., 2016; Ye et al., 2022, Nadian, 2026). در شرایط تنش خشکی، وابستگی گیاه به قارچ‌های میکوریزا معمولاً افزایش می‌یابد (Ghasemjokar et al., 2014) و این می‌تواند به کارایی بیشتر قارچ در جذب بیشتر فسفر و کاهش تنش خشکی منجر شود (Nadian, 2025). به عنوان مثال، زمانی که گیاه *Rosa damascena* Mill کلتی شده توسط قارچ میکوریزا آربسکولار تحت سطوح مختلف تنش خشکی قرار می‌گیرد بسیاری از مؤلفه‌های رشدی و تغذیه‌ای گیاه در مقایسه با گیاه غیرمیکوریزایی بهبود معنی داری پیدا می‌کند و وابستگی میکوریزایی گیاه به قارچ میکوریزا برای سطوح مختلف تنش خشکی و پارامترهای مختلف از ۱۶ درصد تا ۷۵ درصد افزایش نشان می‌دهد (Abdel-Salam et al., 2018). جالب است که هر چه شدت تنش بیشتر می‌شود میزان وابستگی گیاه به قارچ میکوریزا بیشتر می‌شود (Ghasemjokar et al., 2014; Zhang et al., 2024). در یک مطالعه متاآنالیز که بر پایه تجزیه و تحلیل آماری نتایج ۴۶۰ پژوهش منتشرشده انجام شد، مشخص گردید که حضور قارچ‌های میکوریزا آربسکولار می‌تواند هدایت آبی گیاهان تحت تنش خشکی را به‌طور متوسط ۲۴ درصد افزایش دهد (Auge et al., 2015). این میزان افزایش در شرایطی که گیاه میزبان در معرض تنش شدید خشکی قرار داشت، به بیش از دو برابر مقدار مذکور رسید. نتایج این مطالعه همچنین نشان داد که توانایی گونه‌های مختلف قارچ‌های میکوریزا آربسکولار در بهبود هدایت آبی گیاهان تک‌لپه‌ای با یکدیگر متفاوت بوده و به‌ترتیب مربوط به قارچ‌های میکوریزا بومی، *Claroideoglomus etunicatum*, *Septoglomus deserticola* و *Funneliformis mosseae* است. افزون بر این، اثربخشی این قارچ‌ها در کاهش آثار تنش خشکی از طریق بهبود هدایت آبی، در گیاهان دولپه‌ای بیشتر از گیاهان تک‌لپه‌ای گزارش شده است (Auge et al., 2015).

هر چند طی دو دهه اخیر بسیاری از سازوکارهای بیوشیمیایی، فیزیولوژیکی و مولکولی گیاهان میکوریزایی در مقابله با تنش‌های شوری و یا خشکی مشخص شده است با وجود این هنوز شکاف‌های تحقیقاتی مهمی وجود دارد. نخست آنکه، تاکنون مدل جامعی برای پیش‌بینی تغییرات وابستگی میکوریزایی در سطوح مختلف این تنش‌ها ارائه نشده

می‌تواند امکان گسترش دامنه گیاهان بهره‌مند از همزیستی میکوریزایی را فراهم سازد. تحقق چنین رویکردی می‌تواند در کاهش مصرف نهاده‌های کشاورزی، بهبود جذب عناصر غذایی و توسعه کشاورزی پایدار مؤثر باشد.

شدن توسط قارچ‌های میکوریزا، به دلیل نقص و یا توقف در مسیرهای پیام‌رسانی و عدم فعال‌سازی ژن‌های دخیل، قادر به تکمیل مسیر همزیستی و تشکیل آربسکول نیستند. از این‌رو، شناخت دقیق محدودیت‌های مولکولی موجود در این گیاهان و تلاش برای رفع آن‌ها

References

1. Abdel-Salam, E., Alatar, A., & El-Sheikh, M.A. (2018). Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi alleviates harmful effects of drought stress on damask rose. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 25(8), 1772-1780. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2017.10.015>
2. Ahmed, N., Li, J., Li, Y., Deng, L., Deng, L., Chachar, M., Chachar, Z., Chachar, S., Hayat, F., Raza, A., Umrani, J.H., Gong, L., & Tu, P. (2025). Symbiotic synergy: How arbuscular mycorrhizal fungi enhance nutrient uptake, stress tolerance, and soil health through molecular mechanisms and hormonal regulation. *International Mycological Association (IMA) Fungus*, 16: e144989. <https://doi.org/10.3897/imafungus.16.144989>
3. Akiyama, K., Matsuzaki, K.I., & Hayashi, H. (2005). Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 435(9), pp.824–827. <https://doi.org/10.1038/nature03608>
4. Akiyama, K., & Hayashi, H. (2006). Strigolactones: chemical signals for fungal symbionts and parasitic weeds in plant roots. *Annals Botany*, 97(6), 925–931. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl063>
5. Al-Arjani, A.B.F., Hashem, A., & Abd-Allah, E.F. (2020). Arbuscular mycorrhizal fungi modulates dynamics tolerance expression to mitigate drought stress in *Ephedra foliata* Boiss. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 27(1), 380-394. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2019.10.008>
6. Albornoz, F.E., Dixon, K.W., & Lambers, H. (2021). Revisiting mycorrhizal dogmas: Are mycorrhizas really functioning as they are widely believed to do? *Soil Ecology Letters*, 3, 73e82. <https://doi.org/10.1007/s42832-020-0070-2>
7. Alder, A., Jamil, M., Marzorati, M., Bruno, M., Vermathen, M., Bigler, P., Ghisla, S., Bouwmeester, H., Beyer, P., & Al-Babili, S. (2012). The path from β -carotene to carlactone, a strigolactone-like plant hormone. *Science*, 16, 335(6074), 1348-51. <https://doi.org/10.1126/science.1218094>
8. Al-karaki, G.N., & Al-Raddag, A. (1997). Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress on growth and nutrient uptake of two wheat genotypes differing in drought resistance. *Mycorrhiza*, 7(2), 83–88. <http://doi.org/10.1007/s005720050166>
9. Allen, M.F., Allen, E.B., & Friese, C.F. (1989). Responses of the non-mycotrophic plant *Salsola kali* to invasion by vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 111, 45-49. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1989.tb04216.x>
10. Antolin-Llovera, M., Martina, K., Ried, M.K., & Parniske, M. (2014). Cleavage of the symbiosis receptorlike kinas ectodomain promotes complex formation with nod factor receptor. *Current Biology, Cell Press*, 24(4), 422-427. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.12.053>
11. Atkinson, E.M., Palcic, M.N., Hinds Gaul, O., & Long, S.R. (1994). Biosynthesis of *Rhizobium meliloti* lipooligosaccharide Nod factors: NodA is required for an N-acyltransferase activity. *The Proceedings of the National Academy of Sciences*, (18), 8418-22. <https://doi.org/10.1073/pnas.91.18.8418>
12. Auge, R.M. (2001). Foliar dehydration tolerance of mycorrhizal cowpea, soybean and bush bean. *New Phytologist*, 151, 535–541. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00187.x>
13. Auge, R.M., Toler, H.D., & Saxton, A.M. (2015). Arbuscular mycorrhizal symbiosis alters stomatal conductance of host plants more under drought than under amply watered conditions: a meta-analysis. *Mycorrhiza*, 25(1), 13-24. <https://doi.org/10.1007/s00572-014-0585-4>
14. Baylis, G.T.S. (1975). The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. In: *Endomycorrhizas* (Eds. F. E. Sanders, B. Mosse and P. B. Tinker), pp 373-389, Academic Press, London. Recor ID: 44446a67-a05b-11d5-8aeb-0002a519b2f3.
15. Bethlenfalvay, G.J., Pacovsky, R.W., Brown, M.S., & Fuller, G. (1982). Mycotrophic growth and mutualistic development of host plant and fungal endophyte in an endomycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil*, 68, 43-54. <https://doi.org/10.1007/BF02374726>
16. Bhoi, A., Yadu, B., Chandra, J., & Keshavkant, S. (2021). Contribution of strigolactone in plant physiology, hormonal interaction and abiotic stresses. *Planta*, 9:254(2), 28. <https://doi.org/10.1007/s00425-021-03678-1>
17. Boan, J., Smith, S.E., & Alston, A.M. (1993). Mycorrhizal responses of barley cultivars differing in P efficiency. *Plant and Soil*, 157, 97–105. <https://doi.org/10.1007/BF00038752>
18. Boyno, G., Rezaee Danesh, Y., Demir, S., Teniz, N., Mulet, J.M., & Porcel, R. (2023). The complex interplay between arbuscular mycorrhizal fungi and strigolactone: Mechanisms, synergies, applications and future directions. *International Journal of Molecular Science*, 24, 16774. <https://doi.org/10.3390/ijms242316774>

19. Brundrett, M.C., & Tedersoo, L. (2018). Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 220, 1108–1115. <https://doi.org/10.1111/nph.14976>
20. Brundrett, M.C., & Kendrick, B. (1988). The mycorrhizal status, root anatomy and phenology of plants in a sugar maple forest. *Canadian Journal of Botany*, 66, 1153–1173. <https://doi.org/10.1139/b88-166>
21. Brundrett, M.C. (1991). Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research* 21, 171–313, Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60099-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60099-9)
22. Brundrett, M.C. (2002). Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist*, 154(2), 275–304. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00397.x>
23. Charpentier, M., Martins, T.V., Granqvist, E., Oldroyd, G.E.D., & Morris, R.J. (2013). The role of DMI1 in establishing Ca^{2+} oscillations in legume symbioses. *Plant Signalling and Behaviour*, 8(2), e22894. <https://doi.org/10.4161/psb.22894>
24. Chen, J., Zhang, H., Zhang, X., & Tang, M. (2017). Arbuscular mycorrhizal symbiosis alleviates salt stress in black locust through improved photosynthesis, water status, and K^+/Na^+ homeostasis. *Frontier Plant Science*, 8, 1739. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01739>
25. Chen, J., Guo, J., Li, Z., Liang, X., You, Y., Li, M., He, Y., & Zhan, F. (2022). Effects of an arbuscular mycorrhizal fungus on the growth of and cadmium uptake in maize grown on polluted wasteland, farmland and slope land soils in a lead-zinc mining area. *Toxics*, 10, 359. <https://doi.org/10.3390/toxics10070359>
26. Cosme, M., Fernandez, I., Van der Heijden, M.G.A., & Pieterse, C.M.J. (2018). Non-mycorrhizal plants: the exceptions that prove the rule. *Trends in Plant Science*, 23, 577–587. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.04.004>
27. Dastogeer, K.M.G., Zahan, M.I., Arif, M.T.U., Akter, M.A., & Okazaki, S. (2020). Plant salinity tolerance conferred by arbuscular mycorrhizal fungi and associated mechanisms: A Meta-analysis. *Frontier in Plant Science*, 9(11), 588550. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.588550>
28. Díaz, V., Villalobos, M., Arriaza, K., Flores, K., HernandezSaravia, L.P., & Velasquez, A. (2025). Decoding the dialog between plants and arbuscular mycorrhizal fungi: A molecular genetic perspective. *Genes*, 16, 143. <https://doi.org/10.3390/genes16020143>
29. Dickson, A., Leaf, A.L., & Hosner, J.F. (1960). Quality appraisal of white spruce and white pine seedling stock in nurseries. *Forestry Chronicle*, 36(1), 10–13. <https://doi.org/10.5558/tfc36010-1>
30. Ding, X., Jiang, Y., He, L., Zhou, Q., Yu, J., Hui, D., & Huang, D. (2016). Exogenous glutathione improves high root-zone temperature tolerance by modulating photosynthesis, antioxidant and osmolytes systems in cucumber seedlings. *Scientific Reports*, 6, 1–12. <https://doi.org/10.1038/srep35424>
31. Dong, F., Wang, Y., Tao, J., Xu, T., & Tang, M. (2023). Arbuscular mycorrhizal fungi affect the expression of *PxNHX* gene family, improve photosynthesis and promote *Populus simonii* × *P. nigra* growth under saline-alkali stress. *Frontier in Plant Science*, 14, 1104095. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1104095>
32. Eo, J.K., & Eom, A.H. (2009). Differential growth response of various crop species to arbuscular mycorrhizal inoculation. *Mycobiology* 37(1), 72–76.
33. Evelin, H., Devi, T.S., Gupta, S., & Kapoor, R. (2019). Mitigation of salinity stress in plants by arbuscular mycorrhizal symbiosis: current understanding and new challenges. *Frontier in Plant Science*, 10, 470. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00470>
34. Fernandez, I., Cosme, M., Stringlis, I.A., Yul, K., de Jonge, R., van Wees, S.C.M., Pozo, M.J., Pieterse, C.M.J., & van der Heijden, M.G.A. (2019). Molecular dialogue between arbuscular mycorrhizal fungi and the nonhost plant *Arabidopsis thaliana* switches from initial detection to antagonism. *New Phytologist*, 223, 867–881. <https://doi.org/10.1111/nph.15798>
35. Fitter, A.H. (1989). An ecological flora. *Bulletin of British Ecological Society*, 20, 199–200.
36. Fitter, A.H. (2004). Magnolioid roots – hairs, architecture and mycorrhizal dependency. *New Phytologist*, 164(1), 15–16. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01193.x>
37. Fitter, A.H., & Merryweather, J.W. (1992). Why are some plants more mycorrhizal than others? An ecological enquiry. In: *Mycorrhizas in Ecosystems* (Eds. D. J. Read, D. H. Lewis, A. H. Fitter and I. J. Alexander), pp 26–36, CAB International, Wallingford, UK.
38. Gener, A., Chabaud, M., Balzergue, C., Puech-Pages, V., Novero, M., Rey, T., Fournier, J., Rochange, S., Becard, G., Bonfante P., & Barker D.G. (2013). Short-chain chitin oligomers from arbuscular mycorrhizal fungi trigger nuclear Ca^{2+} spiking in *Medicago truncatula* roots and their production is enhanced by strigolactone production. *New Phytologist*, 198, 190–202. <https://doi.org/10.1111/nph.12146>
39. Gerdemann, J.W. (1975). “Vesicular-arbuscular mycorrhiza. In: *The Development and Function of Roots*”, ed. J.G. Torrey and D.T. Clarkson. Academic Press, London, 575–592.
40. Ghasemjokar, N., Nadian, H., Khalilimoghdam, B., Haydari, M., & Gharineh, M. (2016). Effect of mycorrhizal colonization on plant growth and proline content in some genotype of leeks (*Allium ampeloprasum* ssp. *persicum* L., *Allium porrum* L.). *Plant productions*, 38(1), 15–26. (In Persian). <https://doi.org/22055/ppd.2015.11115>
41. Ghasemjokar, N., Nadian, H., Khalilimoghdam, B., & Haydari, M. (2014). Effects of arbuscular mycorrhizal fungus and drought stress on plant root growth, accumulation of proline and uptake of some nutrients by three genotypes

- of leeks. *Journal of Soil Biology*. 1(2). (In Persian). <https://doi.org/10.22092/sbj.2014.128410>
42. Ghosh, S., Kuila, D., & Verma, N.K. (2016). Arbuscular mycorrhizal dependency of plants. In book: Recent Trends in Biofertilizer, 174(1-24).
43. Glenn, M.G., Chew, F.S., & Williams, P.H. (1985). Hyphal penetration of Brassica (Cruciferae) roots by a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytologist*, 99, 463–472, <https://doi.org/doi.10.1111/j.1469-8137.1985.tb03673.x>
44. Grasso, S.V., Rayan, M.H., Albornoz, E.E., & Renton, M. (2025). A simple plant-mycorrhizal fungal resource trade co- evolution model explains mutualism stability, extinction and transitory parasitism via fitness feedback. *New Phytologist*, 12;248(3), 1429–1441. <https://doi.org/10.1111/nph.70540>
45. Guo, X., Wang, P., Wang, X., Li, Y., & Ji, B. (2022). Specific plant mycorrhizal responses are linked to mycorrhizal fungal species interactions. *Frontiers in Plant Science*, 13, 930069. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.930069>
46. Haghighania, H., Nadian, H. Ragali, F., & Tavakoli, A.R. (2012). Effect of two species of arbuscular mycorrhizae on vegetative growth and P uptake by Mexican Lime Rootstock (*Citrus aurantifolia*) under drought stress. *Journal of Seed and Plant Production*, 28(4), 403-417. (In Persian). <https://doi.org/10.22092/sppj.2017.110486>
47. Hany, A., Nadian, H., & Barzegar, A.R. (2007). Study of mycorrhizal dependency and yield of two clover species. *Journal of Soil and Water Sciences*, 21(2), 269-276. (In Persian).
48. He, J., Huang, R., & Xie, X. (2024). A gap in the recognition of two mycorrhizal factors: new insights into two LysM-type mycorrhizal receptors. *Frontier in Plant Science*, 15:14,18699. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1418699>
49. Hestrin, R., Hammer, E.C., Muller, C.W., & Lehman, J. (2019). Synergies between mycorrhizal fungi and soil microbial communities increase plant nitrogen acquisition. *Communications Biology*, 2(1), 233. <https://doi.org/10.1038/s42003-019-0481-8>
50. Hetrick, B.A.D., Kitt, D.G., & Willson, G.T. (1988). Mycorrhizal dependence and growth habit of warm-season and cool-season tallgrass prairie plants. *Canadian Journal of Botany*, 66(7). <https://doi.org/10.1139/b88-193>
51. Hetrick, B.A.D., Wilson, G.W.T., & Cox, T.S. (1992). Mycorrhizal dependence of modern wheat varieties, landraces, and ancestors. *Canadian Journal of Botany*, 70, 2032–2040. <https://doi.org/10.1139/b92-253>
52. Hoeksema, J.D. (2010). Ongoing coevolution in mycorrhizal interactions. *New Phytologist*, 187, 286–300. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03305.x>
53. Holsters, M. (2008). SYMRK, an enigmatic receptor guarding and guiding microbial endosymbioses with plant roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 18;105(12), 4537–4538. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801270105>
54. Hull, R., Choi, J., & Paszkowski, U. (2021). Conditioning plants for arbuscular mycorrhizal symbiosis through DWARF14-LIKE signalling. *Current Opinion in Plant Biology*, 62, 102071. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102071>
55. Ho-Plagaro, T., & García-Garrido, J.M. (2022). Molecular regulation of arbuscular mycorrhizal symbiosis. *International Journal of Molecular Science*, 23(11), 5960. <https://doi.org/10.3390/ijms23115960>
56. Hou, X., Zhou, S., Guan, Y., Shi, H., & Liu, W. (2026). Evolutionary analysis of MOCA1 gene in *Arabidopsis thaliana* and functional comparison with PGSIP7 and PGSIP8 genes. *Frontier in Plant Science*, 17, 1734646. <https://doi.org/10.3389/fpls.2026.1734646>
57. Incesu, M., Cimen, B., Yilmaz, B., Yesiloglu, T., & Ortas, I. (2025). Influences of arbuscular mycorrhizal fungi on *Diospyros lotus* seedlings under salinity stress. *Frontiers in Plant Science*, 16, 1595144. <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1595144>
58. Jakobsen, I., Abbott, L.K., & Robson, A.D. (1992). External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterranean* L. 1. Spread of hyphae and phosphorus inflow into roots. *New Phytologist*, 120, 371-380. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1992.tb01077.x>
59. Janos, D.P. (1980). Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology*, 61(1), 151–162. <https://doi.org/10.2307/1937165>
60. Jiang, J., Zhou, X., Tao, M., Yuan, F., Liu, L., Wu, F., Wu, X., Xiang, Y., Niu, Y., Liu, F., Li, C., Ye, R., Byeon, B., Xue, Y., Zhao, H., Wang, H.N., Crawford, B.M., Johnson, D.M., Hu, C., Pie, C., Zhou, W., Swift, G.B., Zhang, H., & Vo-Dinh, T. (2019). Plant cell-surface GIPC sphingolipids sense salt to trigger Ca²⁺ influx. *Nature*, 572, 341–346. <http://doi.org/10.1038/s41586-019-1449-z>
61. Johnson, N.C., Graham, J.H., & Smith, F.A. (1997). Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist*, 135, 575–585. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00729.x>
62. Klironomos, J.N. (2003). Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology* 84(9), 2292–2301. <https://doi.org/10.1890/02-0413>
63. Kodama, K., Rich, M.K., Yado, A., Shimazaki, S., Xie, X., Akiyama, K., Mizuno, Y., Komatsu, A., Luo, Y., Suzuki, H., Kameoka, H., Libourel, C., Keller, J., Sakakibara, K., Nishiyama, T., Nakagawa, T., Mashiguchi, K., Uchida, K., Yoneyama, K., Tanaka, Y., Yamaguchi, S., Shimamura, M., Delaux, P.M., Nomura, T., & Kyoizuka, J. (2022). An ancestral function of strigolactones as symbiotic rhizosphere signals. *Nature Commuication*, 13, 3974.

- <https://doi.org/10.1038/s41467-022-31708-3>
64. Lanfranco, L., Fiorilli, V., Venice, F., & Bonfante, P. (2018). Strigolactones cross the kingdoms: plants, fungi, and bacteria in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Journal of Experimental Botany*, 69(9), 2175–2188. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx432>
65. Liang, S.M., Li, Q.S., Liu, M.Y., Hashem, A., Al-Arjani, A.B.F., Alenazi, M.M., Abd Allah, E.F., Muthuramalingam, P., & Wu, Q.S. (2022). Mycorrhizal effects on growth and expressions of stress-responsive genes (aquaporins and SOSs) of tomato under salt stress. *Journal of Fungi*, 8, 1305. <https://doi.org/10.3390/jof8121305>
66. Liu, M.Y., Li, Q.S., Ding, W.Y., Dong, W.Y., Chen, J.H., Tian, X., Hashem, A., Fahad Al-Arjani, A.B., Alenazi, M.M., Fathi Abd-Allah, E. & Wu, Q.S. (2023). Arbuscular mycorrhizal fungi inoculation impacts expression of aquaporins and salt overly sensitive genes and enhances tolerance of salt stress in tomato. *Nature Communications, Chemical and Biological Technologies in Agriculture*, 10, 5. <https://doi.org/10.1186/s40538-022-00368-2>
67. Lopez-Obando, M., Ligerot Y., Bonhomme, S., Boyer, F.D., & Rameau, C. (2015). Strigolactone biosynthesis and signaling in plant development. *Development*, 142(21), 3615–3619. <https://doi.org/10.1242/dev.120006>
68. Lu, Y., Yan, Y., Qin, J., Ou, L., Yang, X., Liu, F., & Xu, Y. (2023). Arbuscular mycorrhizal fungi enhance phosphate uptake and alter bacterial communities in maize rhizosphere soil. *Frontier in Plant Science*, 14, 1206870. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1206870>
69. Ma, X., Li, X., & Ludewig, U. (2021). Arbuscular mycorrhizal colonization outcompetes root hairs in maize under low phosphorus availability. *Annals of Botany*, 127(1), 155–166. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa159>
70. MacLean, A.M., Bravo, A., & Harrison, M.J. (2017). Plant signalling and metabolic pathways enabling arbuscular mycorrhizal symbiosis. *The Plant Cell*, 29, 2319–2335. <https://doi.org/10.1105/tpc.17.00555>
71. Mahherali, H. (2014). Is there an association between root architecture and mycorrhizal growth response? *New Phytologist*, 204(1), 192–200. <https://doi.org/10.1111/nph.12927>
72. Maillet, F., Poinot, V., Andre, O., Puech-Pages, V., Haouy, A., Gueunier, M., Cromer, L., Giraudet, D., Formey, D., Niebel, A., Martinez, E.A., Driguez, H., Becard, G., & Denarie, J. (2011). Fungal lipochitooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza, *Nature*, 7328(469), 58–63. <https://doi.org/10.1038/nature09622>
73. Marques-Galvez, J.E., Giovannini, L., Boccio, P.D., Sillo, F., Zampieri, E., Pagliarani, C., Walter Chitarra, W., De Rose, S., Vita, F., & Balestrini, R. (2025). Arbuscular mycorrhiza induce the regulation of Ca²⁺, ROS, and SOS pathways under salt stress in tomato roots. *Physiologia Plantarum*, 177:e70610 1 of 19, <https://doi.org/10.1111/ppl.70610>
74. Mashiguchi, K., Seto, Y., & Yamaguchi, S. (2021). Strigolactone biosynthesis, transport and perception. *The Plant Journal*, 10(2), 335–350. <https://doi.org/10.1111/tpj.15059>
75. McHaffie, M.B., & Maherali, H. (2025). Variation in mycorrhizal growth response influences competitive interactions and mechanisms of plant species coexistence. *Oecologia*, 192(3), 755–765, <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04609-9>
76. Menge, J.A., Johnson, E.L.V., & Platt, R.G. (1978). Mycorrhizal dependency of several citrus cultivars under three nutrient regimes. *New Phytologist*, 81, 553–559. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1978.tb01628.x>
77. Nadal, M., Sawers, R., Naseem, S., Bassin, B., Kulicke, C., Sharman, A., An, G., An, K., Ahern, K.R., Romag, A., Brutnell, T.P., Gutzjahr, C., Geldner, N., Roux, C., Martinoia, E., Konopka, J.B., & Uta Paszkowski, U. (2017). An N-acetylglucosamine transporter required for arbuscular mycorrhizal symbioses in rice and maize. *Nature Plants*, 3, 17073. <https://doi.org/10.1038/nplants.2017.73>
78. Nadian, H., Smith, S.E., Alston, A.M., & Murray, R.S. (1996). The effect of soil compaction on growth and P uptake by *Trifolium subterraneum*: Interactions with mycorrhizal colonization. *Plant and Soil*, 182, 39–49. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00653.x>
79. Nadian, H. (1997). Effects of soil compaction on growth and P uptake by *Trifolium subterraneum* colonized by AM fungi. Ph.D. thesis, Soil Science Department, Waite Campus, The University of Adelaide, Adelaide, Australia.
80. Nadian, H. (2011). The effect of drought stress and mycorrhizal symbiosis on growth and phosphorus uptake by two different sorghum cultivars in root morphology. *Journal of Water and Soil Science*, Esfahan University of Technology, 57, 25–30. (In Persian)
81. Nadian, H., Fathi, G., & Abdollahi, M. (2013a). Phosphorus inflow into two species of clover root with different morphology colonized by AM Fungi. *Iran Agricultural Research*, 32(1), 40–54. <https://doi.org/10.1038/nplants.2017.73>
82. Nadian, H., Haydari, M., Gharineh, M.H., & Daneshvar, M.H. (2013b). Effect of NaCl and mycorrhizal colonization on growth and uptake of P, K and Na by saffron (*Crocus sativus* L.). *Journal of Plant Production (Journal of Scientific Agricultural)*, 36(2), 49–59. (In Persian)
83. Nadian, H. (2025). Phosphorus uptake and transport mechanism in symbiotic plants with arbuscular mycorrhizal fungi (knowns and unknowns), *Journal of Soil Biology*, 1(12), 155–190. (In Persian). <https://doi.org/10.22092/SBJ.2024.366288.267>
84. Nadian, H. (2026). Plant-mycorrhiza responses to drought stress: Analysis of vital processes and defense

- mechanisms. *Journal of Soil Biology*, 14(1), (In Persian)
85. Nagahashi, G., & Douds, D.D. (2011). The effects of hydroxy fatty acids on the hyphal branching of germinated spores of AM fungi. *Fungal Biology*, 115(4-5), 351–358. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2011.01.006>
86. Navarro, J.M., Morte, A., & Pérez-Pérez, J.G. (2026). Mycorrhizal inoculation enhances drought resilience in citrus seedlings of two cultivars by modulating gas exchange and hormonal signalling. *Plants*, 15, 505. https://ui.adsabs.harvard.edu/link_gateway/2026Plnts.15.505N/doi:10.3390/plants15030505
87. Olson, P.A., Thingstrub, I., Jakobsen, I., & Baath, E. (1999). Estimation of the biomass of arbuscular mycorrhizal fungi in a linseed field. *Soil Biology and Biochemistry*, 31, 1879–1887. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00119-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00119-4)
88. Peng, S., Eissenstat, D.M., Graham, J.H., Williams, K., & Hodge, N.C. (1993). Growth depression in mycorrhizal citrus at high-phosphorus supply. *Plant Physiology*, 101(3), 1063–1071. <https://doi.org/10.1104/pp.101.3.1063>
89. Plenchette, C., Fortin, J.A., & Furlan, V. (1983). Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. I. Mycorrhizal dependency under field conditions. *Plant and Soil*, 70, 199–209. <https://doi.org/10.1007/BF02374780>
90. Qi, J., Mao, Y., Cui, J., Lu, X., Xu, J., Liu, Y., Zhang, H., Yu, W., & Li, C. (2024). The role of strigolactones in resistance to environmental stress in plants. *Physiologia Plantarum*, 176(4), e14419, <https://doi.org/10.1111/ppl.14419>
91. Qi, S., Wang, J., Wan, L., Dai, Z., da Silva Matos, D.M., Du, D., Egan, S., Bonser, S.P., Thomas, T., & Moles, A.T. (2022). Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to phosphorous uptake and allocation strategies of *Solidago canadensis* in a phosphorous-deficient environment. *Frontier in Plant Science*, 13, 831654. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.831654>
92. Romero, F., Argüello, A., de Bruin, S., & vander Heijden, M.G.A. (2023). The plant–mycorrhizal fungi collaboration gradient depends on plant functional group. *Functional Ecology*, 37, 2386–2398. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14395>
93. Rui, R.F.D., Santos, S.C., Lourente, E.R.P., Scalco, S. P.Q., Schiavo, J.A., & Valim, W.C. (2021). Ecophysiology, quality, and mycorrhizal dependency in *Musa* spp. (cv. Grand naine) seedlings. *Revista. Brasileira de Fruticultura*, 43(4), (e-097). <https://doi.org/10.1590/0100-29452021097>
94. Rush, T.A., Puech-Pagès, V., Bascaules, A., Jargeat, P., Maillet, F., Haouy, A., Maes, A.Q.M., Carriel, C.C., Khokhani, D., Keller-Pearson, M., Tannous, J., Cope, K.R., Garcia, K., Maeda, J., Johnson, C., Kleven, B., Choudhury, Q.J., Labbe, J., Swift, C., O'Malley, M.A., Bok, J.W., Cottaz, S., Fort, S., Poinot, V., Sussman, M.R., Lefort, C., Nett, J., Keller, N.P., Becard, G., & Ane, J.M. (2020). Lipo-chitoooligosaccharides as regulatory signals of fungal growth and development. *Nature Communications*, 4(11), 3897. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17615-5>
95. Singh, S. (2001). Mycorrhizal dependency, Part. 1: Selection of efficient mycorrhizal fungi". *Mycorrhiza News*, 11(1), 2–9.
96. Singh, S., & Parniske, M. (2012). Activation of calcium- and calmodulin-dependent protein kinase (CCaMK), the central regulator of plant root endosymbiosis. *Current Opinion in Plant Biology*, 14(4), 444–453. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2012.04.002>
97. Smith, S.E. (1980). Mycorrhizas of autotrophic higher plants. *Biological Reviews*, 55, 475–510.
98. Smith, S.E., Smith, F.A., & Jakobsen, I. (2003). Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant Physiology*, 133, 16–20. <https://doi.org/10.1104/pp.103.024380>
99. Smith, S.E., Smith, F.A., & Jakobsen, I. (2004). Functional diversity in arbuscular mycorrhizal (AM) symbioses: the contribution of the mycorrhizal P uptake pathway is not correlated with mycorrhizal responses in growth or total P uptake. *New Phytologist*, 162, 511–524. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01039.x>
100. Smith, S.E., & Read, D.J. (2008). *Mycorrhizal symbiosis*. New York, NY, USA: Academic Press.
101. Smith, F. & Smith, S. E. (2011). What is the significance of the arbuscular mycorrhizal colonization of many economically important crop plants. *Plant and Soil*, 348, 63–79.
102. Stanga, J.P., Smith, S.M., Briggs, W.R., & Nelson, D.C. (2013). Suppressor of more axillary growth controls seed germination and seedling development in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 163, 318–330. <https://doi.org/10.1104/pp.113.221259>
103. St John, T.V. (1980). Root size, root hairs and mycorrhizal infection: a re-examination of Baylis's hypothesis with tropical trees. *New Phytologist*, 84, 483–487. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1980.tb04555.x>
104. Su, H., Wang, Q., Wang, L., & Cui, J. (2024). The Ca²⁺ regulated protein kinase CIPK1 modulates plant response to nitrate deficiency in *Arabidopsis*. *Genes*, 15, 1235. <https://doi.org/10.3390/genes15091235>
105. Tanaka, S., Hashimoto, K., Kobayashi, Y., Yano, K., Maeda, T., Kameoka, H., Ezawa, T., Saito, K., Akiyama, K., & Kawaguchi, M. (2022). Asymbiotic mass production of the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus clarus*. *Communications Biology*, 5, 43. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-02967-5>
106. Tian, H., Wang, R., Li, M., Dang, H., & Solaiman, Z.M. (2019). Molecular signal communication during arbuscular mycorrhizal formation induces significant transcriptional reprogramming of wheat (*Triticum aestivum*) roots.

- Annals of Botany*, 124(6), 1109–1119. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz119>
107. Thirkell, T.J., Grimmer, M., James, L., Pastok, D., Allary, T., Elliott, A., Paveley, N., Daniell, T., & Field, K.J. (2022). Variation in mycorrhizal growth response among a spring wheat mapping population shows potential to breed for symbiotic benefit. *Food and Energy Security*, 11, e370. <https://doi.org/10.1002/fes3.370>
108. Toro, K.S., & Brachmann, A. (2016). The effector candidate repertoire of the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus clarus*. *BMC Genomics*, 17, 101. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-2422-y>
109. Wang, P., & Chen, Y. (2024). Protecting plants from pathogens through arbuscular mycorrhiza: Role of fungal diversity. *Microbiology Research*, 289, 127919. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2024.127919>
110. Wang, Y., He, X., & Yu, F. (2022). Non-host plants: Are they mycorrhizal networks players? *Plant Diversity*, 44(2), 127–134. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2021.06.005>
111. Weinl, S., & Kudla, J. (2009). The CBL–CIPK Ca²⁺-decoding signalling network: function and perspectives. *New Phytologist*, 184, 517–528. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02938.x>
112. Wilson, G.W.T., & Hartnett, D.C. (1998). Interspecific variation in plant responses to mycorrhizal colonization in tallgrass prairie. *American Journal of Botany*, 85, 1732–1738. <https://doi.org/10.2307/2446507>
113. Xu, W., & Huang, W. (2017). Calcium-dependent protein kinases in phytohormone signaling pathways. *International Journal of Molecular Science*, 18, 2436. <https://doi.org/10.3390/ijms18112436>
114. Xu, P.J., Liu, S., Song, S., Guo, H., Tang, J., Yong, J.W.H., Ma, Y., & Chen, X. (2018). Arbuscular mycorrhizal fungi influence decomposition and the associated soil microbial community under different soil phosphorus availability. *Soil Biology and Biochemistry*, 120, 181–190. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.02.010>
115. Yang, J., Lan, L., Jin, Y., Yu, N., Wang, D., & Wang, E. (2022). Mechanisms underlying legume–rhizobium symbioses. *Journal of Integrative Plant Biology*, 64, 244–267. <https://doi.org/10.1111/jipb.13207>
116. Ye, Q., Wang, H., & Li, H. (2022). Arbuscular mycorrhizal fungi improve growth, photosynthetic activity, and chlorophyll fluorescence of *Vitis vinifera* L. cv. ecolly under drought stress. *Agronomy*, 12(7), 1563. <https://doi.org/10.3390/agronomy12071563>
117. Yin, X., Zhang, W., Feng, Z., G., Zhu, H., & Yao, Q. (2024). Improved observation of colonized roots reveals the regulation of arbuscule development and senescence by drought stress in the arbuscular mycorrhizae of citrus. *Horticultural Plant Journal*, 10(2), 425e436. <https://doi.org/10.1016/j.hpj.2023.04.006>
118. Yoneyama, K. (2019). How do strigolactones ameliorate nutrient deficiencies in plants? *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 11(8), a034686. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a034686>
119. Yuan, P., Luo, F., Gleason, C., & Poovaiah, B.W. (2022). Calcium/ calmodulin-mediated microbial symbiotic interactions in plants. *Frontier in Plant Science*, 13, 984909. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.984909>
120. Zangaro, W., Nishidate, F.R., Vandresen, J., Andrade, G., & Nogueira, M.A. (2007). Root mycorrhizal colonization and plant responsiveness are related to root plasticity, soil fertility and successional status of native woody species in Southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 23, 53–62. <https://doi.org/10.1017/S0266467406003713>
121. Zhang, W., Yin, X., Feng, Z., Liu, X., Zhu, F., Zhu, H., & Yao, Q. (2024). Drought stress reduces arbuscular mycorrhizal colonization of *Poncirus trifoliata* L. roots and plant growth promotion via lipid metabolism. *Frontier and Plant Science*, 15, 1452202. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1452202>
122. Zhang, Q., Yang, W., Wang, M., Chen, J., Zhang, Z., Wei, Y., Chang, Q., & Gong, M. (2025). Transcriptome analysis reveals the molecular mechanisms for mycorrhiza- enhanced drought tolerance in maize by regulating the Ca²⁺ signalling pathway. *Journal of Fungi*, 11, 375. <https://doi.org/10.3390/jof11050375>
123. Wang, S., Yi, J., Li, Z., Wu, J., Xu, Y., Xue, R., Wang, Y., Duan, L., Zhao, L., & Pi, E. (2026). Functional overview of plant genes essential for arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Genes*, 17(6), 686. <https://doi.org/10.3390/genes17060686>