155-190/Journal of Soil Biology Vol. 12, No. 2, 2025

Publisher: Soil Science Society of Iran

Soil Biology Journal

https://sbj.areeo.ac.ir/

Review article

Phosphorus uptake and transport mechanism in symbiotic plants with arbuscular mycorrhizal fungi (Knowns and unknowns)

Habiballah Nadian Ghomsheh[1]

[1]Professor, Agricultural Sciences and Natural Resources University of Khozestan
E-mail: nadian_habib@yahoo.com

Article Info

Received:
July 6, 2024
Accepted:
November 18, 2024

Keywords:
Aquaporin
External-internal
Hyphae
Homeostasis
PolyP
P transporters

Corresponding author's email:
nadian_habib@yahoo.com

DOI:
10.22092/SBJ.2024.366288.267

Extended Abstract

Background and Objectives: The many advantages of establishing symbiosis between arbuscular mycorrhizal (AM) fungi and most plants, including agricultural and horticultural plants, especially in terms of the growth and nutritional components of the host plant, have given special importance to this symbiosis. Increasing CO^2 fixation by the host plants, they participate in the global carbon cycle, and as a result, they increase the organic carbon stock of the soil and in a way participate in the control of global temperature increase. It is now well documented that AM fungi improve mineral nutrition, particularly phosphorus (P) nutrition of the host plant. This beneficial effect of AM symbiosis is due primarily to enhanced P uptake by mycorrhizal roots. Mycorrhizal colonization can also improve the phosphorus nutrition of the host plant under abiotic and biotic stresses such as drought, salinity, oil pollutants, heavy metals and plant diseases. The synergistic effects between mycorrhizal fungi and a special group of useful soil microorganisms such as nitrogen fixing bacteria and phosphate solubilizing bacteria will lead to the improvement of plant phosphorus nutrition and ultimately lead to an increase in plant growth components. The basis of this symbiosis is the two-way exchange of nutrients that takes place in a unit consisting of the arbuscule and the host plant cell as "the central unit of symbiosis or the heart of symbiosis". Although the results of studies show the beneficial role of these fungi, due to the specific complexities of symbiotic relationships, there is still no complete understanding of the mechanisms of this symbiosis. Thus, extensive studies have been conducted with physiological, biochemical and molecular approaches. However, our understanding of the mechanism of this transfer, the exact route of this transfer and the transporters involved in transferring P to the host plant are not well known. The objective of this article is to review the new findings of P uptake and transport mechanisms in AM plants. It is focused particularly on the routes of P transfer, the contribution of each of these two symbionts in P uptake and transfer it and the mechanisms involved. With the advancement of this knowledge and a complete understanding of the hidden concepts of the fungus-plant relationship, it is possible to develop strategies for plant products by increasing the productivity of this symbiosis, especially in areas facing abiotic and biotic stresses.

Materials and Methods: The materials and methods used in the studies of mycorrhizal symbiosis including the mechanisms of phosphorus uptake and transfer and other related topics, are very diverse, and only a few of them are mentioned here. The use of labelled phosphorus and a compartment culture system has been used to determine the contribution of each of the two symbionts in the uptake and transfer of P. In genomic studies (Gene expression analysis), quantitative PCR have been used to determine DNA and RNA. Fluorescence microscope and 4,6-diamidino-2-phenylindole (DAPI) staining method are used to visible polyphosphates in arbuscules (young arbuscules, mature arbuscules and degenerated arbuscules) and intraradical hyphae of AM fungi.

Results: The findings of this review show that the P uptake and transport in AM plants takes place through two different pathways, one directly through the plant root and the other indirectly through the external hyphae of the fungus. These two paths interact with each other in a complex and sometimes unknown way. Physiological approaches using labelled phosphorus to trace the relative contribution of direct and fungal pathways in plant P nutrition show that the contribution of the fungal pathway varies from negligible to almost all plant phosphorus. The reported results indicate that not only the percentage of root colonization, but also the total length of external hyphae and phosphorus concentration are very important in determining the contribution of direct and indirect pathways. Transporters involved in P uptake and transport belong to several families. The PHT family with 5 subfamilies (PHT1, PHT2, PHT3, PHT4, and PHT5) based on their sequence and location has a vital role in P transport. Among these transporters, the PHT1 transporters play an important role in P uptake from the rhizosphere, its distribution and homeostasis. The results of molecular studies show that when *Arabidopsis thaliana* receives enough P, at least 4 transporters (PHT1,1-4) are involved in P uptake. Among these four transporters, PHT1,1 is the transporter that contributes the most to the uptake and transfer of P from the roots to the leaves of the plant. Most of the P absorbed in the tonoplast is polymerized and a linear chain of polyphosphate with high-energy bonds that can reach the number of 3 to thousands of units is formed inside the vacuole. Polyphosphates are transported mainly through a cytoplasmic stream along a tubular vacuole system towards the intraradical hyphae. How and by what molecular mechanism P is delivered to the host plant is not well known. However, three hypothetical pathways for P delivery to the plant have been proposed.

Conclusion: A set of plant and fungal transporters are responsible for absorbing, translocation, distributing, accumulating and redistributing P (P homeostasis) in a mycorrhizal plant in an interconnected, precise, complex and sometimes unknown process. However, the mechanism of this transfer, the interaction of plant and fungal transporters in the absorption and transfer of P and its delivery to the host plant not well known. Much work conducted focusing on biomolecular and physiological studies to better understand these mechanisms. Although many advances have been made to elucidate the complex mechanisms for the integrated roles of nutrient transport in AM symbiosis, much research work needs to be done to improve our understanding of these mechanisms and to answer the key questions. With the progress of this knowledge and a complete understanding of the complex relationships between fungi and plants, it is possible to develop plant product strategies by increasing the efficiency of this symbiosis, especially in areas facing biotic and abiotic stresses.

Cite this article: Nadian Ghomsheh, H., 2024. Phosphorus uptake and transport mechanism in symbiotic plants with arbuscular mycorrhizal fungi (Knowns and unknowns). Soil *Biology Journal*, 12 (2), 155-190.

CC BY NC

DOI: 10.22092/SBJ.2024.366288.267
Publisher: Soil Science Society of Iran

دوفصلنامه

نشریه زیست شناسی خاک

https://sbj.areeo.ac.ir/

مقاله مروری

سازوکار جذب و انتقال فسفر در گیاهان همزیست با قارچ‌های میکوریز آربسکولار (شناخته‌ها و ناشناخته‌ها)

حبیب‌اله نادیان قمشه[1*]

[1*] استاد دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان; nadian_habib@yahoo.com

دریافت: ۱۴۰۳/۴/۱۶ پذیرش: ۱۴۰۳/۸/۲۸

چکیده

مزیت‌های فراوان برقراری همزیستی بین قارچ‌های میکوریز آربسکولار و بسیاری از گیاهان به ویژه از نظر مولفه‌های رشدی و تغذیه‌ای گیاه میزبان، این همزیستی را در جایگاه ویژه‌ای قرار داده است. هر چند نقش مفید این قارچ‌ها به خوبی شناخته شده است، ولی به دلیل پیچیدگی‌های روابط این همزیستی هنوز شناخت کاملی از سازوکارهای آن وجود ندارد. اساس این همزیستی، تبادل دو طرفه مواد غذایی است که در واحدی متشکل از آربسکول و سلول گیاه میزبان به عنوان "واحد مرکزی همزیستی یا قلب همزیستی" صورت می‌گیرد. بر حسب میزان فسفر گیاه میکوریزی، یک واحد متشکل از دو جزء پروتئین‌های DELLA و جیبرلیک اسید قادر است طی فرایندهای پیچیده سطح تشکیل آربسکول را درون سلول‌های پوست ریشه گیاه تنظیم کند. در میان خانواده‌های مختلف ناقل‌های فسفر می‌توان به خانواده PHT اشاره نمود که دارای ۵ زیر خانواده می‌باشد و نقش مهمی در هموستاز فسفر بازی می‌کند. ناقل‌های گیاهی و قارچی در یک فرایند بهم پیوسته، دقیق، پیچیده و بعضا ناشناخته وظیفه جذب، انتقال، توزیع، تجمع و بازتوزیع فسفر در گیاه میکوریزی را بعهده دارند. با وجود این، سازوکار این انتقال، چگونگی تعامل ناقل‌های گیاه و قارچ در جذب و انتقال فسفر و واگذاری آن به گیاه میزبان به درستی شناخته نشده است. پژوهش‌های زیادی با رویکردهای زیست‌مولکولی و فیزیولوژیک جهت شناخت بیشتر این سازوکارها انجام شده است. همچنانکه خواهیم دید، سعی شده است تا بازیگران اصلی مسئول جذب و انتقال فسفر به خصوص با تکیه بر مطالعات ملکولی شناخته شوند. با پیشرفت این دانش و درک کامل از روابط پیچیده قارچ و گیاه، می‌توان با افزایش بهره‌وری این همزیستی، استراتژی‌های فراورده‌های گیاهی را، به خصوص در مناطق مواجه با تنش‌های زنده و غیرزنده، توسعه داد.

واژه های کلیدی: آکواپورین، پلی‌فسفات، ناقل‌های فسفر، هموستاز فسفر، هیف‌های داخلی و خارجی

استناد: نادیان قمشه، ح. ۱۴۰۳. سازوکار جذب و انتقال فسفر در گیاهان همزیست با قارچ‌های میکوریز آربسکولار (شناخته‌ها و ناشناخته‌ها). مقاله مروری تحلیلی، نشریه زیست شناسی خاک ، (۲)۱۲، ۱۹۰-۱۵۵.

مقدمه

فسفر عنصر غذایی بسیار مهمی است که در بسیاری از فرایندهای حیاتی موجودات زنده نقش اساسی دارد. فسفر انرژی لازم برای بسیاری از فرایندها نظیر جذب فعال عناصر غذایی، فتوسنتز و تنفس را فراهم می‌نماید و در مولفه رشدی گیاه به ویژه رشد ریشه‌های گیاه و نیز مولفه‌های تولید مثلی گیاه شرکت فعال دارد (Marschner, 2012). اگرچه فسفر در خاک‌ها معمولا فراوان است، ولی به سبب سرعت تثبیت شیمیایی بالا و انتشار آهسته آن، فسفر را به یکی از عناصر با کمترین قابلیت فراهمی تبدیل کرده است. لذا بکارگیری جامعه میکروبی خاک که نقش مهمی در افزایش قابلیت جذب فسفر دارد مورد توجه خاص قرار گرفته است. در میان جامعه میکروبی خاک قارچ‌های میکوریز آربسکولار[1] شاید بیشترین تاثیر را در بهبود تغذیه فسفری گیاه دارد. در واقع، گسترده‌ترین همزیستی "گیاهی-قارچی" همزیستی قارچ‌های میکوریز آربسکولار می‌باشند که در شاخه گلومرومایکوتا[2] قرار داشته و با بیش از۹۰ درصد گونه‌های گیاهی ارتباط همزیستی برقرار میکنند (Smith and Read, 2008). این قارچ‌ها در محدوده وسیعی از شرایط اکولوژیک از زیست‌بومهای زراعی و مرتعی (Siami et al., 1402) گرفته تا زیست‌بومهای پر باران و مناطق خشک و شوره زار (Salehi Jozani et al., 1390) یافت می‌شوند. متعاقب برقراری ارتباط همزیستی بین گیاه و قارچ، اثرات سودآور گوناگونی به خصوص برای گیاه میزبان به وجود می‌آید. اثراتی نظیر بهبود تغذیه گیاه، کاهش اثرات نا مطلوب تنش‌های محیطی مانند شوری، خشکی و فشردگی خاک بر گیاه (Nadian, 1390; Nadian et al., 1996; Ghasem Jokar et al., 1392 & 1394; Salimi et al., 1399, Gharineh et al., 2009; Ghasemi et al., 2022; Chandrasekaran, 2022; Navarro-Torre, 2023)، کاهش اثرات زیان آور عناصر سنگین (Ghanavati et al., 2012; Nourali et al., 1397; Chen et al., 2022) و سموم بر گیاه میزبان (Asadzadeh et al., 1400) ، افزایش اثرات مفید سایر جوامع میکروبی خاک نظیر افزایش جمعیت و فعالیت ریز جاندران تثبیت کننده نیتروژن (Hestrin et al., 2019) در بر همکنش با قارچ‌های میکوریز آربسکولار و نیز خنثی نمودن رادیکال‌های آزاد و کاهش اثرات بعضی از عوامل بیماری‌زا بر گیاه (Weng et al., 2022; Wahab et al., 2023, Filho, 2023) را می‌توان نام برد. بیشترین اثرات مفید این همزیستی را می‌توان بهبود تغذیه گیاه به خصوص تغذیه فسفری گیاه میزبان دانست. این تعامل در همزیستی مستلزم درجه بالایی از همگام سازی بین دو شریک است و بر اساس یک بیان مولکولی دقیق تنظیم می‌شود. در واقع، گیاهان در همزیستی با قارچ میکوریز آربسکولار تخصیص کربن به شریک همزیست اجباری خود را بر اساس دریافت میزان فسفر از آن در سلول‌ها تنظیم می‌کنند (Helber, 2011). اگرچه روابط بین گیاه و قارچ میکوریز بر اساس تبادل دوطرفه مواد مغذی بین این دو همزیست است ولی لزوماً به این معنا نیست که انتقال فسفر از قارچ به گیاه به طور مستقیم با انتقال کربن به قارچ مرتبط باشد. به عبارتی، گونه‌های مختلف از قارچ‌های میکوریز آربسکولار در همزیستی با گیاه میزبان، می‌توانند به طور قابل توجهی در نسبت تبادل C/P و در نتیجه در میزان سازگاری عملکردی آنها با گیاه متفاوت باشند (Pearson and Jakobsen, 1993; Ferrol et al., 2018; Padje et al., 2020). مطالعات انجام شده نیز نشان داده‌است که تحت شرایط خاص، مثلا زیاد بودن فسفر قابل جذب، میزان انتقال کربن به قارچ می‌تواند همسو با انتقال فسفر به گیاه میزبان نباشد (Graham et al., 1977). وضعیت فسفر گیاه میکوریزی یک عامل مهم در برقراری و ادامه همزیستی است، بنحوی که فسفر به عنوان یک سیگنال موضعی و سلولی عمل می‌کند. در صورتی که انتقال فسفر در سطح مشترک همزیستی[3] متوقف شود گیاه قارچ را به عنوان انگل شناخته

[1] Arbuscular mycorrhizal fungi

[2] Glomeromycota

[3] Mycorrhizal interface

و انتقال کربن به قارچ را قطع می‌کند (Ferrol et al., 2018). علاوه بر این، انتقال فسفر برای پویایی آربوسکول و پیشرفت کلونیزاسیون بسیار ضروری است. در بین اثرات مفید این همزیستی، نقش قارچ‌ها در بهبود تغذیه فسفری گیاه به خوبی نشان داده شده است. با وجود این، سهم هریک از این دو همزیست، همچنانکه خواهیم دید، در جذب فسفر و بهبود تغذیه گیاه به علت پیچیدگی این همزیستی و دخالت عوامل متعدد به خوبی شناخته نشده است. عموماً برای ارزیابی تاثیر قارچ میکوریز بر جذب فسفر از مقایسه (تفاضل) میزان فسفر جذب شده توسط گیاه میکوریزی و گیاه غیرمیکوریزی (شاهد) استفاده می‌شود. این نوع ارزیابی خالی از اشکال نیست. زیرا کلونیزاسیون قارچی ساختار و معماری ریشه را تغییر می‌دهد (Hettrick et al., 1991; Chen et al., 2021) و این تغییر به نوبه خود می‌تواند بر روی میزان جذب فسفر تاثیر بگذارد. به همین دلیل است که جهت ارزیابی تاثیر قارچ میکوریز بر میزان جذب فسفر از شاخص‌های دیگری استفاده می‌شود، نظیر سرعت جاری شدن فسفر در واحد طول ریشه کلنی شده و در واحد زمان که بیان دقیق‌تری در ارزیابی فسفر جذب شده دارد (Jakobsen et al., 1992; Nadian et al., 2013). در جدول ۱ سرعت جاری شدن فسفر بدرون چندین ریشه گیاه میکوریزی نشان داده است.

جدول ۱ - سرعت جریان فسفر به درون ریشه گیاه میکوریزی (با فرض اینکه تنها آربسکول وظیفه انتقال فسفر را به عهده دارد)

گیاه-قارچ	سرعت جریان فسفر (پیکومول بر متر ریشه بر ثانیه)	منبع
شبدر برسیم- *رایزوفاگوس اینترارادیسز*[۴]	۶/۱	Nadian et al., 2013
شبدر زیرزمینی[۵]- *رایزوفاگوس اینترارادیسز*	۱۰/۵	Nadian et al., 1997
شبدر برسیم- فانلیفورمیس موسه[۶]	۵/۰	Nadian et al., 2013
شبدر قرمز[۷]- *رایزوفاگوس اینترارادیسز*	۴/۸	Nadian et al., 2013
شبدر قرمز- فانلیفورمیس موسه	۲/۳	Nadian et al., 2013
پیاز- *گلوموس اس پی* (WUM 16)[۸]	۴-۲۹	Sukarno et al., 1996
تره- *گلوموس اس پی* (WUM 16)[۹]	۰/۰۵-۰/۱۲	Smith et al., 199
تره-فانلیفورمیس موسه	۰/۲-۰/۳	Smith et al., 1994
پیاز- فانلیفورمیس موسه	۰/۱۳	Cox and Tinker, 1976

[۴] *Rhizophagus intraradices - Trifolium alexandrinum* L.

[۵] *Trifolium subterraneum*

[۶] *Funneliformis mosseae*

[۷] *Trifolium pratense*

[۸] *Glomus sp.- Allium cepa* L.

[۹] *Glomus sp.- Allium Porrum* L.

سرعت جاری شدن فسفر به داخل ریشه گیاه (*P inflow*) بر طبق رابطه Brewster and Tinker (1972) محاسبه شده است:

$$P\ inflow = (P_2 - P_1) \times \ln (L_2 L_1^{-1}) [(T_2 - T_1) (L_2 - L_1)]^{-1}$$

P inflow سرعت جریان فسفر به داخل ریشه گیاه (پیکومول بر متر ریشه بر ثانیه)

P_1 و P_2 به ترتیب میزان محتوای فسفر گیاه در زمان T_1 و T_2

L_1 و L_2 به ترتیب مجموع طول ریشه گیاه در زمان T_1 و T_2

T_1 و T_2 فاصله زمانی است که طی آن میزان جاری شدن فسفر به داخل ریشه گیاه صورت می‌گیرد.

روش دیگر ارزیابی، بر اساس میزان فسفر جذب شده در واحد طول ریشه کلنی شده است (Nadian et al., 1998; Nadian et al., 2013). مجموع طول شبکه گسترده هیف‌های خارجی[۱۰] که عامل اصلی جذب فسفر هستند نیز می‌تواند به عنوان یک شاخص دیگر در ارزیابی جذب فسفر از خاک مورد استفاده قرار گیرد. اما از آنجایی که تشخیص هیف‌ها میکوریزی و غیرمیکوریزی هنگام استخراج و اندازه‌گیری آنها امکان پذیر نمی‌باشد، این روش ارزیابی چندان معتبر نمی‌باشد (Nadian et al., 1998). لذا برای رفع این اشکال، روش دیگری نیز پیشنهاد و بکار برده شده است که طی آن زیست توده هیف‌های خارجی قارچ از طریق بیوشمیایی و با اندازه‌گیری اسیدهای چرب خنثی و قطبی (16:1ω5 و 16:0) که اختصاصی این قارچ‌ها هستند کمیت سازی می‌شوند (Olsson et al, 1995; Nadian et al., 1998). این اسیدهای چرب به میزان فراوان در قارچ‌های میکوریز آربسکولار وجود دارند و لذا به عنوان شاخص زیست توده این قارچ‌ها شناخته شده و به روش گروماتوگراف گازی اندازه‌گیری می‌شوند. شناخت کامل فرایندهای جذب و انتقال فسفر توسط شبکه هیف‌های خارجی که یک ویژگی کلیدی در روابط بین قارچ و گیاه میزبان است، ضمن آنکه به درک و بهبود کارایی تغذیه فسفری گیاه کمک می‌کند، امکان کاهش قابل توجه مصرف کودهای شیمیایی را نیز در راستای تولید پایدار و توسعه کشاورزی سالم فراهم می‌نماید.

در پژوهش‌های میکوریزی، اگر چه نقش قارچ‌های میکوریز آربسکولار در بهبود مولفه‌های رشدی و تغذیه‌ای گیاه میزبان و نیز کاهش اثرات تنش‌های غیر زنده و زنده بر گیاه به عنوان بخشی از اثرات مفید این همزیستی به خوبی شناخته شده است ولی سازوکار جذب و انتقال فسفر و نیز سازوکارهایی که گیاه بوسیله آن همزیستی را در پاسخ به وضعیت مواد غذایی خود تنظیم می‌کند تا حد زیادی ناشناخته مانده است. لذا علاوه بر مطالعات مرفولوژیک، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی انجام شده، سعی شده است تا از طریق مطالعات زیست مولکولی زوایای پنهان این سازوکارها در همزیستی میکوریزی مشخص تا تصویر جامع‌تری از انتقال فسفر به روش همزیستی بدست آید. با وجود این، مطالعات ژنتیک مولکولی قارچ‌های میکوریز و تعامل آنها با گیاهان به دلیل ماهیت همزیستی اجباری قارچ‌های میکوریز و پیچیده‌گی‌های خاص و بعضا ناشناخته با محدودیت‌هایی نیز همراه است، بطوری که درک درست از سازوکارهای مولکولی جذب و انتقال فسفر در این همزیستی را با مشکل مواجه کرده است. در این مقاله سعی می‌شود تا تنظیم و سازوکارهای جذب و انتقال فسفر در روابط همزیستی قارچهای میکوریز آربسکولار با اشاره اجمالی به روش‌های زیست مولکولی بکار رفته شده مورد بررسی و بحث قرار گیرد. همچنین به نقش بازیگران و تنظیم کننده‌های اصلی مسئول جذب و انتقال فسفر پرداخته می‌شود. افزون بر این، ناقل‌های جذب فسفر، مسیرهای جذب آن و سازوکارهایی که توسط آن وضعیت فسفر درون سلولی درک و منتقل می‌شود مورد توجه و بحث قرار می‌گیرند. بدون شک یافته‌های این مطالعات نقشه راهی است جهت تلاش‌های تحقیقاتی آینده با هدف نهایی تولید سالم و پایدار محصولات کشاورزی.

[۱۰] Extraradical hyphae

افزایش جذب فسفر از طریق هم‌افزایی قارچ‌های میکوریز آربسکولار و باکتریهای حل کننده فسفات

شبکه گسترده هیف‌های خارجی قارچ‌های میکوریز آربسکولار به‌طور پیوسته با طیف وسیعی از ریزجاندران خاک در تعامل به سر می‌برند. در میان روابط سودمند این قارچ‌ها با گروه‌های میکروبی خاک می‌توان به روابط متقابل قارچ‌های میکوریز و باکتری‌های افزایش دهنده رشد گیاه، باکتری‌های تثبیت کننده نیتروژن و نیز باکتریهای حل کننده ترکیبات فسفاتی خاک اشاره نمود. در اینجا با توجه به عنوان و اهداف این مقاله تنها اشاره‌ای مختصر به هم‌افزایی قارچ‌های میکوریز آربسکولار و باکتری‌های حل کننده فسفات در افزایش جذب فسفر خواهیم داشت. ریزوباکتری‌های افزایش دهنده رشدگیاه[۱۱] به ویژه باکتری‌های حل کننده فسفات[۱۲] که در مایکوریزوسفر ساکن هستند قادرند از طریق هم‌افزایی با قارچ‌های میکوریز تغذیه فسفری گیاه را افزایش قابل توجهی دهند. Zhang et al., (2018) نشان دادند که معدنی شدن فسفر آلی غیر قابل جذب و تبدیل شدن آن به فرم قابل جذب با اثرات متقابل قارچ میکوریز و باکتری‌های ریزوسفری افزایش معنی داری پیدا نمود. نتایج یک مطالعه دیگر نشان داد که جذب فسفر و رشد رویشی نوعی کنگر فرنگی (*Helianthus tuberosus* L.) با تلقیح همزمان قارچ میکوریز آربسکولار گونه *Rhizophagus intraradices* و باکتری حل کننده فسفات (*Klebsiella variicola*) به میزان قابل توجهی افزایش پیدا نمود (Nacoon et al., 2020). در این مطالعه، باکتری *Klebsiella variicola* توانست با افزایش هورمون ایندول استیک اسید و نیز تولید و ترشح اسیدهای آلی مانند سیتریک اسید، اگزالیک اسید، لاکتیک اسید و گلوکونیک اسید ترکیبات تری‌کلسیم فسفات نا محلول را به مونوکلسیم فسفات محلول تبدیل و آنرا برای جذب بیشتر در احتیار قارچ میکوریز قرار دهد. بنابراین، تلقیح دوگانه می‌تواند یک رویکرد امیدوار کننده در بهره‌وری هر چه بیشتر از همزیستی میکوریزی باشد. نتایج مشابه دیگر نشان می‌دهد که زمانی گندم توسط قارچ میکوریز گونه *Claroideoglomus etunicatum* و دو گونه باکتری حل کننده فسفات، *Pseudomonas fluorescens* و *Burkholderia cepacian* تلقیح گردیدند مولفه‌های رشدی و جذب فسفر به مقدار قابل توجهی افزایش یافت (Minaxi et al., 2013). در این مطالعه مشاهده گردید که حضور باکتری‌های حل کننده فسفات سبب افزایش درصد کلونیزاسیون ریشه گندم گردید و این به نوبه خود، عملکرد گندم و جذب عناصر غذایی به خصوص فسفر را افزایش داد. متقابلا، جمعیت هر دو گونه باکتری اشاره شده در بالا با حضور قارچ میکوریز نیز افزایش معنی داری پیدا کرد. نتایج این مطالعه نیز نشان داد که این دو گونه باکتری قادر به ترشح آنزیم کیتیناز و سیدروفور هستند (Minaxi et al., 2013). در یک مطالعه دیگر، نتایج نشان داد که همزیستی قارچ میکوریز آربسکولار با گیاه آهو ماش ژاپنی (*Lotus japonicus*) به میزان قابل‌توجهی تنوع باکتری‌ها را در ریزوسفر ماش میکوریزی شده افزایش داد به نحوی که با استفاده از توالی‌یابی متاژنومیک باکتری‌های شناسایی شده شامل *Othaekwangia*، *Niastella*، *Gemmatimonas*، *Devosia*، *Sphingomonas*، *Opitutus*، *Lysobacter*، *Brevundimonas* ، *Novosphingobium* ، در مایکوریزوسفر گزارش گردید. این افزایش در تنوع باکتری‌ها در برهمکنش با قارچ میکوریز سبب گردید تا میزان رشد ماش و جذب فسفر افزایش قابل توجهی پیدا کند (Xu et al., 2023).

برقراری ارتباط همزیستی

برقراری و توسعه همزیستی میکوریزی با تبادل مولکول‌های سیگنال‌دهنده بین هر دو همزیست آغاز می

[۱۱] Plant growth promoting rhizobacter

[۱۲] Phosphate solubilizing bacteria

شود. اولین قدم در شناسایی دو همزیست، به ویژه تحت شرایط کمبود فسفر ترشح گروهی از فیتوهورمون‌های کاروتنوئیدی به نام استریگولاکتون‌ها[۱۳] به بیرون از ریشه گیاه می‌باشد (Akiyama et al., 2005; Lopez-Obando et al., 2015). این ترکیبات توسط قارچ‌های میکوریز به عنوان پیام شیمیایی دریافت می‌شوند. استریگولاکتون‌ها قادرند مولفه‌های میکوریزی شامل جوانه زنی اسپور، ایجاد و رشد جرم تیوب[۱۴] (اولین رشته منشعب از جوانه زدن اسپور) و هیف‌ها، انجام فرایندهای متابولیک در میتوکندری و تولید الیگوساکاریدهای کیتین را ایجاد نمایند (Lanfranco et al.,2018). استریگولاکتون‌ها وظایف مختلف دیگری مانند رشد و شکل دهی اندام هوایی گیاه و نیز کاهش تنش‌های غیر زنده نظیر شوری و خشکی به ویژه در بر همکنش با اسید ابسسیک را بعهده دارند. فرمول ملکولی آنها به صورت $C_{14}H_{18}O_3$ می‌باشد. از زمان کشف عملکرد هورمونی استریگولاکتون‌ها در سال ۲۰۰۸ تا کنون پیشرفت‌های زیادی در زمینه چگونگی بیوسنتز آنها و ژن‌های دخیل در انتقال استریگولاکتون‌ها از طریق مطالعات ملکولی صورت گرفته شده است (Mashiguchi et al., 2021). در برقراری همزیستی، این ترکیبات در بر همکنش با هورمون‌هایی نظیر جیبرلین‌ها و اکسین‌ها نقش موثرتری دارند (لانفرانکو و همکاران، ۲۰۱۸). در مقابل، قارچ میکوریز مخلوطی از کیتو و لیپوالیگوساکاریدهای سولفاته و غیرسولفاته با زنجیره کوتاه را تولید می‌کند (Maillet et al., 2011; Genre et al., 2013). لیپوالیگوساکاریدها معمولاً از یک دامنه لیپیدی (آب گریز) متصل به یک الیگوساکارید هسته و یک پلی ساکارید دیستال تشکیل شده‌اند. این مولکول‌ها به دلیل وجود مولکول‌های لیپید و قند به لیپوگیلکان نیز معروف هستند.

این ترکیبات که به عنوان پیام‌ها یا فاکتورهای قارچی[۱۵] شناخته شده‌اند قادرند مسیر پیامدهی[۱۶] را برای برقراری رابطه همزیستی با ریشه گیاه میزبان فعال نمایند (Genre et al., 2013). انجام این فرایند همچنانکه خواهیم دید منجر به بیان ژن‌های ناقل فسفر می‌شود. علاوه بر این، قارچ‌های میکوریز با شناسایی استریگولاکتون‌ها و فعال نمودن فرایندهای متابولیک لازم قادرند رشد هیف و انشعاب بندی آنرا تسریع نموده و به این ترتیب شانس تماس فیزیکی آنها را با ریشه گیاه میزبان افزایش دهند (Akiyama and Hayashi, 2006; Akiyama, K. and Hayashi et a & 2008). به غیر از استریگولاکتون‌ها، اسیدهای چرب ۲-هیدروکسی[۱۷] و برخی فلاونوئیدهای موجود در ترشحات ریشه گیاه، قادرند طول و انشعاب‌بندی هیف‌های قارچ را افزایش دهند (Nagahashi and Douds, 2001; Tian et al., 2019). در همزیستی لگومها با قارچ‌های میکوریز، Chabaud et al. (2011) مشاهده نمودند زمانی که یونجه سربریده (*M. truncatula*) مورد تلقیح هم زمان هر دو باکتری *ریزوبیوم رایزوژنز*[۱۸] و قارچ جیگسپور *مارگاریتا*[۱۹] قرار می‌گیرد، پیام‌دهی قارچ مبتنی بر کیتین در طی جوانه‌زنی اسپور با حضور کلسیم فراوان برای شروع همزیستی لازم است. به طور کلی، از زمان شناخت عملکرد هورمونی استریگولاکتون‌ها در سال ۲۰۰۸ تا کنون پیشرفت‌های زیادی در زمینه چگونگی بیوسنتز آنها و ژن های دخیل در انتقال استریگولاکتون‌ها از طریق شناسایی آنالیزهای ژنتیکی صورت گرفته شده است (Mashiguchi et al., 2021).

ناقل‌های فسفر و جذب آن

ناقل‌های فسفر شامل خانواده‌های مختلفی هستند. در میان این خانواده‌ها می‌توان به خانواده PHT[۲۰] اشاره

[۱۳] Strigolactones
[۱۴] Germ tube
[۱۵] Myco factor
[۱۶] Signaling

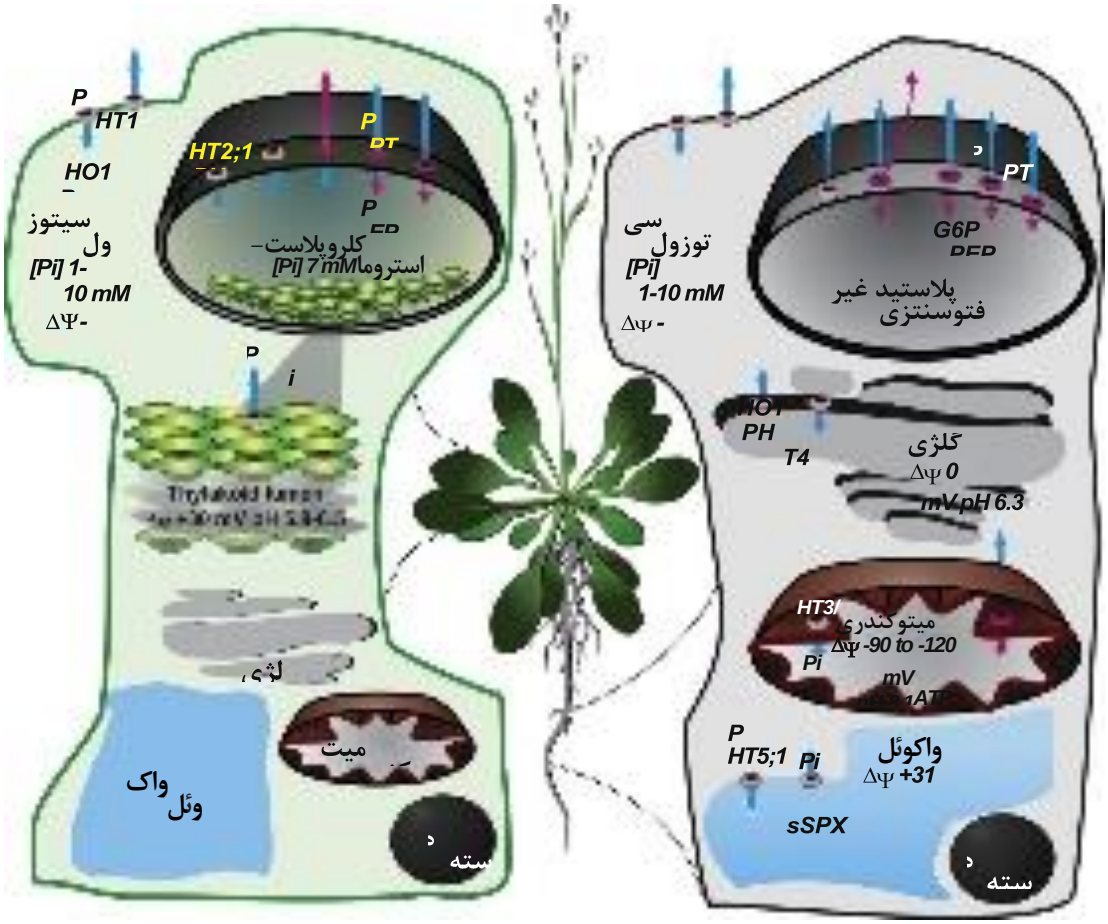
[۱] این مواد از اجزا اصلی تری‌گلیسیرید میباشند و در دانه‌های روغنی فراوان یافت می‌شوند (2OH-Fas)
[۱۸] *Rhizobium rhizogenes*
[۱۹] *Gigaspora margarita*
[۲۰] Phosphorus transporter

نمود که اعضای آن بر اساس چگونگی توالی آنها و نیز بر مبنای مکان قرارگیری (درون سلولی و یا در غشاء پلاسمایی سلول) به ۵ نوع طبقه‌بندی می‌شوند و شامل PHT1، PHT2، PHT3، PHT4 و PHT5 می‌باشند (Versaw and Garcia, 2017). در میان این ناقل‌ها، ناقل‌های خانواده PHT1 در غشاء پلاسمایی سلول‌های اپیدرمی ریشه قرار دارند و همچنانکه خواهیم دید نقش مهمی در جذب فسفر از ریزوسفر، توزیع و هموستاز[۲۱] (توازن و پایداری) آن بازی می‌کنند. هموستاز فسفر در اینجا به مجموعه فرایندهای خود تنظیمی مشتمل بر جذب، انتقال، توزیع، تجمع و باز توزیع فسفر در گیاه گفته می‌شود که طی آن وضعیت بهینه فسفر در اجزاء مختلف گیاه مدیریت، متوازن و پایدار می‌گردد. این ناقل‌ها جاذبه و پیوند بسیار بالایی[۲۲] با فسفر در مقایسه با دیگر ناقل‌های خانواده PHT دارا می‌باشند. سایر ناقل‌های PHT2، PHT3، PHT4 و PHT5 بیشتر در اجزاء درون سلولی نظیر غشاء واکوئلی (Liu et al., 2016)، میتوکندری (Rausch et al., 2001) و ذرات گلژی و یا پلاستیدها (Gu et al., 2008) قرار دارند و جاذبه و پیوند آنها با فسفر در مقایسه با ناقل‌های PHT1 کمتر است. در شکل ۱ مکان‌های قرارگیری ناقل‌های خانواده PHT (PHT, 1-5) در سلول نشان داده شده است. PHT1 بر روی غشاء پلاسمایی، PHT2 در کلروپلاست، PHT3 در میتوکندری، PHT4 در ذرات گلژی و لامل‌های تیلاکوئید و PHT5 (VPT1) در غشاء واکوئلی (تونوپلاست) قرار دارند. اولین بار در سال ۱۹۹۶ اعضای خانواده ناقل فسفرAtPHT1 در غشای پلاسمایی گیاه *آرابیدوپسیس تالیانا*[۲۳] مواجه با کمبود فسفر شناسایی شدند (Muchhal et al., 1996). توضیح اینکه گیاه *آرابیدوپسیس تالیانا* به سبب آنکه دارای ژنوم کاملاً توالی‌یابی شده، چرخه حیات کوتاه، سهولت جوانه‌زنی و کشت می‌باشد به عنوان یک گیاه شاخص مطلوب در زیست شناسی مولکولی و نیز در مطالعه سازوارهای مولکولی فرایندها بسیار مورد استفاده قرار گرفته است.

[۲۱] Homeostasis

[۲۲] Affinity

[۲۳] *Arabidopsis thaliana*



شکل ۱– مکان‌های قرارگیری ناقل‌های فسفر خانواده PHT (PHT1, PHT2, PHT3, PHT4, PHT5) در سلول‌های فتوسنتز کننده (سمت چپ) و غیر فتوسنتز کننده (سمت راست). PHT1 بر روی غشاء پلاسمایی، PHT2 در کلروپلاست، PHT3 در میتوکندری، PHT4 در ذرات گلژی و لامل‌های تیلاکوئید و PHT5 (VPT1) در غشاء واکوئلی یا تونوپلاست قرار دارند (با تغییراتی از Versaw and Garcia, 2017).

همانطور که گفته شد، ناقل‌های خانواده PHT1 نقش اساسی در جذب فسفر و انتقال آن به گیاه دارند. لذا، مطالب بیشتری در خصوص این ناقل‌ها در اینجا ارائه می‌شود. در جدول ۲ تعداد ژن ناقل‌ها در خانواده TPH1 در بعضی از گیاهان نشان داده شده است. در گیاه *آرابیدوپسیس تالیانا*، تعداد ۹ ناقل درخانواده PHT1 (PHT1, 1-9) وجود دارد (et al., 2014 Lapis-Gaza). نتایج مطالعات مولکولی نشان می‌دهد زمانی که گیاه *آرابیدوپسیس تالیانا* فسفر کافی دریافت کند حداقل تعداد ۴ ناقل (PHT1, 1-4) در جذب فسفر نقش دارند. در بین این چهار ناقل، PHT1, 1 ناقلی است که بیشترین سهم را در جذب و انتقال فسفر از ریشه به برگ‌های گیاه *آرابیدوپسیس تالیانا* تحت شرایط فسفر کافی بعهده دارد. (Ayadi et al., 2015). ناقل‌های خانواده PHT1 در قسمت‌های مختلف ریشه، عمدتا در اپیدرم و پس از آن در سلول‌های پوست و نیز در بخش‌های مریستم انتهایی (اپیکال) ریشه حضور دارند. هر چند وظایف ناقل‌های خانواده PHT1 می‌تواند متفاوت باشد اما در بعضی از موارد و در مکان‌های مختلف سلولی و نیز بخش‌های مختلف ریشه مانند ریشه‌های مویی، ریشه اصلی و نیز انشعابات ریشه این ناقل‌ها ممکن است وظایف مشابه و منطبق بر هم داشته باشند.

جدول ۲- تعداد ژن‌های ناقل خانواده PHT1 در بعضی از گیاهان (Victor Roch et al., 2019)

نام گیاه	نام علمی	تعداد ژن های ناقل خانواده TPH1	منبع
برنج	*Oryza sativa*	13 (*OsPHT1*;1-13)	جیا و همکاران، ۲۰۱۱ -ونگو همکاران، ۲۰۱۴
گندم	*Triticum aestivum*	14 (*TaPHT1*;1-14)	لیو و همکاران، ۲۰۱۳- گو و همکاران، ۲۰۱۴
ذرت	*Zea mays*	14 (*TaPHT1*;1-14)	لیو و همکاران، ۲۰۱۶
جو	*Hordeum vulgare*	11 (*HvPHT1*;1-11)	را و همکاران، ۲۰۰۳
سویا	*Glycine max*	15 (*GmPHT1*;1-15)	فن و همکاران، ۲۰۱۳- کوین و همکاران، ۲۰۱۲
گوجه فرنگی	*Lycopersicon esculentum*	8 (*LePHT*1;1-8)	چن و همکاران، ۲۰۱۴
سورگوم	*Sorghum bicolor*	11 (*SbPHT1*;1-11)	والدرو همکاران، ۲۰۱۵
ارزن دم روباهی	*Setaria italica*	12 (*SiPHT1*;1-12)	سزار و همکاران، ۲۰۱۴- سزار و همکاران، ۲۰۱۷
کتان	*Linum usitatissimum*	9 (*LuPHT1*;1-9)	والدر و همکاران، ۲۰۱۵
سیب زمینی	*Solanum tuberosum*	8 (*StPHT1*;1-8)	راش و همکاران، ۲۰۰۱
آهو ماش ژاپنی	*Lotus japonicus*	4 (*LjPHT1*;1-4)	میدا و همکاران، ۲۰۰۶- ولپ و همکاران، ۲۰۱۶
بادمجان	*Solanum melongena*	5 (*SmPHT1*;1-5)	چن و همکاران، ۲۰۰۷
سیب	*Malus domestica*	14 (*MdPHT1*;1-14)	سان و همکاران، ۲۰۱۷
نارنج ۳ برگ	*Poncirus trifoliata*	7 (*PtPHT1*;1-7)	شو و همکاران، ۲۰۱۲
فلفل کاین	*frutescens Capsicum*	5 (*CfPHT1*;1-5)	چن و همکاران، ۲۰۰۷
آرابیدوپسیس	*Arabidopsis thaliana*	9 (*AtPHT1*;1-9)	میتسوکوا و همکاران، ۱۹۹۷- آیدی و همکاران، ۲۰۱۵

غلظت فسفر در گیاه یک عامل اصلی در کنترل بیان ژن ناقل *PHT1* است (Nussaume et al., 2011). بیان ژن ناقل فسفر عموماً در غلظت پایین گیاه بیشتر است و با تنظیم افزایشی[۲۴] بیان ژن*PHT1* همراه است (Bulgarelli et al., 2020) که به عنوان پاسخ به گرسنگی (فقر) فسفر گیاه[۲۵] (PSR) تلقی می‌شود (Lambers, 2022). بر عکس، زمانی که فسفر در گیاه زیاد باشد تنظیم کاهشی[۲۶] بیان این ژن رخ خواهد داد. این تنظیمات کاهشی و افزایشی بیان ژن ناقل *PHT1* (به ترتیب در میزان فسفر زیاد و کم گیاه) بنا بر پیشنهاد Lambers (2022) نیاز به تائید فرایندهای فیزیولوژیک دارد. علاوه بر میزان فسفر، وجود نوع ناقل در گیاه که تحت شرایط کمبود فسفر وظیفه تنظیم بیان ژن را بعهده دارد نیز مهم است. به عنوان مثال، در گیاه پنبه (*Gossypium herbaceum*) زمانی که با کمبود فسفر مواجه است دو ناقل GhPHT1;4 وGhPHT1;5 از طریق تنظیم افزایشی بیان ژن، جذب بیشتر فسفر را سبب می‌شوند (Liu et al., 2023).

علاوه بر ناقل‌های PHT اشاره شده در بالا، ناقل‌های خانواده پروتئین حاوی دامنه SPX ، SYG1 و SPDT نیز در جذب، انتقال و هموستاز فسفر شرکت دارند. SPDT[۲۷]ناقلی است که اولین بار در برنج مشاهده شد (Yamaji et al., 2017). اختلال در وظایف این ناقل سبب کمبود فسفر در دانه برنج ولی افزایش آن در برگ می‌شود (Yang et al., 2024). ناقل‌های خانواده SPX دارای چندین زیر خانواده می‌باشند و وظایف متعددی نظیر جذب، انتقال، ذخیره فسفر را بعهده دارد. علاوه بر این، پیام‌دهی وضعیت فسفر گیاه را نیز بعهده دارد. توضیحات بیشتری در خصوص وظایف این ناقل‌ها و نیز SYG1 در قسمت های بعدی ارائه می‌شود.

ناقل‌های فسفر بر حسب نوعشان می‌توانند فسفر را بدرون اجزاء سلولی[۲۸] و یا به خارج از آن[۲۹] انتقال دهند. فسفات۱ (PHO1) به عنوان یک ناقل بیرون دهنده فسفر[۳۰] که واسطه جابجایی فسفر ریشه به ساقه است، شناخته شده است (Hamburger et al., 2002). در سال ۲۰۱۷، گروه

[۲۴] Up-regulation
[۲۵] Phosphorus starvation response
[۲۶] Down-regulation
[۲۷] SULTR-like phosphorus distribution transporter
[۲۸] Influx
[۲۹] Efflux
[۳۰] Phosphorus efflux

دیگری از ناقلین فسفر متعلق به خانواده ناقل‌های سولفات[۳۱] (SULTRs) کشف شد که توزیع فسفر در اندام‌های گیاهی و اختصاص فسفر در دانه (برنج) را کنترل می‌کند (Yamaji et al., 2017). آنها گزارش نمودند که حذف ژن این ناقل سبب تغییر در توزیع فسفر گردید بنحوی غلظت فسفر در دانه کاهش و در برگ‌ها افزایش یافت.

اولین ناقل قارچی فسفر در همزیستی میکوریز آربسکولار، GvPT، در *Glomus versiforme* (نام جدید: *Diversispora versiforme*) توسط Harrison and van Buuren, (1995) گزارش گردید. در این مطالعه، مشخص گردید که این ژن قادر است با کد کردن این ناقل، فسفر را از طریق سیمپورت جفت شده با پروتون (H^+/Pi) منتقل کند. انتقال همزمان H^+/Pi توسط یک ناقل با شدت جذب بالا به فعالیت مناسب آنزیم غشاء پلاسمایی-H^+ ATPase نیاز دارد. پس از آن، ارتولوگ[۳۲] ژن ناقل فسفر *GvPT* نیز در *Rhizophagus irregularis* (GintPT)، *Glomus mosseae* (GmPT) (نام جدید *Funneliformis mosseae*) و *Gigaspora margarita* (GigmPT) شناسایی شد. در این مطالعه، مشخص شد که ژن این ناقل‌ها نه تنها در هیف‌های خارجی قارچ، بلکه در آربسکول‌هایی که جریان فسفر را به سمت سلول گیاهی هدایت می‌کنند نیز بیان می‌شوند (Maldonado-Mendoza et al., 2001; Benedetto et al., 2005). این نشان می‌دهد سازوکار این انتقال نه تنها به غلظت فسفر خاک بلکه به غلظت فسفر گیاه نیز بستگی دارد. Giovannini et al., (2020) در مطالعه با گونه‌های مختلف قارچ‌های میکوریز آربسکولار (*Funneliformis mosseae* و *Funneliformis coronatus*) مشاهده نمودند که تنوع ژنتیکی توالی‌های ژن ناقل فسفر PHT1 نه تنها در بین گونه‌ها بلکه در یک گونه متفاوت است و تحت شرایط فقر فسفر تنظیم افزایشی بیان ژن متفاوت می‌باشد. عموم مطالعات انجام شده در این خصوص تنها توسط یک گیاه کلنی شده با یک گونه قارچ میکوریز صورت گرفته شده است. اما چنانچه یک گونه قارچ میکوریز با دو گونه متفاوت گیاه بطور مشترک و همزمان همزیست شود در این صورت ژن(های) دخیل در بیان ژن ناقل *PHT1* چه تفاوتی با حالتی که فقط با یکی از این دو گیاه همزیست شود، خواهد داشت؟ نتایج نشان داد که همزیستی سورگوم (*Sorghum bicolor*) با قارچ *R. irregularis* تحت شرایط فقر فسفر منجر به افزایش بیان ژن ناقل *SbPHT1;5* و نتیجتا جذب بیشتر فسفر می‌شود (Walder et al., 2015). ولی زمانی که این قارچ بطور مشترک با هر دو گیاه سورگوم و کتان (*Linum usitatissimum*) (کشت مخلوط) همزیست شود، این بار به طور متفاوت، ژن ناقل *Lu PHT1;7* القاء و با بیان افزایشی خود جذب فسفر را بیشتر می‌کند (Walder et al., 2015). از این مشاهدات می‌توان چنین نتیجه گرفت که کتان و سورگوم که از طریق هیف‌های خارجی مشترک قارچ *R. irregularis* بهم پیوسته‌اند یک "فنوتیپ منحصر به فرد" را تشکیل می‌دهند که در آن بیان ژن‌های *PHT1* القایی می‌تواند توسط فعل و انفعالات پیچیده بین سه شریک سورگوم، کتان و گونه قارچ میکوریز صورت گیرد.

گیاهان در پاسخ به کمبود فسفر سازوکارهای پیچیده‌ای را برای افزایش جذب فسفر بکار می‌برند که به عنوان پاسخ‌های گرسنگی (فقر) فسفر (PSRs) شناخته شده‌اند. ریشه‌های گیاه می‌توانند در دسترس بودن مواد غذایی خاک را درک و سنجش کنند. از یک دیدگاه، گیاهان در مواجه با کمبود فسفر دو رفتار متفاوت در فنوتیپ و ژنوتیپ از خود نشان می‌دهند. تغییر در فنوتیپ شامل بهینه نمودن ریخت‌شناسی و معماری ریشه (افزایش انشعاب‌بندی و انبوهی ریشه و نیز افزایش فراوانی ریشه‌های مویی) به منظور حداکثر استفاده از فسفر خاک است (Janes et al., 2018). راهکار دیگر ملکولی است و گیاه برای هماهنگ کردن جذب فسفر توسط ریشه و

[۳۱] ناقل‌های خانواده سولفات که در انتقال سولفات از ریشه به برگ‌های گیاه نقش دارند. در این خانواده ۵ زیر خانواده سولفات وجود دارد.

[۳۲] ژن‌هایی که از طریق گونه‌زایی از هم جدا می‌شوند ارتولوگ نامیده می‌شوند.

استفاده بهینه از آن، سنجش و سیگنال‌دهی در دسترس بودن فسفر را بکار می‌برد. سنجش و سیگنال‌دهی فسفر را می‌توان به موضعی و سیستمیک طبقه بندی کرد (Thibaud et al., 2010). زمانی که غلظت فسفر گیاه کم است سیگنال دهی موضعی برای دریافت فسفر خاک توسط بافت مریستمی انتهایی ریشه از طریق اکسیدازهای چند مسی LPR1 و LPR2[۳۳] صورت می‌گیرد (Svistoonoff et al., 2007). در واقع، در غلظت کم فسفر، بیان ژن‌های *LPR1* و پارالوگ[۳۴] آن *LPR2* موجود در انتهای ریشه گیاه سبب افزایش جذب فسفر می‌شود. رمزگذاری این آنزیم‌ها در انتهای ریشه گیاه منجر به رشد بیشتر ریشه‌های جانبی و در پی آن جذب بیشتر فسفر خواهد شد (Sánchez-Calderón et al., 2005; Janes et al., 2018). سیگنال دهی سیستمیک نقش اساسی در بهبود استفاده از فسفر و هموستازی آن در گیاه ایفا می‌کند. همچنانکه خواهیم دید، تعامل بین ریز RNA399 و PHO2نقش اساسی در تنظیم فسفر گیاه دارد. این ریز RNA399 (microRNA399) وابسته به غلظت فسفر به عنوان یک سیگنال دهنده سیستمیک قادر است با مهارکردن بیان ژن *pho2* جذب فسفر و انتقال آن در گیاه را افزایش دهد (Bari et al., 2006; Aung et al., 2006; Chiu et al., 2011). در تائید این نتایج، مطالعات بر روی برنج، گندم و سویا نشان می‌دهد که تحت شرایط کمبود فسفر microRNA399 القا می‌شود و با مهار و غیر فعال نمودن ناقل PHO2 قادر است اثرات تخریبی آنرا بر روی ناقل‌های فسفر از بین برده و به این ترتیب جذب فسفر را افزایش دهد (Wang et al., 2012, Xu et al., 2013; de Souza Campos et al., 2019). نقش تقابلی بین miR399 و PHO2 درحفظ هموستاز فسفر اولین بار در گیاه *آرابیدوپسیس تالیانا* مواجه با کمبود فسفر توصیف گردید. غلظت فسفر در گیاه یک عامل اصلی در کنترل بیان ژن ناقل فسفر است (Nussaume et al., 2011). همانطور که گفته شد زمانی که غلظت فسفر در گیاه کم است، به منظور مقابله با این کمبود، گیاه با تنظیم افزایشی بیان ژن ناقل‌های فسفر مبادرت به جذب بیشر فسفر از خاک می‌نماید که به عنوان پاسخ به فقر فسفر گیاه تلقی می‌شود (Thibaud et al., 2010; Lopez-Obando et al., 20152015; Bulgarelli et al., 2020; Lambers, 2022). معهذا، چگونگی جذب و تنظیم فسفر تحت شرایط فقر فسفر گیاه، زمانی که با قارچ‌های میکوریز همزیست می‌شود، سازوکارهای دیگری را نشان می‌دهد. در این رابطه، نتایج Shi et al., (20121) نشان می‌دهد که وقتی گیاه برنج (*Oryza sativa*) همزیست با *R. irregularis* تحت شرایط کمبود فسفر قرار می‌گیرد، فاکتورهای رونویسی در سیگنال‌دهی فقر فسفر مستقیما سبب افزایش و تنظیم بیان ژن‌های میکوریزی دخیل (*OsRAM1*, *OsPT11*, *OsWRI5A*, *OsAMT3*) می‌شوند و به این ترتیب جذب فسفر افزایش می‌یابد. آنها نتیجه‌گیری نمودند که هردو مسیر جذب مستقیم و غیر مستقیم (جذب میکوریزی) فسفر به گونه‌ای ناشناخته بهم درآمیخته می‌شوند. بر عکس، تحت شرایط زیادی فسفر، پروتئین‌های SPX (حسگر فسفر) با اتصال به پروتئین‌های OsPSR2 (اتصال پروتئین به پروتئین) سبب کاهش بیان ژن‌های اشاره شده در بالا شده و نتیجتا میزان همزیستی میکوریزایی و جذب فسفر کاهش می‌یابد. لذا ملاحظه می‌شود در سیگنال‌دهی سیستمیک در گیاهان میکوریزی، پروتئین‌های PSRs نقش بسیار مهمی در تنظیم و هموستاز فسفر در گیاه دارد. نتایج مشابهی توسط Das et al., (2022) زمانی که برنج (*Oryza sativa* L.) همزیست با قارچ گونه *Rhizophagus irregularis* تحت شرایط کمبود فسفر قرار گرفت نیز گزارش شده است. افزون بر گونه‌های *آرابیدوپسیس* و برنج ، مطالعات مولکولی و

[۳۳] Low Phosphate Root

[۳۴] نسخه یا رونوشت از ژن که عموما دارای وظایف یکسانی هستند و در دو مکان مختلف ژنوم قرار می‌گیرند.

ژنومی وجود تعداد زیادی از اعضای خانواده ژن *SPX* را در گیاهان گندم (*Triticum aestivum*)، سویا (*Glycine max*) و کلزا (*Brassica napus*) نشان داده است که برخی از آنها در سیگنال‌دهی فسفر و هموستاز آن عمل می‌کنند (Liu et al., 2018).

جذب و انتقال فسفر توسط هیف‌های میکوریزی

شبکه گسترده هیف‌های خارجی قارچ‌های میکوریز آربسکولار فسفر معدنی (Pi) محلول خاک را توسط سمپورت‌های H^+/Pi و Na^+/Pi و به ترتیب از طریق آنزیم‌های H^+-ATPases و Na^+-ATPases به طور فعال جذب می‌کنند (Ezawa, Saito, 2018). بخشی از فسفر جذب شده در میتوکندری سلول قارچی در سنتز ATPشرکت می‌کند و بقیه در غشاء واکوئلی (تونوپلاست) توسط کمپلکس‌های پروتئینی به نام شپرون ناقل واکوئولی[۳۵] پلیمرایز و یک زنجیره خطی از پلی‌فسفات با پیوندهای پرانرژی که می‌تواند به تعداد ۳ الی هزاران واحد برسد درون واکوئل تشکیل می‌شود (Ezawa et al., 2002; Kikuchi et al., 2014). در واقع، این کمپلکس به عنوان یک پلیمراز پلی‌فسفات واکوئلی عمل می‌کند که سنتز پلی‌فسفات معدنی را از طریق انتقال فسفات از ATP به زنجیره پلی‌فسفات در حال رشد، کاتالیز می‌کند و ADP را آزاد می‌کند (سنتز زنجیره‌ای از پلی‌فسفات). ذخیره فسفر در واکوئل‌ها بخوبی توسط تشدید مغناطیسی هسته‌ای[۳۶] نشان داده شده است (Rasmussen et al., 2000). میزان پلی‌فسفات در هیف‌های خارجی و داخلی قارچ میکوریز بسیار متغیر و از مقادیر بسیار ناچیز و غیر قابل اندازه‌گیری تا مقادیر زیاد یافت می‌شود. پلی‌فسفات می‌تواند به سرعت سنتز شود، به خصوص وقتی که گیاه با کمبود فسفر مواجه است و فسفر کافی دریافت می‌کند. (Ezawa et al., 2004) با افزایش فسفر به گیاه میکوریزی یک افزایش ۱۹ درصدی را در مدت یک ساعت و افزایش ۵۰ درصدی را در مدت سه ساعت در پلی‌فسفات گیاه میکوریزی گزارش نمودند. شمار متغیری از واحدهای ارتوفسفات که توسط باندهای پر انرژی فسفوانهیدرید بهم متصل شده‌اند پلیمر خطی پلی‌فسفات را بوجود می‌آورند. پلی‌فسفات‌ها توسط گروه‌های مختلف میکروبی از جمله قارچ‌ها ساخته می‌شوند و در اعمالی نظیر ترکیبات ذخیره‌ای، کاهش تنش اسمزی، بافر نمودن غلظت ارتوفسفات سیتوپلاسمی و نیز انتقال فسفر به فضای مشترک همزیستی شرکت دارند (Beever and Burns, 1980; Nguyen, and Saito, 2021). اگر چه تجمع پلی‌فسفات به عنوان یک فرایند ذخیره انرژی است ولی این در قارچ‌های میکوریز آربسکولار با تفاوت‌هایی ممکن است همراه باشد. در این مورد، نتایج Ezawa et al., (2001) نشان داد که در اسپور و هیف‌های داخلی قارچ میکوریز گونه *Claroideoglomus etunicatum* میزان و فعالیت آنزیم هگزوکیناز که ATP را مصرف می‌کند بسیار بیشتر است در مقایسه با آنزیم پلی‌فسفات‌گلوکیناز که در فرایند فسفوریلاسیون با استفاده از پلی‌فسفات ATP را می‌سازد. پلی‌فسفات از هیف‌های خارجی به هیف‌های داخلی منتقل می‌شود و قبل از اینکه در اختیار گیاه میزبان قرار گیرد زنجیره پلی‌فسفات‌ها شکسته و به واحدهای اولیه خود تبدیل می‌شوند. در قارچ‌های میکوریز آربسکولار، آنزیم فسفاتاز قلیایی یک آنزیم کلیدی در تامین اورتوفسفات جهت گیاه میزبان است (Nguyen, and Saito, 2021). نتایج نشان می‌دهد که تحت شرایط فسفر زیاد محلول خاک، ژن آنزیم فسفاتاز قلیایی بیان می‌شود (Olsson et al., 2002; Nguyen, and Saito, 2021) ، این در حالی است که Aono et al., (2004) بر عکس مشاهده نمودند که بیان ژن این آنزیم (به خصوص در هیف‌های داخلی) متاثر از غلظت فسفر خاک و درصد کلونیزاسیون ریشه توسط قارچ میکوریز گونه *Claroideoglomus etunicatum* نمی‌باشد. این مشاهده ممکن است دلالت

[۳۵] Vacuolar transporter Chaperone

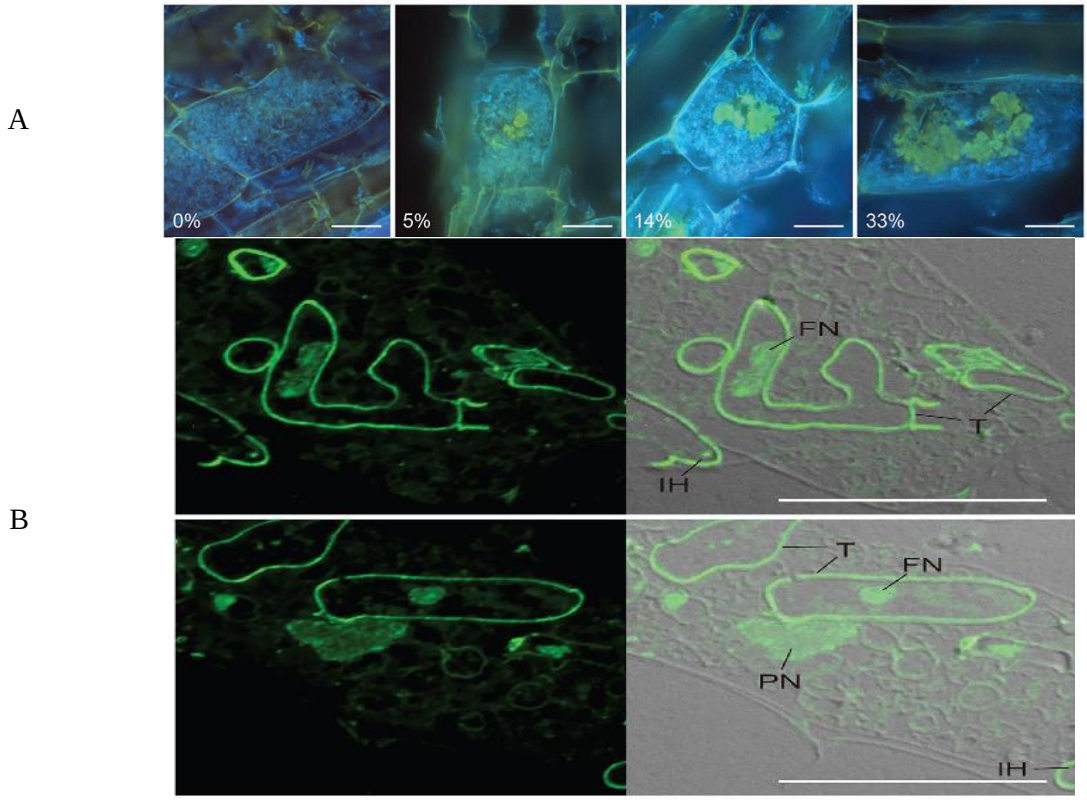
[۳۶] Nuclear magnetic resonance

بر نقش مهم آنزیم فسفاتاز قلیایی در هیف‌داخلی قارچ میکوریز داشته باشد.

متابولیسم پلی‌فسفات‌ها در قارچ‌های میکوریز آربسکولار در پی مشاهدات انجام شده مبنی بر تجمع و شناسایی آنها از طریق رنگ‌آمیزی و یا میکروسکوپ الکترونی و این نظر که پلی‌فسفات نامحلول به صورت گرانول ممکن است به صورت یک جریان سیتولاسمی در مسافت طولانی در هیف‌های قارچ انتقال یابند مورد توجه قرار گرفته‌است (شکل ۲). هر دو روش عصاره‌گیری شیمیایی و تشدید مغناطیسی هسته‌ای نشان می‌دهد که بیشتر پلی‌فسفات‌ها در قارچ‌های میکوریز آربسکولار دارای طول زنجیره نسبتاً کوتاه (تا حدود ۱۷ واحد[۳۷]) می‌باشند و بنابراین به شکل گرانول نمی‌باشند. در تائید این مطلب Takanishi et al., (2009) در مطالعه رابطه بین رشد گیاه و میزان پلی‌فسفات گزارش نمودند که بین میزان پلی‌فسفات با زنجیره کوتاه و رشد گیاه پیاز کلنی شده با قارچ گونه *گلوموس ایچونیکاتوم*[۳۸] (نام جدید ***Claroideoglomus etunicatum***) همبستگی قوی وجود دارد، حال آنکه چنین همبستگی بین پلی‌فسفات با زنجیره بلند و رشد گیاه ملاحظه نگردید. نتایج این مطالعه نقش پلی‌فسفات با زنجیره کوتاه در تغذیه فسفری گیاهان میکوریزی را نشان می‌دهد. با وجود این، تحقیقات بیشتر در خصوص تشکیل، ماهیت و چگونگی انتقال و متابولیسم پلی‌فسفات ضروری است.

[۳۷] Mer

[۳۸] *Glomus etunicatum*

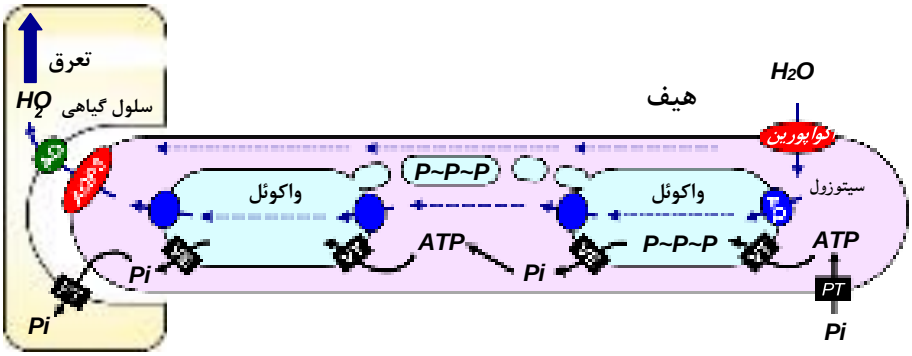


شکل۲ - در تصویر (A) آربسکول‌های بالغ و در حال از بین رفتن در سلول پوست ریشه گیاه ماش ژاپنی (*Lotus japanicus*) همزیست با قارچ *Rhizophagus irregularis* رنگ آمیزی شده با (DPI) 4′,6′-diamidino-2-phenylindole و مشاهده توسط میکروسکوپ اپیفلورسانس. در تصویر (B) زنجیره پلی فسفات به رنگ سبز در اجزاء قارچی: هیف‌های داخلی (IH)، بدنه هیف (T) هسته قارچی (FN) و انشعابات هیفی (FB) دیده می‌شود. میله مقیاس برابر با ۲۰ میکرومتر است (Nguyen and Saito, 2021).

پلی‌فسفات‌ها در طول مسافت طولانی به سمت میزبان جاری می‌شوند. پلی فسفات‌ها از طریق یک جریان سیتوپلاسمی (Kikuchi et al., 2016) و/یا بیشتر در امتداد یک سیستم واکوئلی لوله‌ای متحرک (عمدتا) به طرف شبکه هیف‌های داخلی[۳۹] حرکت می‌کنند (Uetake et al., 2002; Ezewa and Saito, 2018). بارهای منفی پلی فسفات توسط کاتیون‌هایی نظیر Na^+، K^+، Ca^{2+} و Mg^{2+}خنثی می‌شوند (Kikuchi et al. 2014). در طی انتقال طولانی مسافت، پلی‌فسفات به صورت پویا توسط پلی فسفاتازها تجزیه شده و توسط ناقل فسفر واکوئلی (PHO91) وارد سیتوزول می‌شوند (Kikuchi et al., 2014 & 2016). جریان سیتوپلاسمی احتمالاً توسط جریان آب با واسطه منافذ آبی (آکواپورین)[۴۰] موجود در غشاء پلاسمایی وارد واکوئول و سیتوزول می‌شود (شکل۳). آکواپورین‌ها دسته‌ای خاص از پروتئین‌های غشایی هستند که قادرند مولکول‌های آب را از ساختار خود در غشاء عبور دهند. به‌همین دلیل به آنها منافذ آبی نیز گفته می‌شوند (شکل ۴). بعضی از این منافذ علاوه بر آب قادرند مولکول‌های آلی کوچک را نیز از خود عبور دهند. آکواپورین‌ها دارای انواع گوناگونی می‌باشند و لذا تاثیر آنها در میزان انتقال آب و تنظیم فشار تورگور (اسموتیک) سلول همچنان که خواهیم دید متفاوت است. آکواپورین‌ها توسط ژن‌های مختلفی کد می‌شوند.

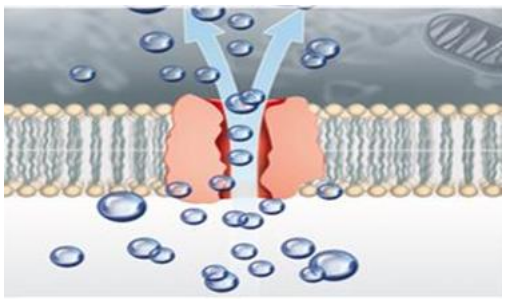
[۳۹] Intraradical hyphae

[۴۰] Aquaporine



شکل۳- مدل شماتیک انتقال پلی‌فسفات از طریق شبکه هیف‌های قارچ میکوریزا آربوسکولار به سمت ریشه گیاه میزبان (با تغییراتی از Kikuchi et al., 2016). در این شکل، منافذ آبی (آکواپورین‌ها، AQ) به شکل‌های دایره قرمز (روی غشاء پلاسمایی قارچ)، دایره آبی (روی غشاء واکوئلی قارچ) و دایر سبز (روی غشاء پری‌آربسکولار) نشان داده شده است. تعرق سلول‌های گیاه اختلاف پتانسیل آبی برای حرکت پلی‌فسفات را به طرف ریشه گیاه میزبان با وساطت آکواپورین‌ها فراهم می‌نماید.

به‌عنوان مثال در گیاه *آرابیدوپسیس تالیانا* حدود ۳۸ ژن کد کننده انواع آکواپورین‌ها وجود دارد. آکواپورین‌های قارچی به سه گروه تقسیم می‌شوند (نهلز و دایتز، ۲۰۱۴): آکواپورین‌های اورتودکس[41]، آکواگلیسروپورین‌ها[42] و پروتئینهای اینترینسیک[43]. به عنوان مثال در قارچ میکوریز گونه *Rhizophagus irregularis* آکواگلیسیروپورین نقش فعال‌تری را نسبت به دو نوع دیگر آکواپورین در انتقال آب ایفا می‌کند (Aroca et al., 2009; Li et al., 2013). تعرق گیاه میزبان در انتقال و جابجایی پلی‌فسفات نقش بسیار مهمی را بازی می‌کند.

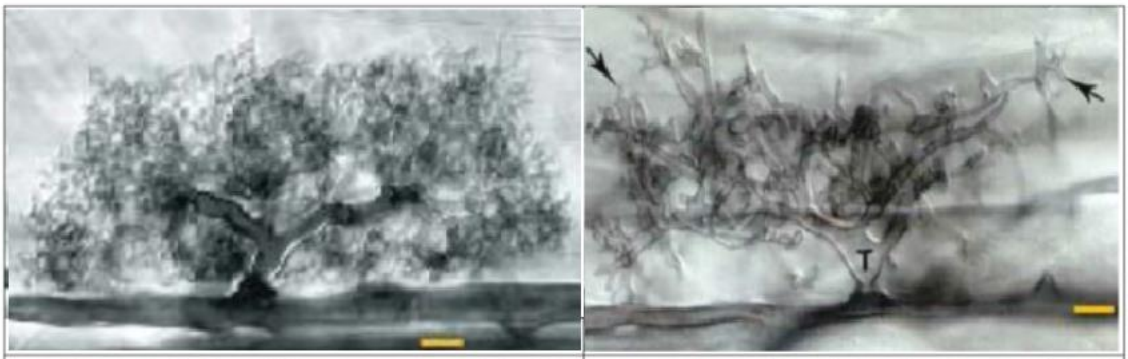


شکل۴ - عبور ملکول‌های آب از یک آکواپورین موجود در غشاء پلاسمایی هیف

از چهار دهه پیش، اولین بار کوپر و تینکر (۱۹۸۱) نشان دادند که اختلال در تعرق گیاه شبدر سفید توسط قارچ میکوریز گونه *F. mosseae* باعث کاهش انتقال پلی‌فسفات به ریشه گیاه می‌شود. اخیرا Kikuchi et al.(2016) با استفاده از یک سیستم گلدانی دو قسمتی و بکار بردن مش ۳۷ میکرونی قسمت هیف‌های قارچی را از قسمت ریشه-هیف جدا نمودند. نتایج این مطالعه نشان داد زمانی که دو گیاه *Lotus japonicus* L. (آهو ماش ژاپنی) و *Nicotiana benthamiana* (گیاهی از تیره بادنجانیان) توسط قارچ میکوریز گونه *Rhizophagus clarus* تلقیح

[41] Orthodox
[42] Aquaglyceroporins
[43] intrinsic proteins

گردیدند و میزان تعرق این گیاهان توسط اسید آبسسیک کاهش یا متوقف گردید، میزان انتقال پلی‌فسفات به شدت کاهش یافت (Kikuchi et al, 2016). این کاهش در میزان تعرق مترادف با کاهش بیان ژنهای آکواپورین‌های قارچی ۱ تا ۳ (*RcAQP1–3*) بود. ضمنا این کاهش در بیان ژن، با کاهش سطح ATP همراه نبود که تلویحا نشانگر آنست که این انتقال وابسته به انرژی نیست و احتمالا بر اساس جریان توده‌ای صورت می‌گیرد. این یافته‌ها که تعرق میزبان در جابجایی پلی‌فسفات در قارچ‌ها دخیل است، پیامدهای مهمی برای درک سازوکارهای تنظیمی تبادل مواد غذایی بین میزبان و قارچ دارد. هر چند با توجه به نتایج ارائه شده در بالا، این فرضیه بیشتر تقویت می‌شود که تعرق نیروی محرکه اصلی برای انتقال طولانی مسافت پلی‌فسفات در هیف‌های میکوریزی می‌باشد، با وجود این، بعضی از پژوهشگران پیشنهاد نموده‌اند که توان منبع کربن گیاهی تا حد زیادی انتقال قارچی فسفات را تنظیم می‌کند (Kiers et al., 2011; Fellbaum et al., 2014). این در حالی است که Walder et al., (2015) پیشنهاد می‌کنند که نه تنها توان منبع کربن بلکه سایر عوامل ناشناخته نیز در انتقال قارچی فسفر دخیل هستند. لذا به منظور درک درست از سازوکار و انتقال قارچی فسفر و شناخت کلیه عوامل دخیل در این انتقال لازم است تا مطالعات بیشتری صورت گیرد. پلی‌فسفات‌ها پس از طی مسافت و رسیدن به هیف‌های داخلی وارد آربسکول‌ها میشوند. به مجموع سلول ریشه گیاه میزبان و آربسکول رشد کرده در آن اصطلاحا " قلب همزیستی" گویند، جایی که تبادل مواد غذایی بین دو همزیست در آن صورت می‌گیرد (شکل ۵).



شکل۵ - آربسکول در حال رشد (سمت راست) و کاملا رشد کرده (سمت چپ) قارچ میکوریزا آربسکولار *Funneliformis mosseae* در سلول پوست ریشه تره فرنگی (*Allium porrum* L.). میله‌ی مقیاس، با رنگ زرد در تصویر فوق برابر با ۱۰ میکرومتر است (Brundrett et al. 1984).

اینکه فسفر چگونه و با چه سازوکار مولکولی به گیاه میزبان تحویل داده می‌شود به درستی شناخته نشده است. با وجود این، سه مسیر فرضی برای تحویل فسفر به گیاه پیشنهاد شده است (Ezawa et al., 2002; Kikuchi et al., 2014; Nguyen et al., 2022) ۱- فسفر حاصل از هیدرولیز پلی‌فسفات در واکوئل توسط ناقل PHO91 موجود در تونوپلاست (غشاء واکوئلی) به بیرون از واکوئل و به سیتوزول آربسکول وارد می‌شود. سپس فسفر با وساطت ذرات گلژی آربسکول به آپوپلاست میانی موجود بین غشاء پری‌آربسکول و غشاء پلاسمایی سلول (فضای مشترک همزیستی[۴۴]) گیاه رها می‌شود و به این ترتیب فسفر در اختیار گیاه میزبان قرار می‌گیرد. ۲- فسفر آزاد (خارج)

[۴۴] Symbiosis interface

شده از واکوئل آربسکول توسط پروتئن‌ها SYG1[۴۵] روی غشای پلاسمایی قارچ بدون دخالت اندامک‌های گلژی به آپوپلاست میانی انتقال می‌یابد. ۳- پلی‌فسفات موجود در واکوئل آربسکول مستقیما و از طریق کمپلکس ناقل‌های واکوئلی به آپوپلاست میانی تحویل داده می‌شود. در این حالت گیاه پلی‌فسفات را هیدرولیز و فسفر حاصل را جذب می‌نماید. در شکل ۴ انتقال پلی‌فسفات از طریق هیف‌های قارچی و تحویل آن به سلول گیاه با برجسته شدن منافذ آکواپرین در غشاء واکوئلی و سلولی هیف نشان داده شده است.

مسیر جذب و انتقال فسفر در گیاهان میکوریزی

جذب و انتقال فسفر در گیاهان همزیست با قارچ‌های میکوریز آربسکولار از دو مسیر متفاوت، یکی به صورت مستقیم و از طریق ریشه گیاه و دیگری به صورت غیر مستقیم و از طریق هیف‌های خارجی قارچ صورت می‌گیرد (Chiu and Paszkowski, 2019). این دو مسیر به شیوه‌ای پیچیده و بعضا ناشناخته در برهمکنش با یکدیگر می‌باشند (Shi et al., 2021). سهم این دو مسیر در تامین فسفر بسته به نوع گیاه، قارچ و نیز شرایط خاک بسیار متفاوت است. رویکردهای فیزیولوژیک با استفاده از فسفر نشاندار برای ردیابی سهم نسبی مسیرهای مستقیم و قارچی در تغذیه فسفری گیاه نشان می‌دهد که سهم مسیر قارچی از میزان نا چیز تا تقریباً تمام فسفر گیاهی متفاوت است و جذب فسفر از طریق مسیر قارچی سهم مسیر مستقیم ریشه را کاهش می‌دهد (Smith et al., 2003; Smith and Smith, 2011). در یک مطالعه دیگر (Jakobsen et al., 1992) با استفاده از فسفر نشاندار (^{32}P و ^{33}P) و سیستم گلدانی چند قسمتی و تور نایلونی ۲۵ میکرونی بخش رشد هیف‌ها را از قسمت رشد ریشه گیاه شبدر جدا نمودند. آنها مشاهده نمودند که در یک دروه رشد ۲۸ روزه، هیف‌های هر سه گونه قارچ میکوریز آربسکولار شامل *Acaulospora laevis*، *Glomus sp* و *Scutellospora calospor*a میزان جذب فسفر خیلی بیشتری نسبت به ریشه‌های شبدر داشتند. در این مطالعه همچنین مشخص گردید که در بین این سه گونه قارچ میکوریز، گونه *Acaulospora laevis* به دلیل توانایی بیشتر انتشار هیف‌های آن در خاک، میزان جذب فسفر بیشتری نسبت به دو گونه دیگر داشت. نتایج این مطالعه نیز نشان داد که میزان جذب فسفر توسط قارچ گونه *Acaulospora laevis* نزدیک به ۸ برابر بیشتر از جذب فسفر توسط ریشه گیاه شبدر بود. در یک مطالعه دیگر (Gronlud et al., 2013)، با استفاده از رادیو ایزوتوپ‌های فسفر (^{32}P و ^{33}P) مشاهده نمودند زمانی که بیان ژن ناقل فسفر *PsPT4* در نخود فرنگی (*Pisum sativum*) کلنی شده با قارچ گونه *رایزوفیگوس اینترارادیسس* خاموش گردید، انتقال فسفر از مسیر قارچی بشدت کاهش یافت و در عوض انتقال فسفر از طریق مستقیم (گیاه) شدت گرفت که نشان دهنده نقش انتقال فسفر از مسیر قارچی است و تائیدی است بر نتایج قبلی (Smith et al., 2003). در تائید این نتایج، همچنین گزارش شده است که جذب فسفر در یونجه میکوریزی تنها از طریق غیر مستقیم (جذب قارچی) صورت می‌گیرد (Chiu et al., 2011). آنها عدم جذب فسفر از طریق مستقیم (جذب توسط گیاه) را خاموشی بیان ژن‌های ناقل فسفر در ریشه گیاه در پاسخ به کلونیزاسیون قارچی دانستند. با وجود این، در مواردی مشاهده می‌شود علی‌رغم فعال بودن مسیر جذب قارچی و کلونیزاسیون قارچی صورت گرفته، ولی گیاه هیچ پاسخی از نقطه نظر رشد و جذب فسفر از خود نشان نمی‌دهد (عدم اختلاف معنی دار بین میزان رشد و جذب فسفر گیاه میکوریزی و گیاه شاهد). بنابراین، جذب فسفر قارچی فقط یک افزودن

---

[۴۵] SYG-1 و SYG-2 زیرمجموعه‌ای از پروتئین‌های سطح سلولی هستند که در پیوند سلول به سلول یا با ماتریکس خارج سلولی (ECM) در فرآیندی به نام چسبندگی سلولی نقش دارند.

ساده به جذب مستقیم فسفر نیست و سهم مسیر قارچی را نمی توان با کم کردن فسفر کل در گیاهان غیر میکوریزی از کل فسفر در گیاهان میکوریزی که در شرایط مشابه رشد می‌کنند تعیین کرد. بعضی از محققین عنوان نموده‌اند که این دو مسیر دارای عملکردهای همپوشانی و مکمل مکانی-زمانی در جذب و انتقال فسفر می‌باشند (Nussaume et al., 2011; Gu et al., 2014). Shy et al. (2021) در همزیستی برنج (*Oryza sativa*) و قارچ میکوریز گونه *Rhizophgus irregularis* مشاهده نمودند که یک شبکه به هم پیوسته از ژن‌های دخیل در جذب فسفر، بیان ژن میکوریزایی PSR را به گونه‌ای تنظیم می‌کنند که طی آن مسیر غیرمستقیم جذب فسفر میکوریزی با مسیر جذب مستقیم فسفر بهم مرتبط می‌شوند. بر این اساس، شاید تفکیک این دو مسیر انتقال فسفر از یکدیگر در گیاهان میکوریزی به واسطه عوامل متفاوت دخیل و نیز برهم‌کنش‌های پیچیده آن‌ها کار ساده‌ای نباشد. نتایج مطالعات فیزیولوژیک انجام شده نیز نشان می‌دهد که فراوانی هیف‌های خارجی در مقایسه با درصد کلونیزاسیون همبستگی بیشتری را در انتقال فسفر از مسیر قارچی نشان می‌دهد (یااو و همکاران، ۲۰۰۱، مونکولد و همکاران، ۲۰۰۴). علاوه بر درصد کلونیزاسیون قارچی و مجموع طول هیف‌های خارجی قارچ میکوریز، غلظت فسفر نیز در تعیین سهم مسیر مستقیم و غیر مستقیم بسیار مهم است. در غلظت بالای فسفر، بیان ژن‌های ناقل فسفر در مسیر غیر مستقیم (جذب میکوریزی) به شدت مهار و سهم این مسیر به مقدار قابل توجهی کاهش می‌یابد. لذا این "پنهان" بودن مسیر انتقال قارچی سوال برانگیز و بسیار قابل تامل است. این مشاهدات به خوبی نشان می‌دهد که به تحقیقات بیشتری در این زمینه، به ویژه در مورد برهمکنش بین مسیر قارچی و مسیر مستقیم توسط گیاه در هر دو سطح مولکولی و فیزیولوژیک نیاز است.

جذب و انتقال فسفر تحت تاثیر سازوکار تشکیل و تنظیم آربسکول در برهمکنش با پروتئین‌های DELLA در همزیستی میکوریزی

بر حسب میزان فسفر گیاه میکوریزی، یک واحد متشکل از دو جزء پروتئین‌های DELLA[۴۶] و اسید جیبرلیک قادر است طی فرایندهای پیچیده سطح تشکیل آربسکول را درون سلول‌های پوست ریشه گیاه میزبان تنظیم کند (Floss et al., 2013). زمانی که غلظت فسفر در گیاه میکوریزی کم باشد ژن‌های پروتئین‌های DELLA بیان شده و سطوح رونوشت سازی آن افزایش می‌یابد و این منجر به افزایش تشکیل آربسکول و هیف‌های داخلی قارچ از طریق فعال کردن فاکتورهای رونویسی ناشناخته می‌شود. افزایش سطح آربسکول و انتقال همزیستی فسفر منجر به افزایش سطح فسفر در گیاه می‌شود. زمانی که فسفر گیاه بیش از نیاز افزایش یابد، ژن‌های دخیل در بیوسنتز اسید جیبرلیک القاء و فعال شده و به این ترتیب سطح اسید جیبرلیک افزایش می‌یابد و این منجر به تخریب پروتئین DELLA می‌شود (Gomez et al., 2009). کاهش در میزان پروتئین‌های DELLA تشکیل آربسکول را به حداقل می‌رساند (Floss et al., 2013). لذا ملاحظه می‌شود که سطح فسفر گیاه و توسعه آربسکول مستلزم یک تعامل پیچیده و سازماندهی شده بین دو همزیست است. هر چند در این سازوکار، چندین مؤلفه از مسیر شناسایی شده‌اند، اما بسیاری از تنظیم‌کننده‌های این فرایندها هنوز ناشناخته هستند.

[۴۶] پروتئین DELLA یک تنظیم کننده منفی سیگنال دهی اسید جیبرلیک و متشکل از اسید امینه‌های اسید آسپارتیک، اسید گلوتامیک، لوسین و آلانین می‌باشد.

تاثیر منفی افزایش فسفر بر مولفه‌های همزیستی قارچ‌های میکوریزا آربسکولار

مدت‌هاست که تاثیر منفی سطوح بالای فسفر بر توسعه کلونیزاسیون قارچ‌های میکوریز آربسکولار نشان داده شده است (Nadian et al., 1996; Breuillin et al., 2010; Balzergue et al., 2011; Todeschini et al., 2022)، هر چند ارائه نتایج مختلف نشان می‌دهد که سازوکار این تاثیر به درستی شناخته نشده است. بسته به وضعیت تغذیه‌ای فسفر گیاه (فقر و یا زیادی فسفر)، گیاهان همزیست با قارچ‌های میکوریز آربسکولار پاسخ‌های متفاوتی را نسبت به سطوح مختلف فسفر از خود نشان می‌دهند. افزودن فسفر به گیاه همزیست با قارچ‌های میکوریز آربسکولار چه به صورت محلول پاشی شاخ و برگی (Sanders et al., 1975) و چه به صورت تامین فسفر برای ریشه (Nadian et al., 1996) کاهش کلونیزاسیون در کل سیستم ریشه گیاه را بدنبال دارد. در شرایط مصرف فسفر زیاد، تغییرات بالقوه در فعالیت‌های متابولیکی و سیگنال‌دهی همزیستی با استفاده از رویکردهای مولکولی مورد مطالعه قرار گرفته است (Breuillin et al., 2010; Balzergue et al., 2011&2013). آنها نشان دادند که در شرایط وجود میزان فسفر زیاد، ریشه‌های گل اطلسی، کلنی شده با قارچ‌های میکوریز، مجموعه‌ای مشابه از ژن‌های مرتبط با همزیستی مانند آنچه در ریشه‌های برنج و یونجه میکوریزی دیده شد بیان می‌شوند. در واقع، فسفر به طور سیستماتیک برای سرکوب بیان ژن همزیستی و کلونیزاسیون میکوریزی در ریشه عمل می‌کند. در ریشه‌های کلنی شده، فسفر زیاد بیان ژن همزیست را به سرعت مهار می‌کند، در حالی که مهار کلونیزاسیون با تاخیر بیش از یک هفته دنبال شد. روی هم رفته، این نتایج نشان می‌دهد که سطح فسفر زیاد با مهار ژن‌های همزیستی ضروری، به‌ویژه ژن‌های کدکننده آنزیم‌های بیوسنتز کاروتنوئید و استریگولاکتون و ناقل‌های فسفر در گیاه میکوریزی، عمل می‌کنند. در اینجا نقش این اثرات در مهار همزیستی تحت شرایط فسفر بالا بیشتر مورد بحث قرار می‌گیرد. نتایج مطالعات انجام شده رویکردی را نشان می‌دهد که در آن سطح فسفر یک سیگنال متحرک تولید می‌کند که به سمت ریشه حرکت می‌کند تا فیزیولوژی ریشه را تغییر دهد و بنابراین، میزان کلونیزاسیون ریشه را تنظیم کند. در ساده ترین استدلال برای این مشاهدات می‌توان گفت مهار قارچ توسط سطوح بالای فسفر به عنوان یک سازوکار مبتنی بر صرفه جویی در انرژی گیاه برای محدود کردن انتقال کربن به قارچ می‌باشد. ولی باید این راه هم اشاره نمود که همیشه افزایش فسفر منجر به کاهش یا توقف کلونیزاسیون ریشه نمی‌شود (Souza Buzo et al., 2023). در این خصوص گزارش شده است که علیرغم بالا بودن فسفر، کلونیزاسیون کافی ریشه صورت گرفته شده است، با این حال، مهار مسیر جذب فسفر میکوریزی به دلیل کاهش بیان ژن‌های ناقل فسفر دخیل، به شدت کاهش یافته است (Drissner et al., 2007; Nagy et al., 2009). این نشان میدهد تنظیم انتقال همزیستی فسفر به مقدار قابل توجهی توسط گیاه میزبان کنترل می‌شود. گزارشات دیگری وجود دارد که نشان می‌دهد افزایش فسفر خاک تأثیر کمی بر جوانه زنی اسپور و رشد هیف‌های خارجی قارچ دارد ولی کلونیزاسیون ریشه گیاه را به شدت کاهش می‌دهد که نشان می‌دهد انتقال فسفر عمدتا توسط گیاه میزبان کنترل می‌شود (Tawaraya et al., 1996). از طرفی، نتایج اعلام شده (Balzergue et al., 2011)، نشان می‌دهد که افزایش فسفر سبب کاهش شدید یا توقف ترشح استریگولاکتون توسط گیاه می‌شود. با توجه به اینکه استریگولاکتون‌ها، فیتوهورمون‌هایی هستند که رشد قارچ و متابولیسم پیش‌همزیستی را تحریک و ایجاد می‌نمایند، لذا نقش کلیدی در تنظیم و توسعه میکوریز آربسکولار را بعهده دارند. در این مطالعه افزایش فسفر در بالاترین سطح

(۷۵۰ میکرومولار) از تشکیل هیفوپودیا[۴۷] جلوگیری نمود که منجر به عدم کلونیزاسیون ریشه گردید. با افزایش دستی استریگولاکتون در تیمار افزایش فسفر، رشد قارچی و کلنیزاسیون ریشه صورت نگرفت (Balzergue et al., 2011). این مشاهدات سهم استریگولاکتون‌ها را در تنظیم همزیستی قارچ‌های میکوریزا توسط فسفات رد نمی‌کند، اما نشان می دهد که آنها تنها عامل دخیل نیستند و عوامل دیگری که بعضا ناشناخته هستند در این رویداد شرکت دارند. ارائه نتایج دیگر نشان می‌دهد که تحت غلظت زیاد فسفر خاک بسیاری از ژن‌های همزیستی ضروری، به‌ویژه ژن‌های کدکننده استریگولاکتون و ناقل‌های فسفات دخیل در همزیستی مهار می‌شوند (Breuillin et al., 2010). به منظور درک بیشتر از چگونگی تاثیر منفی غلظت زیاد فسفر بر پاسخ‌های گیاه همزیست با قارچ‌های میکوریز آربسکولار مطالعات ملکولی زیادی صورت گرفته شده است. نتایج مطالعات ملکولی سازوکار مهار همزیستی میکوریز آربسکولار تحت شرایط فسفر زیاد در گیاهان را نشان می‌دهد که دو جزء سیگنال‌دهی فسفر، SPX و PSR، یک ماژول سنجش فسفر[۴۸] را برای هماهنگی همزیستی در شرایط مختلف فسفر تشکیل می‌دهند (Liao et al., 2022) چندین پروتئین PSR را می‌توان در سلول‌های حاوی آربسکول فعال کرد تا بیان ژن‌های ضروری برای همزیستی قارچ‌های میکوریز آربسکولار را تقویت کند. بیان ژن پروتئین‌های *SPX* به عنوان مهار کننده اصلی عمل می‌کند و PSR را از طریق اتصال فیزیکی به آن در پاسخ به سطوح بالای فسفر مهار می‌کند. بنابراین، دو جزء SPX-PSR نشان دهنده ادغام سیگنال دهی فسفر و همزیستی قارچ‌های میکوریز آربسکولار است. در مقابل، تحت شرایط کمبود فسفر در گیاه میزبان، رویکردهای متفاوتی جهت بهبود تغذیه فسفری گیاه صورت می‌گیرد. گیاهان جهت مقابله با کمبود فسفر، سازوکارهای متعددی نظیرافزایش نسبت ریشه به اندام هوایی، تغییر معماری و ساختار ریشه، افزایش انبوهی ریشه‌های مویی، افزایش شدت جذب فسفر، برقراری رابطه همزیستی با قارچ‌های میکوریز، افزایش حلالیت ترکیبات فسفری خاک از طریق ترشح بیشتر اسیدهای آلی و آنزیمی، را بکار می‌برند. گیاهان نیز از طریق تغییر فرایندهای متابولیکی نظیر باز محلول نمودن فسفر از ترکیباتی نظیر نکلئوتیدها و یا تعویض فسفولیپیدها توسط سولفو یا گالاکتولیپیدها به تنظیم سطح بهینه فسفر و هموستازی آن اقدام می‌کنند. رویکردهای تنظیم ملکولی که کمتر مورد مطالعه قرار گرفته است، نشان می‌دهد که وجود گونه‌های microRNA399 (miR399) در شیره آوندهای آبکش گیاه نقش سیگنال‌دهی بالقوه را با تنظیم بیان ژن از راه دور به عهده دارد. در واقع، اعضای خانواده miR399، بازیگران کلیدی در سیگنال‌دهی سیستمیک فقر فسفر (Pant et al., 2008) می‌باشند که به‌عنوان مولکول‌های سیگنال‌دهنده در تنظیم همزیستی توسط فسفر پیشنهاد شده‌اند. در تائید این مشاهدات، افزایش بیان برخی از اعضای خانواده miR399 در برگ‌های گیاهان میکوریزی مشاهده شده است (Branscheid et al., 2008; Gu et al., 2014). لذا چنین نتیجه گیری می‌شود که افزایش بیان ژن miR399 برای بالا نگه داشتن پاسخ‌های فقر فسفر لازم است تا امکان کلونیزاسیون پیوسته وجود داشته باشد.

[۴۷] هیف‌های خارجی قارچ میکوریز در نقطه ورود به داخل ریشه گیاه میزبان برآمدگی‌هایی ناشی از چسبیدن دیواره سلولی قارچ به دیواره سلول اپیدرمی ریشه گیاه میزبان ایجاد می‌کنند که به آن (Hyphopodium) گفته می‌شود و مشابه Appressorium می‌باشند.

[۴۸] Pi-sensing

نتیجه گیری

قارچ‌های میکوریز از اجزاء مهم و ضروری اکوسیستم‌ها هستند. این قارچ‌ها با برقراری روابط گوناگون با گیاهان و جامعه میکروبی به تنوع زیستی و بهره وری اکوسیستم‌ها کمک می‌کنند. آنها همچنین با تشدید تثبیت دی اکسید کربن اتمسفر توسط گیاه میزبان، ضمن افزایش کربن آلی خاک قادرند در چرخه جهانی کربن شرکت کنند و به نوعی در کنترل افزایش دمای جهانی کره زمین مشارکت کنند. در طول سال‌های گذشته، با بکارگیری زیست‌فن‌آوری‌های بهبود یافته و استفاده از تکنیک‌های آن در مطالعات میکوریزی نتایج و اطلاعات زیربنایی بسیار خوبی در خصوص جذب و انتقال فسفر توسط هیف‌های خارجی و داخلی قارچ‌های میکوریز بدست آمده است. طی این مطالعات تعدادی از ناقل‌های گیاهی و ناقل‌های خاص میکوریزی که در جذب و انتقال فسفر دخالت دارند شناسایی شده‌اند. این ناقل‌ها نه تنها برای انتقال همزیستی فسفر بلکه برای حفظ همزیستی نیز مورد نیاز می‌باشند. سازوکارجذب و انتقال فسفر و چگونگی تعامل این ناقل‌ها در قارچ میکوریز و گیاه میزبان بسیار پیچیده است. این پیچیدگی به خصوص زمانی بیشتر می‌شود که عوامل متعدد دیگری همزمان در این سازو کارها وارد می‌شوند. بهمین دلیل است که بعضی از نتایج گزارش شده در تضاد با یکدیگر هستند و یا گاها در بحث نتایج بدست آمده از گمانه‌زنی‌ها و مفروضات استفاده می‌شود. هرچند درک ما از چگونگی جذب فسفر و انتقال آن تا حدودی افزایش یافته است ولی کماکان بسیاری از ساز و کارهای جذب و انتقال فسفر، چگونگی تعامل بین مسیرهای مستقیم و میکوریزی جذب فسفر و همچنین ناقل‌های احتمالی دخیل دیگر در جذب و انتقال فسفر هنوز ناشناخته باقی مانده‌اند. اکنون ما به خوبی می‌دانیم که اساس همزیستی بین گیاه و قارچ میکوریزا تبادل مواد غذایی بین این دو همزیست است. اما نسبت C/P توسط کدام سیستم هوشمند گیاه، قارچ و یا مشترکا (با برتری کدامیک) کنترل می‌شود؟ آیا جذب فسفر توسط قارچ و انتقال آن به گیاه میتواند همراه با جذب لوکس باشد؟ در اینصورت هزینه تحمیلی به گیاه ناشی از انتقال کربن بیشتر به گیاه چگونه توجیه می‌شود؟ در واحد یا قلب همزیستی چگونه تبادل مواد غذایی دقیقا صورت می‌گیرد. به دلیل عدم درک کامل از چگونگی واگذاری فسفر به گیاه میزبان و آنزیم‌های دخیل، سه مسیر فرضی همراه با ناقل‌های احتمالی دخیل، همچنانکه قبلا به آنها اشاره گردید، پیشنهاد شده است. در واقع، پیچیدگی‌های این همزیستی کار درک این ساز و کارها را مشکل نموده است. بدون شک انجام مطالعات بیشتر فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و به ویژه زیست ملکولی می‌تواند بسیاری از زوایای پنهان این سازوکارها را روشن نماید. درک کامل ما از همه ابعاد مختلف این همزیستی می‌تواند منجر به افزایش بهینه کاربرد قارچهای میکوریز آربسکولار جهت توسعه سیستم‌های کشاورزی پایدار شود.

Reference

1. Akiyama, K., Matsuzaki, K.I. and Hayashi, H., 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi, Nature, 435(9), pp.824–827, https://doi 10.1038/nature03608.
2. Akiyama, K. and Hayashi, H., 2006. Strigolactones: chemical signals for fungal symbionts and parasitic weeds in plant roots. Annals Botany, 97(6), pp.925–931, https://doi 10.1093/aob/mcl063.
3. Aono, T., Maldonado-Mendoza, I.E., Dewbre, G.R., Harrison, M. J. and Saito, M., 2004. Expression of alkaline phosphatase genes in arbuscular mycorrhizas. New Phytologist, 162(2), pp.525–534, https://doi org/10.1111/j.1469-8137. 2004. 01041.x.
4. Aroca, R., Bago, A., Sutka, M., Paz, J.A., Cano, C., Amodeo, G. and Ruiz-Lozano, J.M., 2009. Expression analysis of the first arbuscular mycorrhizal fungi aquaporin described reveals concerted gene expression between salt-stressed and non-stressed mycelium. Molecular Plant–Microbe Interactions, 22(9), pp.1169–1178, https://doi.org/10.1094/MPMI-22-9-1169.
5. Asazadeh, K., Nadian, H., Siapoush, A., Keshvarz. T., 1400. The effect of plant growth stimulating rhizospheric bacteria and filter cake on the growth and concentration of nutrients in spinach in interaction with herbicide. journal of Water and Soil, The University of Ferdousi, 35(4), pp. 583-597 (In Persian).
6. Aung, K., Lin, S.I., Wu, C.C., Huang, Y.T., Su, C.L. and Chiou, T.J., 2006. Pho2, a phosphate over accumulator, is caused by a nonsense mutation in a microRNA399 target gene. Plant Physiology, 141(3), pp.1000–1011. https://doi.org/10.1104/pp.106.078063.
7. Ayadi, A., David, P., Arrighi, J.F., Chiarenza, S., Thibaud, M.C., Nussaume, L., and Marin, E., 2015. Reducing the genetic redundancy of Arabidopsis PHT1 transporters to study phosphate uptake and signaling. Plant Physiology, 167(4), pp.1511–1526. https://doi.10.1104/pp.114.252338.
8. Balzergue, C., Puech-Pagès, V., Bécard, G. and Rochange, S.F., 2011. The regulation of arbuscular mycorrhizal symbiosis by phosphate in pea involves early and systemic signalling events, Journal of Experimental Botany, 62, pp.1049–1060, https://doi.10.1093/jxb/erq335.
9. Balzergue, C., Chabaud, M., Barker, D.G., Becard, G. and Rochange, S.F. 2013. High phosphate reduces host ability to develop arbuscular mycorrhizal symbiosis without affecting root calcium spiking responses to the fungus. Science, 4, pp.426. Published online, https://doi. 10.3389/fpls.2013.00426.
10. Bari, R., Pant, B.D., Stitt, M. and Scheible, W.R., 2006: PHO2, microRNA399, and PHR1 define a phosphate-signaling pathway in plants. Plant Physiology, 141(3), pp.988–999. https://doi.org/10.1104/pp.106.079707.
11. Beever, R.E. and Burns, D.J.W., 1980. Phosphorus uptake, storage and utilisation by fungi. Advances in Botanical Research, 8, pp.127–219, https://doi.org/10.1016/S0065-2296(08)60034-8.
12. Benedetto, A., Magurno, F., Bonfante, P. and Lanfranco, L., 2005. Expression profiles of a phosphate transporter gene (GmosPT) from the endomycorrhizal fungus Glomus mosseae, Mycorrhiza, 15(8), pp.620–627, https://doi.10.1007/s00572-005-0006-9.
13. Besserer A., Becard, G., Jauneau, A., Roux, C. and Sejalon-Delmas, N. 2008. A synthetic analog of strigolactones, stimulates the mitosis and growth of the

arbuscular mycorrhizal fungus Gigaspora rosea by boosting its energy metabolism. Plant Physiology, 148(1), pp. 402–413, https://doi. 10.1104/pp.108.121400.

14. Besserer, A., Puech-Pages, V., Kiefer, P., Gomez-Roldan, V., Jauneau, A., Roy, S., Portais, J.C., Roux, C., Becard, G. and Sejalon-Delmas, N., 2006. Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria. PLoS Biology, 4 (7), pp. (e) 226. https://doi.10.1371/journal.pbio.0 040226.
15. Branscheid, A., Sieh, D., Pant, B.D., May, P., Devers, E.A., Elkrog, A., Schauser, L., Scheible, W. R. and Krajinski, F., 2010. Expression pattern suggests a role of MiR399 in the regulation of the cellular response to local Pi increase during arbuscular mycorrhizal symbiosis, Molecular Plant Microbe-Interaction, 23(7), pp.915–926, https://doi.10.1094/MPMI-23-7-0915.
16. Brewster, J.L. and Tinker, P.B.H., 1972. Nutrient flow rates into roots. Soils and Fertilizers, 35, pp.355-359.
17. Breuillin, F., Schramm, J., Hajirezaei, M., Ahkami, A., Favre, U., Hause, B., Bucher, M., Kretzschmar, T., Bossolini, E., Kuhlemeier, C., Martinoia, E., Franken, P., Scholz, U. and Reinhardt, D., 2010. Phosphate systemically inhibits development of arbuscular mycorrhiza in Petunia hybrida and represses genes involved in mycorrhizal functioning. Plant Journal, 64(6), pp.1002-1017. https://doi.10.1111/j.1365-313X.2010.04385. x.
18. Brundrett, M.C. and Kendrick, B., 1988. The mycorrhizal status, root anatomy and phenology of plants in a sugar maple forest. Canadian Journal of Botany, 66, pp.1153–1173, https://doi.org/10.1139/b88-166.
19. Bulgarelli, R.G., De Oliveira, V.H. and de Andrade, S.A.L., 2020. Arbuscular mycorrhizal symbiosis alters the expression of PHT1 phosphate transporters in roots and nodules of P-starved soybean plants. Theoretical Experimental Plant Physiological, 32(3), pp.243–253, https://doi.10.1007/s40626-020-00185-8.
20. Ceasar, S.A., Hodge, A., Baker, A. and Baldwin, S. A., 2014. Phosphate concentration and arbuscular mycorrhizal colonisation influence the growth, yield and expression of twelve PHT1 family phosphate transporters in foxtail millet (Setaria italica). PLoS One, 9(9), pp.(e)108459, https://doi.10.1371/journal.pone.01084 59.
21. Ceasar, S.A., Baker, A. and Ignacimuthu, S., 2017. Functional characterization of the PHT1 family transporters of foxtail millet with development of a novel Agrobacterium-mediated transformation procedure. Scientific Reports, 7(1), pp.14064, https://doi.10.1038/s41598-017-14447-0.
22. Chabaud, M., Genre, A., Sieberer, B.J., Faccio, A., Fournier, J., Novero, M., Barker, D.G. and Paola Bonfante, P., 2011. Arbuscular mycorrhizal hyphopodia and germinated spore exudates trigger Ca2+ spiking in the legume and nonlegume root epidermis. New Phytology, 189 (1), pp.347-355, https://doi.org/10.1111/j.1469-8137. 2010. 03464.x.
23. Chandrasekaran, M. 2022. Arbuscular mycorrhizal fungi mediated alleviation of drought stress via non-Enzymatic antioxidants: A meta-analysis. Plants, 11(19), pp.2448, https://doi.org/10.3390/plants1119244 8.
24. Chiou, T.J., Liu, H. and Harrison, M.J., 2011. The spatial expression patterns of a phosphate transporter (MtPT1) from Medicago truncatula indicate a role in phosphate transport at the root/soil

interface. Plant Journal, 25(3), pp.281–293, https://doi.10.1046/j.1365-313x.2001. 00963.X.

25. Chiu, C.H. and Paszkowski, U. 2019. Mechanisms and impact of symbiotic phosphate acquisition. Cold Spring Harbor Perspectives in Biology, 11(6), 034603, https://doi.10.1101/cshperspect.a 034603.
26. Chen, A., Hu, J., Sun, S. and Xu, G., 2007. Conservation and divergence of both phosphate-and mycorrhiza-regulated physiological responses and expression patterns of phosphate transporters in solanaceous species. New Phytologist, 173(4), pp.817–831, https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01962.x.
27. Chen, A., Chen, X., Wang, H., Liao, D., Gu, M., Qu, H., Sun, S. and Xu, G., 2014. Genome-wide investigation and expression analysis suggest diverse roles and genetic redundancy of Pht1 family genes in response to Pi deficiency in tomato. BMC Plant Biology, 14(1), 61, https://doi.10.1186/1471-2229-14-61.
28. Chen, J., Guo, J., Li, Z., Liang, X., You, Y., Li, M., He, Y. and 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 (7), pp.359. https://doi.10.3390/toxics1007 0359.
29. Chen, W., Ye, T., Sun, Q., Niu, T. and Zhang, J., 2021. Arbuscular mycorrhizal fungus alters root system architecture in Camellia sinensis L. as revealed by RNA-Seq analysis. Frontier Plant Science, 12, 777357. https://doi.10.3389/fpls.2021. 777357.
30. Cooper, K.M. and Tinker, P.B., 1981. Translocation and transfer of nutrients in vesicular arbuscular mycorrhizas, Environmental variable of movement of phosphorus. New Phytologist, 88, pp.327-339.
31. Cox, G. and Tinker, P.B., 1976. Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhiza. I. The arbuscule and phosphorus transfer: a quantitative ultrastructural study. New Phytologist, 77, pp.371-378.
32. Das, D., Paries, M., Hobecker, K., Gigl, M., Dawid, C., Lam, H.M., Zhang, J., Chen, M. and Gutjahr, C., 2022. Phosphate starvation response transcription factors enable arbuscular mycorrhiza symbiosis. Nature Communications, 13,477, https://doi.org/10.1038/s41467-022-27976-8.
33. de Souza Campos, P.M., Cornejo, P., Rial, C., Borie, F., Varela, R.M., Seguel, A. and López-Ráez, J.A., 2019. Phosphate acquisition efficiency in wheat is related to root:shoot ratio, strigolactone levels, and PHO2 regulation. Journal of Experimental Botany, 70(20), pp.5631–5642, https://doi.org/10.1093/jxb/erz- 349.
34. Drissner, D., Kunze, G., Callewaert, N., Gehrig, P., Tamasloukht, M., Boller, T., Felix, G., Amrhein, N. and Bucher, M., 2007. Lyso-phosphatidylcholine is a signal in the arbuscular mycorrhizal symbiosis, Science, 318, pp.265–268. https://doi. 10.1126/science.1146487.
35. Ezawa, T. and Saito, K., 2018. How do arbuscular mycorrhizal fungi handle phosphate? New insight into fine-tuning of phosphate metabolism, New Phytologist, 220(4), pp.1116-1121. https://doi. org/10.1111/nph.15187. www.newphytologist.com.
36. Ezawa, T., Smith, S.E. and Smith, F.A., 2002. P metabolism and transport in AM fungi. Plant and Soil, 244(1-2), pp.221-230, https://doi. 10.1023/A:1020258325010.
37. Ezawa, T., Cavagnaro, T.R., Smith, S.E., Smith, F.A. and Ohtomo, R., 2004. Rapid accumulation of

polyphosphate in extraradical hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus as revealed by histochemistry and a polyphosphate kinase/luciferase system. New Phytologist, 161(2), 387–392, https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00966.x.

38. Ezawa, T., Smith, S.E. and Smith, F.A., 2001. Enzyme activity involved in glucose phosphorylation in two arbuscular mycorrhizal fungi: indication that polyP is not the main phosphagen. Soil Biology and Biochemistry, 33(9), 1279–1281, https://doi.10.1016/s0038-0717(01)00007-4
39. Fan, C., Wang, X., Hu, R., Wang, Y., Xiao, C., Jiang, Y., Zhang, X., Zheng, C. and Fu, Y.F., 2013. The pattern of Phosphate transporter 1 genes evolutionary divergence in Glycine max L. BMC Plant Biology, 48(13), https://doi.10.1186/1471-2229-13-48.
40. Fellbaum, C.R., Mensah, J.A., Cloos, A.J., Strahan, G.E., Pfeffer, P.E., Kiers, E.T. and Bucking, H., 2014. Fungal nutrient allocation in common mycorrhizal networks is regulated by the carbon source strength of individual host plants. New Phytologist, 203(2), pp.646–656. https://doi.10.1111/nph.12827.
41. Ferrol, N., Azc´on-Aguilar, C. and P´erez-Tienda, J., 2018. Arbuscular mycorrhizas as key players in sustainable plant phosphorus acquisition: An overview on the mechanisms involved. Plant Science, 280, pp.441-447, https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.11.011.
42. Filho, J.A.C. 2022, Mycorrhizal association and plant disease protection: New perspective. In: Arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture, new sights. https://doi.10.5772/intechhopen.108538.
43. Floss, D.S., Levy, J.G., Lévesque-Tremblay, V., Pumplin, N. and Harrison, M.J., 2013. DELLA proteins regulate arbuscule formation in arbuscular mycorrhizal symbiosis. Proceedings of the Academy of Sciences, 110(51), pp.5025-5034, https://doi.10.1073/pnas.1308973110.
44. Ghasemi, Z., Nadian, H. and Khalilimoghadam, B., 2022. Effects of arbuscular mycorrhiza fungi and salinity stress on morphological characteristics, uptake of some nutrients and soil aggregate stability in three different plants. Journal of Soil Management and Sustainable of Production, 12, pp.45-65, https://doi.10.22069/EJSMS.2022.19277.2036.
45. Genre, A., Chabaud, M., Balzergue, C., Rey, T., Fournier, J., Rochange, S., Bécard, |G., Bonfante, P. and Barker, D.G., 2013. Short-chain chitin oligomers from arbuscular mycorrhizal fungi trigger nuclear Ca2+ spiking in Medicago truncatula roots and their production is enhanced by strigolactone, New Phytologist, 198, pp.190–202, https://doi.org/10.1111/nph.12146.
46. Gharrineh, M.H. Nadian, H., Fathi, G., Siadat, A. and Moadi, B., 2009. Role of arbuscular mycorrhizae in development of salt-tolerance of Trifolium alexsandrinum plants under salinity stress. Journal of Food Agriculture & Environment, 7 (3), pp.432-437, https://doi.10.1007/978-3-319-57849-1_5.
47. Ghanavati, N., Nadian, H., Moezi, A.A. and Rejali, F. 2012. Effects of sewage sludge on growth and nutrients uptake by Hordum Vulgare as affected by two species of arbuscular-mycorrhizal fungi. Advances in Environmental Biology, 6(2), pp.612-617.
48. Ghasem jokar, N., Nadian, H., Khalilimoghadam, B., Haydari, M., 1392. The effect of arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress on root growth, proline accumulation and uptake of some nutrients by three leek

genotypes. Journal of Soil Biology, 1(2), 1392. pp.93-105 (In Persian).

49. Ghasem jokar, N., Nadian, H., Khalilimoghadam, B., Haydari, M., 1394. The effect of arbuscular mycorrhizal fungus and drought stress on some macronutrients by three leek genotypes with different root characteristics. Journal of Water and Soil, The University of Ferdousi, 29(1), pp.198-209 (In Persian).
50. Giovannini, L., Sbrana, C. and Avio, L., 2020. Diversity of a phosphate transporter gene among species and isolates of arbuscular mycorrhizal fungi. FEMS Microbiology Letters, 36 (2), https://doi.org/10.1093/femsle/fnaa024 .
51. Gomez, S.K., Javot, H., Deewatthanawong, P., TorresJerez, I.,Tang, Y., Blancaflor, E.B., Udvardi, M.K. and Harrison, M.J., 2009. Medicago truncatula and Glomus intraradices gene expression in cortical cells harboring arbuscules in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. BMC Plant Biology, 9(10), pp.1-19, https://doi 10.1186/1471-2229-9-10.
52. Graham, J.H., Duncan, L.W. and Eissenstat, D.M., 1997. Carbohydrate allocation patterns in citrus genotypes as affected by phosphorus nutrition, mycorrhizal colonisation and mycorrhizal dependency. New Phytologgist,135: 135(2), pp.335-343, https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00636.x.
53. Gronlud, M., Albrechtsen, M. and Johansen, E., 2013. The interplay between P uptake pathways in mycorrhizal peas: A combined physiological and gene-silencing approach. Physiologia Plantarum 149(2), pp.234-248, https://doi.10.1111/ppl.12030.
54. Gu, M., Liu, W., Meng, Q., Zhang, W., Chen, A., Sun, S. and Xu, G., 2014. Identification of microRNAs in six solanaceous plants and their potential link with phosphate and mycorrhizal signaling. Journal of Integrative Plant Biology, 56(12), pp.1164–1178., https://doi..org/10.1111/jipb.12233.
55. Guo, C., Guo, L., Li, X., Gu, J., Zhao, M., Duan, W., Ma, C., Lu, W. and Xiao, K., 2014. TaPT2, a high-affinity phosphate transporter gene in wheat (Triticum aestivum L.), is crucial in plant Pi uptake under phosphorus deprivation. Acta Physiologae Plantarum, 36(6), pp.1373–1384. https://doi.10.1007/s11738-014-1516-x.
56. Guo, B. Jin, Y., Wussler, C., Blacaflor, E.B., Motes, C.M. and Versaw, W.K., 2008. Functional analysis of the Arabidopsis PHT4 family of intracellular phosphate transporters. New Phytologist, 177(4), pp.889 – 898, https://doi.10.1111/j.1469-8137.2007.02331.x. Epub 2007 Dec 12.
57. Hamburger, D., Rezzonico, E., MacDonald-Comber Petétot, J., Somerville, C. and Poirier, Y., 2002. Identification and characterization of the Arabidopsis PHO1 gene involved in phosphate loading to the xylem. Plant Cell, 14(4), pp.889–902, https://doi.org/10.1105/tpc.000745.
58. Harrison, M.J. and van Buuren, M.L., 1995. A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus Glomus versiforme. Nature, 6557(378), pp.626–629, https://doi.10.1038/378626a0.
59. Helber, N., Wippel, K., Sauer, N., Schaarschmidt, S., Hause, B. and Requena, N., 2011. A versatile monosaccharide transporter that operates in the arbuscular mycorrhizal fungus Glomus sp is crucial for the symbiotic relationship with plants. Plant Cell, 23(10), pp.3812-3823, https://doi.10.1105/tpc.111.089813.
60. Hestrin, R., Hammer, E.C., Muller, C.W. and Lehman, J., 2019. Synergies between mycorrhizal fungi and soil microbial communities increase plant nitrogen acquisition. Communications

Biology, 2(1), pp.233, https://doi.org/10.1038/s42003-019-0481-8.

61. Hettrick, B.A.D., 1991. Mycorrhizas and root architecture. Experientia 47, pp.355-362, https://doi.org/10.1007/BF01972077.
62. Jakobsen, I., Abbott, L.K. and Robson, A.D. 1992. External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with Trifolium subterraneum L. 1. Spread of hyphae and phosphorus inflow into roots. New Phytologist, 120(3), pp.371-380, https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1992.tb01077.x.
63. Janes, G., Wangenheim, D.V., Cowling, S., Kerr, I., Band, L., French, A.P. and Anthony Bishopp, A., 2018. Cellular patterning of Arabidopsis roots under low phosphate conditions. Frontiers in Plant Science, 9, pp.735, https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00735.
64. Jia, H., Ren, H., Gu, M., Zhao, J., Sun, S., Zhang, X., Chen, J., Wu, P. and Xu, G., 2011. The phosphate transporter gene OsPht1; 8 is involved in phosphate homeostasis in rice. Plant Physiology, 156(3), pp.1164–1175, https://doi.10.1104/pp.111.175240.
65. Kiers, E.T., Duhamel, M., Beesetty, Y., Mensah, J.A., Franken, O., Verbruggen, E., Fellbaum,C.R., Kowalchuk, G.A., Hart, M.M., Bago, A., Palmer, T.M., West, S.A., Vandenkoornhuyse, P., Jansa, J. and Bücking, H., 2011. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. Science, 333(6044), pp.880–882. 333(6044):880-2, https://doi.10.1126/science.1208473.
66. Kikuchi, Y., Hijikata, N., Yokoyama, K., Ohtomo, R., Handa, Y. and Ezawa T., 2014. Polyphosphate accumulation is driven by transcriptome alterations that lead to near-synchronous and near-equivalent uptake of inorganic cations in an arbuscular mycorrhizal fungus. New Phytologist, 204(3), pp.638–649, https://doi.org/10.1111/nph.12937.
67. Kikuchi, Y., Hijikata, N., Ohtomo, R., Handa, Y., Kawaguchi, M., Saito, K., Masuta, C. and Ezawa, T., 2016. Rapid report directed towards the host in arbuscular mycorrhizal symbiosis: application of virus-induced gene silencing, New Phytologist, 211(4), pp.1202–1208, https://doi.org/10.1111/nph.14016.
68. Lanfranco, L., Fiorilli, V., Venice, F. and Bonfante, P., 2018. Strigolactones cross the kingdoms: plants, fungi, and bacteria in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. Journal of Experimental Botany, 69(9), pp.2175–2188, https://doi.org/10.1093/jxb/erx432.
69. Lambers, H. 2022. Phosphorus acquisition and utilization in plants. Annual Review of Plant Biology, 73, pp.17–42. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-102720-125738.
70. Lapis-Gaza, H.R., Jost, R. and Finnegan, P.T., 2014. Arabidopsis phosphate transporters1 genes PHT1;8 and PHT1;9 are involved in root-to-shoot translocation of orthophosphate. BMC Plant Biology, 14(1), pp.334, https://doi.org/10.1186/s12870-014-0334-z.
71. Li, T., Hu, Y.J., Hao, Z.P., Li, H., Wang, Y.S. and Chen, B.D., 2013. First cloning and characterization of two functional aquaporin genes from an arbuscular mycorrhizal fungus Glomus intraradices. New Phytologist, 197(2), pp.617–630, https://doi.10.1111/nph.12011.
72. Liao, D, Sun, C., Liang, H., Wang, Y., Bian, X., Dong, C., Niu, X., Yang, M., Xu, G., Chen, A. and Wu, S., 2022. SlSPX1-SlPHR complexes mediate the suppression of arbuscular mycorrhizal symbiosis by phosphate repletion in

tomato. Plant Cell, 34, pp.4045–4065, https://doi. org/10.1093/plcell/koac212.

73. Lopez-Obando, M., Ligerot Y., Bonhomme, S., Boyer, F.D. and Rameau, C., 2015. Strigolactone biosynthesis and signaling in plant development. Development, 142(21), pp.3615–3619, https://doi. org/10.1242/dev.120006.
74. Liu, X., Zhao, X., Zhang, L., Lu, W., Li, X. and Xiao, K., 2013. TaPht1; 4, a high-affinity phosphate transporter gene in wheat (Triticum aestivum), plays an important role in plant phosphate acquisition under phosphorus deprivation. Functional Plant Biology. 40(4), 329–341, https://doi.10.1071/FP12242.
75. Liu, F., Xu, Y., Jiang, H., Jiang, C., Du, Y., Gong, C., Wang, W., Zhu, S., Han, G. and Cheng, B., 2016. Systematic identification, evolution and expression analysis of the Zea mays PHT1 gene family reveals several new members involved in root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi. Internation Journal of Molecular Science, 17(6), pp.930, https://doi.10.3390/ijms17060930.
76. Liu, N., Shang, W, Li, C., Jia, L., Wang, X., Xing, G. and WenMing Zheng, W., 2018. Evolution of the SPX gene family in plants and its role in the response mechanism to phosphorus stress. Open Biology, 8(1): pp.170231, https://doi.10.1098/rsob.170231.
77. Liu, F., Cai, S., Dai, L. and Baoliang Zhou, B., 2023. Two Phophate-transporter genes in cotton enhance tolerance to phosphorus starvation. Plant Physiology and Biochemistry, 204(20), pp.108128. https://doi.10.1016/j.plaphy.2023.108128.
78. Maeda, D., Ashida, K., Iguchi, K., Chechetka, S. A., Hijikata, A., Okusako, Y., Deguchi, Y., Izui, K. and Hata, S., 2006. Knockdown of an arbuscular mycorrhiza inducible phosphate transporter gene of Lotus japonicus suppresses mutualistic symbiosis. Plant and Cell Physiology, 47(4), pp. 807–817, https://doi.10.1093/pcp/pcj069.
79. Maillet, F., Poinsot, V., André, O., Puech-Pagès, V., Haouy, A., Gueunier, M., Cromer, L., Giraudet, D., Formey, D., Niebel, A., Martinez, E.A., Driguez, H., Bécard, G. and Dénarié, J., 2011. Fungal lipochitooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza, Nature, 7328(469), pp.58–63, https://doi.10.1038/nature09622.
80. Maldonado-Mendoza, I.E., Dewbre, G.R. and Harrison, M.J., 2001. A phosphate transporter gene from the extra-radical mycelium of an arbuscular mycorrhizal fungus Glomus intraradices is regulated in response to phosphate in the environment, Molecular Plant- Microbe Interaction, 14(10), pp.1140–1148. https://doi. 10.1094/MPMI.2001.14.10.1140.
81. Marschner, P., 2012. Mineral nutrition of higher plants. Third addition, Copyright, Academic Press is an imprint of Elsevier, Elsevier San Diego. Mashiguchi, K., Seto, Y. and Yamaguchi, S., 2021. Strigolactone biosynthesis, transport and perception. The Plant Journal, 105(2), pp.335–350, https://doi.10.1111/tpj.15059.
82. Mashiguchi, K., Seto, Y. and Yamaguch, S., 2021.Strigolactone biosynthesis, transport and perception. The plant Journal, 10(2), pp. 335-350, https://doi.org/10.1111/tpj.15059.
83. Minaxi, J., Saxena, J., Chandra, S. and Nain, L., 2013. Synergistic effect of phosphate solubilizing rhizobacteria and arbuscular mycorrhiza on growth and yield of wheat plants. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 13(2), pp.511-525, https://doi.org/10.4067/S0718-95162013005000040.
84. Mitsukawa, N., Okumura, S., Shirano, Y., Sato, S., Kato, T., Harashima, S. and Shibata, D., 1997. Overexpression

of an Arabidopsis thaliana high-affinity phosphate transporter gene in tobacco cultured cells enhances cell growth under phosphate-limited conditions. Proceedings of the National Academy of Sciences, 94(13), pp.7098–7102, https://doi.10.1073/pnas.94.13.7098.

85. Muchhal, U.S., Pardo, J.M. and Raghothama, K.G., 1996. Phosphate transporters from the higher plant Arabidopsis thaliana. Proceeding of National Academic Science, 93(19), pp.10519–10523, https://doi.org/10.1073/pnas.93.19.10519.
86. Munkvold, L., Kjøller, R., Vestberg, M., Rosendahl, S. and Jakobsen, I., 2004. High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytologist, 164(2), pp.357-364, https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01169.x.
87. Nacoon, S., Jogloy , S., Riddech , N., Mongkolthanaruk , W., Kuyper , T.W. and Boonlue , S., 2020. Interaction between Phosphate Solubilizing Bacteria and Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Growth Promotion and Tuber Inulin Content. Scientific Reports, 10(1), pp.4916, https://doi.10.1038/s41598-020-61846-x.
88. Nadian, H., Smith, S.E., Alston, A.M. and Murray, R.S., 1996. The effect of soil compaction on growth and P uptake by Trifolium subterraneum: interactions with mycorrhizal colonisation. Plant and Soil, 182(1), pp.39-49, https://doi.10.1007/bf00010993.
89. Nadian, H. 1997. Effect of soil compaction on growth and P uptake Trifolium subterranean L. colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. Ph.D. thesis, The University of Adelaide, Adelaide, Waite Campus, Soil Science Department.
90. Nadian, H, Smith, S.E., Alston, A.M., Murray, R.S. and Siebert, B.D., 1998. Effects of soil compaction on phosphorus uptake and growth of P Trifolium subterraneum colonized by four species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytologist, 140(1), pp.155-165, https://doi.10.1046/j.1469-8137.1998.00219.x.
91. Nadian, H., Hashemi, A. and Herbert, S.J., 2009. Soil aggregate size and mycorrhizal colonization effect on root growth and P accumulation by berseem clover. Communication in Soil Science and Plant Analysis, 40(15), 2413-2425, https://doi.org/10.1080/00103620903111319.
92. Nadian, H., Fathi, G., Abdollahi, M., 2013. Phosphorus inflow into two species of clover root with different morphology colonized by AM Fungi. Iran Agricultural Research, 32(1), pp.40-54, https://doi.10.22099/iar.2013.1816.
93. Nadian, H., 1390. The effect of drought stress and mycorrhizal symbiosis on the growth and P uptake by two sorghum cultivars different in their root morphology. Journal of Water and Soil Sciences, Esfahan University of Technology, 15(57), pp.25-32 (In Persian).
94. Nagahashi, G. and 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), pp.351–358, https://doi.org/10.1016/j.funbio.2011.01.006.
95. Nagy, R., Drissner, D., Amrhein, N., Jakobsen, I. and Bucher, M., 2009. Mycorrhizal phosphate uptake pathway in tomato is phosphorus-repressible and transcriptionally regulated, New Phytologist, 181(4), pp.950–959, https:// https://doi.10.1111/j.1469-8137.2008. 02721. X.
96. Navarro-Torre, S., Garcia-Caparros, P., Nogales, A., Abeu, M., Santos, E., Cortinhas, A.L. and Caperta, A.D., 2023. Sustainable agricultural

management of saline soils in arid and semi-arid Mediterranean regions through halophytes, microbial and soil-based technologies. Environmental and Experimental Botany, 212, pp.105397, https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2023.105397.

97. Nehls , U. and Dietz, S., 2014. Fungal aquaporins: cellular functions and ecophysiological perspectives. Applied Microbiology and Biotechnology, 98(21), pp.8835-51, doi.10.1007/s00253-014-6049-0.
98. Nguyen, C.T. and Saito, K., 2021. Role of Cell Wall Polyphosphates in Phosphorus Transfer at the Arbuscular Interface in Mycorrhizas. Frontier in Plant Science. 12,725939. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.725939.
99. Nguyen, C.T., Ezawa, T. and Saito, K., 2022. Polyphosphate polymerizing and depolymerizing activity of VTC4 protein in an arbuscular mycorrhizal fungus, Soil Science and Plant Nutrition, 68(2), pp.256-267, https://doi.org/10.1080/00380768.2022.2029220.
100. Nourali, A. Nadian, H., Jafari, S., Haydari, M., 1397. The effect of salinity and cadmium on some components of growth and uptake of micronutrient by plants. Journal of Environmental Stresses in Crop Sciences. 11(3), pp.737-748 (In Persian).
101. Nussaume, L., Kanno, S., Javot, H., Marin, E., Nakanishi, T.M. and Thibaud, M.C., 2011. Phosphate imports in plants: focus on the PHT1 transporters. Frontier Plant Science, 2, pp.83, https://doi.10.3389/fpls.2011.00083.
102. Olsson, P.A., Baath, E., Jakobsen, I. and Soderstrom, B. 1995. The use of phospholipid and neutral lipid fatty acids to estimate biomass of arbuscular mycorrhizal fungi in soil. Mycology Research. 99(5), pp.623-629. https://doi.org/10.1016/S0953-7562(09)80723-5.
103. Olsson, P. A., van Aarle, I. M., Allaway, W. G., Ashford, A. E. and Rouhier, H., 2002. Phosphorus effects on metabolic process in monoxenic arbuscular mycorrhiza cultures. Plant Physiology, 130(3), pp.1162–1171, https://doi.10.1104/pp.009639.
104. Padje, A.V., Werner, G.D.A. and Toby Kiers, E.T., 2020. Mycorrhizal fungi control phosphorus value in trade symbiosis with host roots when exposed to abrupt ‘crashes’ and ‘booms’ of resource availability. New Phytologist, 229(5), pp.2933–2944, https://doi.10.1111/nph.17055.
105. Pant, B.D., Buhtz, A., Kehr, J. and Scheible, W. 2008. MicroRNA399 is a long-distance signal for the regulation of plant phosphate homeostasis, Plant Journal, 53(5), pp.731–738, https://doi.10.1111/j.1365-313X.2007.03363.x.
106. Pearson, J.N. and Jakobsen. I., 1993. Symbiotic exchange of carbon and phosphorus between cucumber and three arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytologist, 124(3), pp.481–488, https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993. tb 03839.x.
107. Qin, L., Guo, Y., Chen, L., Liang, R., Gu, M., Xu, G., Zhao, J., Walk, T. and Liao, H., 2012. Functional characterization of 14 Pht1 family genes in yeast and their expressions in response to nutrient starvation in soybean. PLoS One 7(10), pp. e47726, https://doi.10.1371/journal.pone.0047726.
108. Rae, A.L., Cybinski, D.H., Jarmey, J.M. and Smith, F.W., 2003. Characterization of two phosphate transporters from barley; evidence for diverse function and kinetic properties among members of the Pht1 family. Plant Molecular Biology, 53(1-2), pp.27–36, https://doi.10.1023/b:plan.0000009259.75314.15.
109. Rasmussen, N., Lloyd, D. C., Ratcliffe, R. G., Hansen, P. E. and Jakobsen, I., 2000. 31P NMR for the

study of P metabolism and translocation in arbuscular mycorrhizal fungi. Plant and Soil, 226(2), pp.245–253, https://doi.10.1023/A:1026411801081.

110. Rausch, C., Daram, P., Brunner, S., Jansa, J., Laloi, M., Leggewie, G., Amrhein, N. and Bucher, M., 2001. A phosphate transporter expressed in arbuscule-containing cells in potato. Nature, 6862(414), pp.462–466. https://doi.10.1038/35106601.

111. Roch, G.V., Maharajan, T., Ceasar, S.A. and Ignacimuthu, S., 2019. The Role of PHT1 family transporters in the acquisition and redistribution of phosphorus in plants. Critical Review in Plant Sciences, 38(3), pp.171-198, https://doi.org/10.1080/07352689.2019.1645402.

112. Salehi Jozani, G. Akbari Vala, S., Morsali, H., 1390. Isolation and identification of dominant arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of wheat, barley and weeds in some saline agricultural areas of Iran. Biotechnology of Crop Plants, 1(1), pp.61-75 (In Persian).

113. Salimi, G., Fayzian, M., Aliasgharzad, N. 1399. The effect of inoculation with mycorrhizal fungi on the absorption of nutrients and essential components of Dracocephalum moldavica L .under drought stress . Ecophysiology of Crop Plants. 55(4), pp.325-344 (In Persian).

114. Siami, A., Aliasgharzad, N., Aghebati Malaki, L., Najafi, N., Shahbazi, F., 1402. Ecological study of the symbiosis of arbuscular fungi in agricultural and pasture ecosystems (case study of Sarab region, East Azarbaijan province), Knowledge of Agriculture and Sustainable Production. Pp.1-16.

115. Sanders, F.E., Mosse, B. and Tinker, P.B., 1975. The effect of foliar-applied phosphate on the mycorrhizal infection of onion roots, in: F.E. Sanders, B. Mosse, P.B. Tinker (Eds.). Endomycorrhizas, Academic Press, London, pp. 261–276.

116. Sánchez-Calderón, L., López-Bucio, J., Chacón-López, A., Cruz-Ramírez, A., Nieto-Jacobo, F., Dubrovsky, J.G. and Herrera-Estrella, L., 2005. Phosphate starvation induces a determinate developmental program in the roots of Arabidopsis thaliana. Plant Cell Physiology, 46, pp.174–184, https://doi.org/10.1093/pcp/pci011.

117. Shi, J., Zhao, B., Zheng, S., Zhang, X., Wang, X., Dong, W., Xie, Q., Wang, G., Xiao, Y., Chen, F., Nan Yu, N. and Wang, E., 2021. A phosphate starvation response-centered network regulates mycorrhizal symbiosis. Cell 184, pp.5527–5540, https://doi.org/10.1016/j.cell.2021.09.030.

118. Shu, B., Xia, R.X. and Wang, P., 2012. Differential regulation of Pht1 phosphate transporters from trifoliate orange (Poncirus trifoliata L. Raf) seedlings. Science Horticulture, 146, pp.115–123, https://doi.org/10.1016/j.scienta.2012.08.014.

119. Smith, F.A. and Smith, S.E., 1996. Mutualism and parasitism: diversity in function and structure in the 'arbuscular' (VA) mycorrhizal symbiosis. Advances in Botanical Research 22, pp.1–43, https://doi.10.1016/S0065-2296(08)60055-5.

120. Smith, S. E., Dickson, S., Morris, C. and Smith, F. A., 1994. Transfer of phosphate from fungus to plant in VA mycorrhizas: calculalfion of the area of symbiotic interface and of fluxes of P from two different fungi to Allium Porrum L. New Phytologist, 127(1), pp.93-99, https://doi.10.1111/j.1469-8137.1994.tb04262.x.

121. Smith, S.E., Smith, F.A. and Jakobsen, I., 2003. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to

plants irrespective of growth responses, Plant Physiology, 133(1), pp.16–20, https://doi.10.1104/pp.103.024380.

122. Smith, S.E., Smith, F.A., 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales, Annual Review Plant Biology, 62(1), pp.227–250, https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103846.

123. Smith, S.E. and Read, D.J. 2008. Mycorrhizal symbiosis. Third edition, Academic Press, London.

124. Souza Buzo, F.D., Gare, L.M., Siviero Garcia, N.F., Andrade Silva, M.S.R., Martins, J.T., Giova da Silva, P.H., Meireles, F.C., de Souza Sales, L.Z., Nogales, A., Rigobelo, E.C. and Arf, O., 2023. Effect of mycorrhizae on phosphate fertilization efficiency and maize growth under field conditions. Scientific Reports, 13(1), pp.3527. https://doi.org/10.1038/s41598-023-30128-7.

125. Sukarno, N., Smith, F.A., Smith, S.E. and Scott, E.S., 1996. The effect of fungicides on vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. II. The effects on area of interface and efficiency of P uptake and transfer to plant. New Phytologist, 132(4), pp.583–592, https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996. tb 01877.x.

126. Sun, T., Li, M., Shao, Y., Yu, L. and Ma, F., 2017. Comprehensive genomic identification and expression analysis of the phosphate transporter (PHT) gene family in apple. Frontier Plant Science, 8, pp.426., https://doi.10.3389/fpls.2017.00426.

127. Svistoonoff, S., Creff, A, Reymond, M., Sigoillot-Claude, C., Ricaud, L., Blanchet, A., Nussaume, L. and Desnos, T. 2007. Root tip contact with low- phosphate media reprograms plant root architecture. Nature Genetics, 39(6):792–796, https://doi.org/10.1038/ng2041.

128. Takanishi, I., Ohtomo, R., Hayatsu, M. and Saito, M., 2009. Short-chain polyphosphate in arbuscular mycorrhizal roots colonized by Glomus spp.: A possible phosphate pool for host plants. Soil Biology and Biochemistry 41(7), pp.1571-1573, https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.04.002.

129. Tawaraya, K.M., Saito, M., Morioka, M. and Wagatsuma, T., 1996. Effect of Concentration of Phosphate on Spore Germination and Hyphal Growth of Arbuscular Mycorrhizal Fungus, Gigaspora Margarita Becker & Hall." Soil Science and Plant Nutrition, 42(3), pp.667-671, https://doi.org/10.1080/00380768.1996.10416336.

130. Thibaud, M.C., Arrighi, J.F., Bayle V., Chiarenza, S., Creff A, Regla Bustos, R., Javier Paz-Ares, J., Yves Poirier, Y. and Nussaume, L., 2010. Dissection of local and systemic transcriptional responses to phosphate starvation in Arabidopsis. The Plant Journal, 64(5), pp.775-89, https://doi.10.1111/j.1365-313X.2010.04375. x.

131. Tian, H., Wang, R., Li, M., Dang, H. and 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.10.1093/aob/mcz119.

132. Todeschini, V., Anastasia, F., Massa, N., Marsano, F., Cesaro, P., Bona, E., Gamalero, E., Oddi, L. and Lingua, G. 2022. Impact of phosphatic nutrition on growth parameters and artemisinin production in Artemisia annua Plants Inoculated or not with Funneliformis mosseae. Life,12(4), pp.497, https://doi.10.3390/life12040497.

133. Uetake, Y., Kojima, T., Ezawa, T. and Saito, M. 2002. Extensive tubular vacuole system in an arbuscular

mycorrhizal fungus, Gigaspora margarita, New Phytologist, 154(3), pp.761–768. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00425.x.

134. Versaw, W.K. and Garcia L.R., 2017. Intracellular transport and compartmentation of phosphate in plants. Current Opinion Plant Biology, 39, pp.25–30. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.04.015.

135. Vitor Roch., G., Maharajan, T., Ceasar, S.A. and Ignacimuthu, S., 2019. The Role of PHT1 Family Transporters in the Acquisition and Redistribution of Phosphorus in Plants. Critical Reviews in Plant Sciences, 38(3), pp.171-198. https://doi.org/10.1080/07352689.2019.1645402.

136. Volpe, V., Giovannetti, M., Sun, X.G., Fiorilli, V. and Bonfante, P., 2016. The phosphate transporters LjPT4 and MtPT4 mediate early root responses to phosphate status in nonmycorrhizal roots. Plant, Cell Environment, 39, pp.660–671, https://doi.10.1111/pce.12659.

137. Wahab, A., Muhammad, M., Munir, A., Abdi, G., Zaman, W., Ayaz, A., Khizar, C. and Papula Reddy, S.P., 2023. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in regulating growth, enhancing productivity, and potentially influencing ecosystems under abiotic and biotic stresses. Plants (Basel), 12(17), pp.3102. https://doi.10.3390/plants12173102.

138. Walder, F., Brulé, D., Koegel, S., Wiemken, A., Boller, T. and Courty, P.E., 2015. Plant phosphorus acquisition in a common mycorrhizal network: regulation of phosphate transporter genes of the Pht1 family in sorghum and flax, New Phytologist, 205(4), pp.1632–1645. https://doi.10.1111/nph.13292.

139. Wang, C., Huang, W., Ying, Y., Li, S., Secco, D., Tyerman, S., Whelan, J. and Shou, H.X., 2012. Functional characterization of the rice SPX-MFS family reveals a key role of OsSPX-MFS1 in controlling phosphate homeostasis in leaves. New Phytologist, 196(1), pp.139-148, https://doi.10.1111/j.1469-8137.2012.04227. x.

140. Wang, X., Wang, Y., Pineros, M.A., Wang, Z., Wang, W., Li, C., Wu, Z., Kochian, L.V. and Wu, P., 2014. Phosphate transporters OsPHT1; 9 and OsPHT1; 10 are involved in phosphate uptake in rice. Plant, Cell and Environment 37(5), pp.1159–1170, 10.1111/pce.12224.

141. Weng, W., Yan, J., Zhou, M., Yao, X. Gao, A., Ma, C., Cheng, J. and Ruan, J., 2022. Roles of arbuscular mycorrhizal fungi as a biocontrol agent in the control of plant diseases. Microorganisms, 10(7), pp.1266, https://doi.10.3390/microorganisms10071266.

142. Xu, F., Liu, Q., Chen, L., Kuang, J., Walk, T., Wang, J. and Liao, H., 2013. Genome-wide identification of soybean microRNAs and their targets reveals their organ-specificity and responses to phosphate starvation. BMC Genomics,14, pp.66 https://doi.10.1186/1471-2164-14-66.

143. Xu, Y., Chen, Z., Li, X., Tan, J., Liu, F. and Wu, J. 2023. The mechanism of promoting rhizosphere nutrient turnover for arbuscular mycorrhizal fungi attributes to recruited functional bacterial assembly. Molecular Ecology, 32(9), pp.2335-2350, https://doi.org/10.1111/mec.16880.

144. Yamaji, N., Takemoto , Y., Miyaji, T., Mitani-Ueno, N., Yoshida, K.T. and Jian Feng Ma, J., 2017. Reducing phosphorus accumulation in rice grains with an impaired transporter in the node. Nature, 541(7635), pp.92-95. https://doi.10.1038/nature20610.

145. Yang, S.Y., Lin, W.Y., Hsiao, Y.M. and Chiou, T.J., 2024. Milestones

147. Zhang, L, Shi, N., Fan, J., Wang, F., George, T.S. and Feng, G., 2018. Arbuscular mycorrhizal fungi stimulate organic phosphate mobilization associated with changing bacterial community structure under field conditions. Environmental Microbiology, 20 (7), 2639-2651, https://doi.org/10.1111/1462-2920.14289.

146. Yao, Q., Li, Feng, G. and Christie, P., 2001. Influence of extraradical hyphae on mycorrhizal dependency of wheat genotypes, Communication in Soil Science and Plant Analysis, 32, pp.3307–3317, https://doi.10.1081/CSS-120001122.

148. in understanding transport, sensing, and signaling of the plant nutrient phosphorus. The Plant cell, 36(5), pp.1504–1523, https://doi.org/10.1093/plcell/koad326.