Journal of Water and Soil
https://jsw.um.ac.ir

Research Article
Vol. 40, No. 3, Fall. 2026, p. 245-273

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 Wather*, *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://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

نشریه آب و خاک
https://jsw.um.ac.ir

مقاله پژوهشی
جلد ۴۰، شماره ۳، پاییز ۱۴۰۵، ص. ۲۷۳-۲۴۵

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

حبیب الله نادیان قمشه[1*]

تاریخ دریافت: ۱۴۰۵/۰۳/۳۱
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۵/۰۶/۰۲

چکیده

طیف گسترده‌ای از گیاهان قادرند با قارچ‌های میکوریزا آربسکولار 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 مراحلی 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

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 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;

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

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

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[1] قارچ میکوریزا از خاک جذب و پس از انتقال به هیف‌های قارچی درون ریشه‌ها[2] نهایتا 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[3]" 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 اصطلاحا "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 معمولا 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 گفتمان 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[4] 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[5] 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. معمولا 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*[6]، *CCD7*[7]، *CCD8*[8]، *MAX1*[9] می‌باشند (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[10]" در شناسایی پیام‌رسانی قارچی، فعال‌سازی پاسخ‌های سلولی و تشکیل ساختارهای قارچی مانند آربوسکول‌ها نقش اساسی دارند. این ژن‌ها که شامل *SYMRK*، *CCaMK* و *CYCLOPS* می‌باشند و بعدا 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 زمانی‌که 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 بیوشمیایی، فیزیولوژیک و مولکولی را فعال می‌کنند. بیشتر مطالعات اتجام شده طی چند دهه اخیر در زمینه نقش قارچ‌های

1- Extraradical hyphae
2- Intraradical fungal structures
3- Mycorrhizal dependency
4- Sterigolactones
5- Myc-LCO
6- DWARF27
7- Carotenoid Cleavage Dioxygenase 7
8- Carotenoid Cleavage Dioxygenase 8
9- More Axillary Growth
10- Common Symbiosis Pathway

آربسکولار 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 تک‌صفتی 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 *SOSs*[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 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 آربسکولار 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 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; Akiyamaha & 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[4] و ۲-هیدروکسی دودکانوئیک[5] 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 نسبتا جدید نشان می‌دهد استریگولاکتون‌ها تنها ملکول‌های

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)

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

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[1] نشان دادند که استریگولاکتون‌های ترشح شده و استریگولاکتون‌های دخیل در پیام‌رسانی هورمونی می‌توانند تا حدودی مسیرهای مستقلی داشته باشند. این یافته تائیدی 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.

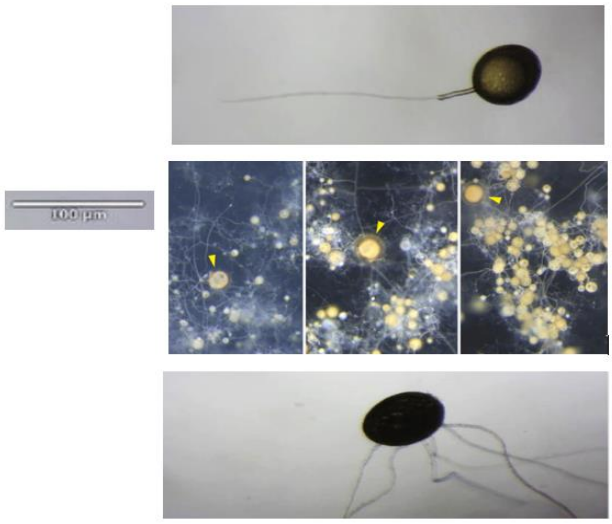
در مقابل، شریک دیگر این همزیستی یعنی قارچ‌های میکوریزا، مجموعه‌ای از مولکول‌های پیام‌دهنده شامل کیتو و لیپوالیگوساکاریدها[2] (Myc-LCOs) سنتز و به ریزوسفر ترشح می‌کنند که به‌عنوان فاکتورهای قارچی[3] شناخته می‌شوند (Maillet *et al*., 2011; Genre *et al*., 2013; He *et al*., 2024). این ترکیبات پیام‌دهنده قارچی قادرند مسیر پیام‌رسانی[4] 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 لیپوکیتوالیگوساکاریدها به‌خوبی شناخته شده است و ژن‌های کلیدی دخیل در این مسیر، به‌ویژه ژن‌های nod شامل nodA، nodB 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 *رایزوفاگوس ایریگولاریس* 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.

1- *Marchantia paleacea*
2- Mycorrhizal lipochitooligosaccharides (Myc-LCOs)
3- Myco factor
4- Signaling



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 تیوپ و تصویر میانی اجتماعی از اسپورها به رنگ زرد همراه با جرم تیوب و انشعابات هیفی *رایزوفاگوس 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)

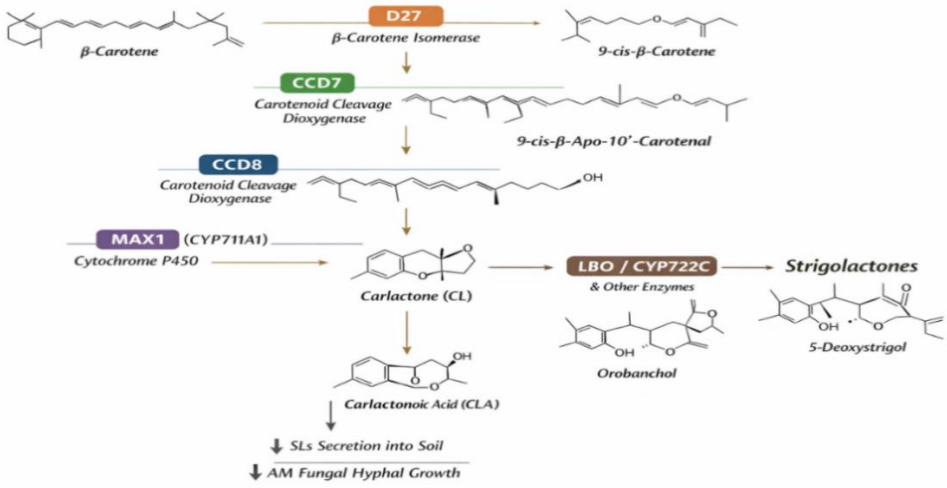
ازاین‌رو سازوکار تشخیص قارچ‌های میکوریزا توسط گیاهان هنوز به‌طور کامل شناخته نشده است. این خلأ تحقیقاتی یکی از چالش‌های اساسی در شناخت سازوکارهای مولکولی برقراری همزیستی میکوریزایی محسوب می‌شود. لذا، شناسایی ژن‌های مسئول سنتز این مولکول‌ها همچنان یکی از موضوعات مهم در مطالعات مولکولی همزیستی میکوریزایی 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:

β-carotene → Carlactone → Carlactonoic acid → Strigolactones

ژن‌های دخیل در سنتز استریگولاکتون‌ها شامل *D27*[۱]، *CCD7*[۲]، *CCD8*[۳]، *MAX1*[۴] می‌باشند (Ahmed *et al*., 2025). در این مسیر، آنزیم D27، که به‌عنوان اولین و مهم‌ترین آنزیم در بیوسنتز استریگولاکتون‌ها شناخته می‌شود، ابتدا β-کاروتن را به 9-cis-β-کاروتن ایزومریزه می‌کند[۵]. سپس آنزیم‌های CCD7 و CCD8 با انجام واکنش‌هایی، پیش‌ماده‌ای به نام کارلاکتون[۶] را تولید می‌کنند که حدواسط اصلی در بیوسنتز استریگولاکتون‌ها محسوب می‌شود. در مرحله بعد، آنزیم MAX1، از خانواده سیتوکروم، کارلاکتون را به کارلاکتونوئیک اسید و سپس به انواع مختلف استریگولاکتون‌ها مانند ۵-دئوکسی‌استریگول[۷]، استریگول[۸]، سولاناکول[۹] تبدیل می‌کند. این ترکیبات از ریشه گیاه به ریزوسفر ترشح شده و رشد و شاخه‌زایی هیف قارچ‌های میکوریز آربوسکولار مانند *رایزوفاگوس اریگولاریس* را تحریک می‌کنند و در نتیجه در برقراری همزیستی میکوریزایی نقش مهمی دارند (Alder *et al*., 2012; Ahmed *et al*., 2025).

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 می شوند با نام DWARF شناخته می شوند. دلیل این نام‌گذاری این ا ست که در گیاهانی که این ژن دچار جهش شده ا ست، فنوتیپ کوتوله م شاهده می شود. عدد ۲۷ به این معنا ست که این ژن بیست و هفتمین ژن شناخته شده از گروه ژن‌های dwarf در گونه‌های گیاهی است.
6- Carlactone
7- 5-Deoxystrigol
8- Strigol
9- Solanacol



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).

زمانی‌که 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). مسیربیوسنتز استریگولاکتون در شکل ۲ نشان داده شده است.

پروتئین D14 (DWARF1) یک گیرنده استریگولاکتون در گیاهان است. در برنج این گیرنده به نام D14L(DWARF14-LIKE) 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 آربسکولار، یک مسیر پیام‌رسانی مشترک[1] فعال می‌شود. در این مسیر، ژن‌های کلیدی متعددی نقش دارند (شکل ۳) که مهم‌ترین آن‌ها عبارتند از:

گیرنده LysM[2]

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

ژن SYMRK[3]

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

1- Common symbiosis signaling pathway (CSSP)
2- Lysin Motif
3- Symbiosis receptor-like kinase (SYMRK)

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*[1]

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[2] در تعامل با DMI2 برای تولید نوسانات دوره‌ای Ca^{+2} و ادامه مسیر پیام‌رسانی همزیستی ضروری است (Maclean *et al*., 2017).

ژن *DMI2*

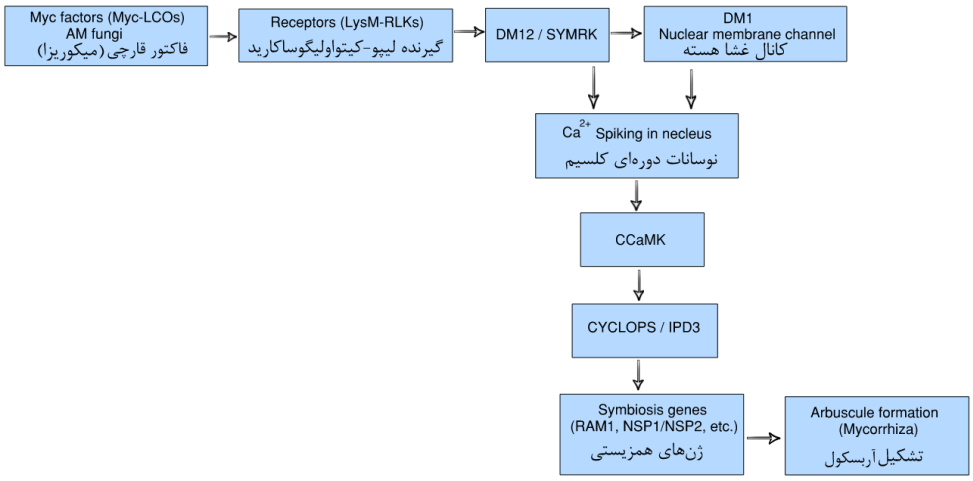
این ژن در مسیر مشترک همزیستی قرار دارد و عملکرد آن بین گیرنده‌های اولیه و اجزای هسته‌ای مسیر واقع شده است. در واقع، انتقال پیام از غشا به داخل سلول را تنظیم می‌کند.

ژن *CCaMK*[3]

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[4] 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[5] نوسانات کلسیم هسته‌ای (Ca^{2+}) را بر 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 درون‌سلولی، 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[6]، 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 صرفا 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 درون‌سلولی مرتبط با همزیستی را فعال می‌کنند. فعال شدن این مسیرها در نهایت موجب القای بیان ژن‌های دخیل در کلونیزاسیون قارچی، تمایز سلولی و تشکیل آربسکول 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).

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.

1- Does not make infection
2- 3-Hydroxy-3-Methylglutaryl-Coenzyme A
3 -Calcium/Calmodulin-dependent Protein Kinase (CCaMK)
5- Decoder
6- Nuclear Ca^{2+} spiking



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

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 زمانی‌که مایلت و همکاران (Maillet *et al.*, 2011) برای اولین بار سنتز و ترشح لیپوکیتوالیگوساکارید را در قارچ‌های *گلوموس اینترارادیسز* (نام جدید *رایزوفاگوس اینترارادیسز*) 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 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 به شمار می‌رود. در اینجا لازم به تاکید 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

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

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[1] 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، زمانی‌که 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 می تواند به سه دسته شامل میکوریزایی شدن الزامی[2]، انتخابی[3] و بدون‌میکوریزایی شدن[4] تقسیم شوند. میکوریزایی شدن الزامی به این معنی است که گیاه الزاما 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 آربوسکولار در گیاهان، پلنچتی و همکاران (Plenchette *et al.*, 1398)، با الهام از نظرات پیشین، وابستگی میکوریزایی را برای اولین بار از طریق ارائه معادله زیر تعریف و کمیت سازی نمود:

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

بر طبق رابطه فوق، وابستگی میکوریزایی (MD) بر حسب درصد برابر با خارج قسمت تفاضل وزن ماده خشک گیاه میکوریزایی (MDM[5]) و غیر میکوریزایی (NMD[6]) بر وزن ماده خشک گیاه میکوریزایی (MDM).

این در حالی است که هتریک و همکاران (Hettrick *et al.*, 1992) پاسخ رشد میکوریزایی (MGR[7]) بر حسب درصد را برابر با خارج قسمت تفاضل وزن ماده خشک گیاه میکوریزایی و غیرمیکوریزایی بر وزن ماده خشک گیاه غیرمیکوریزایی برطبق رابطه ذیل نشان می‌دهد:

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

وابستگی میکوریزایی و پاسخ رشد میکوریزایی دو شاخص مهم در ارزیابی کارکرد همزیستی میکوریزا آربوسکولار 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 قبلا 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. زمانی‌که شدت برقراری ارتباط همزیستی بر حسب وابستگی میکوریزایی بیان می‌شود این وابستگی حداکثر ۱۰۰ درصد خواهد بود. ولی زمانی‌که 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 & Smith, 2011) بر این باورند که برای بیان شدت رابطه همزیستی

1- Mycorrhizal dependency (MD)
2- Obligatorily mycorrhizal
3- Faculatively mycorrhizal
4- Nonmycorrhizal

5- Mycorrhizal dry matter (MDM)
6- Non-mycorrhizal dry matter (NMD)
7- Mycorrhizal growth response (MGR)

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

زمانی‌که 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[1] نشان می‌دهد که حتی در شرایطی‌که پاسخ رشد میکوریزایی گیاه مثبت نبوده یا منفی است، افزایش جذب فسفر از طریق مسیر قارچ‌های میکوریزا آربسکولار 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) به‌عنوان نشانه‌ای از یک رابطه انگلی دور از واقعیت بوده و نیازمند مطالعات بیشتری است (Johnson *et al.*, 1997; Smith, 1980; Bethlenfalvay *et al.*, 1982). 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[2] (DQI) برای کمیت‌سازی شدت برقراری ارتباط همزیستی مورد استفاده قرار می گیرد که رابطه آن به‌صورت زیر بیان می‌شود (Dickson *et al.*, 1960):

$$DQI\ (\%) = TD00 \qquad (۳)$$

که در آن: TDM نشان‌دهنده وزن کل ماده خشک گیاه، H بیانگر ارتفاع گیاه، SD معرف قطر ساقه، SDM نشان‌دهنده وزن مادهِ 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 زمانی‌که گیاه انجیر توسط چند گونه قارچ میکوریزا (*Gigaspora albida*; *Claroideoglomus 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 *رایزوفاگوس 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[3] بر حسب درصد از رابطه ذیل محاسبه می‌شود (Nadian, 1997; Smith & Smith, 2011). درواقع، پاسخ میکوریزایی به جذب فسفر برابر با خارج قسمت تفاضل محتوی فسفر گیاه میکوریزایی (MPC[4]) و غیرمیکوریزایی (NPC[5]) بر محتوی فسفرگیاه 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).

$$MPR\ (\%) = [(MPC - NPC)/NPC] \times 100 \qquad (۴)$$

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 به‌عنوان 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 میکربی خاک نقش اساسی در بهبود عملکرد کمی و کیفی گیاهان دارد. شکل ۴ چند نوع ریشه گیاه با ساختار متفاوت را نشان می‌دهد.

1- Compartmented pot
2- Dickson quality index (DQI)
3- Mycorrhiza P response (MPR)
4- Mycorrhizal P content (MPC)
5- Non-mycorrhizal P content (NPC)

شکل ٤- ریشه گیاهان با معماری و ساختار متفاوت

Figure 4- Plant roots with different architectures and structural characteristics

اولین بار بایلیس (Baylis, 1975) بیان نمود که گیاهان با ساختار ریشه‌ای مگنولیئید[1] وابستگی بیشتری به قارچ‌های میکوریزا دارند تا گیاهان با سیستم ریشه‌ای غیر مگنولیئید. ریشه‌های مگنولیئید به ریشه‌هایی گفته می‌شود که معمولا ضخیم و گوشتی، فاقد انشعابات زیاد و دارای ریشه‌های مویی ناچیز و یا اصلا فاقد ریشه‌های موئین می‌باشند. بر این اساس، گزارش‌های متعدی 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 سنت جان (St John, 1980) آزمایش و مورد تائید قرار گرفت. نتایج مطالعات بعدی فرضیه بیلیس را نیز تائید 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 قارچ های میکوریزا آربسکولار، 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 غیرمیکوریزایی 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 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 خصوصییات 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 زمانی‌که گیاه شبدر زیرزمینی[2] کلنی شده با قارچ *گلوموس اینترارادیسز* (*رایزافاگوس اینترارادیسز*) در خاکی با درجات مختلف فشردگی رشد داده شد مرفولوژی 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

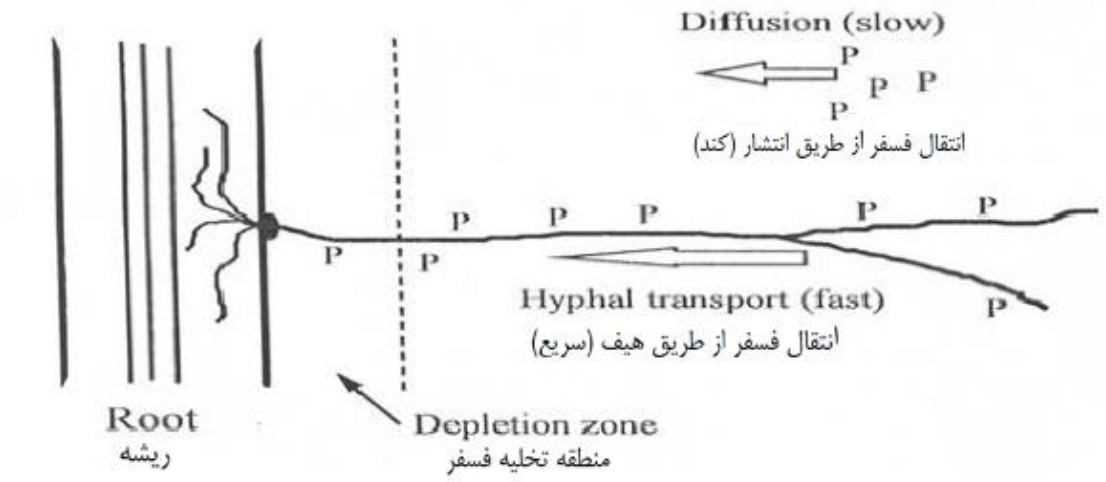
1- Magnolioid root

2- *Trifolium subterranean*

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 تائید 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 صرفا بعضی از صفات رایج ریشه استفاده شده، در حالی‌که 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، 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 چناچه 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، زمانی‌که 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).

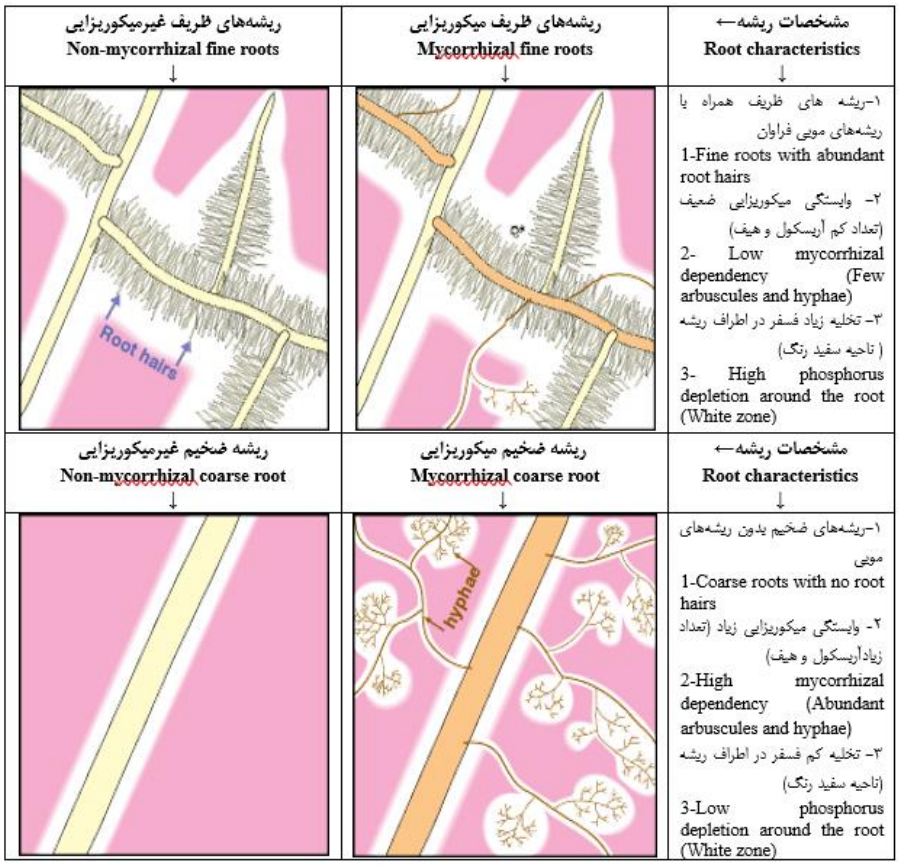


شکل ۵- انتقال فسفر توسط قارچ میکوریزا آربسکولار به گیاه میزبان

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 ٦- شدت میزان وابستگی میکوریزایی گیاه به قارچ میکوریزا آربسکولار 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 عمدتا 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 عمدتا 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 (%)
Glycine max	سویا	20.6
Vigna angularis	لوبیا قرمز	57.2
Senna tora	سنا	87.5
Hordeum vulgare	جو	-124.1
Zea mays	ذرت	30.1
Sorghum bicolor	سورگوم	54.2
Allium tuber	تره چینی	90.1
Solanum melongena	بادنجان	-16.5
Capsicum annuum	نوعی فلفل	92.8

واکنش خاک یک فاکتور محیطی مهم دیگر بر روابط همزیستی بین قارچ و گیاه است. به‌عنوان مثال قارچ *رایزوفاگوس اینترارادیسز* 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 نموی گیاه نیز ممکن است از مسالمت‌آمیز[1] به ارتباط انگلی[2] 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 شبدر) برخوردار است. همچنین این قارچ در افزایش سرعت جریان فسفر به درون ریشه گیاه که به‌صورت مقدار فسفر جذب‌شده در واحد طول ریشه کلنی‌شده 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 شبدر به قارچ *A. laevis* که هیف‌های خارجی آن توانایی بیشتری در گسترش و انتشار در خاک را داشتند کاملا 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.

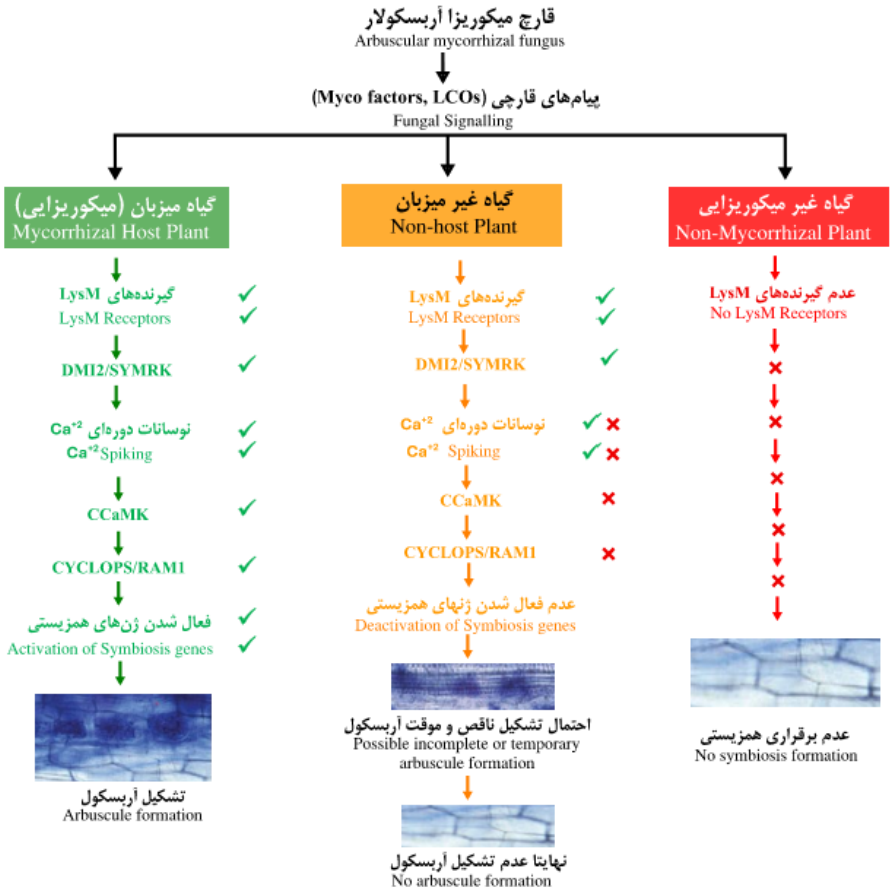
در یک جمع‌بندی کلی، می‌توان گفت که وابستگی میکوریزایی گیاهان تنها تابع ویژگی‌های مورفولوژیکی ریشه گیاه نیست، بلکه حاصل برهم‌کنش پیچیده‌ای میان صفات مورفولوژیکی ریشه، پاسخ‌های مولکولی گیاه– قارچ و ترکیب و میزان ترشحات ریشه است. از سوی دیگر، قارچ میکوریزا نیز با تغییر بیان ژن‌ها، تنظیم هورمون‌های گیاهی 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[3]" گفته می‌شوند. بین این دو دسته گیاهان، گیاهانی وجود دارند که به آنها "گیاهان غیرمیزبان یا نامیزبان[4]" 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 بر قراری 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 زمانی‌که 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 هسته‌ی 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

1- Mutualistic
2- Parasitic
3- Non-mycorrhizal plants
4- Non-host plants

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، به‌عنوان 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 یا نامیزبان" ممکن است اشتباها به جای یکدیگر به کار گرفته شوند ولی از نظر مفاهیم تخصصی کاملا 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, Albornoz *et al.*, 2021, Wang, 2022).



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).

در "گیاهان میکوریزایی" همان‌طور که پیش‌تر اشاره شد و مطابق شکل ۷، آغاز برقراری همزیستی با تبادل پیام‌های مولکولی و در پاسخ

به فاکتورهای قارچی (Myc LCO) صورت می‌گیرد. این فرآیند با فعال‌شدن گیرنده‌های کینازی (SYMRK) 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 مراحلی 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 حالی‌که 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 بیوشمیایی (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 به‌کار می‌گیرند. ازاین‌رو، 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 تائیدی 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 *SOSs*[3] شامل *SOS*1، *SOS*2 و *SOS*3 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

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)

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

نسبت K^+/Na^+ دارند (Chen *et al.*, 2017). NHX1 ناقل آنتی‌پورتر Na^+/H^+ 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 بعهده دارد. ناقل‌های خانواده HKTs[1] 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 میکوریزیایی 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.

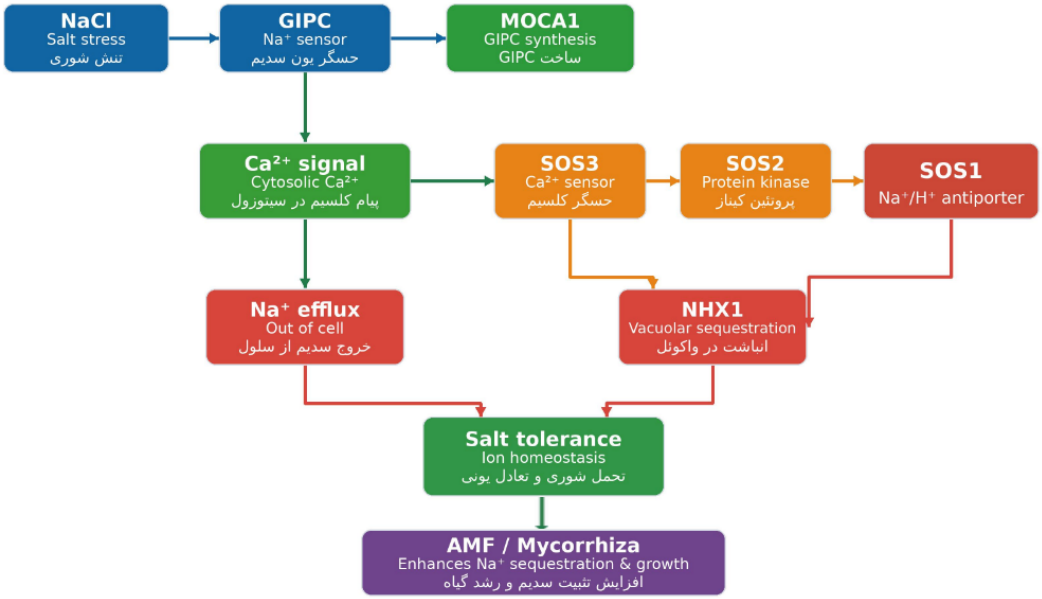
ژن *GIPC* یکی از ژن‌های مهم در تحمل شوری در گیاهان است که در سال‌های اخیر به‌ویژه در گیاه *آرابیدوپسیس تالیانا* به‌خوبی مطالعه شده است. این ژن در تنظیم پایداری غشاء، تعادل یونی و کاهش سمیت سدیم نقش اساسی دارد و به‌عنوان یکی از اجزای کلیدی سازوکارهای مقاومت به تنش شوری شناخته می‌شود. این ژن که در غشای پلاسمایی سلول 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, 2025; Hou *et al.*, 2026). نتایج یک مطالعه نشان داد که اثرات زیان‌آور شوری بر گوجه فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.) میکوریزایی شده توسط *فانلفورمیس 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 *SlMOCA1* و اجزای مسیر پیام‌رسانی نظیر *SlNHX1;3;4SlSOS1;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[2] کلنی شده با قارچ آربسکولار *فانلفورمیس 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 نه‌تنها 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[3] افزایش داد (Dong *et al.*, 2023). این نشان می‌دهد که قارچ‌های میکوریزا در شرایط تنش نقشی فراتر از بهبود تغذیه گیاه میزبان را بعهده دارند. در تائید این نتایج، مشاهده می‌شود که کلونیزاسیون میکوریزایی گوجه فرنگی توسط *Paraglomus occultum*[4] 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).

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) .

افزون بر این، افزایش وابستگی میکوریزایی گیاه زعفران (Nadian *et al.*, 2013b) و نوعی خرمالو وحشی[1] (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.

با توجه به مطالب بالا شاید اگر مجبور باشیم تنها یک نقش را به عنوان مهم‌ترین نقش قارچ‌های آربو سکولار 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 می شود، 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

1- *Diospyros lotus*

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 به‌عنوان 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 (شکل ۹). 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، جایی‌که 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 آبسیزیک 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، به‌دلیل 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.

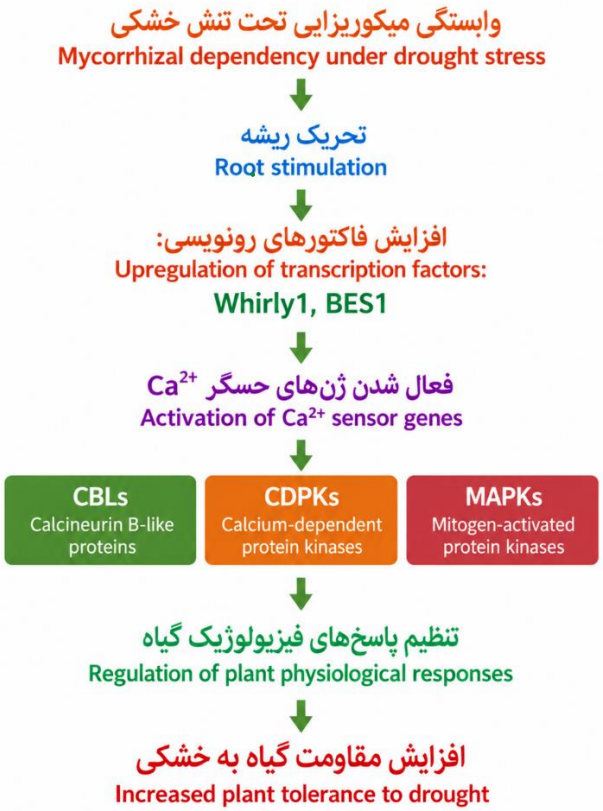
جدول ۲- میزان وابستگی گیاهان مختلف به قارچ میکوریزا تحت تنش خشکی بر حسب درصد

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
Phaseolus vulgaris	*R. intraradices*	34.7	Auge, 2001
Sorghum bicolor L.) Speedfid	*R. intraradices*	50.1	Nadian, 2011
Sorghum bicolor L.) SKF2	*R. intraradices*	62.0	Nadian, 2011
Wheat *Triticum durum* L.	*F. mossae*	10.3	Al-Karaki & Al-Raddad (1997)
Rosa damascena Mill	-	75.2	Abdel-Salam *et al*., 2018
Poncirus trifoliata L.	*Rhizophagus irregularis*	61.0	Zhang *et al*., 2024
Poncirus trifoliata L.	*Rhizophagus irregularis*	25.3	Yin *et al*., 2024
Ephedra foliate	*Funneliformis mosseae* + *Rhizophagus irregularis*	29.1	Al-Arjani *et al*., 2020
Allium porrum L.	*Rhizophagus irregularis*	71.4	Ghasemjokar *et al*., 2016
Allium ampeloprasum ssp. Persicum (Shadegan)	*Rhizophagus irregularis*	78.8	Ghasemjokar *et al*., 2016
Allium ampeloprasum ssp. Persicum (Esfahan)	*Rhizophagus irregularis*	73.6	Ghasemjokar *et al*., 2016
Citrus aurantifolia	*Rhizophagus irregularis*	59.1	Haghighatnia *et al*., 2012
Citrus macrophylla Wester	*Rhizophagus irregularis* + *Funneliformis mosseae*	15.7	Navarro *et al*., 2026
Cleopatra' mandarin	*Rhizophagus irregularis* + *Funneliformis mosseae*	9.1	Navarro *et al*., 2026



شکل ۹- مسیر پیام‌رسانی همزیستی میکوریزایی تحت تنش خشکی، شامل سنتز بیشتر پروتئین‌های Whirly1[1] و BES1[2]، بیان افزایشی ژن‌های *CBLs*، *CDPKs*، *MAPKs* بهمراه فعال شدن سیستم پیام‌رسانی Ca^{2+} و نتیجتا 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 Ca^{2+} 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) .

یکی از اثرات تنش خشکی در گیاه کاهش جریان Ca^{2+} 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 Ca^{2+} بدرون سیتوزول و حفظ تعادل یونی آن می‌شود (Zhang *et al*., 2025). این ژن‌ها که به آنها ژن‌های حسگر Ca^{2+} نیز گفته می‌شود شامل *CBLs*[3]، *CDPKs*[4] و *MAPKs*[5] می‌باشند (شکل ۹). در نتیجه بیان افزایشی این ژن‌ها، تحت تنش خشکی، مسیرهای پیام‌رسانی وابسته به یون Ca^{2+} فعال شده و تغییرات افزایشی غلظت Ca^{2+} در سیتوزول را به‌عنوان یک پیام ثانویه مهم در پاسخ به همزیستی میکوریزایی تنظیم می‌کند.

توضیح اینکه، بیان افزایشی ژن‌های حسگر Ca^{2+} 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

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

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

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 تنظیم کننده‌های 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 معمولا 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). به‌عنوان مثال، زمانی‌که گیاه *Rosa damascena* Mill کلنی 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 میکوریز آربسکولار در بهبود هدایت آبی گیاهان تک‌لپه‌ای با یکدیگر متفاوت بوده و به‌ترتیب مربوط به قارچ‌های میکوریزا بومی، *Septoglomus deserticola*، *Claroideoglomus etunicatum* 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 شده‌است (Auge *et al.*, 2015).

هر چند طی دو دهه اخیر بسیاری از سازوکارهای بیوشیمیایی، فیزیولوژیکی و ملکولی 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 است. بیشتر مطالعات، وابستگی میکوریزایی را تنها بر اساس افزایش وزن خشک گیاه محاسبه کرده‌اند، در حالی‌که 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. به‌عنوان 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. مطمئنا، 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 پیچیده‌ی فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و مولکولی است. پژوهش‌های سال‌های اخیر ابعاد مختلف این همزیستی را تا حد زیادی روشن ساخته‌اند. با وجود آن‌که 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 این‌رو، 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

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 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.

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/101126/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. Antolın-Llovera, M., Martina, K., Ried, M.K., & Parniske, M. (2014). Cleavage of the symbiosis receprorlike 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., Hindsgaul, O., & Long, S.R. (1994). Biosynthesis of *Rhizobium meliloti* lipooligosaccharide Nod factors: NodA is required for an N-asytletransferance 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, sinergies, 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. htpps://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 er 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.otg/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 Heijiden, 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.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, Wellingford, 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 myorrhizal 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 Phyto*logist, *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. htpps://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://doiorg/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., Zhoa, 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 Ca^{2+} 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., & Kyozuka, 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.10. 1186/ s4053 8-022-00368-2.
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*, *2*: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., Poinsot, 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.rog/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 Ca^{2+}, 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., & Yamaguch, 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://doiorg/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., Gutjahr, 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.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
88. Peng, S., Eissenatat, 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., Scalon, S. P.Q., Schiavo, J.A., & Valim, W.C. (2021). Ecophysiology, quality, and mycorrhizal dependency in *Musa* spp. (cv. Grand naine) seedlings. *Revista. Brasiliera de Frutichltura*, *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., Poinsot, V., Sussman, M.R., Lefort, C., Nett, J., Keller, N.P., Becard, G., & Ane, J.M. (2020). Lipo-chitooligosaccharides 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., Brigges, 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 Jhon, T.V. (1980). Root size, root hairs and mycorrhizal infection: a re-examination of Baylis's hypothesis with tropical trees. *New Phytol*ogist, *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 Ca^{2+} 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*. *Communificatios 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.10.1186/s12864-016-2422-y
109. Wang, P., & Chen, Y. (2024). Protecting plants from pathogens through arbuscular mycorrhiza: Role of fungal diversity. *Microbiology Reseach*, *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 Ca^{2+}-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 Biochemestry*, *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 Ca^{2+} 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/qenes17060686