



Publisher: Soil Science Society of Iran

*Journal of Soil Biology*<https://sbj.areeo.ac.ir/>

Review article

## Plant-mycorrhiza responses to drought stress: Analysis of vital processes and defense mechanisms

Habiballah Nadian Ghomsheh<sup>1\*</sup> <sup>1</sup> Professor, Agricultural Sciences and Natural Resources University of KhozestanE-mail: [nadian\\_habib@yahoo.com](mailto:nadian_habib@yahoo.com)

## Article Info

## Extended Abstract

**Received:** 2025-12-16**Accepted:** 2026-02-24**Keywords:**

Aquaporin,  
Enzymatic and non-enzymatic antioxidants,  
Drought stress,  
Mycorrhizal fungi,  
Reactive oxygen species (ROS).

**Corresponding author's email:**

[nadian\\_habib@yahoo.com](mailto:nadian_habib@yahoo.com)

**Doi:**

10.22092/SBJ.2026.3716  
33.290

**Background and Objectives:** Drought stress is one of the most critical challenges in agriculture, especially in arid and semi-arid regions. In light of ongoing climate change and prolonged drought periods, this issue has posed a serious threat to food security, particularly in countries located in Western Asia. Drought stress severely affects many physiological, enzymatic, biochemical, and nutritional processes in plants. Among the most important physiological and biochemical effects of drought stress are disturbances in photosynthesis and the photosynthetic electron transport chain, intercellular CO<sub>2</sub> concentration, photosynthetic rate, stomatal conductance, transpiration rate, excessive production of reactive oxygen species (ROS), disruptions in plant water potential, and alterations in the regulation and synthesis of enzymatic, non-enzymatic, and hormonal osmolytes. To cope with the damage caused by drought stress, plants—alongside appropriate morphological adjustments activate a set of protective mechanisms (such as increased synthesis of antioxidant metabolites) and regulatory mechanisms (such as enhancing osmotic regulators) in conjunction with molecular responses. In fact, upon perceiving stress signals through the roots, the plant increases the expression of regulatory protein genes such as calcium-dependent protein kinases and mitogen-activated protein kinases, as well as the expression of genes involved in the synthesis of osmolytes including proline, glycine betaine, LEA proteins, and soluble sugars. These responses not only mitigate oxidative stress but also help improve plant water relations. The defensive mechanisms of plants in symbiosis with arbuscular mycorrhizal fungi are activated synergistically to counteract drought stress.

**Review Methods:** Numerous studies have highlighted the pivotal role of soil organisms, particularly arbuscular mycorrhizal fungi, in alleviating the detrimental effects of drought stress and mediating the shared defense mechanisms between plants and fungi. These investigations encompass a wide range of plant responses under drought conditions, both in the presence and absence of mycorrhizal associations, and are derived from peer-reviewed journals and reputable scientific databases. This analytical review synthesizes the findings of researchers in the field, drawing on up-to-date studies on drought stress physiology, antioxidant metabolism, osmolyte accumulation, and molecular responses, accessed through major international databases including Web of Science and Scopus. Furthermore, Google Scholar provided a freely accessible platform for identifying recent publications, while specialized resources such as ScienceDirect, SpringerLink and Taylor & Francis offered valuable journal articles, book chapters, and authoritative reference works in the fields of mycorrhizal symbiosis and soil ecology.

**Results:** Under drought stress, plant water relations are disrupted due to a reduction in the moisture potential gradient between the soil solution and plant tissues. Stomatal closure, aimed at reducing water loss, is one of the plant's earliest responses to drought conditions. This stress not only impairs photosynthetic processes but also leads to excessive production and accumulation of reactive oxygen species (ROS), resulting in oxidative damage at the cellular level. To cope with the damaging effects of drought stress, plants along with appropriate morphological adjustments activate a series of protective mechanisms (such as enhanced synthesis of antioxidant metabolites), regulatory mechanisms (such as increased osmotic adjustment), and molecular responses. Numerous studies have shown that mycorrhizal fungi can participate in these protective and regulatory mechanisms, thereby enhancing the host plant's adaptive capacity through various pathways. Mycorrhizal colonization supports the plant by promoting the synthesis and accumulation of osmotic regulators and antioxidant compounds, thus providing effective protection under drought conditions. A reduction in osmotic metabolites is considered a drought avoidance mechanism, whereas increased accumulation of osmotic regulators and antioxidant compounds represents a drought tolerance strategy. In the interaction between mycorrhizal fungi and aquaporins in reducing drought stress in the host plant, several mechanisms are involved. Among these mechanisms is the upregulation or stabilization of key aquaporin genes such as PIP1;6, PIP2;1, and PIP2;5. Gene expression regulation—particularly when mediated by mycorrhizal fungi—constitutes one of the earliest and most important mechanisms enabling drought tolerance. The interaction between aquaporins and stomata under drought conditions is coordinated by mycorrhizal fungi in a manner that ensures optimal water relations depending on the intensity of the drought and the plant's sensitivity to it. Upon sensing drought stress through their root system, plants transmit signals to various organs to adjust cellular processes accordingly. One such response is the synthesis of osmolytes such as proline, glycine betaine, and LEA proteins, which contribute to physiological, biochemical, and molecular adjustments that improve osmotic potential, enhance water relations, maintain cellular homeostasis, and ultimately increase drought tolerance—particularly in the presence of mycorrhizal fungi. Additionally, mycorrhizal plants exhibit enhanced synthesis of enzymatic antioxidants such as superoxide dismutase (SOD) and catalase (CAT), as well as antioxidant-related phytohormones including gibberellic acids, abscisic acid (ABA), indole-3-acetic acid (IAA), and jasmonic acid (JA). These compounds, each with distinct and sometimes contrasting physiological roles, act in a coordinated and synergistic manner to substantially mitigate the detrimental effects of drought stress on plant growth, nutrition, and physiological performance.

**Conclusion:** Plants employ complex antioxidant defense systems to mitigate the damaging effects of drought stress, relying on both enzymatic and non-enzymatic metabolites. Arbuscular mycorrhizal fungi substantially strengthen these defenses by enhancing ROS scavenging, stabilizing photosynthetic and redox processes, and improving osmotic adjustment, nutrient uptake, and the expression of drought-responsive genes. This symbiosis effectively contributes to ROS homeostasis and reduces oxidative damage, thereby improving plant resilience under water-limited conditions. Despite recent advances in molecular biology that have clarified elements of ROS signaling, antioxidant pathways, and hormonal crosstalk, many aspects of plant–mycorrhiza interactions under drought remain unresolved. Continued research using modern biotechnological approaches is essential for uncovering these mechanisms and developing more drought-tolerant crops that can support future global food security.

---

**Cite this article:** Nadian Ghomsheh, H., 2026. Plant-mycorrhiza responses to drought stress: Analysis of vital processes and defense mechanisms. Review article, *Journal of Soil Biology*, 14 (1), 19-60 .




**DOI:** 10.22092/SBJ.2026.371633.290

**Publisher:** Soil Science Society of Iran



## مقاله مروری

## پاسخ‌های گیاه- قارچ میکوریز به تنش خشکی: واکاوی فرآیندهای زیستی و سازوکارهای دفاعی

حبیب‌اله نادیان قمشه<sup>۱\*</sup> 

<sup>۱</sup>استاد دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان، [nadian\\_habib@yahoo.com](mailto:nadian_habib@yahoo.com)

دریافت: ۱۴۰۴/۰۹/۲۵ پذیرش: ۱۴۰۴/۱۲/۰۵

## چکیده

تنش خشکی یکی از مهم‌ترین چالش‌های کشاورزی در مناطق خشک و نیمه‌خشک است که سبب آسیب‌های فراوان از جمله صدمات اکسیداتیو در گیاهان می‌شود. تحت تنش خشکی، بسیاری از فرایندهای زیستی گیاه عمدتاً به سبب انباشت گونه‌های فعال اکسیژن مختل می‌شود. سازوکارهای متنوع دفاع آنتی‌اکسیدانی، گیاهان را قادر می‌سازد تا ضمن مقابله با تنش اکسیداتیو، توازن ردوکس و همسازی گونه‌های فعال اکسیژن را در شرایط تنش تا حدودی حفظ کنند. آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان کلیدی مانند سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز نقش بسیار مهمی در خنثی کردن گونه‌های فعال اکسیژن دارند، حال آنکه آنتی‌اکسیدان‌های غیر آنزیمی بیشتر از طریق مهار و دفع گونه‌های فعال اکسیژن در کاهش تنش اکسیداتیو شرکت می‌کنند. سازوکارهای دفاعی گیاهان در همزیستی با قارچ‌های میکوریز آربسکولار در مقابله با تنش خشکی به صورت هم‌افزایی مشاهده می‌شود. قارچ‌های میکوریز علاوه بر فعالیت‌های آنتی‌اکسیدانی خود از طریق طیف وسیعی از متابولیت‌ها، قادرند با تنظیمات اسمزی، بیان ژن‌های کلیدی پاسخ‌دهنده به خشکی و نیز بهبود تغذیه گیاه آسیب‌های ناشی از تنش خشکی در گیاه میزبان خود را کاهش دهند. هر چند پیشرفت‌های اخیر با استفاده از زیست‌شناسی مولکولی و مهندسی ژنتیک تا حدودی توانسته است چگونگی سیگنال‌دهی گونه‌های فعال اکسیژن و سیستم‌های آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی و غیر آنزیمی و نیز برهمکنش‌های پیچیده هورمونی در پاسخ به تنش خشکی را روشن کنند، ولی هنوز بسیاری از این سازوکارها ناشناخته باقی مانده است. بدون شک پژوهش‌های آینده با تمرکز بر زوایای ناشناخته و پنهان تنظیم‌کننده‌های اصلی پاسخ‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی گیاه در برابر تنش خشکی می‌توانند به توسعه کشاورزی پایدار و مقاوم به خشکی کمک کنند.

**واژه‌های کلیدی:** آکوپورین، آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی و غیر آنزیمی، تنش خشکی، قارچ‌های میکوریز، گونه‌های فعال اکسیژن.

## مقدمه

در فرایندهای مهم گیاه دارند ولی عدم توازن بین تولید و از بین رفتن این گونه‌های فعال هم‌چنانکه خواهیم دید منجر به آسیب‌های زیستی فراوان می‌شود (Maurya, 2020; Khatri and Rathore, 2022). جهت کاهش اثرات زیان‌آور تنش خشکی بر گیاه راهکارهای مدیریتی از جمله مدیریت مصرف کود به‌ویژه کودهای نیتروژنی، مدیریت مصرف آب و استفاده از رقم‌های گیاهی مقاوم به تنش خشکی پیشنهاد شده است. این راهکارها بسته به ویژگی‌های خاک، نوع گیاه و مراحل رشد آن متفاوت‌اند. استفاده از برقراری همزیستی گیاه با قارچ‌های میکوریز آربسکولار و بهبود روابط آبی آن از جمله راهکارهایی است که طی دهه‌های اخیر توصیه شده است. تأثیر تنش خشکی بر گیاهان همزیست با قارچ‌های میکوریز آربسکولار تا کنون در مطالعات زیادی مورد بررسی قرار گرفته شده است. از سال ۱۹۷۱، زمانی که Mosse و Hyman و پس از آن Safir و همکاران (۱۹۷۱) برای نخستین بار نشان دادند که همزیستی میکوریزی می‌تواند پیامدهای تنش خشکی در گیاه پیاز را کاهش دهد، تاکنون یافته‌های متعددی در این قارچ‌های میکوریز بر کاهش تنش خشکی در گیاه را تأیید نمی‌کنند (Pons and muller, 2022; Orine et al., 2022; Auge et al., 1995; Matur and Yas, 1995; بسیاری از کارهای انجام شده اثرات مثبت این همزیستی در کاهش تنش خشکی در گیاهانی نظیر سیب (Huang et al., 2020)، انگور (Ye et al., 2022)، لیمو (Haghighat al., 2020)، سورگوم (Nadian, 2011)، بلوبری (Nia et al., 2013)، ذرت (Gui et al., 2021)، برنج (Chareesri et al., 2020)، گندم دروم (Al-Karaki, 1998)، سویا (Grumberg et al., 2015)، گوجه فرنگی (Tahiri et al., 2022)، لوبیا (Al-Amiri, 2021)، تره (Jokar et al., 2015) و غیره به خوبی گزارش شده است. نتایج مطالعات انجام شده نشان می‌دهد که قارچ‌های

تنش خشکی به عنوان یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیر زنده از عوامل عمده و محدود کننده تولیدات کشاورزی در مناطق خشک و نیمه‌خشک است. این موضوع با توجه به بروز تغییرات آب و هوایی و خشک‌سالی‌های طولانی و ممتد امنیت غذایی را به خصوص در کشورهای واقع در غرب آسیا از جمله ایران با خطر جدی مواجه ساخته است. مناطق خشک که شامل مناطق فراهخشک، خشک و نیمه‌خشک می‌شوند (بدون احتساب قطب جنوب و گرینلند)، بیش از ۴۰ درصد از سطح خشکی‌های کره زمین را تشکیل می‌دهند (United Nation, 2024). این مناطق در آفریقا، آسیا و بخش‌هایی از آمریکای لاتین و استرالیا گسترده‌اند. حدود ۲/۸ میلیارد نفر از جمعیت جهان در این مناطق زندگی می‌کنند و این رقم در حال افزایش است. مطالعات اقلیمی و نقشه‌های پوشش زیست‌محیطی ایران نشان می‌دهند که بیش از ۸۰ درصد از مساحت ایران در مناطق خشک و نیمه‌خشک قرار دارد. در واقع فقط بخش کوچکی (حدود ۷ درصد) از ایران در عرصه‌های جنگلی و پرآب واقع شده است (OECD<sup>1</sup>, 2025).

تنش خشکی به بسیاری از فرایندهای فیزیولوژیک، آنزیمی، بیوشیمیایی و تغذیه‌ای گیاه آسیب جدی می‌رساند. از مهم‌ترین اثرات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی تنش خشکی بر گیاه می‌توان به اختلال در فتوسنتز و زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی، غلظت CO<sub>2</sub> بین سلولی، سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، سرعت تعرق، تولید بیش از حد گونه‌های فعال اکسیژن، اختلال در پتانسیل آبی گیاه، تغییر در تنظیمات و سنتز اسمولیت‌های آنزیمی، غیرآنزیمی و هورمونی گیاه اشاره نمود (Li et al., 2017; Li et al., 2022, Sood, 2025). بخشی از آسیب‌های وارده به گیاه در شرایط تنش خشکی مربوط است به افزایش تولید گونه‌های فعال اکسیژن<sup>۲</sup> و گونه‌های فعال نیتروژن<sup>۳</sup> است. اگر چه تولید این گونه‌ها نقش بسیار ارزنده

<sup>3</sup> Reactive nitrogen spices (RNS)

<sup>1</sup> The Organisation for Economic Co-operation and Development (OECD)

<sup>2</sup> Reactive oxygen spices (ROS)

پروتئین‌های LEA<sup>۲</sup> و فندهای محلول، نه تنها قادر است تنش‌های اکسیداتیو وارده را کاهش دهد بلکه قادر است روابط آبی خود را بهبود بخشد (Ashraf and Foolad, 2007; Nawaz and Wang, 2020). نتایج بسیاری از مطالعات نشان می‌دهد که قارچ‌های میکوریز قادرند در سازوکارهای حفاظتی و تنظیمی گیاه در مقابله با تنش خشکی شرکت کنند و توانایی گیاه میزبان خود را به راه‌های گوناگون هم‌چنان که خواهیم دید افزایش دهد. اگر چه نقش مثبت قارچ‌های میکوریز در کاهش اثرات تنش خشکی در گیاهان میزبان به خوبی نشان داده شده است ولی اینکه این نقش بیشتر از کدام طریق مرفولوژیک، فیزیولوژیک، ملکولی و یا ترکیبی از آنها باشد به خوبی شناخته نشده است. به سبب پیچیدگی سازوکارها در مقابله با تنش خشکی و متغیر بودن عوامل دخیل نظیر نوع گیاه، شدت تنش خشکی، زمان اعمال تنش (مراحل رشدی گیاه) از یک طرف و از طرف دیگر چگونگی فعال شدن سازوکارهای دفاعی و تنظیمی گیاه در سیگنال‌های محیطی و مسیرهای مختلف سیگنال‌دهی در اندام‌های گیاه، نیاز است تا مطالعات بیشتری برای درک بهتر این سازوکارها صورت گیرد. این مقاله‌ی تحلیلی یک بررسی موشکافانه از دانش بدست آمده از پاسخ گیاه در مواجهه با تنش خشکی است. در این بررسی، سازوکارهای مختلفی که گیاه، با حضور و بدون حضور قارچ میکوریز آریسکولار، در مواجهه با تنش خشکی بکار می‌برند و مبتنی است بر پاسخ‌های مرفولوژیک، فیزیولوژیک و ملکولی که به عنوان سازوکارهای دفاعی گیاه نیز شناخته می‌شوند ارائه و مورد بحث قرار می‌گیرند.

### مقابله گیاهان با تنش خشکی

بر اساس یک تعریف پذیرفته شده، گیاهان در مواجهه با تنش خشکی عمدتاً به دو دسته تقسیم می‌شوند: گیاهان اجتناب‌کننده از خشکی<sup>۳</sup> و گیاهان متحمل به خشکی<sup>۴</sup>. در "اجتناب از خشکی" گیاه تحت تنش با ایجاد

میکوریز در طی دوره تنش خشکی از راه‌های مختلف نظیر افزایش جذب آب و عناصر غذایی به خصوص فسفر، سنتز و تجمع تنظیم‌کننده‌های اسمزی نظیر فندها، پرولین و پلی‌امین‌ها، افزایش متابولیت‌های آنتی‌اکسیدان نظیر گلوکاتینون و فلاونوئیدها، افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان نظیر سوپر اکسید دیسموتاز و نیز بهبود تبادلات گازی نظیر فتوستتوز، هدایت روزنه‌ای و تعرق باعث کاهش اثرات مخرب تنش خشکی بر گیاه می‌شوند (Ding et al., 2016; Ye et al., 2022). در شرایط تنش خشکی، وابستگی گیاه به قارچ‌های میکوریز معمولاً افزایش می‌یابد (Jokar et al., 2013) و این می‌تواند به کارایی بیشتر قارچ، هم‌چنانکه خواهیم دید، در جذب بیشتر فسفر (Nadian, 2025) و کاهش تنش خشکی منجر شود.

در شرایط تنش خشکی، روابط آبی گیاه به علت کاهش اختلاف پتانسیل رطوبتی بین محلول خاک و گیاه دچار آسیب می‌شود. بسته شدن روزنه‌ها به منظور کاهش از دست دادن آب از اولین اقدامات گیاه در مقابله با تنش خشکی است. این اقدام منجر به کاهش جذب دی‌اکسید کربن به سبب بسته شدن روزنه‌ها و در نتیجه کاهش فرایندهای فتوسنتزی است. این کاهش در فتوستتوز باعث ناتوانی گیاه در استفاده و جذب الکترون‌ها شده و به این ترتیب نشت الکترون‌ها سبب احیای اکسیژن و تولید بیش از حد گونه‌های فعال اکسیژن و نیتروژن می‌شود. گیاهان برای مقابله با آسیب‌های ناشی از تنش خشکی علاوه بر تغییرات مرفولوژیک مناسب مجموعه‌ای دیگر از سازوکارهای حفاظتی (افزایش سنتز متابولیت‌های ضد اکساینده)، سازوکارهای تنظیمی (افزایش تنظیم‌کننده‌های اسمزی) در برهمکنش با سازوکارهای ملکولی را بکار می‌برند. در واقع، گیاه پس از دریافت سیگنال‌های تنش از طریق ریشه با بیان افزایشی ژن‌های پروتئین‌های تنظیمی نظیر پروتئین کینازهای وابسته به کلسیم<sup>۱</sup> و پروتئین کینازهای فعال شده توسط میتوزن و نیز بیان ژن‌های دخیل در سنتز اسمولیت‌ها نظیر پرولین، گلیسین بتائین،

<sup>3</sup> Drought avoidance

<sup>4</sup> Drought resistance

<sup>1</sup> Calcium-dependent protein kinase

<sup>2</sup> Late embryogenesis abundant

و ترکیب‌های آنتی‌اکسیدان قادر است گیاه را در شرایط تنش خشکی محافظت کند (Laxa et al., 2019). می‌توان گفت که کاهش در متابولیت‌های اسمزی به عنوان یک سازوکار اجتناب از خشکی و افزایش و تجمع تنظیم‌کننده‌های اسمزی و ترکیبات آنتی‌اکسیدان (ضد اکساینده) به عنوان یک سازوکار مقاومت به خشکی تلقی می‌شود. در خصوص تحمل گیاهان میکوریزی به تنش خشکی در ادامه به‌طور مبسوط بحث و توضیح داده خواهد شد. در ارتباط با سازوکارهای مقابله گیاه با تنش خشکی، علاوه بر استفاده از "اجتناب از خشکی" و "تحمل به خشکی" که در بالا به آنها اشاره گردید، دو اصطلاح دیگر نیز بکار برده می‌شود: یکی "فرار از خشکی"<sup>۳</sup> و دیگری "بازیابی از خشکی"<sup>۴</sup> (Lou, 2010; Shavrukov et al., 2017; Volaire, 2018). در شرایط وجود تنش خشکی، چنانچه گیاه بتواند چرخه زندگی خود را قبل از مواجهه با شرایط خشکسالی شدید کامل کند به نوعی توانسته است از تنش خشکی فرار کند. این استراتژی شامل رشد سریع و گلدهی زودهنگام برای اطمینان از تولید مثل قبل از محدود شدن شدید آب است. اساساً، گیاهانی که از این سازوکار استفاده می‌کنند، با تکمیل مرحله تولید مثل خود قبل از شروع دوره خشکی، از پیامدهای اثرات آن "فرار" می‌کنند. در تعریف بازیابی از خشکی، می‌توان گفت بازیابی از خشکی به توانایی گیاه در بازیابی پس از یک دوره خشکسالی شدید و تحمل صدمات اشاره دارد که طی آن آثار تنش خشکی پس از بازیابی تا حدودی از بین می‌رود.

### جریان آب در ریشه

یکی از مسیرهای جریان آب در امتداد شعاعی ریشه (فاصله بین اپیدرم ریشه و آوند چوبی) مسیر آب از طریق منافذ موجود در دیواره سلولی است. به این مسیر حرکت آب، مسیر آپوپلاستی<sup>۴</sup> گفته می‌شود که توسط تعلق و بر پایه شیب هیدرواستاتیک صورت می‌گیرد. به منافذ موجود در دیواره سلولی که مسیر پیوسته‌ای را از اپیدرم

تغییراتی مانند اصلاح ویژگی‌های مورفولوژیک، می‌تواند با افزایش جذب آب یا به حداقل رساندن تلفات آن، میزان آب موجود در اندام‌های خود را حفظ کند. تغییرات مورفولوژیک شامل توسعه مؤلفه‌های رشدی ریشه نظیر افزایش انشعاب بندی ریشه (انبوهی ریشه)، قطر ریشه و افزایش تراکم ریشه‌های مویی جهت جذب بیشتر آب (کاهش نسبت برگ به ریشه) و نیز افزایش ضخامت کوتیکول غیرقابل نفوذ برگ‌ها جهت کاهش تبخیر از اندام‌های هوایی گیاه است. علاوه بر این، گیاه جهت اجتناب از خشکی با انجام اقدامات دیگری نظیر کاهش پتانسیل آب برگ، بسته نگاه داشتن روزه‌های خود، بهبود تغذیه، بهبود کارایی فتوسنتزی (سیستم نوری II) و نیز بهبود هدایت هیدرولیکی خود با خشکی مقابله می‌کند. در "تحمل به خشکی" گیاه با انجام فرایندهای مختلف فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و ملکولی با خشکی مقابله می‌کند (Parent et al., 2009; Candar-Cakir et al., 2016; Xie et al., 2018; Haung et al., 2020) این اقدام به خصوص زمانی که گیاه با قارچ‌های میکوریز آربسکولار همزیست است به میزان قابل توجهی افزایش می‌یابد. در واقع، کلونیزاسیون میکوریزی هم از طریق اجتناب از خشکی و هم از طریق تحمل به خشکی گیاه میزبان خود را در شرایط تنش خشکی محافظت می‌کند (Ruiz-Sanchez et al., 2010, 2011). در اجتناب از خشکی، میزان این اجتناب با حضور قارچ میکوریزا به میزان بهبود مؤلفه‌های رشدی و تغذیه‌ای گیاه میزبان بستگی دارد. با این حال، چنانچه میزان رشد و وضعیت تغذیه‌ای گیاه میکوریزی در نظر گرفته نشود، می‌توان کاهش تنش خشکی در گیاه میکوریزی را به جذب بیشتر آب مرتبط دانست. به بیان دیگر، وجود شبکه گسترده‌ای از هیف‌های خارجی<sup>۱</sup> قارچ‌های میکوریز در خاک به عنوان ادامه سیستم ریشه‌ای گیاه میزبان عمل نموده و قادر است آب و مواد غذایی را از مناطق دور از دسترس ریشه به گیاه انتقال دهد. در تحمل به خشکی، کلونیزاسیون میکوریزی با ساخت و تجمع بیشتر تنظیم‌کننده‌های اسمزی

<sup>3</sup> Drought recovery

<sup>4</sup> Apoplastic

<sup>1</sup> Extraradical hyphae

<sup>2</sup> Drought escape

ریشه تا آوندهای چوبی ایجاد می‌کند فضای آزاد دونان نیز گفته می‌شود (Marschner, 2012). حرکت آب در ریشه از طریق مسیر آپوپلاستی بیشتر زمانی صورت می‌گیرد که گیاه تحت تنش خشکی خاک قرار ندارد. مسیر دیگر حرکت آب در امتداد شعاعی ریشه، انتقال سلول به سلول است که از طریق پلاسمودسماتا انجام می‌شود و به آن مسیر سیمپلاستی<sup>۱</sup> گفته می‌شود. این مسیر بر اساس اختلاف پتانسیل اسمزی بین محلول خاک و شیره آوند چوبی تنظیم می‌گردد (Steudle and Peterson, 1998; Steudle, 2000).

زمانی که گیاه تحت تنش خشکی قرار دارد مسیر سلول به سلول اهمیت بیشتری پیدا می‌کند و این مسیر نیز متأثر از تعداد و فراوانی منافذ آکواپورین<sup>۲</sup>ها قرار می‌گیرد (Maurel et al., 2008). به آکواپورین‌ها پروتئین‌های غشایی و یا کانال‌های پروتئینی گفته می‌شود که عبور آب و یا سایر ملکول‌های کوچک را از غشاهای سلولی تسهیل می‌کنند. این منافذ در غشا پلاسمایی، شبکه‌های اندوپلاسمایی، پلاستیدها و نیز در غشاهای واکوئلی (تونوپلاست) سلول حضور دارند. دو زیر خانواده این پروتئین‌ها شامل آکواپورین‌های غشای پلاسمایی<sup>۳</sup> و غشای واکوئلی<sup>۴</sup> نقش مهمی را در تورژنسانس سلولی در شرایط تنش خشکی به عهده دارند. آکواپورین‌ها نه تنها در سیگنال‌دهی اسید آبسزیک و گونه‌های فعال اکسیژن نقش دارند بلکه در همستازی آب و املاح در ریشه‌ها و برگ‌ها به خصوص در شرایط تنش خشکی با حضور قارچ‌های میکوریز نیز نقش مهمی به عهده دارند (Conner et al., 2013; Paluch-Lubawa et al., 2024). بعضی از آکواپورین‌های ریشه مانند PIP1;2، PIP2;1 و TIP در هدایت هیدرولیکی ریشه و همان‌طور میزان جذب آب از خاک نقش دارند. آکواپورین‌های غشایی به تعداد زیاد و وظایف گوناگون در گیاهان یافت می‌شوند. مثلاً در گیاه ذرت میکوریزی شده و تحت تنش خشکی، با استفاده از الکتروفورز ایزوالکتریک تعداد ۱۳ کمپلکس آکواپورین شناسایی شده است.

<sup>۴</sup> Tonoplast membrane Intrinsic Proteins (TIP)

<sup>۵</sup> *Arabidopsis thaliana*

<sup>۶</sup> Mycorrhizal dependency

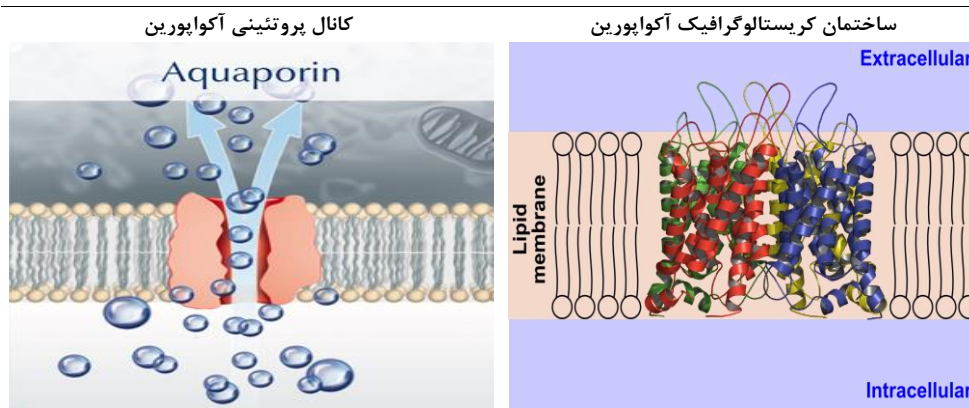
<sup>۱</sup> Symplastic

<sup>۲</sup> Aquaporin

<sup>۳</sup> Plasma membrane Intrinsic Proteins (PIP)

واقع، توانایی گیاهان میکوریزی در انتخاب مسیر مناسب برای انتقال آب می‌تواند انعطاف‌پذیری بیشتری را در پاسخ گیاه به شدت تنش خشکی و سایر عوامل محیطی فراهم کرده و انتقال آب را مطابق با نیاز اندام‌های هوایی گیاه میزبان تنظیم کند.

کدام طریق آپوپلاستی و یا سلول به سلول (آکوپورین) صورت می‌گیرد؟ برای پاسخ به این پرسش نتایج نشان می‌دهد که قارچ میکوریز *راینوزفانگوس اینتررادیسز*<sup>۱</sup> همزیست با ذرت و گوجه فرنگی قادر است تغییر بین مسیرهای انتقال آب آپوپلاستی و سیمپلاستی را بر حسب نیاز گیاه تحت تنش تنظیم کند (Barzana et al., 2012).



شکل ۱ - در تصویر سمت چپ یک منفذ آکوپورین در میان لایه لیپیدی غشا پلاسمایی سلول به همراه حرکت ملکول‌های آب از این منفذ و در تصویر سمت راست ساختار کریستالوگرافیک پروتئینی آکوپورین که مشتمل بر زنجیره‌ای از اسید آمینه‌های سازنده است. (Nadian, 2025).

**Figure 1.** In the left image, an aquaporin pore is shown within the lipid bilayer of the cell plasma membrane, along with the movement of water molecules through this pore; and in the right image, the crystallographic structure of the aquaporin protein is illustrated, which consists of a chain of its constituent amino acids (Nadian, 2025).

ساختارهای قارچ میکوریز، بیان ژن‌های کدکننده آکوپورین‌ها در شرایط خشکی افزایش می‌یابد. برای مثال، در ذرت، قارچ میکوریز موجب افزایش بیان ژن‌های *ZmPIP* و *ZmTIP* در تنش خشکی می‌شود (Barzana et al., 2014; Wang et al., 2024). بیان افزایشی ژن‌های آکوپورین منجر به بهبود انتقال آب و افزایش هدایت هیدرولیکی ریشه گیاه میزبان می‌شود (Aroca et al., 2007). این نتایج نشان می‌دهد که آکوپورین‌ها در هموستازی آب بافت‌های گیاهی نقش بسیار حیاتی ایفا می‌کنند. هر چند در بعضی از مطالعات، افزایش مقاومت به تنش خشکی در گیاه میکوریزی مشاهده شده است ولی هیچگونه افزایش بیان ژن‌های دخیل در منافذ آکوپورین‌ها ملاحظه نشد (Porcel et al., 2006; Aroca et al., 2006).

میزان تأثیر قارچ میکوریز در افزایش و گسترش آکوپورین‌ها بستگی به درجه تحمل گیاه میزبان به تنش خشکی و شیوه مقابله با آن دارد. به عنوان مثال، زمانی که گیاه همزیست با قارچ میکوریز از طریق "اجتناب از خشکی" با خشکی مقابله می‌کند قارچ میکوریز اقدام به تنظیم کاهشی بیان ژن‌های آکوپورین دخیل می‌کند. این اقدام سبب می‌شود تا با بسته نگاه داشتن روزنه‌ها گیاه بتواند آب کمتری را از دست بدهد و با خشکی بیشتر مقاومت کند. به عکس در گیاهانی که از طریق "تحمل به خشکی" با تنش مقابله می‌کنند قارچ‌های میکوریز با بیان افزایشی ژن‌های دخیل نظیر *PIP1;6*، *PIP2;1*، *PIP2;5* به بهبود روابط آبی گیاه کمک می‌کنند. در این راستا، پژوهش‌های متعدد نشان می‌دهد که هم در ریشه گیاهان میزبان و هم در

<sup>1</sup> *Rhizophagus intraradices*

2017, Mhamdi and Van- Breusegem, 2018; Mansoor et al., 2022; Khan et al., 2023). علاوه بر این، گونه‌های فعال اکسیژن با حس کردن تنش‌های غیرزیستی و زیستی و با سیگنال دهی، سلول‌ها را قادر می‌سازند تا به محرک‌های مختلف پاسخ‌های دفاعی لازم را بدهند. مجموعه‌ی این پاسخ‌ها به ایجاد سازوکارهای دفاعی گیاه کمک می‌کند. گونه‌های فعال اکسیژن و گونه‌های فعال نیتروژن ممکن است به طور هم‌افزایی وظایف مشترکی را در پاسخ به تنش‌های زنده و غیر زنده از خود نشان دهند. به عنوان مثال، مونواکسید نیتروژن ( $\text{NO}$ ) در برهمکنش با گونه‌های فعال اکسیژن قادرند نقش لازم برای مقابله با پاتوژن‌های گیاهی را ایجاد نمایند (Wang et al., 2014). علی‌رغم اثرات مفید این گونه‌ها در فرایندهای حیاتی گیاه، تولید بیش از حد آنها تحت تأثیر سموم، عناصر سنگین و تنش‌ها از جمله تنش خشکی بسیار خطرناک بوده و سبب آسیب‌های فراوان اکسیداتیو سلولی می‌شوند (Maurya, 2020; Khatri and Rathore, 2022). بنابراین، هموستازی گونه‌های فعال برای حفظ سطوح مناسب رادیکال‌ها در یک تعادل پویا در فرایندهای فیزیولوژیک بسیار مهم است. توضیح این‌که گونه‌های فعال نظیر اکسیژن منفرد ( $\text{O}_2^{\cdot-}$ ) و یا پراکسید هیدروژن ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) گونه‌های غیر رادیکالی نیز نامیده می‌شوند (Corpas et al., 2018). مهمترین گونه‌های فعال اکسیژن و نیتروژن در (جدول ۱) به همراه نحوه تولید آنها نشان داده شده است.

(Uehlein, et al., 2007). نتایج این مطالعه و مطالعات ملکولی مشابه دیگر (Paluch-Lubawa and Polcyn, 2024; Wang et al., 2024) مبنی بر تسهیل و افزایش انتقال آب از قارچ میکوریز به گیاه میزبان نشان می‌دهد که تنظیم همزمان فعالیت‌های آنتی‌اکسیدان و بیان ژن‌های آکوپورین هم در گیاه میزبان و هم در قارچ سازوکار لازم برای افزایش مقاومت گیاه به تنش خشکی را مهیا می‌سازد. تعامل بین آکوپورین‌ها و روزنه‌ها در شرایط تنش خشکی به گونه‌ای توسط قارچ‌های میکوریز هماهنگ می‌شود تا با توجه به شدت تنش خشکی و میزان حساس بودن گیاه به تنش خشکی بهترین روابط آبی که مناسب با نیاز گیاه میزبان است فراهم شود. مطمئناً تأمین این شرایط برای گیاه با دخالت و وساطت فعالیت‌های هورمونی و آنزیمی در یک سلسله فرایندهای پیچیده و بعضاً ناشناخته صورت می‌گیرد. با توجه به مطالب فوق، می‌توان گفت که آکوپورین‌ها نه تنها در انتقال آب و هموستازی آن نقش مهمی دارند بلکه در بسیاری از فرایندهای فیزیولوژیک و بیوفیزیک نیز دخیل می‌باشند (Sun et al., 2024).

## رادیکال‌های آزاد

رادیکال‌های آزاد ملکول‌های ناپایداری هستند که حداقل یک الکترون جفت نشده در پوسته بیرونی خود دارند و این سبب شده تا عموماً آن‌ها واکنش‌پذیری بسیار بالایی داشته باشند. از مهمترین رادیکال‌های آزاد (جدول ۱) در سیستم‌های زیستی می‌توان به گونه‌های فعال اکسیژن و گونه‌های فعال نیتروژن اشاره نمود. این گونه‌های فعال در خلال واکنش‌های متابولیکی در اجزا سلولی مانند کلروپلاست‌ها، میتوکندری‌ها، پراکسی‌زوم‌ها، غشای پلاسمایی و دیواره سلولی تولید می‌شوند. آنها در طیف گسترده‌ای از فرایندهای زیستی مانند چرخه سلولی، جوانه‌زنی بذر، رشد و نمو، باز و بسته شدن روزنه‌ها، سیگنال دهی هورمونی، رسیدن میوه، پیری و در پاسخ به تنش‌ها غیر زنده و زنده نقش بسیار مهمی دارند (Mittler, 2008).

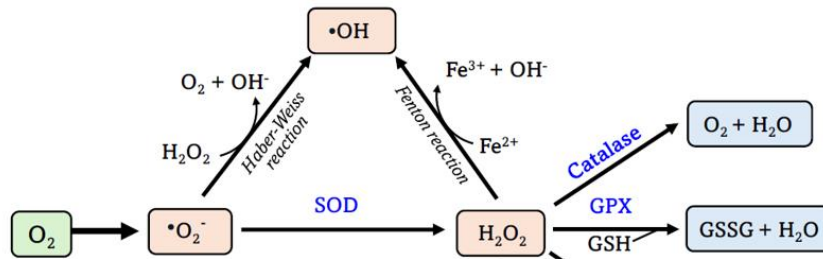
جدول ۱ - تولید برخی از گونه‌های فعال اکسیژن و نیتروژن مهم در خلال فرایندهای متابولیک

Table 1. Production of some important reactive oxygen and nitrogen species during metabolic processes.

منبع Source	تولید از طریق Production via	گونه اکسیژن فعال Reactive Oxygen Species
Karpinska and Foyer, 2024; Foyer and Hanke, 2022	۱- فرایندهای آنزیمی و غیر آنزیمی ۲- واکنش‌های انتقال الکترون، ۳- واکنش‌های خود-اکسیداتیو، ۴- احیای تک الکترونی، ۵- تولید عمده در میتوکندری، ۶- تولید با وساطت آنزیم‌هایی مانند سیکلواکسیژناز، لیپوکسیژناز و NADH دهیدروژناز	Superoxide anion ( $O_2^{\bullet-}$ )
Halliwell and Gutteridge, 1999; Chen and Schopfer, 1999; Smirnoff and Arnaud, 2019	۱- تولید در واکنش‌های فنتون و هابر-وایس: $Fe^{+2} + H_2O_2 \rightarrow Fe^{+3} + OH^{\bullet} + OH^-$ (Fenton reaction) ۲- تولید از فرم خنثی یون‌های هیدروکسید $O_2^{\bullet-} + H_2O_2 \rightarrow O_2 + OH^{\bullet} + OH^-$ (Haber-Weiss reaction)	Hydroxyl ( $OH^{\bullet}$ )
Jomova et al. 2023; Smirnoff and Arnaud, 2019; Kozlov et al., 2024	۱- تولید پروکسیل از طریق واکنش بین اکسیژن ملکولی و رادیکال‌های $R^{\bullet}$ و نیز تولید از طریق تجزیه پراکسیدهای آلکیل (ROOH): $R^{\bullet} + O_2 \rightarrow ROO^{\bullet}$ $2ROOH \rightarrow ROO^{\bullet} + RO^{\bullet} + H_2O$ ۲- تولید توسط برهمکنش‌های رادیکالی با لیپیدها و DNA	Peroxyl ( $ROO^{\bullet}$ )
Smirnoff and Arnaud, 2019; Mak et al., 2014; Reis et al., 2022	۱- فعال شدن آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز تحت تنش خشکی منجر به تولید سوپراکسید و پس از آن پراکسید هیدروژن. ۲- افزایش اسید آسبیزیک تحت تنش خشکی با وساطت آنزیم NADH اکسیداز و تولید پراکسید هیدروژن.	Hydrogen peroxide $H_2O_2$
Wang et al., 2010 Leon and Costa-Broseta, 2020; Bethke et al., 2004	۱- تولید از مسیر احیایی و واکنش‌های آنزیمی: نیترات و نیتريت ردوکتاز، گزانتین اکسیدوردوکتاز، ۲- تولید از طریق واکنش‌های غیر آنزیمی نیترات در محیط اسیدی سلول گیاهی (آپوپلاسمی): $2NO_2 + 2H^+ \leftrightarrow 2HNO_2 \leftrightarrow NO^{\bullet} + NO_2 + H_2O$ $\leftrightarrow 2NO + 1/2O_2 + H_2O$	Nitric oxide ( $NO^{\bullet}$ )
Staszek and Gniazdowska, 2020	پروکسی نیتريت از واکنش بین نیتريك اکسید ( $NO^{\bullet}$ ) و آنیون سوپر اکسید ( $O_2^{\bullet-}$ ) تشکیل می‌شود: $NO^{\bullet} + O_2^{\bullet-} \rightarrow OONO^-$	Peroxynitrite ( $OONO^-$ )

تبدیل نمایند (کادر صورتی). سوپراکسید تولید شده قادر است صدمات فراوانی را به اجزا سلولی و پروتئین‌های حاوی آهن و گوگرد و یا آنزیم‌های محتوی آهن (کاتالاز) و گوگرد (سیستئین و متیونین) وارد نماید. رادیکال سوپراکسید ( $O_2^{\bullet-}$ ) توسط آنزیم سوپراکسید دیسموتاز (SOD) تبدیل به پراکسید هیدروژن ( $H_2O_2$ ) می‌شود، کادر صورتی (شکل ۲).

تحت تنش خشکی اولین پاسخ گیاه کاهش جذب دی‌اکسید کربن به سبب بسته شدن روزنه‌ها و نتیجتاً کاهش فرایندهای فتوسنتزی است. اختلال ایجاد شده در زنجیره انتقال الکترون و عدم مصرف الکترون‌ها در فرایندهای فتوسنتزی سبب می‌شود تا الکترون‌ها پس از نشت و رسیدن به اکسیژن ملکولی (کادر سبز) قادر باشند آنرا احیا و به رادیکال‌های خطرناک سوپر اکسید ( $O_2^{\bullet-}$ )



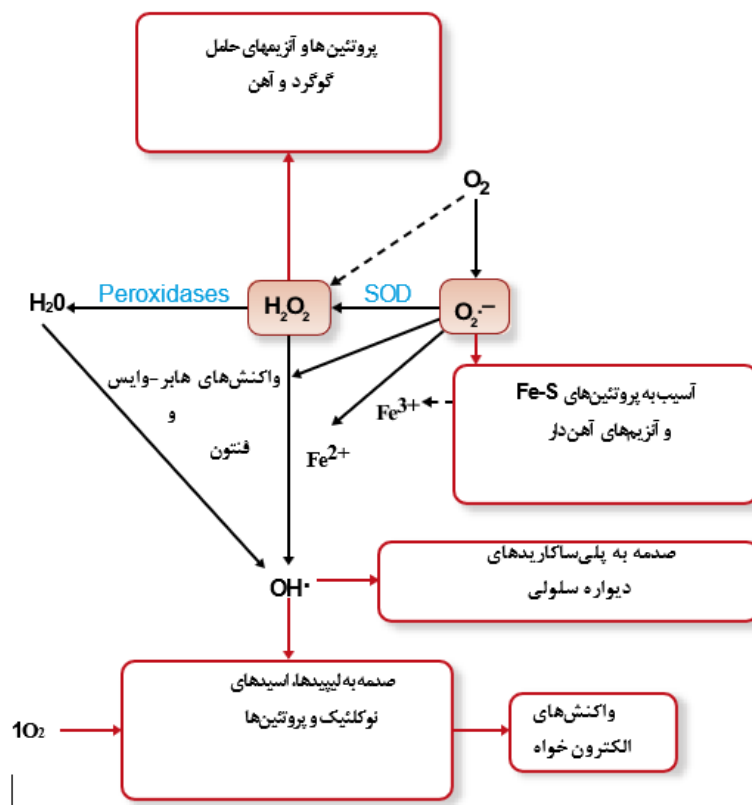
شکل ۲- مهمترین گونه‌های اکسیژن فعال و مسیر تولید آنها (با تغییراتی از Kozlov, et al., 2024)  
 Figure 2. Major Reactive Oxygen Species and Their Production Pathways (Adapted from Kozlov, et al., 2024)

است تنش‌های اکسیداتیو وارده را کاهش دهند (Ashraf and Foolad, 2007; Nawaz and Wang, 2020). پروتئین کینازهای وابسته به کلسیم بسیار متنوع می‌باشند و جمعاً در چهار خانواده تقسیم می‌شوند. این پروتئین‌های متصل به کلسیم نقش مهمی در فرایندهای دفاعی گیاه در شرایط تنش خشکی بازی می‌کنند. به عنوان مثال، با کلون نمودن دو ژن پروتئین کیناز وابسته به کلسیم در گیاه *آرابیدوپسیس تالیانا* و اعمال تنش خشکی در گیاه مشاهده گردید که این دو ژن در انتقال سیگنال تنش اسمزی در گیاه و افزایش مقاومت به خشکی نقش دارند (Urao et al., 1994; Delormel, and Boudsoq, 2019). نتایج مشابهی برای برنج تحت تنش نیز گزارش شده است (Saijo, 2001). گیاهان در شرایط طبیعی ممکن است هم‌زمان در معرض تنش‌های مختلفی قرار گیرند. در این حالت مجموعه‌ای پیچیده از پاسخ‌ها و برهمکنش آنها در سطوح فیزیولوژیک، متابولیک و مولکولی در گیاه فعال می‌شوند که با آنچه در شرایط تنش فردی رخ می‌هد متفاوت است (Demirel, et al., 2020). لذا نتایج بسیاری از مطالعات گزارش شده در این خصوص صرفاً تحت شرایط آزمایش انجام شده معتبر است و این ممکن است با آنچه در شرایط مزرعه رخ می‌دهد کاملاً مطابقت نداشته باشد.

پراکسید هیدروژن تولید شده طی دو واکنش پنتون و هابر-وایس قادر است رادیکال بسیار واکنش پذیر هیدروکسیل ( $\text{OH}\cdot$ ) را تولید کند. یون‌های هیدروکسیل، پراکسید هیدروژن، رادیکال سوپراکسید و اکسیژن تک اتمی ( $\text{IO}_2$ ) قادرند به کلیه ملکول‌های زیستی نظیر لیپیدها، اسیدهای نوکلئیک، پروتئین‌ها و سایر ترکیبات ساده تر آسیب جدی برسانند (شکل ۳). پراکسیداسیون لیپید به عنوان نمادی از آسیب سلولی اکسیداتیو ناشی از گونه‌های فعال اکسیژن در نظر گرفته می‌شود. از بین رفتن تمامیت سلولی نتیجه تخریب فسفولیپیدهای غشا پلاسمایی سلول است (Li et al., 2022; Sood, 2025). توجه شود در (شکل ۳) فلش‌های قرمز اثرات زیان آور گونه‌های اکسیژن فعال بر ملکول‌های زیستی را نشان می‌دهد. در (شکل ۲) اثرات سمی پراکسید هیدروژن توسط آنزیم‌های کاتالاز و گلوتامین پراکسیداز (GPX) از بین می‌رود.

گیاه برای مقابله با آسیب‌های اکسیداتیو ناشی از تنش سازوکارهای دفاعی خود را فعال می‌کند. گیاه پس از دریافت سیگنال‌های تنش از طریق ریشه با بیان ژن‌های پروتئین‌های تنظیمی نظیر پروتئین کینازهای وابسته به کلسیم<sup>۱</sup> و پروتئین کینازهای فعال شده توسط میتوژن و نیز بیان ژن‌های دخیل در سنتز اسمولیت‌ها نظیر پرولین، گلیسین بتائین، پروتئین‌های LEA و قندهای محلول قادر

<sup>۱</sup> Calcium-dependent protein kinase



شکل ۳- تولید رادیکال‌های آزاد تحت تنش خشکی و اثرات زیان‌بار آنها بر ملکول‌های زیستی (با تغییراتی از Smirnof and Arnaud, 2019).

Figure 3. Production of Free Radicals under Drought Stress and Their Deleterious Effects on Biomolecules (Adapted from Smirnof and Arnaud, 2019)

گلوکز، ساکاروز، پلی‌ال‌ها<sup>۱</sup> (مانند مانیتول) و غیره می‌باشند. در اینجا تنها به نقش بعضی از اسمولیت‌ها که نقش کلیدی و مهم‌تری در کاهش تنش خشکی دارند و پژوهش‌های فراوانی در مورد آن‌ها صورت گرفته شده پرداخته می‌شود.

### پرولین

اسید آمینه پرولین که به عنوان یک الفای ایمینو اسید طبقه‌بندی می‌شود نقش بسیار حیاتی در افزایش مقاومت گیاه به تنش‌های محیطی نظیر خشکی و شوری دارد. پرولین به عنوان یک اسمولیت در مقایسه با سایر اسید آمینه‌ها نقش مهم‌تری در تنظیم پتانسیل اسمزی بافت‌های گیاهی دارد. گیاهان معمولاً پس از دریافت تنش از طریق

نقش اسمولیت‌ها (متابولیت‌های) غیر آنزیمی در

### کاهش تنش خشکی در گیاهان میکوریزی

اسمولیت‌های گیاهی دسته‌ای از ترکیبات آلی می‌باشند که با انجام وظایف گوناگون قادرند گیاهان را در برابر تنش‌های غیر زیستی به خصوص تنش خشکی کمک کنند. مهمترین وظایف کلیدی اسمولیت‌ها تنظیم پتانسیل رطوبتی گیاه و حفظ تورژنس سلولی، حذف گونه‌های فعال اکسیژن و به طور کلی برقراری هموستاز سلولی است که طی آن حفاظت از تمامیت سلولی و فرایندهای آن را امکان پذیر می‌سازد. نمونه‌های رایج اسمولیت‌ها شامل اسیدهای آمینه (مانند پرولین و پروتئین‌های محلول)، بتائین‌ها (مانند گلیسین بتائین)، قندها (مانند فروکتوز،

<sup>۱</sup> پلی‌ال‌ها (Polyols) یکی از انواع الکل‌ها هستند که در ساختمان پلیمری خود حد اقل دو گروه هیدروکسیل دارند.

تجزیه یک ملکول پرولین معادل تجزیه ۳۰ ملکول ATP است (Atkinson, 1977).

نتایج کارهای انجام شده نشان می‌دهد که غلظت پرولین در گیاهان میکوریزی تحت تنش خشکی نسبت به گیاهان غیر میکوریزی می‌تواند بیشتر و یا کمتر باشد (جدول ۲). تفاوت مشاهده‌شده در تجمع پرولین در گیاهان میکوریزی تحت تنش خشکی می‌تواند به اختلاف در گونه‌های گیاهی مورد استفاده، جدایه‌ها و گونه‌های مختلف قارچ‌های میکوریز آربسکولار و همچنین تفاوت در شرایط رشد، به‌ویژه شدت و مدت زمان اعمال تنش خشکی مربوط باشد. به عنوان مثال زمانی که گیاه با قارچ میکوریز گونه *ذرتیکولا*<sup>۲</sup> همزیست شد میزان سنتز پرولین برابر با ۱۲۰ نانومول پرولین در هر گرم وزن تر گیاه بود، ولی وقتی با *رایزوفگوس ایریگولاریس* کلنی شد میزان پرولین سنتز شده برابر با ۴۰ نانومول پرولین در هر گرم وزن تر گیاه بود (Ruiz-Lozano et al., 1995). علاوه بر این، نتایج گزارش شده نشان می‌دهد که هنگامی که گیاهان تحت تنش خشکی قرار می‌گیرند، همزیستی میکوریزی سبب بهبود در پارامترهای فیزیولوژیک در گیاهان حساس به خشکی نسبت به گیاهان مقاوم به خشکی می‌شود (Quiroga et al., 2017). لذا می‌توان گفت گیاهان میکوریزی به طور نسبی آسیب‌های ناشی از خشکی را کاهش می‌دهند و با محتوای پرولین کمتر تنش را در مقایسه با گیاهان شاهد تحمل می‌کنند. کاهش پرولین در گیاهان میکوریزی تحت تنش خشکی می‌تواند توسط افزایش اسمولیت‌های دیگری نظیر فروکتوز، ساکارز و گلوکز نیز جبران شوند، همچنانکه نتایج گزارش شده توسط Wu et al., (2017) تائیدی است بر این مطلب. بر این اساس می‌توان گفت که تجمع بیشتر پرولین در گیاهان با تحمل به خشکی کمتر به عنوان یک عامل قوی در مقابله با تنش خشکی و نیز برقراری پتانسیل رطوبتی مناسب در گیاه و خاک شناخته می‌شود (Ruiz-Lozano et al., 2011).

سیستم ریشه‌ای خود سیگنال‌هایی را برای مقابله با تنش وارده به بسیاری از اندام‌های گیاه ارسال می‌کنند تا تنظیمات سلولی خود را تغییر دهند. یکی از پاسخ‌های گیاه به تنش خشکی سنتز بیشتر پرولین است که طی آن با انجام تغییراتی از جمله در فرایندهای فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و ملکولی قادر است پتانسیل اسمزی و در پی آن روابط آبی خود را بهبود بخشیده و امکان افزایش مقاومت گیاه به تنش خشکی را فراهم نماید (Khoyerd et al., 2016). به طور کلی، تحت تنش خشکی گیاه با سنتز بیشتر پرولین از یک طرف باعث کاهش صدمات اکسیداتیو وارده می‌شود و از طرف دیگر با تنظیم پتانسیل اسمزی، حفظ هموستاز سلولی، بهبود هدایت هیدرولیکی نقش مهمی در حفظ متابولیسم و رشد گیاه بازی می‌کند (Chun et al., 2018; Ghosh et al., 2022; Lee et al., 2024).

افزایش دستی پرولین به گیاه تحت تنش خشکی و مقایسه آن با شرایط بدون افزایش پرولین این امکان را فراهم می‌سازد تا پاسخ‌های گوناگون گیاه به تنش خشکی مطالعه شود. در این مورد، زمانی که ذرت<sup>۱</sup> در برابر تنش خشکی قرار گرفت مشاهده گردید در تیماری که پرولین به صورت دستی به گیاه افزوده شده بود مؤلفه‌های رشدی ذرت در مقایسه با تیمار شاهد (بدون افزایش پرولین) بهبود چشمگیر یافت (Khan et al., 2024). این بهبود رشد (۱۵۴ درصد افزایش وزن ماده خشک ریشه نسبت به تیمار شاهد) تحت تنش خشکی با افزایش پرولین به سبب بهبود پایداری غشاء سلولی، حفظ آب و محتوای کلروفیل، کاهش سطح پراکسید هیدروژن و مالون دی‌آلدئید (به ترتیب ۳۸ و ۶۷ درصد) در مقایسه با ذرت تیمار نشده با پرولین بود. افزون بر این، در تیمار افزایش پرولین و تنش خشکی فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز افزایش معنی‌داری پیدا نمود که نشان‌دهنده افزایش دفاع آنتی‌اکسیدانی گیاه است. از این گذشته، پرولین جهت انجام فرایندهای انرژی‌خواه نیز مورد استفاده قرار می‌گیرد، زیرا

#### جدول ۲- مقایسه میزان پرولین در گیاهان میکوریزی (M) و غیر میکوریزی (NM) تحت تنش خشکی

<sup>2</sup> *Blaszkowskia deserticola*.

<sup>1</sup> *Zea mays* L.

Table 2. Comparison of Proline Content in Mycorrhizal (M) and Non-Mycorrhizal (NM) Plants under Drought Stress

کلونیزاسیون Colonization	میزان پرولین Proline Content	گیاه Plant	منبع Source
M	کمتر	زنجبیل	Bhosale1 and Shinde, 2011
NM	بیشتر		
M	بیشتر	برنج	Ruiz-Sanchez et al., 2010
NM	کمتر		
M	کمتر	<i>Cyclobalanopsis glauca</i>	Zhang et al., 2014
NM	بیشتر		
M	بیشتر	گوجه فرنگی	Chitarra et al., 2016b
NM	کمتر		
M	بیشتر	کاهو	Ruiz-Lozano et al., 2011
NM	کمتر		
M	کمتر	پرتقال سه‌برگه	Wu et al., 2017
NM	بیشتر		
M	بیشتر	نیشکر	Spinoso-Castillo, et al., 2023
NM	کمتر		
M	بیشتر	گردو	Wen et al., 2024
NM	کمتر		
M	کمتر	تره فرنگی	Jokar et al., 2015
NM	بیشتر		

می‌تواند بر این سازوکارها و سنتز پرولین اثر گذار باشد. اگر چه نقش مثبت قارچ‌های میکوریز در کاهش اثرات تنش خشکی در گیاه میزبان به خوبی نشان داده شده است ولی اینکه این نقش از کدام طریق مرفولوژیک، فیزیولوژیک، بیوشیمیایی، ملکولی و یا ترکیبی از آنها باشد به خوبی شناخته نشده است. نتایج یک مطالعه مولکولی نشان داد که در شرایط تنش خشکی، گیاهان میکوریزی سویا و کاهو در مقایسه با گیاهان غیرمیکوریزی، تجمع پروتئین کمتری دارند که می‌تواند با تغییر در بیان ژن‌های سنتز پرولین مرتبط باشد. افزون بر این، پژوهشگران گزارش کردند که القای ژن *p5cs* تنها سازوکار دخیل در حفاظت گیاهان میکوریزی در برابر تنش خشکی نیست (Porcel et al., 2005). نتایج بعضی از مطالعات نشان می‌دهد که اثرات مثبت پرولین در کاهش تنش خشکی می‌تواند در برهمکنش با دسته‌ای از هورمون‌ها قرار گیرد و میزان این اثرات را افزایش و یا کاهش دهد. به عنوان مثال زمانی که گیاه *آرابیدوپسیس تالیانا* تحت تنش خشکی قرار می‌گیرد سنتز بیشتر هورمون براسینواستروئید<sup>۲</sup> در گیاه سبب افزایش بیشتر تحمل گیاه به تنش خشکی می‌شود (Fabregas et al.,

افزایش و یا کاهش پرولین در گیاهان میکوریزی تحت تنش خشکی توسط سازوکارهای ملکولی تنظیم می‌شود. پرولین دارای رفتار سیگنال‌دهی برای فعال کردن عملکردهای ژنی خاص است که برای بازیابی گیاه از تنش‌ها بسیار مهم هستند؛ به عبارت دیگر، افزایش سنتز پرولین با دریافت سیگنال‌دهی تنش خشکی آغاز می‌شود و منجر به القای فاکتورهای رونویسی پاسخ‌دهنده به تنش می‌شود و در نتیجه ژن‌های دخیل در سنتز و تجمع پرولین بیان می‌شوند. زمانی که تحت تنش خشکی میزان پرولین در گیاه میکوریزی افزایش می‌یابد، این افزایش به دلیل فعالیت بیشتر آنزیم دخیل در سنتز پرولین<sup>۱</sup> (*P5CS*) است (Abo-Doma et al. 2011). در واقع قارچ میکوریز قادر است بیان ژن‌های کدکننده آنزیم فوق‌الذکر را افزایش دهد که منجر به سنتز بیشتر پرولین و در نتیجه تجمع بیشتر آن خواهد شد. در صورتی که امکان جذب بیشتر عناصر غذایی و کاهش استرس خشکی توسط قارچ میکوریز فراهم شود، بخشی از پرولین می‌تواند توسط آنزیم دی‌هیدروژناز پرولین (*PrDH*) تجزیه شود و تجمع آن در گیاه کاهش یابد. مطمئناً نوع گیاه، نوع قارچ میکوریز و شدت تنش

<sup>2</sup> Brassinosteroid<sup>1</sup> -پیرولین-5-کربوکسیلات سنتتاز (p5CS)

اسید سالیسیک سبب کاهش پرولین در گیاه لولیوم چند ساله (Wang et al., 2013) و گیاه *آرابیدوپسیس تالیانا* میشود (Alcazar et al. 2006). به منظور درک بهتر از روابط پیچیده و تقریباً ناشناخته بین فیتوهورمون‌ها و اسمولیت‌های اسمزی در کاهش تنش خشکی لازم است مطالعات بیشتری به خصوص با استفاده از زیست‌شناسی مولکولی مسیرهای سیگنال‌دهی فیتوهورمونی در طول تنش‌های غیرزیستی را مشخص نمود و با تغییرات و بهبود ویژگی‌های مولکولی لازم مقاومت و تاب‌آوری گیاهان را در مواجهه با تنش خشکی افزایش داد.

براسینواستروئیدها (BRs) ششمین دسته از هورمون‌های گیاهی هستند که برای اولین بار در دانه‌های گرده کلزا کشف شدند. این هورمون‌های استروئیدی ضمن بهبود مؤلفه‌های رویشی و زایشی گیاه قادرند پاسخ گیاه به تنش‌های محیطی مانند خشکی را تنظیم کنند. نتایج مشابهی مبنی بر اثر براسینواستروئید در افزایش پرولین در گیاه مریم گلی قرمز (Zhu et al., 2014)، لوبیا سبز (Anuradha and Rao, 2008)، فلفل (Khamsuk et al., 2018) نیز گزارش شده است (جدول ۳). علاوه بر براسینواستروئیدها، اتیلن در گندم نیز افزایش پرولین را سبب می‌شود (Khan et al. 2015) بر طبق جدول ۳، مشاهده می‌شود که هورمون

### جدول ۳- ذیل سنتز و تجمع پرولین در گیاهان مختلف در برهمکنش با بعضی از هورمون‌های گیاهی

Table 3. Below the synthesis and accumulation of proline in different plants in interaction with some plant hormones

منبع Source	گیاه Plant	هورمون Hormone	پاسخ پرولین Proline Response
Zhu, et al., 2014	مریم گلی	براسینواستروئید <sup>۱</sup>	افزایش
Anuradha and Rao, 2008	لوبیا سبز	براسینواستروئید	افزایش
Khamsuk, et al., 2018	فلفل تند	براسینواستروئید	افزایش
Fabregas, et al., 2018	<i>آرابیدوپسیس تالیانا</i>	براسینواستروئید	افزایش
Alcazar, et al. 2006	<i>آرابیدوپسیس تالیانا</i>	سالیسیک اسید	کاهش
Wang, et al. 2013	لولیوم چند ساله	سالیسیک اسید	کاهش
Khan, et al. 2015	گندم	اتیلن	افزایش

ژن‌های پروتئین LEA در اکثر گیاهان وجود دارند و در زمان بروز تنش با بیان این ژن‌ها مقاومت و پایداری در گیاه افزایش می‌یابد (Sun et al., 2021). در یک مطالعه انتقال ژن<sup>۲</sup>، با انتقال *HAV1*، ژن پروتئین LEA، از جو به برنج تجمع فراوان این پروتئین در برگ و ریشه برنج مشاهده گردید (Xu et al., 1996). در واقع در نسل دوم برنج تراریخته شده، افزایش مقاومت به تنش خشکی به خوبی مشاهده گردید. بر اساس این نتایج و دیگر نتایج مشابه (Zhang et al., 2009) می‌توان، گفت با فعال نمودن و بیان ژن‌های متنوع LEA در گیاهان مختلف و یا با انتقال این ژن‌ها به گیاهان دیگر می‌توان مقاومت به تنش در گیاه را بالا برد. در مطالعاتی چند، میزان بیان این ژن‌ها تحت تأثیر

### پروتئین‌های LEA

در شرایط تنش خشکی، افزون بر تجمع ترکیبات آلی با وزن‌های مولکولی متفاوت که پیش‌تر به عنوان ترکیبات محافظت‌کننده به آن‌ها اشاره شد، شواهد جدید نشان می‌دهد که تجمع پروتئین‌های نوشناخته‌ای موسوم به LEA<sup>۲</sup> در گیاه، نقش مؤثری در کاهش تنش‌های غیرزیستی مانند خشکی، شوری و سرما ایفا می‌کنند. این پروتئین‌ها بسیار آب‌دوست هستند و اولین بار در پنبه به عنوان "فور پروتئین‌های اواخر دوره جنینی" (LEA) " شناسایی و مطرح شدند و دارای انواع مختلفی می‌باشند و جمعاً به هشت گروه تقسیم می‌شوند (Abdul-Aziz et al., 2021).

<sup>3</sup> Transgenic

<sup>1</sup> Brassinosteroid

<sup>22</sup> Late Embryogenesis Abundant proteins

اصلاح شده‌اند تا تولید گلیسین بتائین را از طریق بیان بیش از حد ژن‌های سنتز کننده بتائین مانند کولین اکسیداز، کولین مونواکسیژناز و بتائین آلدئید دهیدروژناز افزایش دهند (Li et al., 2025). نقش قارچ‌های میکوریزا-آربسکولار در سازوکارهای دفاعی گیاه میزبان از طریق سنتز و انباشت گلیسین بتائین در مطالعات تنش خشکی نیز مورد مطالعه قرار گرفته است. به عنوان نمونه، در گوجه‌فرنگی تیمار شده با گونه‌های مختلف قارچ‌های میکوریزا آربسکولار سنتز و افزایش تجمع گلیسین بتائین را نشان می‌دهد. این سازوکار دفاعی ضمن افزایش مؤلفه‌های رشدی و تغذیه‌ای، مقاومت گیاه میزبان را در مقابل تنش خشکی افزایش می‌دهد (Said et al., 2025). سنتز بیشتر گلیسین بتائین در گیاه تحت تنش خشکی قادر است سازو کارهای دفاعی گیاه در مقابله و کاهش تنش‌های اکسیداتیو از طریق کاهش غلظت گونه‌های فعال اکسیژن را در ذرت افزایش دهد (Begum et al., 2019). این مثال‌ها نشان می‌دهند که گوناگونی گیاهان میزبان می‌تواند تحت تأثیر همزیستی با قارچ‌های میکوریزا آربسکولار و تنش خشکی سطح گلیسین بتائین را افزایش دهد، هرچند نوع و شدت پاسخ ممکن است به گونه‌های قارچی و شرایط تنش وابسته باشد.

### نقش فیتوهورمون‌های آنتی‌اکسیدان در کاهش

#### تنش خشکی

هورمون‌های گیاهی نقش مهمی در مقاومت گیاهان به تنش خشکی ایفا می‌کنند. آنها به عنوان یک پیام‌رسان کلیدی در پاسخ گیاه به تنش خشکی عمل می‌کنند و با تنظیم فرآیندهایی مانند بسته شدن روزنه‌ها، کاهش تعرق و تنظیم مؤلفه‌های رشد به گیاهان کمک می‌کنند تا از آسیب‌های اکسیداتیو ناشی از خشکی در امان بمانند. این اثرات هورمونی با حضور قارچ‌های میکوریزا توانایی گیاهان در مقابله با تنش خشکی را بیشتر می‌کنند. هورمون‌های متعددی نظیر اسید آبسزیک، اسید جیبرلیک، اسید ایندول استیک، اسید ایندول بوتریک، اسید جاسمونیک و اتانول با

قارچ‌های میکوریزا نیز مورد ارزیابی قرار گرفته است. به عنوان مثال، تأثیر قارچ‌های میکوریزا گلوموس موسه (فنیلیفورمیس موسه) و گلوموس ایتراادیسز (رایزوفگوس ایتراادیسز) بر روی فعالیت و بیان ژن دیهیدرین<sup>۱</sup> (پروتئین‌های گروه LEA D-11) در گیاه سویا تحت تنش خشکی نشان می‌دهد که میزان تجمع پروتئین LEA و یا به عبارت دیگر سطح بیان ژن کد کننده پروتئین LEA در گیاهان میکوریزی تحت تنش خشکی کمتر بود تا در گیاهان غیر میکوریزی (Porcel, et al., 2005). نتایج مشابه دیگری نیز گزارش شده است (Ruiz-Lozano, et al., 2006). این نتایج نشان می‌دهد که تجمع پروتئین احتمالاً تنها سازوکاری نیست که از طریق آن قارچ‌های میکوریزا آربسکولار قادرند گیاه میزبان را در برابر تنش خشکی محافظت کنند. به بیان دیگر، کاهش تجمع پروتئین‌های LEA در گیاهان میکوریزی نسبت به گیاهان غیر میکوریزی ممکن است ناشی از کاهش شدت تنش خشکی در گیاه میکوریزی باشد، وضعیتی مشابه آنچه در مورد پرولین نیز گزارش شده است.

#### گلیسین بتائین

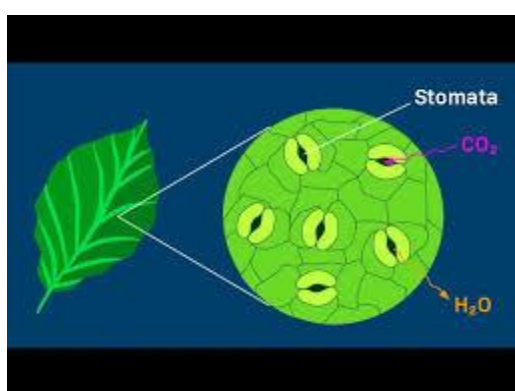
گلیسین بتائین یکی دیگر از تنظیم‌کنندگان اسمزی است که سنتز و تجمع آن تحت تنش‌های غیر زنده نظیر خشکی در گیاه افزایش می‌یابد. بتائین علاوه بر آنکه تنظیم اسمزی در گیاه را بر عهده دارد قادر است محافظت از تمامیت سلولی، خنثی نمودن گونه‌های فعال اکسیژن و نیز محافظت از فرایندهای فتوسنتزی در شرایط تنش خشکی را به عهده گیرد (Ma et al., 2007; Hussain et al., 2008). بعضی از گیاهان تحت تنش خشکی قادر به سنتز و تجمع گلیسین بتائین می‌باشند نظیر لوبیا، پنبه، جو و نخود حال آنکه گیاهانی نظیر برنج، سیب‌زمینی، فلفل، سویا و گوجه‌فرنگی به عنوان گیاهان غیر تجمع‌کننده گلیسین بتائین شناخته شده‌اند. با این حال، برخی از گیاهان که قادر به تجمع گلیسین بتائین نیستند، از نظر ژنتیکی

<sup>1</sup> Dehydrin

اسید آبسزیک به عنوان یک هورمون حیاتی در فرایندهای مهم نظیر تنظیم بسته شدن روزنه‌ها، کاهش تعرق، تنظیم رشد و تحریک سازوکارهای دفاعی گیاه شرکت می‌کند و بنابراین نقش اساسی در افزایش مقاومت گیاهان به تنش خشکی ایفا می‌کند (Hsu et al., 2021). سنتز بیشتر اسید آبسزیک یکی از پاسخ‌های اولیه و مهم گیاه در شرایط تنش خشکی است. اسید آبسزیک توسط آنزیم<sup>۱</sup> NCED در گیاه سنتز می‌شود و تحت تنش‌های غیر زنده فعالیت این آنزیم بیشتر و نتیجتاً سنتز اسید آبسزیک نیز بیشتر می‌شود (Gavassi et al., 2021).

وظایف مختلف و در یک هماهنگی و هم‌افزایی به هم پیوسته و گاهی متضاد قادرند اثرات مخرب تنش خشکی در مؤلفه‌های رشدی، تغذیه‌ای و فیزیولوژیک گیاه را به مقدار قابل توجهی کاهش دهند.

## اسید آبسزیک



شکل ۴- سلول‌های محافظ روزنه‌ها

Figure 4 - Stomatal Guard Cells

سلول‌های محافظ اطراف روزنه‌ها منتقل می‌شود. این افزایش در انباشت اسید آبسزیک باعث ایجاد یک دسته سیگنال‌دهی مولکولی می‌شود که در پی آن بسته شدن روزنه‌ها و نتیجتاً کاهش تلفات آب را به دنبال خواهد داشت (Wilkinson and Davies, 2010; Li et al., 2017). علاوه بر این، اسید آبسزیک قادر است به طور غیرمستقیم باعث بهبود تغذیه گیاه و نتیجتاً افزایش مقاومت گیاه به تنش خشکی شود. به عنوان مثال جمعیت و وظایف بسیاری از باکتری‌های دخیل در بهبود تغذیه گیاه توسط اسید آبسزیک تنظیم می‌شود (Salas-Gonzalez et al., 2021). همزیستی گیاه و قارچ میکوریز تحت تنش خشکی منجر به سنتز بیشتر اسید آبسزیک می‌شود. این افزایش نه تنها باعث بسته شدن روزنه‌های گیاه می‌شود بلکه با هم‌افزایی وظایف قارچ‌های میکوریز و گروه‌های میکروبی مفید خاک

شاید بسته شدن روزنه‌ها اولین پاسخ بیشتر گیاهان به تنش خشکی باشد که طی آن هدر رفتن آب از طریق تعرق را کاهش می‌دهد و این منجر به بهبود کارایی مصرف آب<sup>۲</sup> می‌شود (Nemeskeri et al., 2015). اگر چه گفته می‌شود که بسته شدن روزنه‌ها صرفاً یک واکنش فیزیکی است بدون آنکه فرایند متابولیکی در آن صورت گیرد (Pirasteh-Anosheh et al., 2016)، با وجود این، اسید آبسزیک تولید شده در ریشه از طریق یک مسیر سیگنال‌دهی مولکولی در سلول‌های محافظ روزنه با دخالت پروتئین فسفاتاز و پروتئین کیناز و خروج یون‌های  $Ca^{2+}$  از کانال‌های یونی کلسیم شرایط بسته شدن روزنه‌ها را فراهم می‌کند (Wei et al., 2025). تحت تنش خشکی اسید آبسزیک در برگ‌ها تجمع می‌یابد. مثلاً در ذرت ابتدا در برگ‌های جوان‌تر و سپس در برگ‌های مسن‌تر و سپس به

<sup>2</sup> Water use efficiency

<sup>1</sup> Nine-cis-epoxycarotenoid dioxygenase

مقاومت گیاه به تنش خشکی بیشتر افزایش می‌یابد. نتایج مطالعات نشان می‌دهد زمانی که گیاهانی نظیر کاهوا<sup>۱</sup> و گوجه‌فرنگی<sup>۲</sup> که با کمبود اسید آبسزیک مواجه هستند، توسط قارچ ریزوفانوس/ایترارادیسز کلونیز می‌شوند و تحت تنش خشکی قرار می‌گیرند، میزان تحمل به خشکی در گیاهان میکوریزی به‌طور چشمگیری بیشتر از گیاهان شاهد است. این افزایش تحمل به خشکی در تیمارهای میکوریزی به تنظیم افزایشی بیان ژن‌های کلیدی دخیل در سنتز اسید آبسزیک نسبت داده می‌شود؛ فرآیندی که در نهایت موجب بهبود کارایی مصرف آب در گیاه می‌شود (Porcel et al., 2005; Porcel et al., 2006; Xu et al., 2018). این یافته‌ها نشان می‌دهد که نقش قارچ‌های میکوریز آربوسکولار در افزایش تحمل به خشکی گیاه میزبان ممکن است با دخالت ژن مربوط به گروهی از پروتئین‌های آنزیمی (*Gil4-3-3*) که تنظیم‌کننده پاسخ‌های نهایی گیاه هستند، انجام شود. مطمئناً عوامل متعدد دیگری می‌تواند بر این نتایج اثر گذار باشند. مثلاً زمانی که تنش خشکی ملایم باشد سنتز اسید آبسزیک در گیاه میکوریزی افزایش می‌یابد ولی با شدت یافتن تنش خشکی (۱/۳- مگاپاسکال) میزان سنتز اسید آبسزیک در گیاه (گوجه‌فرنگی) میکوریزی نسبت به گیاه غیرمیکوریزی کاهش می‌یابد (Chitarra et al., 2016a,b). این موضوع نشان می‌دهد که گیاهان غیرمیکوریزی احتمالاً با تنش خشکی شدیدتری نسبت به گیاهان میکوریزی مواجه هستند و در نتیجه، برای مقابله با شدت بیشتر تنش و فعال‌سازی سازوکارهای دفاعی متنوع، مقادیر بالاتری اسید آبسزیک تولید و انباشت می‌کنند.

اینکه چرا میزان اسید آبسزیک در گیاهان میکوریزی برخلاف برخی گزارش‌های پیشین تحت تنش خشکی کمتر مشاهده می‌شود، احتمالاً می‌تواند به نقش ژن‌های دخیل در تنظیم این مسیر مربوط باشد. نتایج این مطالعه نشان می‌دهد که بیان ژن‌های مرتبط با سنتز و سیگنال‌دهی اسید آبسزیک شامل *LeNCED1* و ۳ ژن دیگر

### اسیدهای جیبرلیک

اسیدهای جیبرلیک (GAs) به عنوان یک گروه هورمون‌های گیاهی نقش بسیار مهمی در تنظیم فرایندهای چندان‌رشد و توسعه گیاه (نظیر جوانه زنی بذر، گلدهی، طول شدن ساقه و هیپوکوتیل) دارند. این هورمون‌ها دارای انواع بسیار زیادی می‌باشند که هر کدام ساختار شیمیایی و خواص منحصر به فردی دارند. بعضی از اسیدهای جیبرلیک فقط در قارچ‌ها وجود دارند، گروه دیگر فقط در گیاه و بعضی دیگر هم در گیاه و هم در قارچ وجود دارند. در بین آنها GA3 پرکاربردترین است و نقش آن در فرایندهای رشد گیاه به خوبی نشان داده شده است (Gupta and Chakrabarty, 2013). اسیدهای جیبرلیک نه تنها در مؤلفه‌های رشدی و تغذیه‌ای گیاه دخالت دارند بلکه

<sup>2</sup> *Lycopersicon esculentum*

<sup>1</sup> *Lactuca sativa*

قارچ میکوریز و در فرایندهایی نظیر فعال نمودن آنزیم فسفاتاز PP2A امکان برقراری و پیش‌برد کلونیزاسیون میکوریزی را فراهم می‌سازد. لذا می‌توان گفت که گیاهان در تعاملات هورمونی شامل روابط هم‌افزایی و آنتاگونیسمی چگونه پاسخ خود را جهت بیشترین بهره‌برداری تنظیم می‌کنند، هر چند سازوکار بسیاری از این پاسخ‌ها در تعاملات هورمونی هنوز به خوبی شناخته نشده است.

نتایج یک مطالعه دیگر نشان داد که وقتی پرتقال سه برگچه<sup>۲</sup> با قارچ میکوریز رابیزوفآگوس ایتراادیسز همزیست می‌شود و تحت تنش خشکی قرار می‌گیرد، نه تنها مؤلفه‌های رشدی گیاهان میکوریزی مانند وزن ریشه، برگ و ساقه در مقایسه با گیاهان شاهد افزایش می‌یابد، بلکه مؤلفه‌های فیزیولوژیک گیاه نظیر سرعت فتوسنتز خالص، غلظت دی‌اکسیدکربن بین‌سلولی و هدایت روزنه‌ای نیز به‌طور معنی‌داری بهبود می‌یابد (Zou et al., 2025). با این حال، در شرایط تنش خشکی، غلظت هر دو نوع اسید جیبرلیک (GA1 و GA3) در گیاهان میکوریزی کمتر از گیاهان غیرمیکوریزی بود. این کاهش ناشی از تنظیم کاهشی بیان ژن‌های دخیل در بیوسنتز اسید جیبرلیک (*PtGA3ox* و *PtCPS*, *PtKAO*) و تنظیم افزایشی بیان ژن دخیل در غیرفعال‌سازی اسید جیبرلیک (*PtGA2ox*) است که توسط قارچ میکوریز تنظیم می‌شود. در واقع، تحت تنش خشکی، کلونیزاسیون میکوریزی با کاهش بیوسنتز اسید جیبرلیک و محدود کردن بیومس گیاهی، شرایطی شبیه به «اجتناب از خشکی» را برای گیاه میکوریزی فراهم می‌کند. علاوه بر این تحت تنش خشکی، کاهش اسمولیت‌های اسمزی و هورمون‌های گیاهی در گیاهان میکوریزی در مقایسه با گیاهان غیرمیکوریزی که در بعضی از نتایج گزارش شده است (Ruiz-Lozano et al., 2001) می‌تواند به دلیل شدت بیشتر تنش بر گیاهان غیرمیکوریزی نسبت به گیاهان میکوریزی باشد (Chen et al., 2020)، هر چند تداخل وظایف هورمون‌های آنتی‌اکسیدان و همین‌طور سایر شرایط محیطی و خاکی نیز دخیل می‌باشند.

وظایف دیگری نظیر تنظیم روابط آبی در گیاه و کاهش تنش خشکی را به عهده دارند.

بسیاری از مطالعات نشان می‌دهند که اسید آبسزیک و جیبرلیک‌ها که تعادل بهینه آنها برای رشد طبیعی گیاه ضروری است، در فرایندهای متعدد به طور متضاد با هم تعامل دارند (Rodríguez-Gacio et al., 2009; Zhou et al., 2022). به عنوان مثال، این دو هورمون در درمانسی (خواب) و جوانه زنی بذر به طور متضاد عمل می‌کنند. اسید آبسزیک بر عکس اسیدهای جیبرلیک یک تنظیم‌کننده مثبت القای خواب و حفظ آن است و مانع جوانه زنی بذر است (Kucera et al., 2005). این دو هورمون همچنین فرایندهای متابولیکی خود را به صورت آنتاگونیسمی تنظیم می‌کنند. بنابراین، سطح پایین اسید آبسزیک بیوسنتز اسید جیبرلیک را افزایش می‌دهد و برعکس (Seo et al., 2006; Oh et al., 2007; Martin-Rodrigues et al., 2016). این برهمکنش آنتاگونیسمی بین اسید آبسزیک و اسید جیبرلیک می‌تواند به گونه‌ای در تنظیم و توسعه قارچ‌های میکوریز نیز دخیل شود. افزایش اسید جیبرلیک فراوانی آربسکول‌ها در هیف‌های داخلی ریشه گوجه فرنگی همزیست با قارچ میکوریز را کاهش می‌دهد، این کاهش توسط اسید آبسزیک جبران و افزایش می‌یابد (Martin-Rodriguez et al., 2016). لذا ملاحظه می‌شود که نسبت متعادل GA/ABA برای رشد طبیعی گیاه بسیار مهم است. از سوی دیگر، مشخص شده است که غلظت‌های پایین اسید آبسزیک موجب افزایش کلونیزاسیون میکوریزی در یونجه سربریده<sup>۱</sup> می‌شود، در حالی که افزایش غلظت این هورمون باعث کاهش کلونیزاسیون میکوریزی می‌گردد. با این حال، برای تنظیم مثبت کلونیزاسیون میکوریزی از طریق مسیر وابسته به اسید آبسزیک، زیرواحد هولوانزیم پروتئین فسفاتاز (PP2AB'1) قادر است این کاهش را جبران کند (Charpentier et al., 2014). این نشان می‌دهد که اسید آبسزیک در سطوح مختلف غلظتی در گیاه همزیست با

<sup>2</sup> Trifoliate orange (*Poncirus trifoliata* L.)

<sup>11</sup> *Medicago truncatula*

آربسکول‌ها را در ریشه‌های گیاه میکوریزی کاهش می‌دهد. لذا، پروتئین‌های DELLA، که سرکوب‌کننده‌های سیگنال‌دهی اسید جیبرلیک هستند و در پیوند چندین مسیر سیگنال‌دهی عمل می‌کنند، امکان افزایش تشکیل آربسکول‌ها را فراهم می‌سازند (Floss, et al., 2013). پروتئین‌های DELLA در تعاملات تقابلی با اسیدهای جیبرلیک (GA- DELLA) می‌توانند به عنوان تنظیم‌کننده‌های کلیدی در تمام فرآیندهای رشد گیاه از جمله جوانه‌زنی بذر، طول شدن ساقه، گسترش برگ، القای گلدهی و طول شدن هیپوکوتیل عمل نمایند. ویرایش هدفمند DELLA با استفاده از ابزارهای مهندسی ژنتیک امکان دستیابی به ارقام زراعی با صفات مورد نظر (نظیر عملکرد بالا، مقاوم به تنش‌ها، زودرس نمودن) را فراهم می‌سازد. پروتئین‌های DELLA برای تشکیل آربسکول در همزیستی گیاه با قارچ‌های آربسکولار میکوریز ضروری هستند. اسید آبسزیک با تنظیم فعالیت DELLA و مسیرهای سیگنال‌دهی مرتبط، تشکیل آربسکول و کلونی‌سازی قارچ میکوریز را تقویت می‌کند. بیان بیش از حد DELLA می‌تواند نقص‌های تشکیل آربسکول در جهش‌های فاقد DELLA را جبران کند. این تعامل اسید آبسزیک و پروتئین‌های DELLA نقش مهمی در بهبود مقاومت گیاه به تنش‌های محیطی و کارایی همزیستی میکوریزایی ایفا می‌کند (Floss et al., 2013). به طور خلاصه، پروتئین‌های DELLA نقش کلیدی در تشکیل آربسکول و عملکرد همزیستی میکوریزایی دارد و اسید آبسزیک با تنظیم فعالیت پروتئین‌های DELLA مسیرهای سیگنال‌دهی مرتبط، مقاومت گیاه به تنش‌ها را تقویت می‌کند.

### اسید ایندول استیک

<sup>۵</sup> پروتئین DELLA یک تنظیم‌کننده منفی سیگنال‌دهی اسید جیبرلیک و متشکل از اسید آمینه‌های اسید آسپارتیک، اسید گلوتامیک، لوسین و آلانین می‌باشد.

اسید جیبرلیک و قارچ‌های میکوریز آربوسکولار هر دو می‌توانند به طور مثبت بر رشد گیاه و تحمل به خشکی تأثیر بگذارند. به عنوان مثال در یک فرایند هم‌افزایی اسید جیبرلیک و قارچ میکوریز، اسید جیبرلیک قادر است رشد ریشه و تراکم ریشه‌های مویی گیاه را افزایش دهد و این سطح بیشتری از ریشه را برای کلونیزاسیون فراهم می‌نماید و به این ترتیب قارچ‌های میکوریز جذب مواد غذایی و آب را بهبود بخشیده و منجر به افزایش مقاومت گیاه به تنش خشکی می‌شود. با وجود این، نتایج یک مطالعه نشان می‌دهد که در همزیستی میکوریز نوع "آروم"<sup>۱</sup> اسید جیبرلیک مانع از کلونیزاسیون ریشه می‌شود (Tominaga et al., 2020a,b) حال آنکه در قارچ میکوریز نوع "پاریس"<sup>۲</sup> اسید جیبرلیک تشکیل هیفوبودیوم<sup>۳</sup> در سطح ریشه گیاه و ورود هیف‌های خارجی به داخل ریشه گیاه میزبان را تسهیل و تشدید می‌کند (McGuinness, et al., 2019). علت عدم کلونیزاسیون ریشه گیاه در قارچ میکوریز نوع آروم ممانعت اسید جیبرلیک از بیان ژن‌های RAMI<sup>۴</sup> و همولوگ آن RAM2 دخیل در برقراری کلونیزاسیون ریشه است.

### پروتئین‌های DELLA

پروتئین‌های DELLA<sup>۵</sup> یک خانواده از مهارکننده‌های رشد هستند که در مسیر سیگنال‌دهی اسید جیبرلیک به عنوان پاسخی به تنش‌های محیطی نقش دارند. هنگامی که سطح اسید جیبرلیک بالا است، پروتئین‌های DELLA تخریب می‌شوند و امکان انجام فرآیندهای رشد مانند گسترش سلول‌ها، جوانه‌زنی و گلدهی را فراهم می‌کنند. بالعکس هنگامی که سطح اسید جیبرلیک پایین است یا سایر تنش‌ها حضور دارند، پروتئین‌های DELLA تجمع یافته و رشد را سرکوب می‌کنند. همان‌طور که در بالا اشاره گردید افزایش اسید جیبرلیک تشکیل و فراوانی

<sup>۱</sup> Arum type

<sup>۲</sup> Paris type

<sup>۳</sup> Hyphopodium

<sup>۴</sup> RAMI یک فاکتور رونویسی است که بیان ژن‌های ضروری برای توسعه

قارچ‌های میکوریز را تنظیم می‌کند.

خشکی قرار می‌گیرد غلظت ایندول استیک اسید با افزایش تنش خشکی به شدت افزایش می‌یابد. این افزایش در میزان ایندول استیک اسید در برنج میکوریزی به بهبود هدایت روزنه‌ای و نتیجتاً به افزایش مقاومت گیاه به تنش خشکی منجر می‌شود (Chareesri et al., 2020)؛ بنابراین، می‌توان نتیجه گرفت که هم‌افزایی میان قارچ‌های میکوریز و ایندول استیک اسید نقش مهمی در تقویت مقاومت گیاهان میکوریزی در برابر خشکی دارد. این بهبود از طریق تقویت پاسخ‌های دفاع آنتی‌اکسیدانی، افزایش بیان ژن‌های دخیل در مقاومت به تنش و تنظیم مولفه‌های رشدی مرتبط با سنتز بیشتر اکسین در گیاه حاصل می‌شود.

### اسید جاسمونیک

اسید جاسمونیک و از مشتقات آن متیل جاسمونات<sup>۳</sup> که هر دو به عنوان جاسمونات‌ها شناخته می‌شوند از هورمون‌های مهم گیاهی هستند که به شیوه‌های مختلف نظیر کاهش اتلاف آب اندام هوایی با بسته نگاه داشتن روزنه‌ها، بهبود فعالیت‌های ضد اکسایشی، بهبود تغذیه گیاه، حفظ تمامیت غشا سلولی، برقراری توازن با وظایف سایر هورمون‌های گیاهی قادر است دفاعی گیاه در برابر استرس‌های محیطی از جمله تنش خشکی را افزایش دهند. جاسمونات‌ها همچنین به عنوان ملکول‌های سیگنال‌دهی قادرند بیان ژن‌های متعدد دخیل در پاسخ به تنش‌های غیر زنده را تنظیم نمایند (Li et al., 2018). اسید جاسمونیک به همراه اسید سالیسیلیک با اثرات هم‌افزایی خود قادرند مقاومت به تنش خشکی را در گیاه بابونه آلمانی<sup>۴</sup> به شدت افزایش دهند. این اثر هم‌افزایی ضمن حفظ تمامیت غشا سلولی سبب افزایش غلظت پرولین و قندهای محلول شده که در نهایت کاهش پتانسیل آب سلولی و نیز افزایش مقاومت گیاه به تنش خشکی را در پی دارد (Nazarli et al., 2014). در یک مطالعه دیگر، محلول‌پاشی برگ‌گی گیاه سویا<sup>۵</sup> با متیل جاسمونات تحت

اسید ایندول استیک یا اکسین یکی دیگر از هورمون‌هایی است که نقش حیاتی در کاهش تنش خشکی در گیاهان همزیست با قارچ‌های میکوریز دارد. این هورمون کلیدی نقش حیاتی در توسعه ریشه به خصوص ریشه‌های مویی، پاسخ به تنش خشکی، تنظیم و تسهیل انتقال آب، کاهش تنش‌های اکسیداتیو و تأثیر بر سیگنال‌دهی هورمونی را به عهده دارد. این اثرات با حضور قارچ‌های میکوریز در شرایط تنش خشکی تشدید می‌شود (Chareesri et al., 2020; Chareesri et al., 2020). این هورمون همچنین نقشی بسیار مهم در تنظیم سنتز استریگولاکتون<sup>۱</sup> دارد. استریگولاکتون‌ها بر روی رشد هیف‌های قارچ‌های میکوریز و انشعاب‌بندی آنها و بطور کلی برقراری همزیستی میکوریز نقش مهمی دارند (Mitra et al., 2022). پروتئین‌های PIN<sup>۲</sup> خانواده‌ای از پروتئین‌ها در گیاهان هستند که نقش اساسی در انتقال هورمون گیاهی اکسین ایفا می‌کنند. این پروتئین‌ها به عنوان حامل‌های خروجی عمل می‌کنند و حرکت اکسین به خارج از سلول‌ها را تسهیل می‌کنند (Mohanta and Bae, 2017). این انتقال قطبی برای بسیاری از فرآیندهای رشد و تکوین گیاه ضروری است. در تأیید این نتایج، زمانی که پرتقال<sup>۳</sup> برگچه توسط قارچ میکوریز فنلیفورمیس موسه همزیست می‌شود ساختار و معماری ریشه گیاه میزبان شامل مجموع طول ریشه، حجم ریشه، تراکم ریشه‌های مویی به میزان قابل توجهی افزایش می‌یابد (Guo et al., 2024). این افزایش با سرعت جریان کل اسید ایندول استیک و رشد مجموع ریشه‌های مویی همبستگی قابل توجهی دارد. این یافته‌ها نشان می‌دهد که اکسین نقش مهمی در رشد ریشه‌های مویی مرکبات همزیست با قارچ‌های میکوریز ایفا می‌کنند و ژن *PtPIN6* نیز به‌عنوان یک ژن کلیدی بالقوه، در تنظیم انتقال اکسین از ریشه به برگ‌ها اهمیت ویژه‌ای دارد. علاوه بر این، زمانی که برنج با ترکیبی از قارچ‌های میکوریز رایزوفانگوس ایریگولاریس و فنلیفورمیس موسه همزیست و تحت تنش

<sup>۴</sup> *Matricaria chamomilla*

<sup>۵</sup> *Glycine max* L.

<sup>۱</sup> Strigolactone

<sup>۲</sup> PIN= Peptidyl-prolyl cis-trans isomerase NIMA-interacting 1

<sup>۳</sup> Methyl jasmonate

هم تیمار متیل جاسمونات اعمال شده بود. این افزایش رشد، ناشی از بیان افزایشی ژن‌های آکوپورین و بهبود هدایت هیدرولیکی ریشه در مقایسه با گیاهان شاهد است (Romera et al., 2016). شنبلیله<sup>۲</sup> یک گیاه لگومینوز است که متابولیت‌های ثانویه‌ای مانند تریگونلین<sup>۳</sup> و دیوسژنین<sup>۴</sup> تولید می‌کند. این ترکیبات به‌طور گسترده در پزشکی و صنایع غذایی مورد استفاده قرار دارد. در یک پژوهش، نقش تلقیح قارچ میکوریز آربوسکولار به‌تنهایی یا در ترکیب با تیمار متیل جاسمونات بر تولید این متابولیت‌ها مورد ارزیابی قرار گرفت. نتایج این پژوهش نشان می‌دهد که هم قارچ میکوریز و هم متیل جاسمونات، به‌ویژه در ترکیب با یکدیگر، نه تنها سبب بهبود مؤلفه‌های رشدی گیاه می‌شود بلکه نقش مؤثری در افزایش تولید متابولیت‌های ثانویه شنبلیله تحت تنش خشکی ایفا می‌کنند (Irakhah et al., 2020). این هم‌فرزایی قارچ میکوریز و متیل جاسمونات می‌تواند راهبردی کارآمد برای افزایش تولید ترکیبات مهم مورد نیاز و سازگاری گیاهان دارویی با تنش خشکی باشد.

## اتیلن

اتیلن ( $C_2H_4$ ) اگر چه سالهاست که به عنوان هورمون گیاهی مسئول رسیدن میوه شناخته شده است ولی وظایف گوناگون دیگری در گیاه را به عهده دارد. این هورمون گازی شکل نه تنها در تنظیم انواع مؤلفه‌های رشدی از جمله جوانه‌زنی بذر، رشد ریشه، طولی شدن ساقه و دمبرگ، باز و بسته شدن روزنه‌ها، فرایند پیری و ریزش برگ‌ها دخالت دارد بلکه دفاع در برابر عوامل بیماری‌زا، پاسخ به تنش‌های غیرزنده و تنظیم و هم‌ساز و وظایف هورمون‌ها را نیز به عهده دارد. اتیلن بر خلاف سایر فیتوهورمون‌ها اثرات بازدارندگی بر کلونیزاسیون میکوریزی دارد. این بازدارندگی به دلیل سرکوب بیان ژن‌های دخیل در بیوستتر استریگولاکتون است که برای تشکیل، فعال‌سازی و توسعه قارچ‌های میکوریز مورد نیاز هستند.

تنش خشکی سبب افزایش اسمولیت‌های آلی نظیر اسیدهای چرب اشباع و غیراشباع، فلاونوئیدها، اسید فنولیک و هیدروکربورهای محلول گردید و این افزایش‌ها منجر به افزایش مقاومت گیاه در مقابل تنش خشکی گردید (Mohamad and Latif, 2017).

متیل جاسمونات قادر است با بعضی از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان نظیر پراکسیداز، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز رابطه هم‌افزایی برقرار کند و به این طریق تحمل گیاه به تنش خشکی را افزایش دهد. (Zhang et al., 2024). هم‌افزایی این دو هورمون و آنزیم نه تنها موجب فعال‌سازی مسیرهای دفاعی وابسته به گونه‌های فعال اکسیژن می‌شود بلکه به بیان بیشتر ژن‌های دخیل در سنتز اسید جاسمونیک و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان منجر می‌شود و در نهایت موجب کاهش اثرات اکسیداتیو در گیاه می‌شود (Wasternack and Song, 2017). بطور کلی می‌توان گفت اسید جاسمونیک و مشتقات آن نقش‌های اساسی در افزایش مقاومت گیاهان به تنش‌های زیستی و غیر زیستی دارند. اسیدهای جاسمونیک عمدتاً با فعال کردن مکانیسم‌های دفاعی گیاه که عمدتاً شامل آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و سایر ترکیبات دفاعی هستند، تحمل به تنش در گیاه را القا می‌کنند. به منظور درک بهتر ما از سازوکارهای مولکولی اسیدهای جاسمونیک لازم است دقیقاً مکانیسم‌های حرکت آن‌ها از طریق ناقل و نیز تعاملات هم‌افزایی یا آنتاگونیستی بین اسیدهای جاسمونیک و سایر مسیرهای سیگنال‌دهی هورمونی مورد مطالعه دقیق‌تر قرار گیرد.

در خصوص نقش برهمکنش قارچ‌های میکوریز آربوسکولار و اسید جاسمونیک در کاهش تنش خشکی در گیاه میزبان مطالعاتی نیز صورت گرفته شده است. از جمله نتایج نشان می‌دهد که گیاه لوبیا<sup>۱</sup>، همزیست با قارچ میکوریز آربوسکولار و تحت تنش خشکی، موجب افزایش قابل توجه مؤلفه‌های رشدی ریشه در تیمارهای دریافت متیل جاسمونات می‌شود. بیشترین افزایش رشد ریشه زمانی مشاهده شد که هم قارچ میکوریز حضور داشت و

<sup>3</sup> Trigonelline

<sup>4</sup> Diosgenin

<sup>1</sup> *Phaseolus vulgaris*

<sup>2</sup> *Trigonella foenum-graecum*

به تداخل نقش‌های هورمونی در گیاه، به‌ویژه در شرایط تنش‌های محیطی و در تعامل با قارچ‌های میکوریزا، مطالعاتی برای بررسی چگونگی این برهمکنش‌ها انجام شده است. نتایج نشان می‌دهد که هورمون‌های اسید آبسزیک و اتیلن در تنظیم کلونیزاسیون میکوریزی نقش دارند و بخشی از اثرات منفی کمبود اسید آبسزیک در گیاهان میکوریزی، ناشی از تولید بیش از حد اتیلن است (Feraceto et al., 2017). این یافته‌ها ضمن تأیید نتایج پیشین، نشان می‌دهد که علاوه بر تعاملات هورمونی، تنظیم دقیق سطح هر هورمون برای توسعه بهینه کلونیزاسیون قارچی ضروری است (Martin-Rodrigues et al., 2011; Feraceto et al., 2017). در نمودار ذیل در (شکل ۵) اثرات آنتاگونیسمی اتیلن و اسید آبسزیک بر مؤلفه‌های رشدی گیاه تحت تنش خشکی خلاصه شده است.

### بهبود تغذیه فسفری گیاه

گیاهان میکوریزی در شرایط تنش خشکی، افزون بر فعال‌سازی مجموعه‌ای از سازوکارهای فیزیولوژیک (مانند افزایش آسمیلاسیون دی‌اکسید کربن و بهبود کارایی سیستم نوری II)، بیوشیمیایی (از جمله سنتز تنظیم‌کننده‌های اسمزی و آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی و غیرآنزیمی) و بهبود روابط آبی گیاه (نظیر افزایش هدایت روزنه‌ای)، قادرند از طریق بهبود وضعیت تغذیه‌ای گیاه، به‌ویژه تغذیه فسفری نیز نقش مهمی در افزایش تحمل گیاه به تنش خشکی ایفا کنند. سرعت جریان انتقال فسفر (میزان فسفر جذب شده در واحد طول ریشه و در واحد زمان) در گیاهان میکوریزی نسبت به گیاهان غیر میکوریزی بسیار بیشتر است (Nadian et al., 2013b). لذا این می‌تواند به رشد بیشتر ریشه، انشعاب بندی و انبوهی آن کمک کرده و در پی آن توانایی گیاه میکوریزی را در جذب بیشتر آب بالا ببرد. به عنوان مثال افزایش تنش خشکی اگرچه جذب کل

سنتز و تجمع<sup>۱</sup> SMAX1 در گیاه که با افزایش غلظت اتیلن همراه است عامل اصلی بازدارندگی همزیستی میکوریزی می‌باشد. نتایج نشان می‌دهد زمانی که SMAX1 از گیاه برنج حذف گردید توسعه کلونیزاسیون میکوریزی توسط *رایزوفآگوس ایریگولاریس* در گیاه برنج تحت تنش خشکی ظاهر گردید (Choi et al., 2020; Das et al., 2025). غلظت اتیلن در شدت بازدارندگی کلونیزاسیون میکوریزی بسیار مهم است. در غلظت‌های بسیار جزئی اتیلن (بین ۰/۱ تا ۰/۱ میلی‌لیتر در لیتر) جوانه‌زنی اسپور و رشد هیف‌ها به خوبی صورت می‌گیرد، ولی زمانی که غلظت اتیلن به ۰/۲ میلی‌لیتر در لیتر می‌رسد رشد هیف‌ها به شدت کاهش پیدا می‌کند و با افزایش غلظت اتیلن به ۱/۰ میلی‌لیتر در لیتر توسعه میکوریزی از جمله درصد کلونیزاسیون ریشه‌ی پرتقال سه برگچه به شدت با کاهش مواجه می‌شود (Ishii et al., 1996). در مورد پاسخ گیاه پیاز به افزایش اتیلن، نتایج نشان می‌دهد که اتیلن در مقدار بسیار جزئی (۰/۶ میکرولیتر بر لیتر) سبب کاهش توسعه میکوریزی پیاز می‌شود، هر چند ریشه‌های میکوریزی قادر بودند اتیلن را پس از ۲۰ روز، احتمالاً از طریق اکسیداسیون و یا متابولسیم از بین ببرند (Geil and Guenl, 2002).

علاوه بر نقش تنظیم‌کنندگی منفی اتیلن در همزیستی میکوریزی که به خوبی ثابت شده است، اتیلن با بعضی از هورمون‌ها در پاسخ گیاه به تنش‌های محیطی نیز برهمکنش از خود نشان می‌دهد. به عنوان مثال، زمانی که نخود<sup>۲</sup> با قارچ میکوریز *رایزوفآگوس ایریگولاریس* تلقیح و اثر اتیلن در برهمکنش با دو هورمون اسید جیبرلیک و براسینواستروئید<sup>۳</sup> در توسعه کلونیزاسیون میکوریزی مطالعه گردید، نتایج نشان داد که نقش منفی اتیلن نه تنها بر مؤلفه‌های رشدی گیاه و کلونیزاسیون قارچی مستقل از دو هورمون دیگر عمل می‌نماید بلکه بر میزان گره‌زایی در ریشه نخود نیز اثر منفی دارد (Foo et al., 2016). با توجه

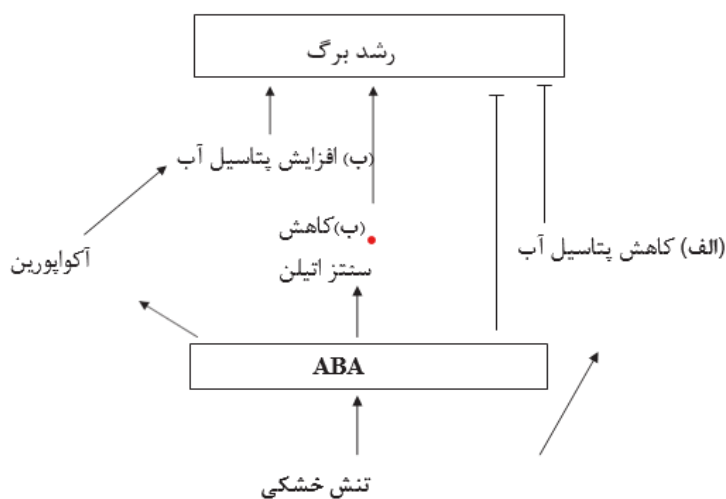
<sup>3</sup> brassinosteroid

<sup>۱</sup> یک پرتئین گیاهی است که در فرایندهای گیاهی نظیر رشد، جوانه زنی، بذری، معماری ریشه و در پاسخ به استرس‌ها عمل می‌کند. این مهارکننده جزء کلیدی مسیر سیگنال‌دهی کاریکین (Karrikin) است.

<sup>۲</sup> *Pisum sativum* L.

مؤلفه‌های رشدی و تغذیه‌ای گیاه میزبان کارایی جذب عناصر غذایی را افزایش می‌دهد. تحت تنش‌های محیطی مانند شوری، خشکی و تراکم خاک اگر چه طول ریشه گیاه میکوریز کاهش معنی‌داری پیدا می‌کند، ولی هر سانتیمتر از این ریشه در مقایسه با ریشه‌ی شاهد (شرایط بدون تنش) توانایی جذب بیشتری از عناصر غذایی به خصوص عناصر کم تحرکی نظیر فسفر را دارد (Nadian et al., 2013a; Nadian et al., 1997).

(محتوی) فسفر را در دو رقم سورگوم کلنی شده با قارچ میکوریز کاهش داد ولی میزان فسفر جذب شده در واحد طول ریشه کلنی شده افزایش پیدا نمود (Nadian, 2011). در این مطالعه، افزایش تنش خشکی با افزایش مجموع طول هیف‌های خارجی قارچ میکوریز (*Rhizophagus intraradices*) در واحد طول ریشه کلنی شده نیز مشاهده شد که با میزان فسفر جذب شده در واحد طول ریشه کلنی شده کاملاً همخوانی دارد. این نشان می‌دهد که قارچ میکوریز در شرایط تنش خشکی برای آسیب کمتر به



شکل ۵- کاهش پتانسیل آب برگ (الف) تحت تأثیر تنش خشکی و افزایش پتانسیل آب برگ (ب) تحت تأثیر آنتاگونیسمی دو هورمون اسید آبسزیک، ABA (افزایش سنتز) و اتیلن (کاهش سنتز) با وساطت منافذ آکواپورین در شرایط تنش خشکی (با تغییراتی از Wilkinson and Davies, 2010)

Figure 5. Reduction in leaf water potential (A) under drought stress and increase in leaf water potential (B) under the antagonism of two hormones, abscisic acid, ABA (increased synthesis), and ethylene (decreased synthesis), mediated (by aquaporin channels under drought stress conditions (modified from Wilkinson and Davies, 2010)

خشکی تولید گونه‌های فعال در مقایسه با مصرف و حذف آن‌ها پیشی می‌گیرد و سبب انباشت آن‌ها و شروع فرایندهای اکسیداتیو در سلول‌های گیاهی می‌شود. در ابتدای افزایش این گونه‌های فعال، سیگنال‌های تنش شامل هموستاز ردوکس، سیگنال‌دهی آنتی‌اکسیدان‌ها و تولید/حذف گونه‌های فعال در سطح سلولی جهت فرایندهای حفاظتی به خصوص در گیاهان میکوریزی صورت می‌گیرد (Jajic et al., 2015; Nath et al., 2016; Mansoor et al., 2022). گیاهان با افزایش فعالیت

## نقش آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در کاهش تنش خشکی در گیاهان میکوریزی

همان‌طور که قبلاً اشاره گردید رادیکال‌های آزاد در بسیاری از فعالیت‌های متابولیکی گیاه نقش بسیار مهم و حیاتی دارند. تحت شرایط معمول و بدون تنش، توازن و پایداری بین تولید و مصرف گونه‌های فعال اکسیژن برقرار است و فعالیت‌های متابولیک گیاه به خوبی انجام می‌گیرد. با وجود این، تحت تأثیر تنش‌های محیطی مانند تنش

می‌توانند اثر هم‌افزایی در کاهش آسیب‌های اکسیداتیو ناشی از گونه‌های فعال اکسیژن داشته باشند یا خیر. نتایج این مطالعات نشان می‌دهد که کلونیزاسیون میکوریزی (*رایزوفگوس/ایریگولاریس*) قادر است فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز را در گیاه پنبه ابریشم قرمز تحت تنش خشکی به مقدار قابل توجهی افزایش دهد (جدول ۴). این تشدید فعالیت آنزیمی نتیجه بیان افزایشی انواع ژن‌های دخیل در فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز در گیاهان میکوریزی در مقایسه با گیاهان غیرمیکوریزی می‌باشد. در واقع، تحت تنش خشکی، همزیستی میکوریزی نه تنها قادر است مؤلفه‌های رشدی گیاه را افزایش دهد بلکه با افزایش بیان ژن‌های سوپراکسید دیسموتاز قادر است بسیاری از گونه‌های مخرب اکسیژن فعال (نظیر پراکسید هیدروژن و آنیون سوپراکسید) را کاهش دهد (Li, et al., 2022; Luo, et al., 2024).

اثرات مشترک آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی که در بالا به آنها اشاره گردید و آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی نظیر آسکوربیک اسید و گالوتاتیون نیز قدرت دفاعی گیاهان میکوریزی را در سمیت زدایی از گونه‌های اکسیژن فعال و همستازی آن افزایش می‌دهند. افزون بر این، کلونیزاسیون میکوریزی به منظور افزایش توانمندی گیاه در مقابل تنش خشکی قادر است بیان ژن‌های پروتئین کیناز فعال شده با میتوژن<sup>۲</sup> (MAPK) را افزایش دهد. به این ترتیب، این پروتئین‌های پیام‌رسان با انتقال سیگنال‌های تنش خشکی از سطح سلول به داخل سلول (DNA هسته سلول) وظایف سلولی را تنظیم و نهایتاً در هموستازی گونه‌های فعال اکسیژن نقش مهمی را بازی می‌کنند (Huang et al., 2020). افزایش بیان ژن‌های دخیل در فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در قارچ میکوریز جیگسپورا *مارگاریتا* همزیست با گیاهان یونجه سربریده<sup>۳</sup> و آهو ماش ژاپنی<sup>۴</sup> تحت تنش به کاهش اثرات اکسیداتیو منجر می‌شود (Lanfranco, et

آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان که در ذیل به دسته‌ای از مهم‌ترین آنها اشاره مختصر خواهد شد قادرند اثرات مخرب ناشی از فرایندهای اکسیداتیو را کاهش دهند. در واقع، نتیجه فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان حفظ تعادل اکسیداتیو، پایداری ساختارهای سلولی، بهبود کارایی فتوسنتز و افزایش تحمل کلی گیاه در برابر خشکی است (Gill and Tuteja, 2010; Hasanuzzaman et al., 2020).

سوپراکسید دیسموتاز یک آنزیم کلیدی است که نقش حیاتی در سیستم‌های دفاع سلولی ایفا می‌کند. آنزیم آنتی‌اکسیدان سوپراکسید دیسموتاز در سه شکل مجزا وجود دارند: Mn-SOD, Cu/Zn-SOD, Fe-SOD (Khan et al., 2023). ایزوفرم‌های این آنزیم در سیتوزول، کلروپلاست‌ها، پراکسی‌زوم‌ها و میتوکندری‌ها وجود دارند و نقش عمده‌ای را در کاتالیز نمودن رادیکال‌های سوپراکسید ( $O_2^{\bullet-}$ ) به پراکسید هیدروژن ( $H_2O_2$ ) به عهده دارند. پراکسید هیدروژن حاصل، سوبسترای لازم برای واکنش هابر-وایس را فراهم می‌کند (جدول ۱ و شکل ۲) و به این ترتیب خطر تولید رادیکال‌های هیدرواکسید را کاهش می‌دهد. در ژنوم گیاه *آرابیدوپسیس تالیانا* تا کنون سه نوع متالوآنزیم سوپراکسید دیسموتاز شامل: ژن *Cu/Zn-SOD* (در کلروپلاست، پراکسی‌زوم و سیتوزول)، ژن *Fe-SOD* (در تیلاکوئید، استرومای کلروپلاست و هسته) و ژن *Mn-SOD* (در میتوکندری) گزارش شده است (Tyagi et al., 2017; 2019). این در حالی است که در آنالیز فیلوژنی گیاه پنبه ابریشم قرمز<sup>۱</sup> از راسته پنیرک سانان جمعاً ۱۳ ژن در سه گروه *Cu/ZnSODs*, *MnSODs*, *FeSODs* شناسایی شده‌اند (Luo, et al., 2024).

مطالعات متعددی به بررسی برهم‌کنش آنزیم سوپراکسید دیسموتاز با قارچ‌های میکوریز آربسکولار تحت شرایط تنش خشکی پرداخته‌اند تا مشخص شود آیا این دو عامل

<sup>3</sup> *Medicago truncatula*

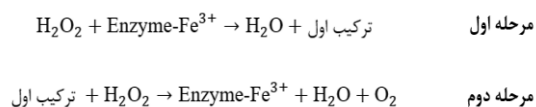
<sup>4</sup> *Lotus japonicus*

<sup>1</sup> *Bombax ceiba*

<sup>۲</sup> MAPK (Mitogen-activated protein kinase)، یک نوع پروتئین کیناز

است که در انتقال سیگنال‌های سلولی نقش دارد و در پاسخ به تحركات خارجی (نظیر تنش‌ها) فعال می‌شود.

دارد و وظایف متعددی را به عهده دارد. از مهم‌ترین نقش آن‌ها می‌توان به محافظت سلولی در مقابل صدمات اکسیداتیو، برقراری توازن (هموستازی) واکنش‌های اکسیداسیون و احیا و فرایندهای فتوسنتز اشاره نمود. در واقع، آنزیم کاتالاز در گیاهان به صورت انواع مختلفی وجود دارد که هر یک از آن‌ها که به آن ایزومر گفته می‌شود، وظایف خاص خود را ایفا می‌کند. مهم‌ترین نقش ضداکسایدنگی کاتالاز کاهش صدمات اکسیداتیو ناشی از تأثیر پراکسید هیدروژن است. این آنزیم قادر است پراکسید هیدروژن بسیار مخرب را به دو مولکول آب و یک مولکول اکسیژن ( $2\text{H}_2\text{O}_2 \rightarrow 2\text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$ ) تجزیه و اثرات اکسایدنگی آن را از بین ببرد (شکل ۶). این فرایند طی دو مرحله (Bendou et al., 2021) بر طبق واکنش‌های ذیل صورت می‌گیرد:



(al., 2005). نتایج مشابه دیگری مبنی بر افزایش فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز در گیاهان (کاهو و گوجه‌فرنگی) تحت تنش خشکی و همزیست با قارچ‌های میکوریز نیز گزارش شده است (Ruiz-Lozano et al., 2002; Pozo et al., 2001; 1996). هرچند نقش هم‌افزایی قارچ‌های میکوریز و آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز در کاهش تنش خشکی در گیاه میزبان به خوبی شناخته شده است ولی مسیر و سازوکارهای آن به خوبی مشخص نشده است. لذا لازم است مطالعات بیشتری صورت گیرد تا معلوم شود که این هم‌افزایی در کاهش اثرات تنش خشکی صرفاً به علت افزایش فعالیت ایزوفرم‌های آنزیم سوپراکسید دیسموتاز است و یا در ترکیب با بهبود مؤلفه‌های رشدی، هورمونی و مؤلفه‌های کلونیزاسیون (تراکم آریسکول‌ها و طول مجموع هیف‌های بیرونی و درون‌سلولی) است. کاتالاز یکی دیگر از شناخته‌شده‌ترین متالوآنزیم‌هایی است که عمدتاً در اندامک‌های سلولی به نام پراکسی‌زوم‌ها قرار

ترکیب اول<sup>۱</sup>، ترکیب ناپایدار و واسطه‌ای است و شامل آنزیم اکسیده شده‌ای است که طی آن آهن آنزیم به ظرفیت بیشتر ( $\text{Fe}^{+4}$ ) می‌رسد. به این ترتیب حضور آنزیم کاتالاز از تجمع پراکسید هیدروژن و اثرات اکسیداتیو آن در گیاه تحت تنش جلوگیری می‌نماید.

جدول ۴- میزان فعالیت برخی از آنزیم‌های ضد اکسایدنگی (میکرومول بر دقیقه بر میلی گرم پروتئین) در ریشه گیاه پنبه ابریشم قرمز (*Bombax ceiba*) میکوریزی (M) توسط رایزوفاکوس ایریگولاریس و غیر میکوریزی (NM) تحت تنش خشکی (Li, et al.2022).

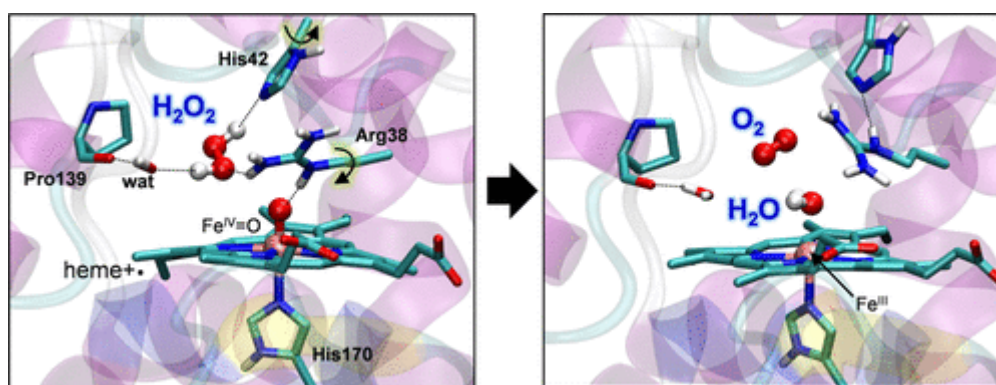
<sup>۱</sup> یک رادیکال  $\pi$ -کاتیون پورفیرین حاوی  $\text{Fe}^{IV}$ . منظور از پورفیرین بخشی از آنزیم کاتالاز است که محتوی آهن است.

**Table 4. Activity of some antioxidant enzymes ( $\mu\text{mol}/\text{min}/\text{mg}$  protein) in the root of Red Silk Cotton tree (*Bombax ceiba*), mycorrhizal (M) by *Rhizophagus irregularis* and non-mycorrhizal (NM) under drought stress (Li, et al. 2022).**

ریشه گیاه میکوریزی Mycorrhizal plant root	ریشه گیاه غیرمیکوریزی Mycorrhiza-enriched plant root	فعالیت آنزیم‌های ضد اکساینده Activity of antioxidant enzymes
33.2 <sub>a</sub>	17.70 <sub>b</sub>	سوپراکسید دیسموتاز
02.59 <sub>a</sub>	02.05 <sub>b</sub>	کاتالاز
22.58 <sub>a</sub>	19.63 <sub>b</sub>	آسکوربات پراکسیداز
29.01 <sub>a</sub>	19.23 <sub>b</sub>	گلوتاتیون ردوکتاز
25.23 <sub>a</sub>	17.84 <sub>b</sub>	پراکسید
83.65 <sub>a</sub>	50.15 <sub>b</sub>	گلوتاتیون پراکسیداز
29.66 <sub>a</sub>	12.81 <sub>b</sub>	دهیدرو اسکوربات ردوکتاز
06.30 <sub>a</sub>	03.49 <sub>b</sub>	مونودهیدروآسکوربات ردوکتاز

دیگر آنزیم کاتالاز همان‌طور که در بالا به آن اشاره گردید قادر است بخش دیگری از پراکسید هیدروژن را تجزیه و آنرا به آب و ملکول اکسیژن تبدیل نماید. به عنوان مثال در گیاه داغداغان یا تادار<sup>۲</sup> افزایش فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز با حضور قارچ میکوریز منجر به کاهش غلظت پراکسید هیدروژن و نتیجتاً کاهش صدمات اکسیداتیو می‌شود (Sepahvand et al., 2021).

صدمات اکسیداتیو ناشی از پراکسید هیدروژن در گیاه می‌تواند هم‌زمان با حضور قارچ‌های میکوریز و هم با فعالیت کاتالاز شدیداً کاهش پیدا نماید. در واقع، کلونیزاسیون میکوریزی ریشه گیاه میزبان سبب می‌شود تا پراکسید هیدروژن ناشی از تنش خشکی در گیاه به خارج از غشا پلاسمایی سلول‌های ریشه گیاه انتشار یابد<sup>۱</sup> و به این ترتیب از صدمات این اکساینده مهم کاسته شود. از طرف



<sup>۲</sup> *Celtis Caucasica* L.

<sup>۱</sup> Efflux

شکل ۶- مراحل و مسیر تجزیه پراکسید هیدروژن در برهمکنش با آنزیم کاتالاز: مرحله اول: تصویر سمت چپ و مرحله دوم: تصویر سمت راست (Campomanes, et al., 2015). در مرحله اول: اتصال پراکسید هیدروژن به قسمت انتهایی هم، نزدیک مرکز آهن سه ظرفیتی. دپروتونه شدن O-H پراکسید هیدروژن به توسط هستیدین آنزیم کاتالاز (His42) که طی آن آهن آنزیم به طور موقت به ظرفیت ۴ میرسد. این ماده حد واسط (ترکیب یک) بسیار واکنش پذیر و ناپایدار است. در مرحله دوم: ترکیب اول با یک مولکول دیگر پراکسید هیدروژن واکنش داده، ضمن خنثی شدن کامل پراکسید هیدروژن و تبدیل آن به آب و مولکول اکسیژن آنزیم کاتالاز مجدداً به وضعیت قبلی و نرمال خود که محتوی آهن سه ظرفیتی است بر میگردد.

**Figure 6 - Stages and pathway of hydrogen peroxide decomposition in interaction with the enzyme catalase: First stage: left image and Second stage: right image (Campomanes, et al., 2015). In the first stage: Binding of hydrogen peroxide to the distal end of the heme, near the ferric iron center. Deprotonation of the O-H of hydrogen peroxide by the histidine of the catalase enzyme (His42), during which the enzyme's iron temporarily reaches a valence of 4. This intermediate (Compound I) is highly reactive and unstable. In the second stage: Compound I reacts with another molecule of hydrogen peroxide, completely neutralizing the hydrogen peroxide and converting it to water and an .oxygen molecule, while the catalase enzyme returns to its original, normal state containing ferric iron**

این راستا، همزیستی با قارچ‌های میکوریز آربسکولار به‌عنوان یک مکانیسم طبیعی و کارآمد، نقش مهمی در افزایش تحمل گیاهان نسبت به تنش خشکی ایفا می‌کند. این همزیستی از طریق برهمکنش‌های هم‌افزا در سطح سلولی و مولکولی تنظیم هماهنگ مسیرهای سیگنال‌دهی و الگوهای بیان ژنی در هر دو همزیست، موجب بهبود سازگاری گیاهان در شرایط کمبود آب می‌شود؛ فرایندی پیچیده که برخی از جنبه‌های آن همچنان نیازمند بررسی‌های بیشتر است (Ruiz-Lozano et al., 2012).

یکی از مسیرهای این تنظیم، مربوط به کنترل هیدرولیکی آب و هدایت روزنه‌ای گیاه میکوریزی تحت تنش خشکی است. در یک مطالعه متاآنالیز<sup>۱</sup> از ۴۶۰ مطالعه تحقیقاتی منتشر شده و جمع‌بندی آماری آنها مشاهده گردید که حضور قارچ میکوریز آربسکولار قادر است ۲۴ درصد هدایت آبی را در گیاهان تحت تنش خشکی افزایش دهد (Auge et al., 2015). این درصد افزایش برای زمانی که گیاه میزبان تحت تنش شدید بود به بیش از دو برابر برآورد شد. در این مطالعه متاآنالیز، توانایی قارچ‌های میکوریز در بهبود هدایت آبی گیاهان تک‌لپه بسیار متفاوت بود. تأثیر بخشی این قارچ‌ها در کاهش تنش خشکی از طریق بهبود هدایت آبی در گیاهان دو لپه بیشتر از تک لپه مشاهده شد

علاوه بر سازو کارهای اشاره شده قبلی که قارچ‌های میکوریز جهت کاهش تنش خشکی بکار می‌برند، کلونیزاسیون میکوریزی می‌تواند شیوه‌های دیگری را نیز برای کاهش تنش اکسیداتیو در گیاه میزبان فعال کند. یکی از این سازوکارها، افزایش انتشار یا خروج پراکسید هیدروژن از غشای پلاسمایی به خارج از سلول است؛ فرآیندی که موجب کاهش تجمع این مولکول اکسیداتیو درون سلول و در نتیجه کاهش آسیب‌های ناشی از آن می‌شود. این همستازی سطح پراکسید هیدروژن در بافت‌های گیاهی به حفظ تعادل ردوکس، کاهش آسیب غشایی و بهبود تحمل گیاه به تنش خشکی کمک می‌کند (Li et al., 2014; Zou et al., 2015; Huang et al., 2017).

## بحث و چشم‌اندازهای آینده

تنش خشکی یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیرزیستی محدودکننده تولیدات کشاورزی به‌شمار می‌رود که علاوه بر کاهش عملکرد گیاهان، امنیت غذایی و پایداری اکوسیستم‌های زراعی و طبیعی را نیز با چالش مواجه می‌سازد. گیاهان در پاسخ به این تنش، مجموعه‌ای از سازوکارهای تطبیقی شامل تغییرات مورفولوژیک، فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و مولکولی را فعال می‌کنند. در

<sup>۱</sup> نتایج مطالعات پراکنده یا متناقض باشند با ترکیب داده‌ها به شناسایی الگوهای کلی کمک کرده و تصمیم‌گیری از شواهد را معتبر می‌سازد.

<sup>۱</sup> متاآنالیز (Meta-Analysis) یک روش آماری پیشرفته است که نتایج مطالعات مستقل و مرتبط را به صورت سیستماتیک ترکیب و تحلیل می‌کند تا به یک نتیجه کلی، جامع و معتبر دست یابد. این نوع مطالعه به ویژه زمانی که

می‌شود تا روابط آبی گیاه میزبان بهبود و تحمل به خشکی آن افزایش یابد.

نقش قارچ‌های میکوریز در کاهش تنش خشکی از طریق بهبود تغذیه گیاه میزبان به خصوص عناصر کم‌تحریکی نظیر فسفر به خوبی شناخته شده است (Nadian, 2011; Mansoor et al., 2022; Khan et al., 2023; Paluch-Lubawa et al., 2024). تحت تنش خشکی نه تنها توسعه ریشه که مهم‌ترین عامل در جذب فسفر از خاک است کاهش می‌یابد بلکه میزان انتشار فسفر در خاک نیز کاهش قابل توجه پیدا می‌کند. هیف‌های خارجی قارچ‌های میکوریز به عنوان ادامه سیستم ریشه‌ای گیاه میزبان قادرند فسفر و آب را از مناطق دور از دسترس ریشه گیاه جذب و آن را به گیاه میزبان منتقل نمایند. گونه‌های مختلف قارچ‌های میکوریز توانایی‌های مختلفی در تولید و انتشار هیف‌های خارجی در خاک دارند. در این رابطه، با استفاده از فسفر نشاندار ( $^{32}\text{P}$  یا  $^{33}\text{P}$ ) و سیستم گلدانی چند قسمتی مشاهده شد که در بین سه گونه قارچ میکوریز شامل *آکولوسپرا لویس*<sup>۱</sup>، *گلوبوس اس پی*<sup>۲</sup> و *اسکتلوسپورا کالوسپورا*<sup>۳</sup>، قارچ میکوریز *آکولوسپرا لویس* به علت توانایی بیشتر در تولید و انتشار هیف‌های خارجی (تا فاصله ۱۱ سانتیمتری از سطح ریشه در بخش هیف‌گلدان) فسفر را با سرعت بیشتری در مقایسه با دو گونه دیگر قارچ به داخل ریشه گیاه شبدر جاری ساختند. ضمناً سرعت جاری شدن فسفر به داخل ریشه شبدر کلنی شده با *آکولوسپرا لویس* حدود ۷ برابر بیشتر از سرعت آن در گیاه شاهد در یک دروه زمانی ۲۸ روزه بود (Jakabson et al., 1992); بنابراین، می‌توان گفت که قارچ‌های میکوریز در افزایش جذب عناصر غذایی، آب و در نتیجه در مقابله با تنش خشکی نقش بسیار مهم و نیز متفاوتی دارند. در اینجا لازم است تأکید شود که مؤلفه‌های مرفولوژی ریشه اعم از مجموع طول ریشه، سطح و حجم ریشه که توسط کلونیزاسیون قارچی افزایش می‌یابد به شدت توانایی ریشه گیاه را در جذب آب و مواد غذایی بالا می‌برد

(Auge et al., 2015). همانطور که قبلاً اشاره گردید آکوپورین‌های غشای پلاسمایی و غشای واکوئلی نقش مهمی در تورژانس سلولی در شرایط تنش خشکی به‌عهده دارند. آنها نه تنها در سیگنال‌دهی اسید آسبزیک و گونه‌های فعال اکسیژن نقش دارند بلکه در همستازی آب و املاح در ریشه‌ها و برگ‌ها به خصوص در شرایط تنش خشکی با حضور قارچ‌های میکوریز نیز نقش مهمی به‌عهده دارند (Conner et al., 2013; Paluch-Lubawa et al., 2024). اولین بار Roussel و همکاران (۱۹۹۷) و پس از آن Krajinski و همکاران (۲۰۰۰) در مورد ژن‌های آکوپورین در گیاهان میکوریزی گزارش دادند. آنها بیان ژن‌های آکوپورین واقع در غشای واکوئلی در گیاهان جعفری و یونجه میکوریزی شده را مشاهده نمودند (Krajinski, et al., 2000). علاوه بر این، ژن‌های آکوپورین غشا سلولی در یونجه توسط میکوریزا بیان می‌شوند، در حالی که چهار ژن آکوپورین دیگر که مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفتند، الگوی بیان خود را در نتیجه میکوریزی شدن تغییر ندادند (Uehlein, et al., 2007). آنها بیان ژن‌های غشا سلولی در یونجه میکوریزی شده را مربوط به تغییرات فیزیولوژیک در ریشه‌های گیاه، یعنی فرآیندهای تبادل همزیستی واقع در غشای پیش‌اربوسکولار دانستند (Uehlein, et al., 2007). بیشتر نتایج مطالعات انجام شده نشان می‌دهد که بیان افزایشی ژن‌های آکوپورین‌ها در گیاهان میکوریزی تحت تنش خشکی صورت نمی‌گیرد و یا حتی بیان کاهشی در مقایسه با گیاهان غیر میکوریزی تحت تنش خشکی صورت می‌گیرد (Porcel et al., 2006; Aroca et al., 2006; Uehlein, et al., 2007). بیان کاهشی ژن‌های آکوپورین غشای سلولی در طول تنش خشکی در گیاهان میکوریزی می‌تواند یک سازوکار تنظیمی برای محدود کردن آب از دست رفته از سلول‌ها باشد (Porcel, et al., 2006). در هر صورت، بیان افزایشی یا کاهشی (مهار یا سرکوب) ژن‌های آکوپورین‌ها توسط همزیستی میکوریزی به گونه‌ای با دیگر سازوکارها تنظیم و هماهنگ

<sup>3</sup> *Scutellospora calospora*

<sup>1</sup> *Acaulospora laevis*

<sup>2</sup> *Glomus sp*

(Chandrasekaran 2022). در خصوص نقش مؤلفه‌ی ریشه گیاه میکوریزی و اثر بخشی آن در کاهش تنش خشکی، نتایج یک متاآنالیز از شمار زیادی از مقالات تحقیقاتی منتشر شده نشان می‌دهد که تجزیه و تحلیل صفات مورفولوژیک ریشه با افزایش طول ریشه (۳۷ درصد)، سطح ریشه (۳۱ درصد) و حجم ریشه (۶۵ درصد) مطابقت داشت (Chandrasekaran 2022)؛ بنابراین، نتایج متاآنالیز حاضر تأیید می‌کند که کاهش تنش خشکی ناشی از قارچ‌های میکوریز با اصلاح صفات ریشه و کارایی جذب فسفر انجام می‌شود. از این رو، متاآنالیزها با ارزیابی‌های آماری و جامع خود، قادرند تحقیقات قارچ‌های میکوریز را برای کاربردهای گسترده‌تر و بهره‌وری بهتر گیاه، کاهش استرس و کشاورزی پایدار فراهم کنند.

با توجه به توانمندی‌های مختلف قارچ‌های میکوریز در کاهش تنش خشکی در گیاه میزبان، انتخاب سویه مناسب قارچ میکوریز در استفاده از کودهای زیستی برای به حداکثر رساندن مزایا در گیاه تحت تنش خشکی بسیار مهم است. به عنوان مثال، زمانی که انگور<sup>۱</sup> به طور جداگانه با چهار گونه قارچ میکوریز همزیست شد مؤلفه‌های اندازه‌گیری شده شامل درصد کلونیزاسیون ریشه، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان سوپر اکسید دیسموتاز، پراکسیداز و کاتالاز جذب عناصر غذایی (نظیر فسفر، نیتروژن، آهن و مس)، مورفولوژی ریشه و خالص فتوسنتز کاملاً با هم متفاوت بودند (Peng et al., 2025). لذا، با توجه به پاسخ‌های متفاوت در گونه‌ها و حتی سویه‌های مختلف قارچ‌های میکوریز، انتخاب سویه مناسب قارچ میکوریز برای اهداف مورد نظر بسیار مهم است.

یکی دیگر از مسیرهای دفاعی و مقابله‌ای که قارچ‌های میکوریز در کاهش تنش خشکی در گیاه میزبان بکار می‌برند کاهش اثرات مخرب آنتی‌اکسیدان‌هاست. نتایج متاآنالیز که از یک مجموعه داده‌ها از ۸۴ مقاله تحقیقاتی منتشر شده برای پاسخ گیاهان به تنش آبی استفاده شده است نشان می‌دهد که تنش آبی در درجه اول از طریق تولید بیش

از حد گونه‌های فعال اکسیژن و آسیب بر فرایندهای فتوسنتزی و غشاهای پلاسمایی رخ می‌دهد. در واقع، با شروع تنش خشکی بر گیاه و در پی آن بسته شدن روزنه‌ها ورود دی‌اکسید کربن به گیاه محدود و نتیجتاً فرایندهای فتوسنتزی مختل می‌شود. الکترون‌های آزاد شده ناشی از عدم مصرف الکترون‌ها در فرایندهای فتوسنتزی سبب می‌شود تا الکترون‌ها پس از نشت و رسیدن به اکسیژن مولکولی آنرا احیا و به گونه‌های فعال اکسیژن تبدیل نمایند. با افزایش تجمع این گونه‌ها که ناشی از اختلال در هموستازی این رادیکال‌ها است سیستم دفاعی گیاه فعال می‌شود. برقراری دفاع آنتی‌اکسیدانی با حضور قارچ میکوریز تقویت شده و این دو همزیست قادرند بسیاری از این گونه‌های فعال اکسیژن را خنثی نمایند (Nawaz and Wang, 2020; Li, et al., 2022; Luo, et al., 2024). در واقع، تعامل بین گیاه-قارچ، هموستازی گونه‌های فعال برای حفظ سطوح مناسب رادیکال‌ها در یک تعادل گسترده در فرایندهای مهم فیزیولوژیک را برقرار می‌سازند.

به طور کلی، بهره‌گیری از توانمندی قارچ‌های میکوریز در مدیریت تنش‌های زنده و غیر زنده، علاوه بر افزایش کارایی مصرف آب و بهبود عملکرد گیاهان، می‌تواند به پایداری اکوسیستم‌ها، کاهش مصرف کودهای شیمیایی و ارتقای سلامت محصولات کشاورزی و خاک منجر شود. هر چند مطالعات بسیار گسترده‌ای در خصوص روابط گیاه و قارچ‌های میکوریز تحت تنش خشکی صورت گرفته شده است ولی به سبب پیچیدگی‌های این روابط بسیاری از سازوکارهای تعاملات گیاه-قارچ تا کنون به خوبی شناخته نشده است. برای درک اثر واقعی همزیستی میکوریزی و سازوکارهای دفاعی گیاه میکوریزی تحت تنش خشکی پژوهش‌های آینده نه تنها به آزمایشات بلند مدت میدانی و تحلیل‌های متاآنالیز نیاز است، بلکه به شناخت دقیق‌تر سازوکارهای مولکولی تنظیم‌کننده این همزیستی نظیر شناسایی ژن‌های دخیل و مسیرهای پیام‌رسانی مشترک میان گیاه و قارچ که مقاومت به خشکی را تقویت می‌کنند نیاز

<sup>۱</sup> *Vitis vinifera* L.

آنتی‌اکسیدانی، تنظیم اسمزی، بهبود تغذیه و تعدیل بیان ژن‌های پاسخ‌دهنده به خشکی، تحمل گیاه به تنش خشکی را به‌طور مؤثری افزایش می‌دهد. هر چند پیشرفت‌های اخیر با استفاده از زیست‌شناسی مولکولی و مهندسی ژنتیک تا حدودی توانسته است چگونگی سیگنال‌دهی گونه‌های فعال اکسیژن و مسیرهای دفاعی آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی و غیر آنزیمی و نیز برهمکنش‌های پیچیده هورمونی در پاسخ به تنش خشکی را روشن کند، ولی هنوز بسیاری از این سازوکارها ناشناخته باقی‌مانده است. به ویژه آنکه حضور گونه‌های فراوان قارچ‌های میکوریز در کنار گونه‌های مختلف گیاهی که هر کدام سازوکارهای مختلف و تعاملات تنظیمی پیچیده‌ی مربوط به خود را در پاسخ به تنش خشکی دارند. لذا تحقیقات آینده با استفاده از فناوری‌های زیستی می‌تواند به درک بهتر سازوکارهای دفاعی گیاه در مواجهه با تنش خشکی منجر شود که زمینه لازم برای مهندسی نمودن محصولات مقاوم در برابر تنش خشکی با سازگاری بیشتر را فراهم می‌سازد و در نهایت به امنیت غذایی جهانی کمک می‌کند.

است. همچنین توسعه سویه‌های بومی و کارآمد میکوریز سازگار با شرایط اقلیمی هر منطقه، استفاده از روش‌های کشت مخلوط و مدیریت تلفیقی آب و کود می‌تواند به بهره‌گیری مؤثرتر از مزایای این همزیستی منجر شود.

### نتیجه‌گیری نهایی

به طور کلی، تنش خشکی با ایجاد اختلال در فرآیندهای فیزیولوژیک و متابولیکی گیاه و افزایش انباشت گونه‌های فعال اکسیژن، موجب بروز آسیب‌های اکسیداتیو و کاهش عملکرد گیاه می‌شود. در این شرایط، فعال‌سازی مسیرهای دفاع آنتی‌اکسیدانی گیاه نقش اساسی در حفظ تعادل ردوکس و پایداری سلولی دارد. همزیستی با قارچ‌های میکوریز آربسکولار با تقویت سیستم‌های

## References

1. Abdul-Aziz, M., Sabeem, M., Mullath, S.K., Brini, F. and Masmoudi, K. 2021. Plant group II LEA proteins: Intrinsically disordered structure for multiple functions in response to environmental stresses. *Biomolecules*, 11: 1662. doi: org/10.3390/biom11111662.
2. Abo-Doma, A., Edrees, S. and Abdel-Aziz, S.H. 2011. The effect of mycorrhiza growth and expression of some genes in barley. *Egyptian Journal of Genetics and Cytology*, 40:2, 301-313. doi: 10.21608/ejgc.2011.10794.
3. Al-Amri, S.M. 2021. Application of bio-fertilizers for enhancing growth and yield of common bean plants grown under water stress conditions. *Saudi Journal of Biological Sciences*, vol. 28 (7) 3901–3908. doi: 10.1016/j.sjbs.2021.03.064.
4. Alcazar, R., Cuevas, J.C., Patron, M., Altabella, T. and Tiburcio, A.F. 2006. Abscisic acid modulates polyamine metabolism under water stress in *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia plantarum*, 128, 448–455. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00780.x.
5. Alizadeh, O. and Nadian, H. 2010. Evaluation effect of water stress and nitrogen rates on amount of uptake some macro and micro elements in mycorrhizal and non-mycorrhizal corn plant. *Research Journal of Biological Sciences*, 5(5): 350-355, doi: 10.36478/rjbsci.2010.350.355 [In Persian].
6. Anuradha, S. and Rao, S.S.R. 2008. The effect of brassinosteroids on radish (*Raphanus sativus* L.) seedlings growing under cadmium stress. *Plant, Soil and Environment*, 53, 465–472. doi: org/10.17221/2307-pse..
7. Al-Karaki, G.N. 1998. Benefit, cost and water-use efficiency of arbuscular mycorrhizal durum wheat grown under drought stress. *Mycorrhiza*, 8 (1), 41–45. doi: org/10.1007/s005720050209.
8. Aroca, R., Porcel, R., Ruiz-Lozano, J.M. 2006. How does arbuscular mycorrhizal symbiosis regulate root hydraulic properties and plasma membrane aquaporins in *Phaseolus vulgaris* under drought, cold or salinity stresses? *New Phytologist*, 173(4), 808-816. doi: org/10.1111/j.1469 8137.2006.01961.x.
9. Ashraf, M. and Foolad, M.R. 2007. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*, 59: 206–216. doi: org/10.1016/j.envexpbot.2005.12.006.
10. Atkinson, D.E. 1977. Cellular energy metabolism and its regulation. Academic Press, London, UK. NLM Unique ID: 7708918, MMS ID 994946603406676; ISBN 9780120661503; ISBN 0120661500; NLM Unique ID 7708918. P 293.
11. Auge, R.M., Toler, H.D. and Saxton, A.M. 2015. Arbuscular mycorrhizal symbiosis alters stomatal conductance of host plants more under drought than under amply watered conditions: a meta-analysis. *Mycorrhiza*, 25(1):13-24. doi:10.1007/s00572-014-0585-4. Epub 2014 May 16.
12. Auge, R.M., Stodola, A.J.W., Ebel, R.C. and Duan, X. 1995. Leaf elongation and water relations of mycorrhizal sorghum in response to partial soil drying: two *Glomus* species at varying phosphorus fertilization. *Journal of Experimental Botany*, 46: 297-307. doi: org/10.1093/jxb/46.3.297.
13. Barzana, G., Aroca, R., Paz, J.A., Chaumont, F., Martinez-Ballesta, M.C., Carvajal, M. and Ruiz-Lozano, J.M. 2012. Arbuscular mycorrhizal symbiosis increases relative apoplastic water flow in roots of the host plant under both well-watered and drought stress conditions. *Annals Botany*, 109: 1009-1017. doi: 10.1093/aob/mcs007.
14. Barzana, G., Arco, R., Bienert, G.P. Chaumont, F. and Ruiz-Lozano, J.M. 2014. New Insights into the regulation of aquaporins by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in maize plants under drought stress and possible implications for plant performance. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 27(4), 349-363, doi: org/10.1094/MPMI-09-13-0268-R.
15. Begum, N., Ahanger, M.A., Su, Y., Lei, Y., Mustafa, N.S.A., Ahmad, P., Lixin Zhang, L. 2019. Improved drought tolerance by AMF inoculation in Maize (*Zea mays*) involves physiological and biochemical implications. *Plants (Basel)*, 6;8(12):579. doi: 10.3390/plants8120579.
16. Bendou, O., Gutierrez-Fernandez, I., Marcos-Barbero, E., Bueno-Ramos, N., Gonzalez-Hernandez, A., Morcuende, R. and Arellano, J.B. 2021. Theoretical and experimental considerations for a rapid and high throughput measurement of catalase *in vitro*. *Antioxidants*, 11(1):21, doi: 10.3390/antiox11010021.
17. Bethke, P.C., Badger, M.R., Russell, L. and Jonesa, R.L. 2004. Apoplastic synthesis of

- nitric oxide by plant tissues. *The Plant Cell*, 16: 332–341. doi: 10.1105/tpc.017822.
18. Bhosale, K.S. and Shinde, B.P. 2011. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on proline and chlorophyll content in *Zingiber Officinale* Rosc grown under water stress. *Indian Journal of Fundamental and Applied Life Sciences*, 1 (3) :172-176. doi: <http://www.cibtech.org/jls.htm>
  19. Campomanes, P., Rothlisberger, U. Alfonso-Prieto, M. and Rovira, C. 2015. The Molecular mechanism of the catalase-like activity in horseradish peroxidase. *Journal of the American Chemical Society*, 137 (34), doi: [org/10.1021/jacs.5b06796](https://doi.org/10.1021/jacs.5b06796).
  20. Candar-Cakir, B.; Arican, E.; Zhang, B. 2016. Small RNA and degradome deep sequencing reveals drought-and tissue-specific micrnas and their important roles in drought-sensitive and drought-tolerant tomato genotypes. *Plant Biotechnology Journal*, 14, 1727–1746. doi: 10.1111/pbi.12533.
  21. Chareesri, A., Deyn, G.B.D., Sergeeva, L., Polthanee, A. and Kuyper, T.W. 2020. Increased arbuscular mycorrhizal fungal colonization reduces yield loss of rice (*Oryza sativa* L.) under drought. *Mycorrhiza*, 30 (2-3), 315–328. doi: 10.1007/s00572-020-00953-z.
  22. Charpentier, M., Sun, J., Wen, J., Mysore, K.S. and Oldroyd, G. 2014. ABA promotion of arbuscular mycorrhizal colonization requires a component of the PP2A protein phosphatase complex. *Plant Physiology*, 166, 2077–2090. doi:10.1104/pp.114.246371.
  23. Chandrasekaran, M. 20220. Arbuscular mycorrhizal fungi mediated enhanced biomass, root morphological traits and nutrient uptake under drought stress: A Meta-Analysis. *Journal of Fungi*, 8(7), 660; <https://doi.org/10.3390/jof8070660>.
  24. Chitarra, W., Maserti, B., Gambino, G., Guerrieri, E. and Balestrini, R. 2016a. Arbuscular mycorrhizal symbiosis-mediated tomato tolerance to drought. *Plant Signaling and Behaviour*, 11(7):00-00, doi:10.1080/15592324.2016.1197468.
  25. Chitarra, W., Pagliarani, C., Maserti, B., Lumini, E., Siciliano, I., Cascone, P., Schubert, A., Gambino, G., Balestrini, R. and Guerrieri, E. 2016b. Insights on the impact of arbuscular mycorrhizal symbiosis on tomato tolerance to water stress. *Plant Physiology*, 171: 1009–1023. doi: 10.1104/pp.16.00307.
  26. Chen, S. and Schopfer, P. 1999. Hydroxyl-radical production in physiological reactions: a novel function of peroxidase. *European journal of biochemistry*, 260, 726-735. doi: 10.1046/j.1432-1327.1999.00199.x.
  27. Chen, W., Men, P., Feng, H. and Wang, C. 2020. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and physiological performance of *Catalpa bungei* C.A.Mey. under drought stress. *Forests*, 11:10, 1117, doi: [org/10.3390/f11101117](https://doi.org/10.3390/f11101117).
  28. Choi, J., Lee, T., Cho, J., Servante, E.K., Pucker, B., Summers, W., Bowden, S., Rahimi, M., An, K., An, G., Bouwmeester, H.J., Wallington, E.J., Oldroyd, G. and Paszkowski, U. 2020. The negative regulator SMAX1 controls mycorrhizal symbiosis and strigolactone biosynthesis in rice. *Nature Communications*, 11:2114, doi: [org/10.1038/s41467-020-16021-1](https://doi.org/10.1038/s41467-020-16021-1).
  29. Chun, S.C., Paramasivan, M. and Chandrasekaran, M. 2018. Proline accumulation influenced by osmotic stress in arbuscular mycorrhizal symbiotic plants. *Frontiers in Microbiology*, 9:2525, doi: 10.3389/fmicb.2018.02525.
  30. Conner, A.C., Bill, R.M. and Conner, M.T. 2013. An emerging consensus on aquaporin translocation as a regulatory mechanism. *Molecular Membrane Biology*, 30:1–12. doi: 10.3109/09687688.2012.743194
  31. Corpas, F.J., Freschi, L., Rodriguez-Ruiz, M., Mito, P.T. and Gonzalez-Gordo, S. 2018. Nitro-oxidative metabolism during fruit ripening. *Journal of Experimental Botany*, 69(14), 3449–3463. doi:10.1093/jxb/erx453.
  32. Das, D., Varshney, K., Ogawa, S., Torabi, S., Hüttl, R., Nelson, D.C. and Gutjahr, C. 2025. Ethylene promotes SMAX1 accumulation to inhibit arbuscular mycorrhiza symbiosis. *Nature Communications*, 16, Article No., doi: [org/10.1038/s41467-025-57222-w](https://doi.org/10.1038/s41467-025-57222-w).
  33. Demirel, U., Morris, W.L., Ducreux, L.J., Yavuz, C., Asim, A., Tindas, I., Campbell, R., Morris, J.A., Verrall, S.R., Hedley, P.E., Gokce, Z.N.O., Caliskan, S., Aksoy, E., Caliskan, M.E., Taylor, M.A. and Handcock, R.D. 2020. Physiological, biochemical, and transcriptional responses to single and combined abiotic stress in stress-tolerant and stress-sensitive potato genotypes. *Frontiers in Plant Science*, 11: 169, doi: [org/10.3389/fpls.2020.00169](https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00169).
  34. Delormel, T.Y. and Boudsocq, M. 2019. Properties and functions of calcium-dependent protein kinases and their relatives in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist*, 224(2), 585-604. doi: [org/10.1111/nph.16088](https://doi.org/10.1111/nph.16088).

35. Fabregas, N., Lozano-Elena, F., Blasco-Escámez, D., Tohge, T., Martínez-Andújar, C., Albacete, A., Osorio, S., Bustamante, M., Riechmann, J.L., Nomura, T., Yokota, T., Conesa, A., Pérez Alfócea, F., Fernie, F.R., Cano-Delgado, A.I. 2018. Overexpression of the vascular brassinosteroid receptor BRL3 confers drought resistance without penalizing plant growth. *Nature Communications*, 9:4680, doi: 10.1038/s41467-018-06861-3.
36. Floss, D.S., Levy, J.G., Lévesque-Tremblay, V., Pumplun, V.N. and Harrison, M.J. 2013. DELLA proteins regulate arbuscule formation in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 110(51), 5025-34. doi: 10.1073/pnas.1308973110.
37. Foo, E., McAdam, E.L., Weller, J.L. James, B. and Reid, J.B. 2016. Interactions between ethylene, gibberellins, and brassinosteroids in the development of rhizobial and mycorrhizal symbioses of pea. *Journal of Experimental Botany*, 67(8), 2413–2424, doi: org/10.1093/jxb/erw047.
38. Foyer, C.H. and Hanke, G. 2022. ROS production and signalling in chloroplasts: cornerstones and evolving concepts. *The Plant Journal*, 111, 642–661. doi: 10.1111/tpj.15856.
39. Fracetto, G.G.M., Peres, L.E.P. and Lambais, M.R. 2017. Gene expression analyses in tomato near isogenic lines provide evidence for ethylene and abscisic acid biosynthesis fine-tuning during arbuscular mycorrhiza development. *Archives of Microbiology*, Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2017, doi: 10.1007/s00203-017-1354-5.
40. Gavassi, M.A., Silva, G.S., Carolina de Marchi Santiago da Silva, C.M.S., Thompson, A.J., Macleod, K., Oliveira, P.M.R., Cavalheiro, M.F., Douglas Domingues, S. and Habermann, G. 2021, NCED expression is related to increased ABA biosynthesis and stomatal closure under aluminum stress. *Environmental and Experimental Botany*, 185: 104404, doi: org/10.1016/j.envexpbot.2021.104404.
41. Ghosh, U.K., Islam, M.N., Siddiqui, M.N., Cao, X. and Khan, M.A.R. 2022. Proline, a multifaceted signalling molecule in plant responses to abiotic stress: understanding the physiological mechanisms. *Plant Physiology*, ISSN 1435-8603, doi:10.1111/plb.13363.
42. Giel, R.D. and Guinel, F.C. 2002. Effects of elevated substrate-ethylene on colonization of leek (*Allium porrum*) by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus aggregatum*. *Biology Faculty Publications*. 21, University of Guelph, [https://scholars.wlu.ca/biol\\_faculty/21](https://scholars.wlu.ca/biol_faculty/21).
43. Gill, S.S. and Tuteja, N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48(12), 909-30. doi: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016. Epub 2010 Sep 15.
44. Grumberg, B.C., Urcelay, C., Shroeder, M.A., Vargas-Gil, S. and Luna, C.M. 2015. The role of inoculum identity in drought stress mitigation by arbuscular mycorrhizal fungi in soybean. *Biology and Fertility of Soils*, 51, 1–10. doi: 10.1007/s00374-014-0942-7.
45. Gui, L.X., Lu, S.S., Chen, Q., Yang, L. and Xiao, J.X. 2021. iTRAQ based proteomic analysis reveals positive impacts of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on photosynthesis and drought tolerance in blueberry. *Trees*, 35(1), 81– 92. doi: 10.1007/s00468-020-02015-5.
46. Guo, X.N., Lu, W., Liu, C.Y. and Q.S. 2024. Regulation of arbuscular mycorrhizal fungi in citrus root hairs mediated by auxin efflux carrier protein *PtPINs*. *Scientia Horticulturae*, 337:113574, doi:org/10.1016/j.scienta.2024.113574.
47. Gupta, R. and S.K. Chakrabarty, S.K. 2013. Gibberellic acid in plant, still a mystery unresolved. *Plant Signaling and Behavior*, 8:9, e25504. doi: 10.4161/psb.25504.
48. Haghghania, H. Nadian, H. Ragali, F. Tavakoli, A.R. 2012. Effect of two species of arbuscular mycorrhizae on vegetative growth and P uptake by Mexican Lime Rootstock (*Citrus aurantifolia*) under drought stress. *Journal of Seed and Plant Production*, 28(4), 403-417. doi: 10.22092/sppj.2017.110486. [In Persian].
49. Halliwell, B., Gutteridge, J.M.C. 1999. Free radicals in biology and medicine. Oxford, UK, Oxford University Press. SBN (1999 edition): 0198500459 (10-digit) / 9780198500452 (13-digit) pp: 936
50. Hasanuzzaman, M., Borhannuddin-Bhuyan, M.H.M., Zulfikar, F., Raza, A., Mohsin, S.M., Mahmud, J.A., Fujita, M. and Fotopoulos, V. 2020. Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: Revisiting the crucial role of a universal defense regulator. *Antioxidants*, 29;9(8), 681. doi: 10.3390/antiox9080681.

51. Hsu, P., Dubeaux, G., Takahashi, Y. and Schroeder, J.I. 2021. Signaling mechanisms in abscisic acid-mediated stomatal closure. *The Plant Journal*, 105, 307–321. doi: 10.1111/tpj.15067.
52. Huang, D., Ma, M., Wang, Q., Zang, M., Jing, G., Li, C. and Ma, F. 2020. Arbuscular mycorrhizal fungi enhanced drought resistance in apple by regulating genes in the MAPK pathway. *Plant Physiology and Biochemistry*, 149, 245–255. doi: org/10.1016/j.plaphy.2020.02.020.
53. Huang, Y.M., Zou, Y.N. and Wu, Q.S. 2017. Alleviation of drought stress by mycorrhizas is related to increased root H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> efflux in trifoliolate orange. *Scientific Reports*, 7(42335), doi: 10.1038/srep42335.
54. Hussain, M., Malik, M.A., Farooq, M., Ashraf, M.Y., Cheema, M.A. 2008. Improving drought tolerance by exogenous application of glycine betaine and salicylic acid in sunflower. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 194: 193–199. doi: 10.1111/j.1439-037X.2008.00305.x.
55. Irankhah, S., Chitarra, W., Mashreghi, M., Nerva, L., Ganjeali, A., Balestrini, R., Antoniou, C., Cheniany, M., and Lumini, E. 2020. Impact of an arbuscular mycorrhizal fungal inoculum and exogenous methyl jasmonate on fenugreek secondary metabolite production under water deficit. *Environmental and Experimental Botany*, 176, 104096. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2020.104096.
56. Jajic, I., Sarna, T. and trzalka, K. 2015. Senescence, stress and reactive oxygen species. *Plants*, 4, 393–411. doi:10.3390/plants4030393. doi: 10.3390/plants4030393.
57. Jamdhade, A.R., Sunkar, R. and Hivrale, V. 2017. Zymographic method for distinguishing different classes of superoxide dismutases in plants. *Springer Nature*, 221-227. doi: 10.1007/978-1-4939-7136-7\_13.
58. Jokar, N., Nadian. H. Khalilimoghdam, B., Haydari, M. and Gharineh, M. 2015. Effect of mycorrhizal colonization on plant growth and proline content in some genotype of leeks (*Allium ampeloprasum ssp. persicum* L., *Allium porrum* L.). *Plant production*, 38(1), 15-26. doi: org/10.22055/ppd.2015.11115 [In Persian].
59. Jokar, N., Nadian. H. Khalilimoghdam, B. and Haydari, M. 2013. Effects of arbuscular mycorrhizal fungus and drought stress on plant root growth, accumulation of proline and uptake some nutrients by three genotypes of leeks. *Journal of Soil Biology*, 1(2), doi:10.22092/sbj.2014.128410. [In Persian].
60. 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: 371-380. doi: org/10.1111/j.1469-8137.1992.tb01077.x.
61. Jomova, K., Raptova, R., Y. Alomar, S.Y., Alwasel, S.H., Nepovimova, E., Kuca, K. and Valko, M. 2023. Reactive oxygen species, toxicity, oxidative stress, and antioxidants: chronic diseases and aging, *Archives of Toxicology*, 97:2499–2574, doi: org/10.1007/s00204-023-03562-9.
62. Ishii, T., Shrestha, Y. H., Matsumoto, I. and Kadoya, K. 1996. Effect of ethylene on the growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and on the mycorrhizal formation of trifoliolate orange roots. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*. 65, 525–529. doi: 10.2503/jjshs.65.525.
63. Karpinska, B. and Foyer, C.H. 2024. Superoxide signalling and antioxidant processing in the plant nucleus. *Journal of Experimental Botany*, 75(15), 4599–4610, doi: org/10.1093/jxb/erae090.
64. Khamsuk, O., Sonjaroon, W., Suwanwong, S., Jutamanee, K. and Suksamrarn, A. 2018. Effects of 24-epibrassinolide and the synthetic brassinosteroid mimic on chili pepper under drought. *Acta Physiologiae Plantarum*, 40(6), 106. doi: 10.1007/s11738-018-2682-z.
65. Khan, M.I., Nazir, F., Asgher, M., Per, T.S., Khan, N.A. 2015. Selenium and sulphur influence ethylene formation and alleviate cadmium-induced oxidative stress by improving proline and glutathione production in wheat. *Journal of Plant Physiology*, 173, 9–18. doi:org/10.1016/j.jplph.2014.09.011.
66. Khan, M., Ali, S., Al Azzawi, T.N.I., Saqib, S. Ullah, F., Ayaz, A. and Zaman, W. 2023. The key roles of ROS and RNS as a signaling molecule in plant–microbe interactions. *Antioxidants*, 12, 268. doi: org/10.3390/antiox12020268.
67. Khan, W.U., Khan, L.U., Chen, D. and Chen, F. 2023. Comparative analyses of superoxide dismutase (SOD) gene family and expression profiling under multiple abiotic stresses in water lilies. *Horticulturae*, 9(7), 781, doi: org/10.3390/horticulturae9070781.
68. Khan, P., Abdelbacki, A.M.M. Albaqami, M., Jan, R. and Kim, K.M. 2024. Proline

- promotes drought tolerance in maize. *Biology*, 14(1), 41, doi: org/10.3390/biology14010041.
69. Khatri, K. and Rathore, M.S. 2022. Salt and osmotic stress-induced changes in physiochemical responses, PSII photochemistry and chlorophyll a fluorescence in peanut. *Plant Stress*, 3:100063. doi: org/10.1016/j.stress.2022.100063.
70. Khoyerdi, F.F., Shamshiri, M.H., Estaji, A. 2016. Changes in some physiological and osmotic parameters of several pistachio genotypes under drought stress. *Science of Horticulture*, 198, 44–51. doi: 10.1016/j.scienta.2015.11.028.
71. Kozlov, A.V., Javadov, S. and Sommer, N. 2024. Cellular ROS and antioxidants: Physiological and pathological role. *Antioxidants*, 13, 602. doi: org/10.3390/antiox13050602.
72. Krajinski F, Biela A, Schubert D, Gianinazzi-Pearson V, Kaldenhoff R, Franken P (2000) Arbuscular mycorrhiza development regulates the mRNA abundance of Mtaqp1 encoding a mercury-insensitive aquaporin of *Medicago truncatula*. *Planta*, 211:85–90. doi: 10.1007/s004250000263.
73. Kucera, B., Cohn M. A. and Leubner-Metzger, G. 2005. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. *Seed Science Research*, 15, 281–307. doi:10.1079/SSR2005218.
74. Lanfranco, L., Mara-Novero, M. and Paola Bonfante, P. 2005. The mycorrhizal fungus *Gigaspora margarita* possesses a CuZn superoxide dismutase that is up-regulated during symbiosis with legume hosts. *Plant Physiology*, 137 (4) 1319–30 doi: org/10.1104/pp.104.050435.
75. Laxa, M., Liebthal, M., Telman, W., Chibani, K. and Dietz, K.J 2019. The role of the plant antioxidant system in drought tolerance. *Antioxidants*, 8, 94. doi: org/10.3390/antiox8040094.
76. Lee, Y., Yamamoto, A., Ragaey, M., Hashiguchi, M., Akashi, R. and Saeki, Y. 2024. Effect of drought stress and short-term recovery on proline and polyamine metabolism in *Lotus japonicus*. *Agricultural Research*, doi: org/10.1007/s40003-024-00832-5.
77. Leon, J. and Costa-Broseta, A. 2020. Present knowledge and controversies, deficiencies, and misconceptions on nitric oxide synthesis, sensing, and signaling in plants. *Plant Cell and Environment*. 43, 1–15. doi: 10.1111/pce.13617.
78. Li, J., Zhang, K., Meng, Y., Hu, J., Ding, M., Bian, J., Yan, M., Han, J. and Zhou, M. 2018. Jasmonic acid/ethylene signaling coordinates hydroxycinnamic acid amides biosynthesis through ORA59 transcription factor. *Plant Journal*, 95, 444–457. doi: 10.1111/tpj.13960.
79. Li, R., Shen, J., Wilkinson, S., Ford, B.G. and Davies, W.J. 2017. Stomatal and growth responses to hydraulic and chemical changes induced by progressive soil drying. *Journal of Experimental Botany*, 68, 21–22, 5883–5894. doi:10.1093/jxb/erx381.
80. Li, J., Wang, Y., Pritchard, H.W. and Wang, X. 2014. The fluxes of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> can be used to evaluate seed germination and Vigor of *Caragana korshinskii*. *Planta*, 239(6):1363-73. doi: 10.1007/s00425-014-2049-7.
81. Li, Z., Zhang, Y., Liu, C., Gao, Y., Han, L. and Chu, H. 2022. Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to reactive oxygen species homeostasis of *Bombax ceiba* L. under drought stress. *Frontier Microbiology*, 13, 991781. doi: 10.3389/fmicb.2022.991781.
82. Li, N., Li, J., Xie, J., Wenjing Rui, W., Pu, K., Gao, Y., Tiantian Wang, T. and Zhang, M. 2025. Glycine betaine and plant abiotic stresses: Unravelling physiological and molecular responses. *Plant Science*, 355, 112479, doi: org/10.1016/j.plantsci.2025.112479 Get rights and content.
83. Luo, C., Li, Z., Shi, Y., Gao, Y., Xu, Y., Zhang, Y. and Chu, H. 2024. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance drought resistance in *Bombax ceiba* by regulating SOD family genes. *PeerJ - (Peer Journal)* 12:e17849, doi: 10.7717/peerj.17849.
84. Luo, L.J. 2010. Breeding for water-saving and drought-resistance rice (WDR) in China. *Journal of Experimental Botany*, 61(13), 3509–3517, doi:10.1093/jxb/erq185.
85. Ma, X.L., Wang, Y.J., Xie, S.L., Wang, C. and Wang, W. 2007. Glycine betaine application ameliorates negative effects of drought stress in tobacco. *Russian Journal of Plant Physiology*, 54, 472. doi: 10.1134/S1021443707040061.
86. Mak, M., Babla, M., Xu, S.C., O’Carrigan, A., Liu, X.H., Gong, Y.M., Holford, P. and Chen, Z.H., 2014. Leaf mesophyll K<sup>+</sup>, H<sup>+</sup> and Ca<sup>2+</sup> fluxes are involved in drought-induced decrease in photosynthesis and stomatal closure in soybean. *Environmental and Experimental Botany*, 98, 1-12. Doi: org/10.1016/j.envexpbot.2013.10.003.

87. Mansoor S, Ali Wani O, Lone JK, Manhas S, Kour N, Alam P, Ahmad A, Ahmad P 2022. Reactive oxygen species in plants: from source to sink. *Antioxidants* 11(2):225. Doi:org/10.3390/antiox11020225.
88. Martín-Rodríguez, J.A., Morcillo, R.L., Vierheilig, H., Ocampo, J.A. Muller, J.L. and Jose Garrido, M.G. 2011. Ethylene-dependent/ethylene-independent ABA regulation of tomato plants colonized by arbuscular mycorrhiza fungi. *New Phytologist*, 190: 193–205, doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03610.x.
89. Marschner, H. 2012. Marschner's mineral nutrition of higher plants, edited by: Petra Marschner, Academic Press/ Elsevier, third edition, SBN: 978-0-12-384905-2 (hardback).
90. Martín-Rodríguez, J., Huertas, R., Ho-Plagaro, T., Ocampo, J.A., Tureckova, V., Tarkowska, D., Ludwig-Muller, J., José, M. and García-Garrido, J.M. 2016, Arbuscular mycorrhizal symbiosis induces strigolactone biosynthesis under drought and improves drought tolerance in lettuce and tomato. *Plant Cell and Environment*. 39, 441–452. doi:10.1111/pce.1263.
91. Mathur, N. and Yas. A.V. 1995. Influence of VA mycorrhizae on net photosynthesis and transpiration of *Ziziphus mauritiana*. *Journal of Plant Physiology*, 147, 328-330. doi: 10.1016/S0176-1617(11)82161-9.
92. Maurya, A.K., 2020. Oxidative stress in crop plants, In: *Agronomic Crops: Stress responses and tolerance*; Hasanuzzaman, M., Ed.; Springer: Singapore, 2020; pp. 349–380. doi: 10.1007/978-981-15-0025-1.
93. Maurel, C., Verdoucq, L., Luu, D.T. and Santoni, V. 2008. Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 595–624. doi: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092734.
94. McGuinness, P.N., Reid, J.B. and Foo, E. 2019. The role of gibberellins and brassinosteroids in nodulation and arbuscular mycorrhizal associations. *Frontiers in Plant Science*, 10, 443790. doi: org/10.3389/fpls.2019.00269.
95. Mitra, D., Priyadarshini, A., Senapati, A. Behera, S., Chatterjee, I., Das Mohapatra, P.K. and Panneerselvam, P. 2022. Ecological importance of strigolactones hormone on arbuscular mycorrhizal fungi symbiosis in plant. *Journal of Microbiology Research*, 9, 160–163. doi: org/10.18231/j.ijmr.2022.029.
96. Mittler, R. 2017. ROS are good. *Trends in Plant Science, A Cell Press Journal*, 22(1), 11-19. doi: 10.1016/j.tplants.2016.08.002.
97. Mhamdi, A. and Van Breusegem, F. 2018. Reactive oxygen species in plant development. *Development*, 145(15), dev164376. doi: 10.1242/dev.164376.
98. Mohanta, T.K., Bae, H. 2017. Cloning and characterization of auxin efflux carrier genes *EcPIN1a* and *EcPIN1b* from finger millet. *Eleusine coracana* L. *Biology, Environmental Science*, 7:51. doi:10.1007/s13205-017-0689-6.
99. Mosse, B. and Hyman. D.S. 1971. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhizae, in unsterilized field soils. *New Phytologist*, 70: 29-34. doi: 10.1111/j.1469-8137.1971.tb02505.x.
100. Mohamed, H.I. and Latif, H.H. 2017. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 23(3):545–556, doi:10.1007/s12298-017-0451-x.
101. Mosse, B. and Hyman. D. S. 1971. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhizae. in unsterilized field soils. *New Phytologist*, 70: 29-34. <https://www.jstor.org/stable/2431048>.
102. Nadian, H. 2025. Phosphorus uptake and transport mechanism in symbiotic plants with arbuscular mycorrhizal fungi (Knowns and unknowns). *Journal of Soil Biology*, 12(2), doi: 10.22092/SBJ.2024.366288.267.[In Persian].
103. Nadian H., Smith S.E., Alston, A.M. and Murray R.S. 1997. Effects of soil compaction on plant growth, phosphorus uptake and morphological characteristics of vesicular-arbuscular mycorrhizal colonisation of *Trifolium subterraneum*. *New Phytologist*, 135 :303-311. doi: 10.1046/j.1469-8137.1997.00653.x.
104. Nadian, H. 2011. The effect of drought stress and mycorrhizal symbiosis on growth and phosphorus uptake by two different sorghum cultivars in root morphology. *Journal of Water and Soil Science*, Esfahan University of Technology, 57: 25-30 doi: 20.1001.1.24763594.1390.15.57.10.2, [In Persian].
105. Nadian, H., Haydari, M., Gharineh, M.H., Daneshvar, M.H. 2013a. Effect of different levels of sodium chloride and mycorrhizal and uptake of P, Na and K by saffron (*Crucus sativus*, L.). *Journal of Plant Production (Journal of Scientific Agriculture)*, 36(2), doi: article\_10149\_456a73c2053ee12bb0f96353c36d5a87.pdf [In Persian].

106. Nadian, H. Fathi, G. and Abdollahi, 2013b. Phosphorus Inflow into Two Species of Clover Root with Different Morphology Colonized by AM Fungi. *Iran Agricultural Research*, 32(1), 41-54 Shiraz University. doi: 10.22099/iar.2013.1816.
107. Nath, M., Bhatt, D., Prasad, R., Gill, S.S., Anjum, N.A. and Tuteja, T. 2016. Reactive oxygen species generation-scavenging and signaling during plant-arbuscular mycorrhizal and piriformospora indica interaction under stress condition. *Frontier in Plant Science*, 7:1574. doi: 10.3389/fpls.2016.01574.
108. Nawaz, M. and Wang, Z. 2020. Abscisic acid and glycine betaine mediated tolerance mechanisms under drought stress and recovery in axonopus compressus: A New Insight. *Scientific Reports*, 10: 6942. doi: 10.1038/s41598-020-63447-0.
109. Nazarli, H., Ahmadi, A. and Hadian, J. 2014. Salicylic acid and methyl jasmonate enhance drought tolerance in chamomile plants. *Journal of HerbMed Pharmacology*, 2014; 3(2), 87-92. eISSN: 2345-5004.
110. Nemeskeri, E., Molnar, K., Vigh, R., Nagy, J. and Dobos, A. 2015. Relationships between stomatal behaviour, spectral traits and water use and productivity of green peas (*Pisum sativum* L.) in dry seasons. *Acta physiologiae plantarum*, 37, 1-16. doi:10.1007/s11738-015-1776-0.
111. OECD. (2025). *Development finance to combat desertification, land degradation and drought* (OECD Publishing, Paris). <https://doi.org/10.1787/23f62ad9-en>.
112. Oh, E., Yamaguchi, S., Hu, J.H., Yusuke, J., Jung, B., Paik, I., Li, H.S., Sun, T.P., Kamia, Y. and Choi, G. 2007. PIL5, a phytochrome-interacting bHLH protein, regulates gibberellin responsiveness by binding directly to the GAI and RGA promoters in *Arabidopsis* seeds. *Plant Cell*, 19 (4), 1192-1208, doi: 10.1105/tpc.107.050153.
113. Orine, D., Defosse, E., Vergara, F., Uthe, H., van Dam, N.M. and Rasmann, S. 2022. Arbuscular mycorrhizal fungi prevent the negative effect of drought and modulate the growth-defence trade-off in tomato plants. *Journal of Sustainable Agriculture and Environment*. 1(3), 177-190. doi: org/10.1002/sae2.12018.
114. Paluch-Lubawa, E., Prosicka, B. and Polcyn, W. 2024. Expression patterns of maize PIP aquaporins in middle or upper leaves correlate with their different physiological responses to drought and mycorrhiza. *Frontier in Plant Science*, 13, doi: 10.3389/fpls.2024.1459016. eCollection 2024.
115. Paluch-Lubawa, E. and Polcyn, W. 2024. Tissue-specific accumulation of PIP aquaporins of a particular heteromeric composition is part of the maize response to mycorrhiza and drought. *Scientific Reports*, 17, 14(1):21712. doi: 10.1038/s41598-024-72828-8.
116. Parent, B., Hachez, C., Redondo, E., Simonneau, T., Chaumont, F. and Tardieu, F. 2009. Drought and abscisic acid effects on aquaporin content translate into changes in hydraulic conductivity and leaf growth rate: a trans-scale approach. *Plant Physiology*, 149, 2000-2012. doi: org/10.1104/pp.108.130682.
117. Park, W., Scheffler, B.E., Bauer, P.J., Campbell, B.T. 2010. Identification of the family of aquaporin genes and their expression in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *BMC Plant Biology*, 10:142, <http://www.biomedcentral.com/1471-2229/10/142>.
118. Peng, Y.Y., Liu, C.Y. and Hao, Y. 2025. Differential effects of arbuscular mycorrhizal fungi on rooting and physiology of Summer Black Grape Cuttings. *Horticulturae*, 11, 825. Doi: org/10.3390/horticulturae11070825.
119. Pirasteh-Anosheh, H., Saed-Moucheshi, A., Pakniyat, H. and Pessaraki, M. 2016. Stomatal responses to drought stress. In: Ahmad, P. (Ed.), *Water Stress and Crop Plants: A Sustainable approach*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, 24-40, <https://doi.org/10.1002/9781119054450.ch3>.
120. Pons, C. and Muller, C. 2022. Impacts of drought stress and mycorrhizal inoculation on the performance of two spring wheat cultivars. *Plants*, 11, 2187. doi:org/10.3390/plants11172187.
121. Porcel, R., Arco, R., Cano, C., Bago, A. and Ruiz-Lozano, J.M. 2006. Identification of a gene from the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* encoding for a 14-3-3 Protein that is up-regulated by drought stress during the AM symbiosis. *Microbial Ecology*, 52(3), 575-582, doi: 10.1007/s00248-006-9015-2.
122. Porcel, R., Azcon, R. and Ruiz-Lozano, J.M. 2005. Evaluation of the role of genes encoding for dehydrin proteins (LEA D-11) during drought stress in arbuscular mycorrhizal Glycine max and Lactuca sativa plants. *Journal of Experimental Botany*, 56: 1933-1942. doi: org/10.1093/jxb/eri188.

123. Pozo, M.J., Cordier, C., Dumas-Gaudot, E., Gianinazzi S., Barea, J.M. and Azcón-Aguilar, C. 2002. Localized versus systemic effect of arbuscular mycorrhizal fungi on the defence responses to *Phytophthora* infection in tomato plants. *Journal of Experimental Botany* 53, 525–534. doi: org/10.1093/jexbot/53.368.525.
124. Quiroga, G., Erice, G., Aroca, R., Chaumont, F., and Ruiz-Lozano, J.M. 2017. Enhanced drought stress tolerance by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in a drought-sensitive Maize Cultivar Is Related to a Broader and Differential Regulation of Host Plant aquaporins than in a drought-tolerant cultivar. *Frontier in Plant Science*, 8, 1056, Open access, doi: 10.3389/fpls.2017.01056.
125. Quigley, F., Rosenberg, J.M., Shachar-Hill, Y. and Bohnert, H.J. 2001. *Genome Biology*, 7;3(1):17. doi:10.1186/gb-2001-3-1-research0001.
126. Reis, A.D.P., Carvalhob, R.F., Costaa, I.B., Girioa, R.J.S., Gualbertoa, R., Spersa, R.C. and Gaiona, L.A. 2022. Hydrogen peroxide is involved in drought stress long-distance signaling controlling early stomatal closure in tomato plants. *Brazilian Journal of Biology*, 82, e267343, https://doi.org/10.1590/1519-6984.267343.
127. Reuscher, S., Akiyama, M., Mori, C., Aoki, K., Shibata, D., Shiratake, K. 2013. Genome-wide identification and expression analysis of aquaporins in tomato. *PLoS One*, 19, 8(11), e79052. doi: 10.1371/journal.pone.0079052. eCollection 2013.
128. Rodriguez-Gacio, M., Matilla-Vázquez, M.A. and Matilla, A.J. 2009. Seed dormancy and ABA signaling. *Plant Signaling and Behavior*, 4, 1035–1048, doi:10.4161/psb.4.11.9902 .
129. Romera, S.R., Ruiz-Lozano, J.M., Zamarreño, A.M., Garcia-Mina, J.M. and Aroca-Ramal, R. 2016. Arbuscular mycorrhizal symbiosis and methyl jasmonate avoid the inhibition of root hydraulic conductivity caused by drought. *Mycorrhiza*, 26, 111–122. doi: 10.1007/s00572-016-0728-2.
130. Roussel, H., Bruns, S., Gianinazzi-Pearson, V., Hahlbrock, K. and Franken, P. 1997. Induction of a membrane intrinsic protein-encoding mRNA in arbuscular mycorrhiza and elicitor-stimulated cell suspension cultures of parsley. *Plant Science*, 126:203–210.
131. Ruiz-Sanchez, M., Armada, E., Munoz, Y., Garcia de Salamone, I.E, Aroca, R., Ruiz-Lozano, J.M. and Azcón, R. 2011. Azospirillum and arbuscular mycorrhizal colonization enhance rice growth and physiological traits under well-watered and drought conditions. *Journal of Plant Physiology*. 168(10), 1031–1037, doi: 10.1016/j.jplph.2010.12.019. Epub 2011 Mar 5.
132. Ruiz-Sanchez, M., Aroca, R., Munoz, Y., Polon, R. and Ruiz-Lozano, J.M. 2010. The arbuscular mycorrhizal symbiosis enhances the photosynthetic efficiency and the antioxidative response of rice plants subjected to drought stress. *Journal of Plant Physiology*, 167: 862-869. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2010.01.018 .
133. Ruiz-Lozano, J.M., Collados, C., Barea, J.M., Azcón, R. 2001. Cloning of cDNAs encoding SODs from lettuce plants which show differential regulation by arbuscular mycorrhizal symbiosis and by drought stress. *Journal of Experimental Botany* 52, 2241–2242.
134. Ruiz-Lozano, J.M., Perálvarez, M.C., Aroca, R. and Azcón, R. 2011. The application of a treated sugar beet waste residue to soil modifies the responses of mycorrhizal and non-mycorrhizal lettuce plants to drought stress. *Plant Soil*, 346, 153–166. doi: 10.1007/s11104-011-0805-z.
135. Ruiz-Lozano, J.M., Azcon, R., Gomez, M. 1995. Effects of arbuscular mycorrhizal Glomus species on drought tolerance: physiological and nutritional plant responses. *Applied and Environmental Microbiology*, 61, 456–60. doi: 10.1128/aem.61.2.456-460.1995.
136. Ruiz-Lozano, J.M., Azcón R. and Palma, J.M. 1996. Superoxide dismutase activity in arbuscular mycorrhizal *Lactuca sativa* plants subjected to drought stress. *New Phytologist*, 134, 327–333. doi: 10.1111/j.1469-8137.1996.tb04637.x
137. Ruiz-Lozano, D., Porcel, R. and Aroca, R. 2006. Does the enhanced tolerance of arbuscular mycorrhizal plants to water deficit involve modulation of drought-induced plant genes? *New Phytologist*, 171 (4): 693-698. doi: org/10.1111/j.1469-8137.2006.01841.x.
138. Ruiz-Lozano, J.M., Porcel, R., Bárzana, G., Azcón, R. and Aroca, R., 2012. Contribution of arbuscular mycorrhizal symbiosis to plant drought tolerance: State of the art. In: Aroca, R. (ed.) *Plant Responses to Drought Stress*. Springer, Berlin, pp.335–362. doi: 10.1007/978-3-642-32653-0\_13.

139. Safir, G.R., Boyer, J.S. and Gerdemann, J.W. 1971. Mycorrhizal enhancement of water transport in soybean. *Science*, 172, 581-583. doi: [org/10.1126/science.172.3983.581](https://doi.org/10.1126/science.172.3983.581).
140. Said, A.F., Alwutayd, K.M., KaAma, N., and Ghanem, O.M. 2025. Diversity and effectiveness of arbuscular mycorrhizal fungi species in alleviating drought stress in tomato. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 53(2), 14382. <https://doi.org/10.15835/nbha53214382>.
141. Saijo, Y. 2001. A Ca<sup>2+</sup>-dependent protein kinase that endows rice plants with cold- and salt-stress tolerance functions in vascular bundles. *Plant Cell Physiology*, 42(11), 1228–1233. doi: [org/10.1093/pcp/pcel158](https://doi.org/10.1093/pcp/pcel158).
142. Salas-González, I., Reyt, G., Flis, P., Custódio, V., Gopaulchan, D., Bakhom, N., Dew, T.P. Suresh, K., Franke, R.B., Dang, J.L., Salt, D.E. and Castrillo, G. 2021. Coordination between microbiota and root endodermis supports plant mineral nutrient homeostasis. *Science*, 8: 371 (6525) eabd0695, doi: [10.1126/science.abd0695](https://doi.org/10.1126/science.abd0695).
143. Seo, M., Hanada, A., Kuwahara, A., Endo, A., Okamoto, M., Yamauchi, Y., North, H., Marion-Poll, A., Sun, T.P., Koshiha, T., Kamiya, Y., Yamaguchi, S. and Nambara, E. 2006. Regulation of hormone metabolism in *Arabidopsis* seeds: phytochrome regulation of abscisic acid metabolism and abscisic acid regulation of gibberellin metabolism. *Plant Journal*, 48, 354–366. doi: [10.1111/j.1365-313X.2006.02881.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2006.02881.x).
144. Sepahvand, T., Etemad, V., Matinizadeh, M., Shirvany, A. 2021. Symbiosis of AMF with growth modulation and antioxidant capacity of Caucasian Hackberry (*Celtis Caucasica* L.) seedlings under drought stress. *Central Asian Journal of Environmental Science and Technology Innovation*, 2(1), 20-35. doi: [org/10.22034/CAJESTI.2021.01.03](https://doi.org/10.22034/CAJESTI.2021.01.03).
145. Shavrukov, Y., Kurishbayev, A., Jatayev, S., Shvidchenko, V., Zotova, L., Koekemoer, F., de Groot, S., Soole, K. and Peter Langridge, P. 2017. Early flowering as a drought escape mechanism in plants: How can it aid wheat production? *Frontiers in Plant Science*, 8:1950. doi: [10.3389/fpls.2017.01950](https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01950).
146. Staszek, P. and Gniazdowska, A. 2020. Peroxynitrite induced signaling pathways in plant response to non-proteinogenic amino acids. *Planta*, 252:5. <https://doi.org/10.1007/s00425-020-03411-4>.
147. Smirnoff, N. and Arnaud, D. 2019. Hydrogen peroxide metabolism and functions in plants. *New Phytologist*, 221, 1197–1214, doi: [10.1111/nph.15488](https://doi.org/10.1111/nph.15488).
148. Sood, M. 2025. Reactive oxygen species (ROS): plant perspectives on oxidative signalling and biotic stress response. *Discover Plants*, 2,187. doi: [org/10.1007/s44372-025-00275-4](https://doi.org/10.1007/s44372-025-00275-4).
149. Spinoso-Castillo, J.L., Moreno-Hernandez, M.D.R., Mancilla-Alvarez, E., Sanchez-Segura, L., Sanchez-Paez, R. and Bello-Bello, J.J. 2023. Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis improves ex vitro acclimatization of sugarcane plantlets (*Saccharum* Spp.) under drought stress conditions. *Plants*, 12(3), 687. doi: [org/10.3390/plants12030687](https://doi.org/10.3390/plants12030687).
150. Steudle E. 2000. Water uptake by roots: effects of water deficit. *Journal of Experimental Botany* 51, 1532–1542. doi: [org/10.1093/jexbot/51.350.1531](https://doi.org/10.1093/jexbot/51.350.1531).
151. Steudle, E. and Peterson, C.A. 1998. How does water get through roots? *Journal of Experimental Botany* 49: 775–788. doi: [org/10.1093/jxb/49.322.775](https://doi.org/10.1093/jxb/49.322.775).
152. Sun, Z., Li, S., Chen, W., Zhang, J., Zhang, L., Sun, W. and Wang, Z. 2021. Plant dehydrins: expression, regulatory networks, and protective roles in plants challenged by abiotic stress. *International journal of Molecular Science*, 23(22),12619. doi: [10.3390/ijms222312619](https://doi.org/10.3390/ijms222312619).
153. Sun, Q., Liu, X., Kitagawa, Y., Calamita, G., Ding, X. 2024. Plant aquaporins: Their roles beyond water transport. *The Crop Journal*, 12(3), 641-655. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2024.04.00>.
154. Tahiri, A. Meddich, A. Raklami, A., Alahmad, A., Bechtaoui, B., Anli, M., Göttfert, M., Heulin, T., Wafa Achouak, W. and Oufdou, K. 2022. Assessing the potential role of compost, PGPR, and AMF in improving tomato plant growth, yield, fruit quality, and water stress tolerance. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 22(1), 743–764. doi: [10.1007/s42729-021-00684-w](https://doi.org/10.1007/s42729-021-00684-w).
155. Tominaga, T., Yamaguchi, K., Shigenobu, S., Yamato, M. and Kaminaka, H. 2020a. The effects of gibberellin on the expression of symbiosis-related genes in Paris-type arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Eustoma grandiflorum*. *Plant Signaling & Behavior* 15, 1784544. doi: [org/10.1080/15592324.2020.1784544](https://doi.org/10.1080/15592324.2020.1784544).

156. Tominaga, T., Miura, C., Takeda, N., Yuri Kanno, Y., Takemura, Y., Seo, M., Yamato, M. and Kaminaka, H. 2020b. Gibberellin promotes fungal entry and colonization during Paris-type arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Eustoma grandiflorum*. *Plant and Cell Physiology*, 61, 565–575. doi: org/10.1093/pcp/pcz222.
157. Tyagi, S., Shumayla, Singh, S.P. and Upadhyay, S.K. 2019. Role of superoxide dismutases (SODs) in stress tolerance in plants. *Springer Nature*, In: *Molecular Approaches in Plant Biology and Environmental Challenges*, 51-77. doi: org/10.1007/978-981-15-0690-1\_3.
158. Uehlein, N., Fileschi, K., Eckert, M., Bienert, G.P., Bertl, A. and Kaldenhoff, R. 2007. Arbuscular mycorrhizal symbiosis and plant aquaporin expression. *Phytochemistry*, 68:122–129. doi: [10.1016/j.phytochem.2006.09.033](https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2006.09.033).
159. UN Convention to Combat Desertification (UNCCD). UN Press Release, 9 December 2024.
160. Urao, T., Katagiri, T., Mizoguchi, T., Yamaguchi-Shinozaki, K., Hayashida, N., Shinozaki, K. 1994. Two genes that encode Ca<sup>2+</sup>-dependent protein kinases are induced by drought and high-salt stresses in *Arabidopsis thaliana*, *Molecular Genetics and Genomics*, 244(4), 331–340. doi: org/10.1007/BF00286684.
161. Volaire, F. 2018. A unified framework of plant adaptive strategies to drought: crossing scales and disciplines. *Global Change Biology*, 24(7), 2929–2938. doi: org/10.1111/gcb.14062.
162. Wang, C., El-Shetehy, M., Shine, M.B., Yu, K., Navarre, D., Wendehenne, D., Kachroo A. and Kachroo, P. 2014. Free radicals mediate systemic acquired resistance. *Cell Reports* 7(2), 348–355. doi: org/10.1016/j.celrep.2014.03.032
163. Wang, B.L., Tang, X.Y., Cheng, L.Y., Zhang, A.Z., Zhang, W.H., Zhang, F.S., Liu, J.Q., Cao, Y., Allan, D.L., Vance, C.P. and Shen, J.B. 2010. Nitric oxide is involved in phosphorus deficiency-induced cluster-root development and citrate exudation in white lupin. *New Phytologist*, 2010, 187:1112–1123. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03323.x.
164. Wang, Q., Liang, X., Dong, Y., Xu, L., Zhang, X., Kong, J. and Liu, S. 2013. Effects of exogenous salicylic acid and nitric oxide on physiological characteristics of perennial ryegrass under cadmium stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 32, 721–731. doi: org/10.1007/s00344-013-9339-3.
165. Wang, D., Ni, Y., Xi, K., Li, Y., Wu, W., Shan, H., Cheng, B. and Li, X. 2024. Aquaporin ZmTIP2;3 promotes drought resistance of maize through symbiosis with arbuscular mycorrhizal fungi. *International Journal of Molecular Science*, 25(8), 4205. doi: org/10.3390/ijms25084205.
166. Wasternack, C., and Song, S. 2017. Jasmonates: biosynthesis, metabolism, and signaling by proteins activating and repressing transcription. *Journal of Experimental Botany*, 68(6), 1303–1321. doi: org/10.1093/jxb/erw443.
167. Wei, Y. S., Javed, T., Liu, T.T., Ahmad Ali, A. and Gao, S.J. 2025. Mechanisms of Abscisic acid (ABA)-mediated plant defense responses. *Plant stress*, 15, 100724. doi: org/10.1016/j.stress.2024.100724.
168. Wen, Y., Zhou, L.J., Xu, Y.J., Hashem, A., Abd Allah, E.F. and Wu, Q.S. 2024. Growth performance and osmolyte regulation of drought-stressed walnut plants are improved by mycorrhiza. *Agriculture*, 14, 367. doi: org/10.3390/agriculture14030367.
169. Wilkinson, S., Davies and W.J. 2010. Drought, ozone, ABA and ethylene: new insights from cell to plant to community. *Plant, Cell & Environment*, 33, 510–525. doi: org/10.1111/j.1365-3040.2009.02052.x
170. Wu, H.H., Zou, Y.N., Rahman, M.M., Ni, Q.D., and Wu, Q.S. 2017. Mycorrhizas alter sucrose and proline metabolism in trifoliate orange exposed to drought stress. *Scientific Reports*, 7, 42389. doi: 10.1038/srep42389.
171. Xie, W., Hao, Z., Zhou, X., Jiang, X., Xu, L., Wu, S., Zhao, A., Xin Zhang, X. and Chen, B. 2018. Arbuscular mycorrhiza facilitates the accumulation of glycyrrhizin and liquiritin in *Glycyrrhiza uralensis* under drought stress. *Mycorrhiza*, Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2018. doi: org/10.1007/s00572-018-0827-y.
172. Xu, L., Li, T., Wu, Z., Feng, H., Yu, M., Zhang, X. and Hen, B.C. 2018. Arbuscular mycorrhiza enhances drought tolerance of tomato plants by regulating the 14-3-3 genes in the ABA signaling pathway. *Applied Soil Ecology*, 125, 213-221, doi: org/10.1016/j.apsoil.2018.01.012.
173. Xu, D., Duan, X., Wang, B., Hong, B., Ho, T.H.D. and Wu, R. 1996. Expression of a late embryogenesis abundant protein gene, *HVA7*, from barley confers tolerance to water deficit and salt stress in transgenic rice. *Plant Physiology*, 110, 249-257. doi: 10.1104/pp.110.1.249.

174. Ye, Q., Wang, H. and Li, H. 2022. Arbuscular Mycorrhizal fungi improve growth, photosynthetic activity, and chlorophyll fluorescence of *Vitis vinifera* L. cv. ecolly under drought stress. *Agronomy*, 12(7), 1563, doi: org/10.3390/agronomy12071563.
175. Zhang, S.W., Li, C.H., Cao, J., Zhang, Y.C., Zhang, S.Q., Xia, Y.F., Sun, D.Y. and Sun, Y. 2009. Altered architecture and enhanced drought tolerance in rice via the down-regulation of indole-3-acetic acid by TLD1/OsGH3.13 Activation. *Plant Physiology*, 151, 1889–1901. doi: org/10.1104/pp.109.146803.
176. Zhang, Z., Zhang, J. and Huang, Y., 2014. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on the drought tolerance of *Cyclobalanopsis glauca* seedlings under greenhouse conditions. *New Forests*, 45(4), 545-556. doi:10.1007/s11056-014-9417-9.
177. Zhang, X., Yu, Y., Zhang, J., Qian, X., Li, X. and Sun, X. 2024. Recent progress regarding jasmonates in tea plants: Biosynthesis, signaling, and function in stress responses. *International Journal of Molecular Sciences*, 25, 1079. doi: org/10.3390/ijms25021079.
178. Zhu, Y.X., Yang, L., Liu, N., Yang, J., Zhou, X.K., Xia, Y.C., He, Y., He, Y.Q., Gong, H.J. Ma, D.F. and Yin, J.L. 2019. Genome-wide identification, structure characterization, and expression pattern profiling of aquaporin gene family in cucumber. *BMC Plant Biology*, 7,19(1), 345. doi: 10.1186/s12870-019-1953-1.
179. Zhu, J., Lu, P., Jiang, Y., Wang, M. and Zhang, L. 2014. Botany, Effects of brassinosteroid on antioxidant system in *Salvia miltiorrhiza* under drought stress. *Journal of Research in Agriculture and Animal Science*, 2(1), 01-06, www.questjournals.org, ISSN(Online): 2321-9459.
180. Zhao, H., Zhang, Y. and Zheng, Y. 2022. Integration of ABA, GA, and light signaling in seed germination through the regulation of ABI5. *Frontier in Plant Science*, 13, doi: org/10.3389/fpls.2022.1000803.
181. Zou, Y.N., Wan, Y.X., Zheng, F.L., Cheng, X.F., Hashem, A. and Wu, Q.S. 2025. Mycorrhizal trifoliolate orange plants tolerate soil drought by enhancing photosynthetic physiological activities and reducing active GA3 levels. *Tree Physiology*, 45:8, tpa073, doi: org/10.1093/treephys/tpaf073.
182. Zou, Y.N., Huang, Y.M., Wu, Q.S. and He, X.H. 2015. Mycorrhiza-induced lower oxidative burst is related with higher antioxidant enzyme activities, net H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> effluxes, and Ca<sup>2+</sup> influxes in trifoliolate orange roots under drought stress. *Mycorrhiza*, 25(2),143-52, doi: 10.1007/s00572-014-0598-z. Epub 2014 Aug 3.