بسم الله الرحمن الرحیم

عنوان

میکروبهای خاک برای کاهش تنش های خاک (۲)

دکتر محمدرضا میرانصاری مهابادی، شیرین ادهم

شرکت علمی آبتین برکه

اصفهان، خیابان احمد آباد، مجتمع پارسیان، طبقه سوم، واحد ۸، شماره پستی ۸۱۵۴۶۸۵۳۸۹

تلفن: ۳۱۳۲۳۱۷۵۵۵، فاکس: ۳۱۳۲۵۰۴۰۶۸، همراه: ۰۹۱۳۳۰۱۴۸۴۴

ایمیل: info@abtinberkeh.com

AbtinBerkeh.com

Co.AbtinBerkeh.com

Co۱.AbtinBerkeh.com

شناسنامه کتاب

پروانه انتشار نرم افزار

نام فارسی اثر: میکروبهای خاک برای کاهش تنش های خاک (۲)

مؤلف: دکتر محمدرضا میرانصاری مهابادی، خانم شیرین ادهم

شماره شناسنامه اثر: ۸-۳۹۹۱۱-۰۷۳۱۰۷

شماره پروانه اثر: ۲۹۷۷۵

تاریخ صدور: ۱۳۹۹/۱۱/۱۲

شماره ویرایش: ۱

تعداد صفحات: ۳۸٤

شمارگان (تیراژ): ۱۰۰۰

قیمت: ۵۵۰۰۰۰ ریال

ناشر اثر: شرکت مشاوره مهندسی آبتین برکه، اصفهان، ایران

https://www.AbtinBerkeh.com

عنوان ۲
پیش گفتار ۱۲
فصل اول ۱۳
اثرات متقابل میکروبهای خاک، قارچهای میکوریزی و باکتریهای ریزوبیوم تثبیت کننده ازت تحت شرایط مختلف شامل تنش ۱۳
مقدمه ۱٤
همزیستی قارچ های میکوریزی ۱٦
قارچ های میکوریزی ۱۷
گیاه میزبان ۱۸
ایجاد همزیستی ۱۹
تنوع و وظائف ۲۱
همزیستی تثبیت ازت ۲۲
باکتری های تثبیت کننده ازت، ریزوبیوم ۲۳
ایجاد همزیستی ۲٦
تنوع و وظائف ۲۷
اثرات متقابل بین قارچ های میکوریزی و باکتری های تثبیت کننده ازت ۲۷
ایجاد همزیستی دو گانه ۳٦
تنوع و وظایف ۳۸
استفاده های مفید از همزیستی دوجانبه ۳۹
اثرات متقابل بین قارچ های میکوریزی و باکتری ریزوبیوم تحت تنش ٤۰
نتایج نهایی ٤۱
منابع ٤۳
فصل دوم ۵۹
نقش قارچ های میکوریزی در کاهش تنش شوری ۵۹
مقدمه ٦۰

قارچهای میکوریز آربسکولار ٦٢
تاکسونومی ٦٢
وقوع ٦٣
مزایای همزیستی میکوریزی ٦٤
اثر تنش نمک بر قارچهای میکوریزی ٦٥
اثرات قارچهای میکوریزی بر رشد گیاهان تحت تنش نمک ٦٦
اثر قارچ های میکوریزی بر جذب عناصر در گیاهان تحت تنش شوری ٦٦
ازت (N) ٦٦
فسفر (P) ٦٧
پتاسیم (K) و سدیم (Na) ٦٨
کلسیم (Ca) ٦٩
منیزیم (Mg) ٧٠
کلر(Cl) ٧١
تغییرات بیوشیمیایی ٧٢
قند ٧٣
پرولین ٧٣
بتاین ها (Betaines) ٧٤
آنزیم های آنتی اکسیدان ٧٥
تغییرات فیزیولوژیکی ٧٦

وضعیت آب ۷۷

نفوذ پذیری نسبی ۷۷

غلظت کلروفیل ۷۸

آبسیزیک اسید ۷۸

نتایج نهایی ۷۹

منابع ۸۰

فصل سوم ۹۵

کنترل بیولوژیکی: نقش کنترلی همزمان باکتری های افزایش دهنده رشد گیاه و قارچ های میکوریز آربسکولار ۹۵

مقدمه ۹۶

جذب پایدار عناصر و توسعه ریشه ۹۸

مقاومت گیاه ۱۰۵

رقابت و تغییرات جوامع میکروبی ۱۰۶

اثرات تقابلی (Antagonism) ۱۰۸

اندوباکتریها (Endobacteria) ۱۱۱

نتایج نهایی ۱۱۲

منابع ۱۱۳

فصل چهارم ۱۲۶

نقش قارچهای میکوریزی در کاهش تنش خشکی در گیاهان ۱۲۶

مقدمه ۱۲۷

رشد و بیوماس ۱۳۰

تبادل گازی و روابط آبی ۱۳۱

رنگدانه ها ۱۳۴

پرولین و کربوهیدراتها..... ۱۳۷
پرواکسیداسیون لیپید و نشت الکترولیت..... ۱۴۰
آنتی اکسیدانها ۱۴۲
جذب عناصر ۱۴۶
خصوصیات مرفولوژیکی و توسعه همزیستی میکوریزی..... ۱۴۷
نتایج نهایی و بینش های آینده ۱۴۹
منابع..... ۱۴۹
فصل پنجم..... ۱۷۱
استفاده از قارچهای میکوریز آربسکولار برای کاهش اثرات شوری بر رشد گیاه.... ۱۷۱
مقدمه ۱۷۲
رشد گیاه میکوریزی تحت شرایط تنش ۱۷۶
جذب عناصر غذایی توسط گیاهان میکوریزی تحت تنش شوری..... ۱۷۹
مکانیزمهای کنترل شوری در گیاهان میکوریزی ۱۸۰
نتایج نهایی و بینش های آینده ۱۸۲
منابع..... ۱۸۳
فصل ششم ۱۹۳
اثرات تنشهای زیستی و غیر زیستی: بیوتکنولوژی برای کنترل تنش در گیاه ۱۹۳
مقدمه ۱۹۴
اهمیت تنش زیستی و غیر زیستی در شرایط موجود ۱۹۶
پاسخهای تنشهای زیستی و غیر زیستی در گیاهان..... ۱۹۸
استراتژیهای بیوتکنولوژیکی برای کاهش تنش در گیاهان ۲۰۴
باکتریهای PGPR و نقش آنها در کنترل تنش..... ۲۱۱
تنظیمات ژنی (transformations) با تعدیل عناصر تنظیم کننده، فاکتورهای ترانویسی ۲۲۰
تنظیم از طریق هورمونهای گیاهی و سایر مولکولهای سیگنال ۲۲۲
تنظیم اسمولیتها و سایر متابولیتهای محافظ ۲۲۴

منابع..... ۲۲۷

فصل هفتم ۲۴۴

راندمان سیدروفور تولید گردیده توسط باکتری سودوموناس فلوروسنت مؤثر بر جذب آهن (۵۹) توسط ژنوتیپ های مختلف گندم (*Triticum aestivum* L.) با راندمان مختلف آهن..... ۲۴۴

مقدمه ۲۴۵

مواد و روشها..... ۲۴۸

آماده سازی ایزوله های باکتریایی ۲۴۸

تهیه عصاره از سیدروفورها..... ۲۴۹

آماده سازی ترکیبات سیدروفور آهن ۵۹ (^{59}Fe)..... ۲۴۹

جذب و حرکت ۵۹Fe ۲۵۰

آنالیز های آمار..... ۲۵۱

نتایج ۲۵۱

ایزوله های باکتریایی در ریزوسفر گندم..... ۲۵۱

تولید اکسین و سیدروفور توسط ایزوله ها ۲۵۱

اثر *Pseudomonas spp.* بر جذب ۵۹Fe توسط ساقه و ریشه..... ۲۵۲

اثرات سیدروفورهای سودوموناس بر جذب آهن توسط ریشه ژنوتیپهای مختلف... ۲۵۴

بحث..... ۲۵۴

نتایج نهایی..... ۲۵۹

منابع..... ۲۶۰

فصل هشتم..... ۲۶۹

مکانیزمهای فیزیولوژیکی گیاه برای تحمل تنش نمک توسط قارچهای میکوریزی و باکتری *Piriformospora indica*..... ۲۷۰

مقدمه ۲۷۰

شوری ۲۷۳

اثر..... ۲۷۵

راحتی جذب و انتقال عناصر غذایی ۲۷۵

محافظت خاک در برابر فرسایش..... ۲۷۵

افزایش رشد گیاهچه ها و ریشه های قلمه ها..... ۲۷۵

کنترل فعالیت ژنها (همچون فنیل الانین آمونیم-لیاز، کالکن سینتاز، و ژنهای فعال کننده کیتینازه پاسخهای دفاعی گیاه را تنظیم می کنند ۲۷۵

افزایش مقاومت یا کاهش حساسست گیاه به پاتوژنهای خاکزی ۲۷۵

به عنوان کودهای بیولوژیکی مؤثر برای کشاورزی پایدار..... ۲۷۵

کاهش استفاده از کودهای شیمیایی و آب..... ۲۷۵

بهبود تحمل درشرایط تنش خشکی..... ۲۷۵

تحمل در برابردرجه حرارت نامطلوب، اسیدیته و شوری ۲۷۵

افزایش تحمل به فلزات سمی ۲۷۵

استحکام ساختار خاک ۲۷۵

افزایش خاکدانه سازی..... ۲۷٦

قارچ‌های مایکوریزایی ۲۷٦

Piriformospora indica **(پیریفیورموسپورا ایندیکا)** **۲۷۷**

مکانیسم‌های انطباق اسمزی **۲۸۰**

آنزیم آنتی‌اکسیدان **۲۸۳**

میزان کلروفیل **۲۸۷**

فعالیت‌های نیترات ردوکتاز **۲۸۸**

نتایج نهایی **۲۹۱**

منابع **۲۹۲**

فصل نهم **۳۱۹**

اثرات تلقیح با باکتریهای *Azotobacter chroococcum* و قارچ *Glomus intraradices* برمیزان روغن و اجزای محصول گیاه گلرنگ (*Carthamus tinctorius L.*) در سطوح مختلف ازت و فسفر در شرایط اقلیمی خشک **۳۲۰**

مقدمه **۳۲۱**

مواد و روشها **۳۲٤**

نتایج **۳۲٦**

ارتفاع گیاه **۳۲٦**

تعداد ساقه ها **۳۲۷**

تعداد زنگوله ها **۳۲۷**

تعداد دانه های زنگوله **۳۲۸**

وزن ۱۰۰۰ دانه **۳۳۰**

درصد روغن **۳۳۱**

میزان روغن **۳۳۲**

بحث **۳۳۲**

نتایج نهایی..... ۳۳۵
منابع..... ۳۳۶
فصل دهم ۳۴۱
استفاده از قارچهای میکوریزی برای کاهش تنش تراکم خاک بر رشد گیاه..... ۳۴۱
مقدمه ۳۴۲
تنش تراکم..... ۳۴۳
تنش تراکم و گیاهان میکوریزی..... ۳۴۴
تنش تراکم و جذب عناصر توسط گیاهان میکوریزی..... ۳۴۸
نتایج نهایی و بینش های آینده ۳۵۳
منابع..... ۳۵۴
فصل یازدهم ۳۶۴
مایه تلقیح میکروبی..... ۳۶۴
مقدمه ۳۶۵
مایه تلقیح میکروبی..... ۳۶۶
اثرات متقابل بین گیاه و مایه تلقیح میکروبی..... ۳۶۸
فاکتورهای مؤثر بر تولید مایه تلقیح میکروبی..... ۳۷۰
حامل مایه تلقیح..... ۳۷۲
استفاده مناسب از مایه تلقیح..... ۳۷۵
نتایج نهایی و بینش های آینده ۳۷۶
منابع..... ۳۷۷

پیش گفتار

این کتاب ترجمه جلد دوم کتاب پرفروش Using Soil Microbes for the Alleviation of Soil Stresses با عنوان Soil Stress by PGPR and Alleviation of Mycorrhizal Fungi می باشد، که توسط دکتر محمدرضا میرانصاری مهابادی (نویسنده و ویراستار) و انتشارات بین المللی Springer به چاپ رسیده است. در این کتاب نسبت به جلد قبلی بر تعداد فصلها افزوده گردیده است. با توجه به توانایی های قابل توجه میکروبهای خاک برای کاهش اثرات نامطلوب تنش بر رشد گیاه و میزان محصول، استفاده از این میکروبها به صورت مایه تلقیح (در سطح تجاری) به شدت افزایش یافته است. در این کتاب برخی از مهمترین یافته ها مربوط به اثرات این میکروبها بر رشد گیاه در شرایط تنش توسط محققین از کشورهای مختلف دنیا ارائه گردیده است. دامنه وسیعی از موضوعات در کتاب شامل گردیده است، که برای محققین و دانشجویان خاک، گیاه، زیست شناسی، اکولوژی، میکروبیولوژی، فیزیولوژی گیاهی، بیوتکنولوژی، بیوشیمی، محیط زیست، و رشته های مربوطه مناسب می باشد. مزید امتنان است، که نظرات، پیشنهادات و انتقادات خود را به شرکت اعلام فرمایید.

با احترام،

دکتر محمدرضا میرانصاری مهابادی، خانم شیرین ادهم

شرکت علمی آبتین برکه

اصفهان، ایران

AbtinBerkeh.com

فصل اول

اثرات متقابل میکروبهای خاک، قارچهای میکوریزی و باکتریهای ریزوبیوم تثبیت کننده ازت تحت شرایط مختلف شامل تنش

Dr. Mohammad Miransari, Company Manager

Department of Book&Article, AbtinBerkeh Scientific Ltd. Company, ۸, ۳rd Floor, Parsian Complex, Hakim Nezami Ave. Isfahan, Iran

e-mail: miransari۱@gmail.com, info@AbtinBerkeh.com

Tel: +۹۸۳۱۳۲۲۸۷۲۹۳, Fax: +۹۸۳۱۳۲۵۰۴۰۶۸

مقدمه

قارچهای میکوریز آربسکولار که در خاک یافت می گردند قادر به توسعه ارتباط همزیستی با بیشترگیاهان خشکی زی هستند. در چنین همزیستی مفید دوطرفه ای، گیاه میزبان هیدروکربن های لازم برای رشد و فعالیت قارچ را مهیا می نماید. قارچ نیز سبب هدایت آب و عناصر غذایی به گیاه میزبان از طریق شبکه وسیع هیف های خود (که سبب اتصال خاک و ریشه های گیاه می گردند) می گردد (Smith and Read ۲۰۰۸). برای شروع و ادامه همزیستی وجود گیاه میزبان ضروری است، اگرچه اسپُرهای قارچ ممکن است که در غیاب گیاه میزبان نیز تولید جوانه بنمایند (Smith and Read ۲۰۰۸; Smith et al. ۲۰۱۰).

باکتری های تثبیت کننده ازت (N)، به ویژه ریزوبیوم (*Rhizobium*)، قادر به تثبیت ازت اتمسفر، در موقع همزیستی با گیاه میزبان ویژه خود هستند. برای شروع همزیستی بین قارچ یا باکتری با گیاه میزبان، مولکولهای سیگنال بایستی بین دو همزیست مبادله شوند که در نتیجه سبب فعال گردیدن ژنهای لازم برای توسعه همزیستی می گردند (Gherbi et al. ۲۰۰۸; Marsh et al. ۲۰۰۸; Oldroyd et al. ۲۰۰۹). چنین فعالیت ژنی سبب تغییرات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی در ریشه های گیاه میزبان گردیده و در نهایت موجب تولید گره های ریشه و هیف های قارچ همراه با اجزای مربوطه می گردد (Akiyama and Hayashi ۲۰۰۶; Artursson et al. ۲۰۰۶; Miransari and Smith ۲۰۰۷, ۲۰۰۸, ۲۰۰۹; Miransari et al. ۲۰۰۷, ۲۰۰۸, ۲۰۰۹a, b).

وجود دامنه وسیعی از میکروبها در ریزوسفر گیاه بر فعالیت گیاه و اثرات متقابل بین میکروب های مختلف مؤثر می باشد (Sachs et al. ۲۰۱۱). فیزیولوژی گیاه، که بر تولید ترشحات و متابولیت های ریشه مؤثر می باشد، بر جوامع میکروبی خاک نیز مؤثر است. متابولیت ها شامل ترکیبات اولیه (منابع عناصر غذایی) و ثانویه (مولکول های سیگنال) و جاذب های شیمیایی (Chemoattractants) هستند (Compant et al. ۲۰۱۰). مطابقاً، اثرات

متقابل بین گیاه و جوامع میکروبی بر حضور و تنوع میکروبهای خاک مؤثر می باشد. با توجه به این حقیقت که *Rhizobium* و قارچهای میکوریزی به میزان ۸۰ و ۷۵٪ از نیتروژن و فسفر لازم برای رشد و استفاده گیاه را مهیا می نمایند، گیاهان به میزان زیاد به حضور چنین میکروب هایی در ریزوسفر وابسته هستند (van der Heijden et al. ۲۰۰۸).

تولید مولکول های سیگنال مختلف توسط ریشه گیاهان جزو مهمترین جنبه های فرآیند همزیستی بین گیاه و میکروب های همزیست است. به عنوان مثال، گیاهان قادر به تولید ترکیبات فنلی همچون فلاوونوئید ها می باشند، که انجام فرآیند همزیستی را ممکن می نماید. این ترکیبات می توانند سبب ایجاد همزیستی در باکتری ریزوبیوم (*Rhizobium*) وقارچ های میکوریزی شود. چنین ترکیباتی قادر به فعال نمودن ژنها در همزیستی ریزوبیوم و قارچهای میکوریزی با گیاه هستند (Mandal et al. ۲۰۱۰; Miransari et al. ۲۰۱۴a).

خصوصیات مختلف باکتری بر اثرات متقابل باکتری با قارچ مؤثر می باشند که عبارتند از تحرک باکتریایی، جذب عناصر، تولید بیوفیلم، و غیره (Nazir et al. ۲۰۱۰; Miransari, ۲۰۱۳). اثرات متقابل بین باکتری ها وقارچ ها از طریق قرار گرفتن باکتری ها بر روی هیف های قارچی انجام پذیر است، و تحت تأثیر تولید ترکیبات مختلف همچون ترکیبات کربنه قارچی توسط دو میکروب می باشد. چنین اثرات مقابلی همچنین تحت تأثیر تغییرات ژنتیکی همچون انتقال ژن ها بین باکتری ها و همچنین بین باکتری ها و گیاه میزبان می باشد (Nazir et al. ۲۰۱۰; Miransari ۲۰۱۱b; Miransari et al. ۲۰۱۳, ۲۰۱۴b).

وجود قارچ های میکوریزی و باکتری های تثبیت کننده ازت برای گیاه میزبان در شرایط مختلف مفید می باشد. در هرصورت، پاسخ گیاه به میکروب های خاک ممکن است تابع پارمترهایی همچون مرحله رشد میکروب ها و گیاه، تنش، قابلیت استفاده عناصر غذایی، شرایط اقلیمی، تولید متابولیت ها توسط میکروبها و ریشه گیاهان و سایر عوامل باشد. بنابراین بررسی پاسخ گیاه به حضورمجموعه میکروب ها در شرایط مختلف دارای اهمیت می

باشد و مشخص می نماید که چگونه پارامترهای مختلف ممکن است بر پاسخ میکروب ها و گیاه و اثرات متقابل مربوطه مؤثر باشند (Miransari et al. ۲۰۱۳).

مطابقاً، با توجه به اهمیت حضور قارچ های میکوریزی و باکتری ریزوبیوم (*Rhizobium*) در اکوسیستم های مختلف، بررسی اثرات متقابل این میکروب ها، بخصوص در ریزوسفر، حائز اهمیت است، که در نتیجه بتوان سبب توسعه روش های مناسب از نظر اقتصادی و زیست محیطی برای افزایش تولید خاک گردید. در نتیجه تمرکز این فصل بررسی چنین اثرات متقابلی برای روشن نمودن جزییاتی می باشد که سبب افزایش تولید بیشتر اکوسیستم می گردد.

همزیستی قارچ های میکوریزی

همزیستی قارچ های میکوریزی مهمترین فرآیند همزیستی برروی کره زمین می باشد. قارچ های میکوریزی که در خاک یافت می گردند قادر به ایجاد فرآیند همزیستی غیر اختصاصی با دامنه وسیعی از گیاهان هستند. در این همزیستی گیاه میزبان برای قارچ کربن مهیا می نماید و درعوض گیاه نیز سبب تامین آب و عناصر غذایی برای قارچ می گردد. این نوع از همزیستی به صورت قابل ملاحظه ای بر فعالیت اکوسیستم مؤثر می باشد، چون قارچ های میکوریزی می توانند به صورت قابل ملاحظه ای سبب افزایش جذب آب و عناصر غذایی توسط گیاه میزبان خود شوند (Smith and Read ۲۰۰۸).

اسپرهای قارچ بایستی به سرعت قبل از شروع فرآیند همزیستی جوانه بزنند. اگرچه اسپرهای قارچی قادر به جوانه زدن در غیاب گیاه میزبان هستند، وجود گیاه میزبان برای ادامه فرآیند همزیستی لازم می باشد. قارچ های میکوریزی و گیاه میزبان بایستی وجود یکدیگر را (از طریق تبادل ترکیبات بیوشیمیایی) درک نموده که در نتیجه سبب ایجاد فرآیند همزیستی بین

گیاه و قارچ شود. بنابراین، هردو همزیست مولکول های سیگنال تولید می نمایند، که سبب فعال گردیدن ژن های همزیستی در هردو طرف گردیده، و در نتیجه موجب توسعه اندام های جدید برای فرآیند همزیستی می گردد (Akiyama et al. ۲۰۰۶; Badri et al. ۲۰۰۹).

رشد اسپر سبب ایجاد شبکه وسیع هیف ها و برخی اندام های قارچی به نام آربسکول و وزیکل می گردد (Harrison et al. ۱۹۹۹). شبکه وسیع هیف های قارچ به داخل خاک رشد نموده، حتی در قسمت هایی که ریشه های گیاه رشد نمی نمایند، و آب و عناصر غذایی جذب می کنند. این مورد برای گیاه میزبان، به ویژه در شرایط تنش، بسیار مفید می باشد، چون افزایش جذب آب و عناصر غذایی به صورت قابل ملاحظه ای سبب افزایش رشد گیاه می گردد. همچنین، قارچ های میکوریزی می توانند از طریق فرآیند های ذیل سبب افزایش رشد گیاه شوند: ۱) اثرات متقابل با سایر میکروب های خاک که شامل باکتری های تثبیت ازت نیز می گردد، ۲) بهبود ساختار خاک، ۳) کنترل پاتوژن های خاک، و ۴) کنترل تنش. بنابراین، همزیستی میکوریزی می تواند برای رشد گیاه و همچنین برای محیط زیست مفید باشد (Miransari ۲۰۱۰a, b, c).

قارچ های میکوریزی

قارچ های میکوریزی بترتیب از طبقه و راسته Glomeromycota و Glomerales می باشند. این قارچ ها قادر به تشکیل همزیستی اکتو (خارجی) و اندو (داخلی) میکوریزایی با گیاه میزبان خود می باشند. همزیستی داخلی میکوریزایی با گیاه میزبان همزیستی معمول تری نسبت به همزیستی خارجی می باشد. در چنین همزیستی، شبکه توسعه یافته هیف ها به داخل فضای آپوپلاستی کرتکس در قسمت ریشه رشد نموده و سبب تشکیل آربسکول های دارای انشعاب و بافت های ذخیره ای وزیکل می گردند (Miransari ۲۰۱۰a, b).

آربسکول ها سطح تبادلی عناصر غذایی با ریشه گیاه میزبان هستند، و مطابقاً هیف های میکوریزی می توانند به صورت معنی دار سبب افزایش ظرفیت جذب گیاه میزبان برای آب و عناصر غذایی شوند. وزیکل ها نیز اندام های ذخیره ای هستند، که دارای میزان زیادی واکوئل های سلولی هستند و می توانند به گیاه در شرایط مختلف همچون تنش کمک کنند (Harrison et al. ۱۹۹۹). به عنوان مثال، واکوئل ها قادر به ذخیره یون های مختلف شامل سدیم و کلر و فلزات سنگین بترتیب تحت تنش شوری و فلزات سنگین هستند، که در نتیجه سبب کنترل اثرات نامطلوب تنش بر رشد گیاه می گردد (Miransari ۲۰۱۰a, b, ۲۰۱۱a).

تنوع فعالیت قارچ های میکوریزی نیز دارای اثرات مهمی بر فعالیت اکوسیستم می باشد. گونه های مختلف قارچ های میکوریزی تاکنون مشخص گردیده اند، و به صورت جالب مشخص گردیده که منشأ این قارچ ها دارای اثرات نامطلوب بر فعالیت قارچ نمی باشد (Miransari et al. ۲۰۰۷; ۲۰۰۸). نکته مهم، اثر گونه های میکوریزی بر ترکیب ساختار گونه های گیاهی در اکوسیستم، و بنابراین اثرات قابل ملاحظه بر راندمان رشد گیاه می باشد. این نکته مشخص می نماید که اگرچه همزیستی قارچ های میکوریزی اختصاصی نیست، برخی از همزیستی های گیاه–قارچ میکوریزی ممکن است دارای راندمان بیشتری باشد و بنابراین بر فعالیت گیاه میزبان و در نتیجه اکوسیستم مؤثر باشد (Hijri and Sanders ۲۰۰۵).

گیاه میزبان

بیش از ۸۰٪ از گیاهان زمینی میزبان قارچ های میکوریزی هستند. در چنین ارتباط همزیستی قارچ های میکوریزی به صورت غیر اختصاصی عمل می نمایند و در نتیجه هرگونه قارچ میکوریزی قادر است که با گونه های مختلف گیاهی ایجاد همزیستی نماید. در

هرصورت، برخی از گونه های گیاهی قادر به میزبانی قارچهای میکوریزی نمی باشند که شامل گونه هایی از خانواده های *Brassicaceae* و *Caryophyllaceae* با برخی استثنائات همچون *Biscutella laevigata* و *Thlaspi* spp. که قادر به ایجاد ارتباط همزیستی با قارچ های میکوریزی می باشند.

علت نبود ارتباط همزیستی با گیاهان غیر میزبان وجود برخی ترکیبات در ترشحات ریشه گیاه می باشد که در نتیجه سبب ارتباط همزیستی با گیاه نمی گردد (Holderbrandt et al. ۲۰۰۷). چنین تفاوتهایی بسیار بر فعالیت گیاه مؤثر هستند، چون افزایش جذب عناصر غذایی، که شامل فسفر نیز میگردد، جزو مهمترین اثرات گونه های میکوریزی بر رشد گیاه و تولید محصول می باشد. برای گیاهان غیر میزبان، به جای تلقیح با قارچ های میکوریزی بایستی از استراتژی های دیگر برای مهیا نمودن شرایط مناسب برای رشد و تولید محصول استفاده نمود. به عنوان مثال، در خاک های دچار کمبود فسفر سایر روش های استفاده از کود برای گیاهان غیر میزبان بایستی استفاده شود. بررسی خصوصیات گیاهان غیر میزبان برای مشخص نمودن جزییات همزیستی میکوریزی بسیار مفید می باشد (Miransari et al. ۲۰۱۳).

ایجاد همزیستی

برای ایجاد همزیستی میکوریزی، حضور قارچ میکوریزی و گیاه میزبان ضروری می باشد، چون قارچ یک خود غذا دائمی می باشد، و قادر به بقاء و توسعه همزیستی در حضور گیاه میزبان می باشد. برای شروع و ادامه فرآیند همزیستی، بایستی سیگنال ها بین دوهمزیست مبادله شوند. ترکیبات بیوشیمیایی توسط هردو همزیست تولید می گردد، که در نتیجه سبب فعالیت دو همزیست در سطح مولکولی شامل فعال نمودن ژن های همزیست می گردد (Badri et al. ۲۰۰۹).

اخیراً نوعی هورمون گیاهی به نام استریگولاکتون ها (strigolactones) مشخص گردیده، که توسط ریشه ها ترشح می شوند، و از طریق فعال نمودن ژن های قارچی سبب تولید هیف می گردند (Akyama et al. ۲۰۰۶). همچنین این کلاس از هورمون های گیاهی می توانند سبب تحریک رشد علف های پارازیت شوند (Lendzemo et al. ۲۰۰۹). قارچ های میکوریزی همچنین قادر به تولید فاکتورهای Myc هستند که در نتیجه سبب تغییرات فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی در ریشه گیاهان می گردد. برخلاف فرآیند همزیستی توسط ریزوبیوم (*Rhizobium*) و گیاهان میزبان؛ فرآیند همزیستی میکوریزی غیر اختصاصی می باشد که مشخص می نماید که فاکتورهای Myc تولید گردیده (Harrison ۲۰۰۵; Badri et al. ۲۰۰۹) توسط قارچهای میکوریزی می توانند سبب ایجاد تغییرات مرفولوژیکی در ریشه های گیاهان مختلف شوند. فرآیند همزیستی تثبیت ازت توسط باکتری ها اختصاصی می باشد چون فقط برخی مولکول های سیگنال همچون فلاوونوئیدها هستند توسط گیاه لگوم میزبان تولید می گردند. برای مثال، جنیستین در بین مولکول های سیگنال می باشد که توسط ریشه های سویا تولید می گردد، و سبب فعالیت ژنتیکی *Bradyrhizobium japonicum* می گردد (Miransari and Smith ۲۰۰۷, ۲۹۹۸, ۲۰۰۹).

فلاوونوئیدها همچنین می توانند سبب تغییرات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی در فرآیند میکوریزاسیون (mycorrhization) شوند که بر تولید اسپر و رشد قارچها مؤثر می باشد (Hassan and Mathesius ۲۰۱۲). این مورد به ویژه در موقعیکه باکتری ریزوبیوم و قارچهای میکوریزی دارای اثرات متقابل باگیاه میزبان همچون سویا هستند دارای اهمیت فراوان می باشد. برای مثال، اصلاح ژنتیکی، برای تولید گیاهان با پتانسیل تولید بیشتر فلاوونوئید، ممکن است روش مناسبی برای افزایش تلقیح ریشه توسط میکروب های خواهد باشد. این مورد همچنین بر اثرات متقابل بین ریزوبیوم و قارچ های میکوریزی نیز مؤثر می باشد. با این وجود، مشخص گردیده که فلاوونوئیدها ممکن است دارای اثرات بازدارنده بر

فرآیند میکوریزاسیون (mycorrhization) باشند، به ویژه درگیاهان غیرمیزبان برای قارچ های میکوریزی. همچنین فعال گردیدن یک ژن جدید قارچی به نام GmGin۱ سبب تولید یک پروتئین با دو دومین (domain) در موقع فرآیند همزیستی میکوریزی می گردد. مطابقاً، محققین پیشنهاد نموده اند که این ژن ممکن است به عنوان یک حسگر (sensor) برای سیگنال های مختلف گیاه محسوب شوند. پروتئین در غشاء سلول واقع می باشد و درپاسخ به سیگنال ها تجزیه گردیده و ترمینال آمینو (amino terminus) به عنوان قسمتی از مولکول سیگنال باقی می ماند. فعالیت سیگنالی ژن از طریق فعالیت ATPase می باشد، که در نتیجه سبب فعال گردیدن پروتئین های مربوطه نیز می گردد (Mandal et al. ۲۰۱۰; Miransari et al. ۲۰۱۴a).

تنوع و وظائف

گونه های مختلف میکوریزایی تاکنون مشخص گردیده است. بر طبق خصوصیات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی گونه های میکوریزی طبقه بندی می گردند. برای مثال، خصوصیات مورفولوژیکی اسپر دربین خصوصیاتی هستند که برای تشخیص گونه های میکوریزی استفاده می گردند (Harrison et al. ۲۰۰۵). برخی گونه های میکوریزی در شرایط مختلف همچون تنش دارای راندمان بیشتری می باشند. چنین تفاوت هایی دارای اهمیت ویژه ای می باشند چون ترکیب صحیح گیاه میزبان میکوریزی با قارچ ممکن است سبب ایجاد راندمان بیشتر و در نتیجه افزایش رشد و میزان محصول شود (Daei et al. ۲۰۰۹; Mardukhi et al. ۲۰۱۱). همچنین، منشأ گونه های میکوریزی معمولاً برفعالیت قارچ های میکوریزی مؤثر نمی باشد چون می توانند به صورت مشابهی در شرایط مختلف جغرافیایی فعالیت نمایند. ترکیب ساختار گیاه همچنین تابع تنوع قارچ های میکوریزی می باشد چون همزیستی برخی قارچ های میکوریزی با گیاه میزبان

دارای راندمان بیشتر و در نتیجه سبب ایجاد جوامع ویژه گیاهی در شرایط ویژه می گردد (Sanders et al. ۱۹۹۶).

همزیستی تثبیت ازت

برخی باکتری ها با عنوان ریزوبیوم (*Rhizobium*)، قادر به ایجاد همزیستی با گیاه میزبان اختصاصی خود از گیاهان لگومینوز (leguminous) می باشند. در این همزیستی، باکتری ها قادر به تثبیت ازت (N) اتمسفری هستند که در نهایت به ازت آمونیومی (N-NH۴+) برای استفاده گیاه میزبان تبدیل می گردد. باکتری های قادر به تولید آنزیم نیتروژناز بودند که سبب احیای ازت اتمسفری به آمونیوم می گردد، که در نهایت جزو ساختار اسیدهای آمینه و پروتئین ها می گردد. جزییات مربوط به فرآیند ایجاد همزیستی به صورت مفصل در ذیل بیان گردیده است (Long ۲۰۰۱).

با استفاده از یک دیالوگ بیوشیمیایی بسیار جالب و در عین حال جالب، بین باکتری و گیاه، باکتری ها حضور ریشه گیاه میزبان اختصاصی خود را درک نموده و به صورت شیمیوتاکتیک (chemotactically) به ریشه های گیاه میزبان خود نزدیک می شوند. دو دسته اصلی از ترکیبات بیوشمیایی در این دیالوگ دارای نقش هستند که عبارتند از: مولکول های سیگنال ویژه که توسط گیاه میزبان تولید گردیده و سبب فعال گردیدن ژن های ناد (*nod*) در باکتری می گردند و فاکتورهای ناد (*nod*) که در پاسخ توسط باکتری تولید می گردند. فاکتورهای ناد مولکول های لیپوکیتوالیگوساکارید هستند، که سبب تغییرات مرفولوژیکی در ریشه های گیاه میزبان، به ویژه در ریشه های فرعی گردیده و سبب تورم و انحنای ریشه ها و در نهایت سبب تشکیل گره های ریشه می گردد (Miransari et al. ۲۰۰۶; Cooper ۲۰۰۷). فلاوونوئیدها می توانند سبب تنظیم هدایت اکسین شوند، که می تواند بر تشکیل گره ها، در موقع تغییرات مرفولوژیکی، مؤثر

باشد، وهمچنین می تواند سبب تحریک ایجاد همزیستی سه جانبه بین گیاه میزبان، ریزوبیوم و قارچ میکوریزی شود (Subramanian et al. ۲۰۰۶; Cooper et al. ۲۰۰۷; Miransari ۲۰۱۱b).

بطور خلاصه، مراحل مربوط به ایجاد و توسعه فرآیند همزیستی بین باکتری ریزوبیوم و گیاه میزبان عبارتند از: تولید مولکول های سیگنال توسط ترشحات ریشه، فعال گردیدن ژن های باکتری توسط ترشحات ریشه (Miransari and Smith ۲۰۰۷; ۲۰۰۸)، و تولید مولکول های لیپوکیتواولیگوساکارید توسط باکتری که سبب ایجاد تغییرات مرفولوژیکی و فیزیولوژیکی در ریشه های گیاه میزبان می گردد. این مراحل در نهایت سبب تشکیل گره ها برروی ریشه گیاه میزبان می گردد، که محل استقرار باکتری ریزوبیوم و در نتیجه انجام فرآیند تثبیت همزیستی ازت اتمسفری می باشد (Miransari et al. ۲۰۰۶; ۲۰۰۷; ۲۰۰۸).

باکتری های تثبیت کننده ازت، ریزوبیوم

برخلاف قارچهای میکوریزی، که قادر به ایجاد همزیستی با بیشتر گیاهان خشکی زی هستند، باکتری های تثبیت کننده ازت فقط می توانند که با گیاه میزبان اختصاصی خود ایجاد همزیستی نموده و ازت اتمسفری را تثبیت نمایند (Parnisle ۲۰۰۰; Sprent ۲۰۰۱; Scheublin et al. ۲۰۰۴; Miransari and Smith ۲۰۰۷; ۲۰۰۸). باکتری های تثبیت کننده ازت، که شامل جنس های *Azorhizobium, Bradyrhizobium, Mezorhizobium, Rhizobium and Sinorhizobium* می گردند، مجموعاً با نام ریزوبیا (Rhizobia)، هستند که در سیمبیوسوم، (symbiosome) که یک جزء گیاهی احاطه گردیده با غشاء می باشد، ساکن هستند (Parniske ۲۰۰۰; Limpens and Bisseling ۲۰۰۳). فعالیت باکتری ها به صورت اختصاصی می باشد چون فعالی کننده های ژنی ناد، یعنی فلاوونوئیدها، که توسط

گیاه میزبان لگوم ترشح می گردند می توانند سبب فعال گردیدن ژن های گره (nodulation genes) در ریزوبیوم اختصاصی شوند (جدول ۱.۱). مشابه همزیستی قارچ–گیاه، همزیستی باکتری–لگوم نیز از نظر کشاورزی و زیست محیطی حائز اهمیت فراوان می باشد، چون می تواند به صورت قابل ملاحظه ای سبب تولید ازت قابل استفاده برای گیاه شود (van-dermeer ۱۹۸۹; Cleveland et al. ۱۹۹۹) و درنتیجه سبب کاهش استفاده از کود شیمیایی می گردد (Miransari ۲۰۱۰c).

Table 1.1 *Rhizobium* strains and their specific legume host plant (McInnes et al. 2004)

Rhizobial strain	Legume host plant
Rhizobium etli bv. *phaseoli*	*Phaseolus vulgaris*
Rhizobium gallicum bv. *phaseoli*	
R. leguminosarum bv. *phaseoli*	*P. vulgaris*
Sinorhizobium fredii	
R. leguminosarum bv. *trifolii*	*Trifolium pratense*
	T. repens
	T. subterraneum
	T. spp.
R. leguminosarum bv. *viciae*	*Lens esculenta Pisum sativum*
	Vicia spp.
Sinorhizobium meliloti	*Medicago sativa*
	M. lupulina
	Melilotus alba
B. japonicum	*Glycine max*
B. sp. (Cajanus), *B. elkanii* and fast growers	*Cajanus cajan*
B. sp. (*Amphicarpaea*)	*Amphicarpaea bracteata*
B. sp. (*Desmodium*) and *B.* sp. (*Macroptilium*)	*Desmodium intortum* and *Macroptilium atropurpureum*
B. sp. (*Lupinus*) and *B.* sp. (*Macroptilium*)	*Lupinus albus*
	L. angustifolius
	M. atropurpureum
	Ornithopus compressus

اگرچه ازت اتمسفری توسط میکروبهای همزیست و غیر همزیست خاک تثبیت می گردد (e.g., Azospirillum spp., Arzaneh et al. ۲۰۱۱)؛ قابل توجه ترین میزان تثبیت ازت به همزیستی ریزوبیومی مربوط می گردد. در همزیستی خود با گیاه لگوم، باکتری ریزوبیوم می تواند ازت اتمسفری را تثبیت نماید. جدول ۱.۱ نشان دهنده گیاهان لگوم است، که قادر به توسعه همزیستی با ریزوبیوم (*Rhizobium*) اختصاصی خود هستند. تفاوت های مرفولوژیکی و فیزیولوژیکی در بین گونه های مختلف لگوم سبب اختصاصی بودن این گیاهان برای ریزوبیوم می باشد. ساختار ژنتیکی گیاه لگوم، که برفعالیت گیاه مؤثر می باشد، مشخص می نماید که کدام باکتری ریزوبیوم می تواند سبب ایجاد همزیستی با گیاه لگوم به عنوان میزبان شود. ترشحات ریشه گیاه میزبان لگوم می توانند سبب فعال گردیدن ژنهای گره فقط در باکتری اختصاصی شوند (Long ۲۰۰۱; Cooper ۲۰۰۷; Badri et al. ۲۰۰۹).

همزیستی بین ریزوبیوم و گیاه لگوم، سبب تثبیت ازت اتمسفری به میزان حداکثر ۴۰۰ کیلوگرم درهکتار می گردد. چنین میزان قابل توجهی ازت از نظر زیست محیطی و اقتصادی بسیار حائز اهمیت می باشد، چون سبب کاهش استفاده از کود شیمیایی ازته می گردد (Cleveland et al. ۱۹۹۹). تثبیت همزیستی ازت، به عنوان کود بیولوژیکی) از نظر مهیا نمودن کود لازم برای تولید محصول بسیار حائز اهمیت است (Salvagiotti et al. ۲۰۰۸; Miransari ۲۰۱۰c; Miransari and Mackenzie).

به علت توانایی تثبیت ازت در گیاهان لگوم، می توان از این گیاهان به عنوان کود برای محصولات مختلف در یک تناوب استفاده نمود. این گیاهان کود سبز هستند، و پس از رشد در یک تناوب، اندام های تازه این گیاهان در خاک توسط میکروب های خاک معدنی (mineralization) گردیده و سبب افزایش ماده آلی خاک و همچنین میزان آمونیوم و نیترات خاک می گردد (Miransari and Mackenzie ۲۰۱۱, ۲۰۱۲). کود سبز هم

یک منبع عالی عناصر غذایی برای میکروب های خاک و محصولات مختلف محسوب می گردد، و هم سبب بهبود ساختار خاک و افزایش ظرفیت حفظ آب در خاک از طریق افزایش میزان ماده آلی خاک می گردد. بنابراین، به عنوان میزبان برای ریزوبیوم، گیاهان لگوم می توانند به صورت معنی دار سبب افزایش راندمان خاک برای تولید محصول شوند و از نظر زیست محیطی نیز قابل توصیه هستند (Miransari ۲۰۱۱d).

ایجاد همزیستی

همانگونه که قبلاً نیز ذکر گردید، برخلاف فرآیند همزیستی بین قارچ های میکوریزی و گیاه میزبان، تثبیت ازت توسط باکتری ریزوبیوم (*Rhizobium*) و گیاه میزبان یک فرآیند اختصاصی است، یعتی فقط باکتری های ویژه ای قادر به تلقیح ریشه گیاه میزبان، تشکیل گره ها، و در نهایت تثبیت ازت اتمسفر هستند. برای شروع فرآیند همزیستی، باکتری ها بایستی ابتدا حضور گیاه میزبان را درک نمایند و به صورت کموتاکتیک به سمت گیاه میزبان حرکت نمایند؛ این فرآیند از طریق تولید ترکیبات بیوشیمیایی به نام مولکول های سیگنال توسط ریشه گیاه انجام می شود (Miransari and Smith ۲۰۰۷, ۲۰۰۸, ۲۰۰۹). مطابق با جزییات قبلی، تولید مولکول های سیگنال همچون فلاوونوئیدها توسط گیاه میزبان سبب فعال گردیدن ژن ها ناد (nod) در باکتری و در نتیجه تولید فاکتورهای ناد توسط باکتری ریزوبیوم می گردد. فاکتورهای ناد، که مولکول های لیپوکیتواولیگوساکارید هستند، می توانند سبب ایجاد تغییرات مرفولوژیکی همچون انحناء و برجستگی، در ریشه های فرعی گیاه میزبان شوند. باکتری ها قادر به ورود به ریشه گیاه میزبان ازطریق ریشه های فرعی و ایجاد رشته تلقیح هستند، و در نهایت در کرتکس سلول های ریشه گیاه ساکن گردیده و سبب تولید گره هارا سبب می شوند، که محل سکنای ریزوبیوم به صورت باکتروئید و در نهایت تثبیت ازت می باشد (Long ۲۰۰۱; Masson-Boivin et al. ۲۰۰۹; Glyanko and Vasileva ۲۰۱۰).

تنوع و وظائف

توالی نوکلئوتیدهای باکتری های ریزوبیوم آنها را ازیکدیگر متمایز نموده و در نتیجه سبب تنوع و وظائف مختلف آنها می گردد. ژن های ریزوبیوم دارای یک منشأ پلاسمید هستند که بر روی کروموزم آنها واقع گردیده است (Freiberg et al. ۱۹۹۷). باکتری های ریزوبیوم قادر به ایجاد همزیستی با بیشتر ۱۸۰۰۰ گونه گیاهان خانواده لگوم می باشند. اگرچه بیشتر خصوصیات گره های باکتری، که شامل مرفولوژی باکتری نیز می گردد، توسط گیاه میزبان تنظیم می گردد، خود ریزوبیوم نیز می تواند بر فرآیند همزیستی از طریق استراتژی های مختلف ژنتیکی مؤثر باشد. تفاوت های فیلوژنیک، متابولیک و ژنتیکی ریزوبیوم سبب ایجاد تنوع فراوان در این باکتری ها می گردد. از نظرفیلوژنیکی این باکتری ها به دو زیرکلاس پروتئوباکتریا (proteobacteria) متعلق هستند، که از نظر متابولیزمی قادر به انجام فرآیندهای متفاوتی هستند که مهمترین این فرآیندها، تثبیت ازت می باشد، و از نظر ژنتیکی شامل دامنه وسیعی از باکتری ها هستند که قادر به تلقیح میزبان لگوم اختصاصی خود می باشند. باکتری های ریزوبیوم، تاکنون، ۱۲ جنس و بیش از ۷۰ گونه را شامل می گردند (Masson-Boivin et al. ۲۰۰۹; Miransari et al. ۲۰۱۳).

اثرات متقابل بین قارچ های میکوریزی و باکتری های تثبیت کننده ازت

اگرچه تثبیت ازت توسط فرآیند همزیستی ریزوبیوم موجب تهیه ازت بیشتر برای گیاه میزبان می گردد، میزان زیادی از انرژی و فسفر بایستی در موقع فرآیند همزیستی استفاده شود (Jakobsen et al. ۱۹۹۲; Ravnskov and Jakobsen ۱۹۹۵; Smith and Read ۲۰۰۸). قارچ های میکوریزی همچنین می توانند سبب معدنی گردیدن ازت آلی در میکوریزوسفر (mycorrhizosphere) شوند و در نتیجه موجب افزایش قابلیت استفاده ازت برای

گیاه شوند (Artursson et al. ۲۰۰۶; Miransari ۲۰۱۱c). اعتقاد بر این است، که توانایی تثبیت ازت ریزوبیوم ممکن است در همزیستی با میزبان میکوریزایی افزایش یابد. به همین علت، قارچهای میکوریزی و ریزوبیوم دارای اثرات متقابل مثبت هستند، که در نتیجه سبب افزایش نسبت کلنیزاسیون، جذب عناصر، و رشد گیاه می گردد (Artursson et al., ۲۰۰۶; Miransari ۲۰۱۱c). در تحقیقات خود Kuang et al. (۲۰۰۵) دریافتند که اثرات متقابل مثبت بین فسفر و ازت، که معمولاً حاصل همزیستی قارچهای میکوریزی و باکتری های تثبیت کننده ازت می باشد، به صورت معنی دار سبب افزایش رشد گیاه گردید. علت این پدیده، می تواند بهبود گره زایی و مرفولوژی و فیزیولوژی ریشه باشد.

اثرات مفید قارچ های میکوریزی بر جذب فسفر ریزوبیوم از طریق مهیا نمودن گیاهان غیر میکوریزی با فسفر اضافه معلوم گردیده، که در نتیجه سبب افزایش رشد گیاه در مقایسه با گیاهان میکوریزی گردیده است (Artursson et al. ۲۰۰۶; Smith and Read ۲۰۰۸). اضافه نمودن فسفر به خاک ممکن است دارای اثرات منفی بر همزیستی میکوریزی و دارای اثرات مثبت بر همزیستی ریزوبیوم داشته باشد. علت، افزایش میزان گره ها و فعالیت آنزیم نیتروژناز در قسمت بالای ریشه می باشد (Kuang et al. ۲۰۰۵). چنین اثرات متقابلی مشخص می نماید که بررسی بیولوژی ریشه برای تولید گونه های گیاهی با راندمان بیشتر تحت شرایط کمبود عناصر ضروری می باشد (Wang et al. ۲۰۱۰; Miransari ۲۰۱۳).

ساختار، وظائف و احتیاج تغذیه ای گره ها با ریشه های گیاه متفاوت هستند. گره ها در نتیجه تقسیم سلول های کرتکس تولید می گردند، و ریزوبیوم موجود در گره ها با استفاده از انرژی و فسفر زیاد ساکن گردیده و ازت تثبیت می کند (Scheublin et al. ۲۰۰۴). تولید گره ها همچنین سبب تغییر در خصوصیات فیزیولوژیکی گیاه و تحریک مقاومت سیستمیک گیاه

می گردد (Lian et al. ۲۰۰۰; Scheublin et al. ۲۰۰۴)، یعنی اینکه ترکیب گونه های میکوریزی در ریشه ها و گره ها متفاوت می باشد.

جوامع قارچ های میکوریزی در ریشه های گیاهان لگوم با ریشه های گیاهان غیر لگوم متفاوت می باشد. برخی گونه های قارچهای میکوریزی قادر به توسعه همزیستی با گیاهانی می باشند که حاوی میزان زیادی ازت هستند. این نتایج همچنین با یافته هایی هماهنگ می باشد، که مشخص می نماید استفاده از کودهای شیمیایی ازته سبب تغییر در ترکیب گونه های قارچ های میکوریزی می گردد و اینکه سطح همزیستی قارچ *G. intraradices* با توالی ژنی *Glo۸* پس از استفاده از کودهای ازته و فسفر افزایش یافت (Johnson ۱۹۹۳). درشرایطی که باکتری های تثبیت کننده ازت از دی کربوکسیلات ها به عنوان منبع انرژی استفاده می نمایند (Udvardi and Day ۱۹۹۷)، قارچهای میکوریزی گلوکز و فروکتوز جذب می نمایند (Pfeffer et al. ۱۹۹۹)، درست در موقعی که سبب تلقیح ریشه های گیاه می گردند، که مشخص می نماند که هگزوزها به قارچ های میکوریزی هدایت می گردند (Harrison ۱۹۹۹). این مشخص می نماید که مسیرهای انرژی، که در نهایت سبب تولید هیف های زیادی در قارچ های میکوریزی می گردد، ممکن است دارای راندمان بیشتری در مقایسه با مسیرهای انرژی در ریروبیوم باشد، که در نهایت سبب تولید گره ها می گردد. برخی باکتری ها، به ویژه *Paenibacillus* sp. می توانند سبب افزایش تولید هیف های میکوریزی در شرایط *in vitro* شوند، که به علت تولید تری ساکارید رافینوز توسط باکتری می باشد (Hildebrandt et al. ۲۰۰۷).

فرآیند اندوسیمبیوسیس (endosymbiosis) با تولید میزان زیادی غشاء سیمبیوسم (symbiosome) همراه می باشد. برای مثال، مساحت غشاء پلاسما (plasma membrane) برای یک سلول گره با باکتروئیدها در حدود ۲۸۰۰ میکرومتر مربع می باشد. در صورتیکه، مساحت برای غشاء سیمبیوسم برابر ۲۱۵۰۰ میکرومتر مربع می باشد