مجله ایمنی زیستی

دوره ۱۸، شماره ۴، زمستان ۱۴۰۴

شاپای چاپی: ۰۶۳۲ – ۲۷۱۷، شاپای الکترونیکی: ۹۸۰۴ - ۲۷۱۶

مکانیسم انتقال کربن در قارچ‌های مایکوریز

نوع مقاله: مروری 20.1001.1.27170632.1404.18.4.3.4

پریا نامداری، خدیجه عباسی*

گروه گیاهپزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ایلام، ایلام، ایران

kh.abasi@ilam.ac.ir

تاریخ دریافت: ۱۴۰۵/۰۳/۰۱، تاریخ پذیرش: ۱۴۰۵/۰۶/۱۱

صفحه ۶۱-۴۴

چکیده

همزیستی مایکوریزی با قدمت ۴۵۰ میلیون ساله، تعاملی سودمند بین گیاه و قارچ است که در آن گیاه میزبان، کربن حاصل از فتوسنتز را در اختیار قارچ قرار می‌دهد و قارچ در مقابل، جذب مواد معدنی به ویژه فسفر و نیتروژن را برای گیاه تسهیل می‌کند. مطالعات ایزوتوپی نشان داده‌اند که به طور متوسط ۱۵ تا ۳۰ درصد کربن فتوسنتزی گیاه ظرف ۲۴ ساعت به شبکه میسلیومی قارچ منتقل می‌شود. چرخه جذب، انتقال، کاتابولیسم و آنابولیسم کربن از طریق شش مرحله مولکولی و فیزیولوژیک تنظیم‌شده شامل تثبیت کربن در کلروپلاست، بیوسنتز ساکارز، انتقال از طریق آوند آبکش، هیدرولیز ساکارز در آپوپلاست، جذب گلوکز توسط غشای پری‌آربوسکولار و متابولیسم کربن در میسلیوم قارچی صورت می‌گیرد. پروتئین‌های ترانسپورتر خانواده HXT و MST نقش کلیدی در جذب مونوساکاریدها دارند. کربن دریافتی توسط قارچ در مسیرهای متابولیکی مختلف از جمله تولید انرژی، رشد و ذخیره‌سازی مصرف می‌شود. عوامل محیطی نظیر شدت نور، دمای خاک، رطوبت و نیتروژن خاک بر انتقال کربن تأثیر مثبت و فسفر خاک تأثیر منفی دارد. درک عمیق این مکانیسم‌ها می‌تواند مبنایی برای توسعه استراتژی‌های نوین در کشاورزی پایدار، کاهش مصرف کودهای شیمیایی و ترسیب مؤثر کربن در خاک باشد.

واژه‌های کلیدی: پروتئین‌های هگزوز ترانسپورتر، تخصیص مواد فتوسنتزی، ترسیب کربن، تنش‌های محیطی

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.3.4]

مقدمه

همزیستی مایکوریزی به عنوان یکی از کهن‌ترین و بنیادی‌ترین تعاملات زیستی در اکوسیستم‌های خشکی، با قدمتی در حدود ۴۵۰ میلیون سال، دارای اهمیت اکولوژیک گسترده‌ای است (Strullu-Derrien *et al*., 2018). این رابطه متقابل میان قارچ و میزبان گیاهی، بستر لازم برای تعدادی از فرآیندهای کلیدی بیوژئوشیمیایی شامل چرخه مواد مغذی، تثبیت و سازماندهی ساختار خاک و حفظ تنوع زیستی را فراهم می‌آورد. در چارچوب این همزیستی، گیاه میزبان، کربن آلی تولید شده از طریق فتوسنتز را به شبکه قارچ منتقل می‌نماید، در حالی که قارچ در ازای آن، جذب و انتقال کربن معدنی، به ویژه فسفر و نیتروژن، از ماتریکس خاک به بافت‌های گیاهی را تسهیل می‌کند. تعاملات اکولوژیک میان گروه‌های عملکردی میکروبی در سیستم گیاه-خاک نقش کلیدی در عملکرد اکوسیستم دارند (Albornoz *et al*., 2022). مکانیسم انتقال کربن از گیاه به قارچ یک فرآیند فعال، انرژی‌خواه و به شدت تنظیم‌شده محسوب می‌شود که تحت تأثیر ترکیبی از عوامل محیطی (مانند دسترسی به نور و آب)، عوامل ژنتیکی درون‌گیاهی و قارچ، و شرایط فیزیولوژیک میزبان قرار دارد. به‌کارگیری همزمان تکنیک‌های پیشرفته مبتنی بر ایزوتوپ‌های پایدار، پروفایل‌سازی ترنسکریپتوم و قدرت تفکیک بالا در میکروسکوپ الکترونی، درک ما از مکانیسم‌های مولکولی انتقال کربن را به شکل چشمگیری ارتقا داده است. با وجود فرصت‌ها و چالش‌های متعدد، همزیستی مایکوریزی همچنان به عنوان یکی از امیدبخش‌ترین راهکارها برای کشاورزی پایدار محسوب می‌شود (Liu and Chen, 2024). مطالعات پژوهشی تأکید دارند که تنظیم دقیق انتقال کربن نه تنها برای حفظ هموستاز سلولی در قارچ‌های مایکوریز ضروری است، بلکه نقش محوری در تنظیم کلی متابولیسم کربن در سطوح اکوسیستم ایفا می‌کند (Ren *et al*., 2022). در این راستا، خانواده پروتئین‌های مونوساکارید ترانسپورتر (Monosaccharide Transporters, MST)، شامل اعضایی نظیر MST1 و MST2، به عنوان تسهیل کننده‌های اصلی ترابری مونوساکاریدهایی چون گلوکز، گالاکتوز و فنیل‌ساکاریدها در غشای زیستی شناخته می‌شوند، این ترانسپورترها، که ساختاری چند پپتیدی با دامنه‌های تراغشایی مشخص دارند، به طور معمول در غشای پلاسمایی یا اندوپلاسمی تعبیه شده و مسیرهای نفوذپذیری انتخابی برای ورود یا خروج این قندها را فراهم می‌آورند. در فرایند فتوسنتز گیاهان، پروتئین‌های MST در فرآیند جذب کربوهیدرات‌ها از محیط ریزوسفری و همچنین در انتقال کربوهیدرات‌های درون‌بافتی بین اندام‌هایی مانند ریشه، برگ و آوندها نقش حیاتی دارند (Zhu *et al*., 2024). مکانیسم‌های بیوشیمیایی سیستم‌های انتقال کربن به شدت تحت تأثیر نوسانات فاکتورهای محیطی شامل دما، تابش نوری، سطح رطوبت و حضور متابولیت‌های آلی ثانویه قرار دارد (Gonneau *et al*., 2023). همچنین ترانسپورترهای هگزوز (Hexose Transporters, HXT) یک خانواده پروتئینی متمایز در گیاهان را تشکیل می‌دهند که وظیفه تنظیم ورود و توزیع مونوساکاریدها، خصوصاً گلوکز و فرکتوز در سراسر بافت‌های گیاهی را بر عهده دارند. این مولکول‌های ترانسپورتر، که مکان‌یابی آن‌ها به طور معمول در غشای پلاسمایی و در محفظه‌های اندوزومی داخلی تثبیت شده است، از طریق مکانیسم‌های متنوعی به انتقال کربن احیایی در شکل گلوکز، گلوکز-۶- فسفات و سایر هگزوزها می‌پردازند. گستردگی ژنتیکی و تنوع واریانت‌های HXT به طور مستقیم با نیازهای متابولیکی و استراتژی‌های بقای گونه‌های گیاهی مختلف ارتباط دارد. اهمیت این سیستم‌های انتقال کربن فراتر از صرفاً تأمین انرژی برای مصرف

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.3.4]

سلولی است، این ترانسپورترها به عنوان هماهنگ‌کنندگان سیگنالینگ عمل کرده و در تعدیل مسیرهای رشد و پاسخ‌های فیزیولوژیک گیاه در مواجهه با فشارهای محیطی نقش‌آفرینی می‌کنند. در اکوسیستم‌هایی که همزیستی مایکوریزی (تعامل بین گیاه و قارچ) برقرار است، تنظیم دقیق فعالیت HXT می‌تواند بر توزیع کربن تخصیص‌یافته به میزبان قارچ نیز تأثیر بگذارد، و بدین ترتیب، دینامیک کلی انتقال کربن اکوسیستم را تحت تأثیر قرار دهد (Lazar *et al.*, 2017; Wipf *et al.*, 2019). با توجه به اهمیت روزافزون قارچ‌های مایکوریز در کشاورزی پایدار، مقاله مروری حاضر با هدف بررسی جامع مکانیسم‌های مولکولی، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی انتقال کربن از گیاه به قارچ مایکوریز تدوین شده است.

انواع قارچ‌های مایکوریز و ویژگی‌های آن‌ها در انتقال کربن

قارچ‌های مایکوریز به‌دلیل توانایی تشکیل شبکه‌های فراگیر در ریشه‌های گیاهان، به‌طور گسترده با انواع گیاهان همزیستی دارند و سبب بهبود چشمگیر جذب فسفر (به شکل آلی و معدنی) و نیتروژن توسط شبکه گسترده هیفی و افزایش مقاومت گیاه میزبان در برابر تنش‌های زیستی و غیرزیستی، به ویژه خشکی، شوری و تغییرات دمایی و همچنین باعث افزایش ماندگاری کربن در خاک از طریق تراکم کربن قارچی می‌شوند (Bunn *et al.*, 2024).

انتقال کربن از گیاه به قارچ یکی از عناصر بنیادین در پایداری همزیستی‌های مایکوریز است و شدت، مکانیزم و ترانسپورترهای درگیر در این فرآیند بسته به نوع مایکوریز، تفاوت‌های قابل توجهی دارند. سه نوع اصلی شامل مایکوریز آربوسکولار (Arbuscular Mycorrhiza; AM)، اکتومایکوریز (Ectomycorrhiza; ECM) و مایکوریز ارکیده (Orchid Mycorrhiza; OM) هستند که هر یک مسیرهای اختصاصی در جذب، تبادل و مصرف کربن دارند (جدول ۱).

قارچ‌های مایکوریز آربوسکولار: در این نوع قارچ‌ها، حدود ۱۵ تا ۳۰ درصد کربن حاصل از فتوسنتز گیاه به قارچ منتقل می‌شود. ساختار تبادلی اصلی در این نوع، آربوسکول‌ها هستند که درون سلول‌های قشر ریشه شکل می‌گیرند و سطح تبادلی بسیار بزرگی برای انتقال مواد فراهم می‌کنند (Smith and Read, 2008; Perotto and Balestrini, 2024).

قارچ‌های AM کربن را عمدتاً به شکل قندهای ساده دریافت می‌کنند و جذب این قندها از طریق ناقل‌هایی از ترانسپورترهای مونوساکاریدی شامل MST1 و MST2 صورت می‌گیرد که بیان آن‌ها در آربوسکول‌ها افزایش یافته و نقش مستقیم در انتقال کربن از گیاه به قارچ دارند (Roth and Paszkowski, 2017).

قارچ‌های اکتومایکوریز: برخلاف قارچ‌های مایکوریز آربوسکولار، هیف‌های قارچ اکتومایکوریز عمدتاً در فضای بین‌سلولی ریشه رشد کرده و شبکه‌ای تخصص‌یافته به نام شبکه هارتیگ ایجاد می‌کنند که محل اصلی تبادل کربن و مواد معدنی بین گیاه و قارچ است (Stuart and Plett, 2020).

قارچ‌های ECM توانایی ویژه‌ای در دریافت کربن از محیط بین‌سلولی دارند و ترانسپورترهای مهمی مانند SUT (ترانسپورتر ساکارز) و HXT (ترانسپورتر هگزوز) در این فرایند فعال هستند. این ترانسپورترها به قارچ اجازه می‌دهند که طیف گسترده‌تری از قندها را نسبت به قارچ‌های AM

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.3.4]

جذب کند و به همین دلیل نقش مهمی در رشد درختان چوبی ایفا می‌کنند (Nehls *et al*., 2010).

قارچ‌های مایکوریز-ارکیده: گیاهان خانواده ارکیده، به‌ویژه در مراحل اولیه رشد، می‌توانند وابستگی قابل‌توجهی به قارچ‌های مایکوریز برای تأمین کربن داشته باشند. در این همزیستی، جریان کربن بسته به گونه ارکیده، نوع قارچ و مرحله رشد گیاه متفاوت است. ساختار ویژه تبادلی در این نوع رابطه‌ی مایکوریزی، پلوتون‌ها هستند که توده‌های درون‌سلولی از هیف‌های قارچی بوده و در سلول‌های ریشه گیاهان خانواده ارکیده تشکیل می‌شوند (Bougoure *et al*., 2014).

ترانسپورترهای دخیل در انتقال کربن در این سیستم شامل MST2 و SUT1 هستند که در مراحل مختلف رشد گیاه، خصوصاً در مرحله‌ی بذر، نقش حیاتی دارند. وجود این ترانسپورترها نشان می‌دهد که گیاه و قارچ در این نوع همزیستی تبادلات کربنی پیچیده‌تر و عمیق‌تری نسبت به AM دارند (Dearnaley *et al*., 2012).

جدول ۱. انواع قارچ‌های مایکوریز و ویژگی‌های آن‌ها در انتقال کربن (Bougoure *et al*., 2014; Roth and Paszkowski, 2017; Stuart and Plett, 2020)

ویژگی انتقال کربن	ساختار تبادلی	نوع نفوذ	نوع مایکوریز
انتقال کربن از گیاه به قارچ، عمدتاً به‌صورت کربوهیدرات‌ها و لیپیدها است	آربوسکول و وزیکول	درون سلولی	مایکوریز آربوسکولار
انتقال کربن از گیاه به قارچ در محل تبادل ریشه–قارچ صورت می‌گیرد	شبکه‌هارتیگ و مانتل قارچی	عمدتاً بین‌سلولی	اکتومایکوریز
انتقال کربن می‌تواند از قارچ به گیاه و در برخی ارکیده‌های سبز به‌صورت دوطرفه باشد	پلوتون‌های هیفی	درون سلولی	مایکوریز- ارکیده

مراحل مولکولی و فیزیولوژیک انتقال کربن

پیشرفت‌های اخیر در ابزارهای مولکولی و درک سیگنالینگ آوندی تحت تنش مواد معدنی، بینش‌های جدیدی را در مورد ارتباطات طولانی مدت در گیاهان فراهم کرده است. فرایند انتقال کربن از گیاه میزبان به همزیست قارچ مایکوریز، یک توالی دقیقاً تنظیم شده از شش مرحله را در بر می‌گیرد. این مراحل نشان‌دهنده یک جریان پیوسته از تثبیت دی‌اکسیدکربن تا جذب و متابولیسم نهایی آن در میسلیوم قارچ است (Xia *et al*., 2025).

۱-تثبیت کربن توسط گیاه میزبان

مرحله آغازین این فرایند، نشان‌دهنده بخش فتوسنتزی است که به عنوان منبع اصلی تأمین ترکیبات کربنی موردنیاز برای جریان انتقال کربن در سیستم همزیستی عمل می‌کند. این فرایند در کلروپلاست سلول‌های فتوسنتزکننده برگ انجام می‌شود، جایی که دی‌اکسیدکربن از طریق چرخه کالوین–بنسون تثبیت شده و محصولات اولیه کربنی حاصل، بستر سنتز قندها و سایر ترکیبات کربنی را فراهم می‌سازند. نقش کاتالیزورهای آنزیمی در این مرحله از اهمیت محوری برخوردار است. آنزیم روبیسکو (RuBisCO) به‌عنوان کاتالیزور اصلی واکنش کربوکسیلاسیون ریبولوز-

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.3.4]

۱،۵-بیس‌فسفات (RuBP) عمل کرده و ورود دی‌اکسیدکربن به چرخه کالوین–بنسون را میسر می‌سازد. در ادامه، آنزیم فروکتوز-۱،۶-بیس‌فسفاتاز (FBPase) با دفسفریلاسیون فروکتوز-۱،۶-بیس‌فسفات، نقش تنظیم‌کنندگی جریان کربن را در مسیر تشکیل قندهای فسفریله ایفا می‌کند (Raines, 2003).

۲-بیوسنتز ساکارز برای انتقال

قندهای حاصل از تثبیت کربن در سیتوزول سلول‌های برگ به شکل‌های قابل انتقال، به‌ویژه ساکارز، تبدیل می‌شوند تا کربن به اندام‌های مصرف‌کننده از جمله ریشه منتقل گردد. ساکارز از مهم‌ترین شکل‌های انتقال کربن در آوند آبکش گیاهان محسوب می‌شود. سنتز این قند انتقالی طی دو مرحله آنزیمی انجام می‌گیرد: نخست آنزیم ساکارز فسفات سینتاز (SPS) سنتز ساکارز-۶-فسفات را کاتالیز می‌کند و سپس آنزیم ساکارز فسفات فسفاتاز (SPP) با دفسفریلاسیون ساکارز-۶-فسفات، مرحله نهایی تولید ساکارز آزاد را تکمیل می‌کند؛ محصول نهایی برای بارگذاری در آوند آبکش و انتقال به اندام‌های هدف مانند ریشه آماده شود (Bago *et al*., 2000).

۳-انتقال آوند آبکشی

ساکارز سنتز شده در برگ‌ها از طریق سیستم آوندی به اندام‌های مصرف‌کننده، از جمله ریشه‌ها که محل استقرار قارچ‌های مایکوریز آربوسکولار هستند، منتقل می‌شود. انتقال ساکارز از بافت‌های منبع به اندام‌های مصرف کننده توسط مجموعه‌ای از ناقل‌های قندی و سازوکارهای بارگیری و تخلیه آوند آبکش تنظیم می‌شود (Ruan, 2014).

این فرایند انتقالی به دو خانواده اصلی از ترانسپورترهای غشایی وابسته است: آنزیم‌های SUT/SUC (Sucrose Transporters) نقش کلیدی در انتقال ساکارز و فرایندهای بارگیری و تخلیه آوند آبکش ایفا می‌کنند. از سوی دیگر، خانواده SWEET (Sugars Will Eventually be Exported Transporters) در بافت‌های مختلف گیاه مشارکت داشته و برخی از اعضای آن در انتقال قند در محل همزیستی مایکوریزی و غشای پری‌آربوسکولار نقش مؤثری دارند (An *et al*., 2019).

۴-هیدرولیز ساکارز در فضای آپوپلاست

در محل تبادل کربن میان گیاه و قارچ، ساکارز می‌تواند در فضای آپوپلاستی توسط آنزیم‌های اینورتاز گیاهی هیدرولیز شده و هگزوزهایی مانند گلوکز و فروکتوز فراهم کند. این هگزوزها به‌عنوان منابع کربنی برای سلول‌های ریشه و قارچ مایکوریز مورد استفاده قرار می‌گیرند آنزیم کلیدی این مرحله، اینورتاز آپوپلاستی است که هیدرولیز ساکارز و تولید هگزوزها را کاتالیز می‌کند (Luginbuehl *et al*., 2017).

۵-جذب گلوکز از طریق غشای پری‌آربوسکولار

این مرحله یکی از نقاط اصلی تبادل کربن در همزیستی قارچ‌های مایکوریز آربوسکولار است و شامل جذب قندهای موجود در محل تبادل توسط قارچ می‌شود. آربوسکول‌ها ساختارهای منشعب قارچی هستند که درون سلول‌های قشر ریشه تشکیل شده و توسط غشای پری‌آربوسکولار گیاه احاطه می‌شوند. این ناحیه سطح گستردهای برای تبادل مواد بین گیاه و قارچ فراهم می‌آورد. ترانسپورتر کلیدی این مرحله MST2، یک ناقل مونوساکاریدی با میل ترکیبی بالا در قارچ‌های AM است که در جذب قندها نقش دارد. در قارچ *Glomus* sp.، بیان MST2 در طول همزیستی افزایش می‌یابد و کاهش بیان آن با اختلال در

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.3.4]

ایجاد رابطه مایکوریزی و تشکیل آربوسکول‌های غیرطبیعی همراه بوده است (Helber *et al.*, 2011).

۶-متابولیسم و ذخیره کربن در میسلیوم

گلوکز و سایر ترکیبات کربنی جذب‌شده توسط قارچ‌های مایکوریز وارد مسیرهای متابولیکی قارچ شده و برای تأمین انرژی، رشد هیف‌ها، تشکیل ساختارهای قارچی و ذخیره‌سازی کربن مورد استفاده قرار می‌گیرند. این ذخیره‌سازی معمولاً به شکل ترکیبات کربوهیدراتی مانند گلیکوژن و تری‌هالوز، و همچنین لیپیدها (به‌ویژه تری‌آسیل‌گلیسرول‌ها) انجام می‌پذیرد. مطالعات ردیابی ایزوتوپی تأیید کرده‌اند که کربن منتقل‌شده از گیاه می‌تواند در این ترکیبات کربنی قارچ تجمع یافته و از بخش‌های درون‌ریشه‌ای به میسلیوم خارجی منتقل شود (Bago *et al.*, 2003). علاوه بر کربوهیدرات‌ها، مطالعات مولکولی نشان داده‌اند که بخش قابل‌توجهی از اسیدهای چرب مورد نیاز قارچ‌های AM، مستقیماً از متابولیسم گیاه میزبان تأمین می‌شود که این امر نشان‌دهنده وابستگی بالای قارچ به پیش‌سازهای لیپیدی گیاه است (Luginbuehl *et al.*, 2017; Keymer *et al.*, 2017).

دینامیک زمانی انتقال کربن در قارچ‌های مایکوریز

همزیستی قارچ مایکوریز آربوسکولار با گیاه یک تعامل دوجانبه متقابل بین ریشه‌های گیاه و همزیست قارچی است که بر اساس انتقال کربن از گیاه به قارچ و انتقال مواد معدنی به ویژه فسفر از قارچ به گیاه بنا شده است.

همانطور که در شکل ۱ مشاهده می‌شود خط آبی مربوط به ورود سریع کربن از گیاه به قارچ بوده که در فاز ایجاد رابطه همزیستی، گیاه میزبان کربن تثبیت‌شده از طریق فتوسنتز را به عنوان یک سرمایه‌گذاری انرژی‌زا به همزیست قارچی تخصیص می‌دهد. این انتقال تنها به ترکیبات قندی محدود نمی‌شود و ترکیبات غیرساکارزی مانند مالونات نیز در جابه‌جایی کربن به سمت شبکه‌های انتقال قارچی نقش کلیدی دارند. ذخیره‌سازی این کربن در وزیکول‌ها و به صورت ترکیبات متنوع (گلوکز، ساکارز، گلیکوزیلات‌ها و لیپیدها)، زیربنای تامین انرژی مورد نیاز برای تداوم همزیستی است. همان‌طور که نمودار سنتیکی، نشان می‌دهد، میزان انتقال کربن به قارچ در ساعات اولیه همزیستی به سرعت افزایش یافته و در یک بازه زمانی مشخص (حدود ۱۲ تا ۱۶ ساعت)، به اوج خود می‌رسد. این پیک پرشتاب نشان‌دهنده اولویت‌دهی گیاه به تأمین منابع کربنی لازم برای رشد اولیه، گسترش شبکه هیفی و تشکیل ساختارهای حیاتی تبادل مانند آربوسکول در قارچ مایکوریز است. قارچ مایکوریز، کربن دریافتی را برای اهداف متابولیکی و ذخیره‌سازی داخلی به کار می‌برد تا ثبات و دوام رابطه همزیستی را تضمین کند، در این مرحله کربن ورودی توسط قارچ به ترکیبات ذخیره‌ای پلیمری با وزن مولکولی بالا، نظیر گلیکوزیلات‌ها و لیپیدهای ذخیره‌ای در ساختارهایی مانند وزیکول‌ها تبدیل می‌شود. این ذخایر، پشتوانه انرژی شبکه هیفی برای کاوش در خاک و جذب مواد مغذی هستند، همچنین آربوسکول‌ها، که ساختارهایی پرانشعاب در درون سلول‌های قشر ریشه هستند، سطح تبادل مواد غذایی را به حداکثر می‌رسانند و به عنوان نقاط کانونی برای انتقال کربن از گیاه به قارچ و نیز بازگشت مواد مغذی از قارچ به گیاه عمل می‌کنند.

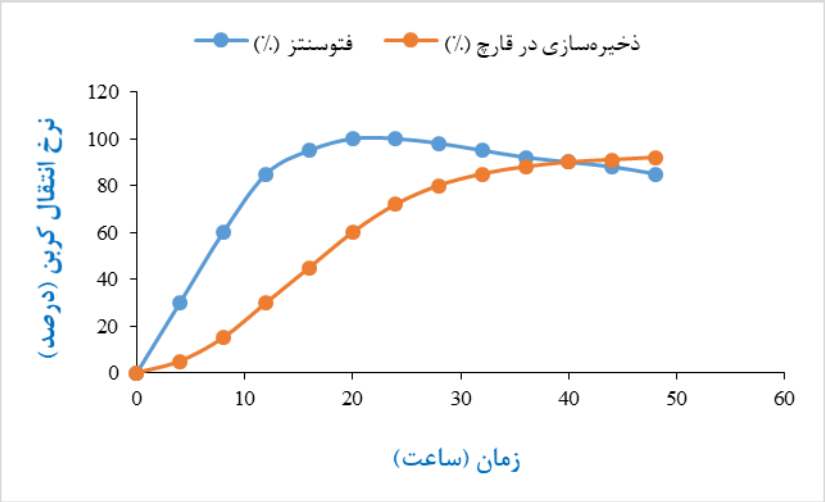
در شکل ۱ خط نارنجی بیانگر بازگشت و تبدیل کربن در سیستم تبادل است. روند کندتر نشان داده‌شده توسط خط نارنجی، پویایی ثانویه کربن را

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.3.4]

بازتاب می‌دهد که شامل مصرف داخلی یا بازگشت کربن به گیاه است، در این مرحله در ابتدا مبادله متقابل صورت می‌گیرد. یعنی این فاز نشان‌دهنده نقطه اوج عملکرد قارچ مایکوریز در تأمین فسفر جذب‌شده از خاک به گیاه است. در این فرآیند تبادل، بخشی از کربن مصرفی یا تبدیل‌شده توسط قارچ، ممکن است به شکل مولکول‌های واسط کربن-فسفر یا سایر ترکیبات کربنی به ریشه گیاه بازگردد.

در ادامه روند کندتر خط نارنجی، بیانگر پدیده‌های تبدیل متابولیکی کربن در قارچ و نرخ مصرف آهسته‌تر کربن ذخیره‌شده برای حفظ فعالیت شبکه و تداوم انتقال فسفر است که یک فرایند طولانی‌تر نسبت به فاز اولیه سرمایه‌گذاری کربنی است. کارایی انتقال کربن در این سیستم دوجانبه، تحت تأثیر شدید عوامل محیطی قرار دارد و دارای تبعات مهمی در کشاورزی پایدار است که یکی از مهم‌ترین محرک‌ها، محدودیت فسفر در خاک است. هنگامی‌که فسفر در دسترس نباشد، گیاه با تخصیص بیشتر کربن به قارچ مایکوریز، همکاری خود را تقویت می‌کند تا از این طریق، از مزیت‌های افزایش دسترسی به فسفر توسط شبکه هیفی قارچ بهره‌مند گردد. راهبردهای مناسب مدیریت رطوبتی و تغذیه‌ای خاک، به ویژه در مورد کودهای فسفره، می‌تواند جهت و شدت جریان همزیستی کربن را به نفع سلامت ریشه و افزایش کارایی مصرف آب و مواد مغذی تغییر دهد. این امر در نهایت منجر به بهبود مقاومت گیاه در برابر تنش‌ها و پاتوژن‌های ریشه و ارتقاء بازدهی محصول می‌شود (Salmeron *et al.*, 2022; Hawkins *et al.*, 2023).



شکل ۱. نمودار دینامیک زمانی انتقال کربن بین گیاه و قارچ مایکوریز (Hawkins *et al.*, 2023)

نقش پروتئین‌های ترانسپورتر در انتقال کربن در همزیستی‌های مایکوریز

همان‌طور که در شکل ۲ نشان داده شده است، محور افقی مربوط به ناقل‌های کربن/ قند (ساعات پس از آغاز همزیستی یا تغییرات فسفر/ رطوبت) است که نشان می‌دهد چگونه بیان ناقل‌های کربن تغییر می‌کند و محور عمودی، میزان فعالیت یا بیان نسبی پروتئین‌های ترانسپورتر بوده که معمولاً به صورت درصد از مقدار کنترل یا واحد ژن/ آستانه بیان می‌شود.

فرایند انتقال کربن در قارچ‌های مایکوریزی تحت کنترل دقیق پروتئین‌های ترانسپورتر و در پاسخ به

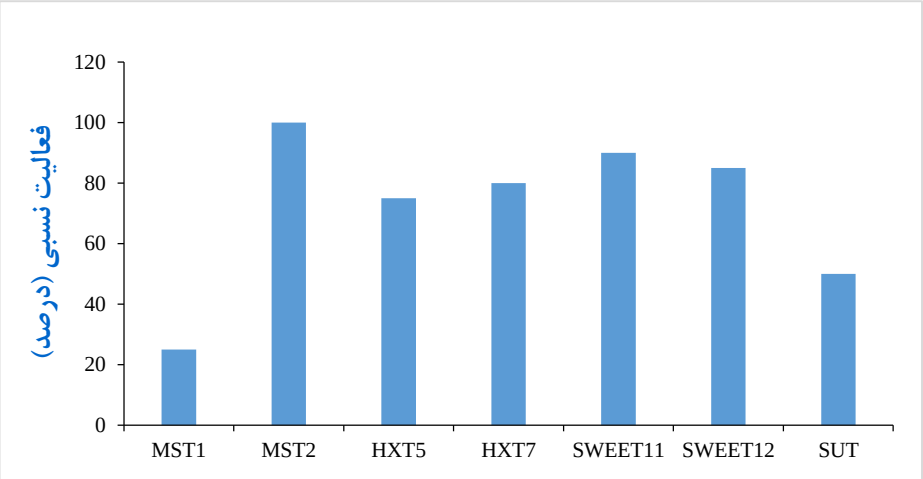
[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.3.4]

متغیرهای محیطی و زمانی (مانند ساعات پس از شروع همزیستی یا تغییرات در سطح فسفر و رطوبت خاک) تنظیم می‌شود (شکل ۲). در مرحله نخست، ورود کربن به شبکه قارچی عمدتاً از طریق فعالیت ناقل‌های قند ساده (MST) و ناقل‌های گلوکز/هگزوز (HXT) در غشای سلولی، به‌ویژه در ساختارهای هارتیگ، صورت می‌گیرد. افزایش بیان ژن‌های MST و HXT نشان‌دهنده تشدید جذب گلوکز و سایر قندهای ساده از گیاه میزبان است که می‌تواند واکنشی به نیازهای متابولیک قارچ یا تغییرات در وضعیت کربن گیاه باشد.

متعاقباً، تبادل کربن بین گیاه و قارچ از طریق پروتئین‌های خانواده SWEET و ناقل‌های ساکارز (SUT) مدیریت می‌شود. پروتئین‌های SWEET با تسهیل انتقال قندها به فضای خارج سلولی، نقش کلیدی در جابه‌جایی کربن به سمت محیط همزیستی ایفا می‌کنند، در حالی که SUTها با انتقال ساکارز، توازن کربن را بین بافت‌های گیاهی و ریشه قارچی تنظیم می‌کنند. افزایش بیان این ناقل‌ها، بازتاب‌دهنده شدت تبادل کربن و پتانسیل بالای ذخیره‌سازی در ساختارهای قارچی است.

در نهایت، ساختارهای آربوسکول و وزیکول به عنوان مراکز استراتژیک این فرایند عمل می‌کنند؛ آربوسکول‌ها با افزایش سطح تماس، نقطه کنترلی اصلی انتقال کربن محسوب می‌شوند و کربن جذب شده را جهت ذخیره‌سازی در قالب گلیکوزیلات‌ها یا سایر ترکیبات به وزیکول‌ها هدایت می‌کنند. بر اساس یافته‌های اخیر، مدیریت فاکتورهای محیطی نظیر فسفر و رطوبت می‌تواند شدت بیان این ناقل‌ها را به سمت بهینه‌سازی هدایت کند تا ضمن بهبود جذب فسفر، سلامت ریشه نیز حفظ شود. با این حال، فعال بودن بیش از حد ناقل‌های کربن در قارچ ممکن است با افزایش ذخیره‌سازی قارچی، منجر به کاهش در دسترس بودن کربن برای گیاه شود؛ لذا حفظ توازن میان گیاه و قارچ برای پایداری همزیستی امری حیاتی است (Bunn *et al.*, 2024).



شکل ۲. فعالیت نسبی پروتئین‌های ترانسپورتر در انتقال کربن (Bunn *et al.*, 2024)

متابولیسم کربن در میسلیوم قارچ‌های مایکوریز

همان‌طور که در شکل ۳ مشاهده می‌شود کربن، که عمدتاً به شکل گلوکز از طریق ترانسپورترهای میزبان نظیر MST2 به درون سلول‌های قارچی وارد می‌شود، بلافاصله تحت مکانیسم‌های متابولیکی دقیق قرار می‌گیرد که هدف آن تأمین انرژی، نگهداری ساختار و ذخیره‌سازی بلندمدت است (Bi *et al.*, 2025). جریان کربن در قارچ‌های

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.3.4]

مایکوریز به پنج مسیر اصلی تخصیص می‌یابد که به شرح زیر است.

گلیکولیز و تنفس: بخشی از کربن دریافت‌شده توسط قارچ وارد مسیرهای گلیکولیز و تنفس می‌شود و از این طریق انرژی مورد نیاز برای حفظ فعالیت‌های سلولی، برقراری گرادیان‌های یونی، جذب فعال عناصر معدنی و انجام فرآیندهای بیوسنتزی تأمین می‌شود.

گلوکز جذب شده، که شکل اولیه کربن دریافتی است، ابتدا توسط آنزیم هگزوکیناز به گلوکز-۶-فسفات تبدیل می‌شود، این واکنش مصرف‌کننده انرژی، نقطه آغازین مسیر گلیکولیز است و نیازمند مصرف یک مولکول ATP است. در طول مسیر گلیکولیز، ۱۰ واکنش آنزیمی متوالی منجر به تولید دو مولکول پیروات از هر مولکول گلوکز اولیه می‌شود:

$$\text{گلوکز} + 2\ NAD^+ + 2\ ADP + 2\ P_i \rightarrow \text{پیروات}\ 2 + 2\ NADH^+ + 2\ ATP + 2\ H_2O$$

پیروات تولید شده سپس به میتوکندری قارچ منتقل شده و وارد چرخه کربس می‌شود. این مسیر، همراه با زنجیره انتقال الکترون، منجر به تولید حداکثری ۳۶ تا ۳۸ مولکول ATP به ازای هر مولکول گلوکز می‌شود. این انرژی عظیم برای رشد میسلیوم، سنتز پروتئین‌ها، جذب فعال مواد معدنی و سایر فرآیندهای بیولوژیک قارچ ضروری است (Thokchom *et al*., 2023).

سنتز تری‌آسیل‌گلیسرول (TAG): حدود ۲۵ درصد از کربن ورودی برای سنتز تری‌آسیل‌گلیسرول مورد استفاده قرار می‌گیرد. این لیپیدهای ذخیره‌ای در وزیکول‌هایی که ساختارهای تخصصی ذخیره‌ای قارچ هستند، انباشته می‌شوند و می‌توانند تا ۸۰ درصد از حجم وزیکول را اشغال کنند. این ذخایر چربی در مواقع کمبود کربن (مانند دوره‌های تنش محیطی یا فازهای اولیه کلنیزاسیون) از طریق مسیر β-اکسیداسیون تجزیه شده و انرژی لازم برای حفظ بقای متابولیکی قارچ را فراهم می‌آورند (Roth and Paszkowski, 2017). یکی از ویژگی‌های متمایز قارچ‌های مایکوریز، توانایی آن‌ها در تبدیل بخش قابل توجهی از کربن دریافتی به تری‌آسیل‌گلیسرول است که به عنوان ذخیره بلندمدت عمل می‌کند. این فرآیند ابتدا از طریق مسیر لیپوژنز صورت می‌گیرد.

الف) تولید استیل-CoA: پیرووات حاصل از گلیکولیز از طریق کمپلکس پیرووات دهیدروژناز به استیل-CoA تبدیل می‌شود.

ب) تشکیل اسیدهای چرب: استیل-CoA به عنوان واحد سازنده وارد مسیر سنتز اسیدهای چرب می‌شود آنزیم اسید چرب سنتاز (FAS) با مصرف ATP و NADPH، اسیدهای چرب اشباع بلند زنجیره (مانند پالمیتات C16:0)را تولید می‌کند (Kameoka and Gutjahr, 2022):

$$8\text{-استیل}\ CoA + 7\ ATP + 14\ NADPH \rightarrow \text{پالمیتات}\ (C16:0) + 7\ ADP + 14\ NADP^+$$

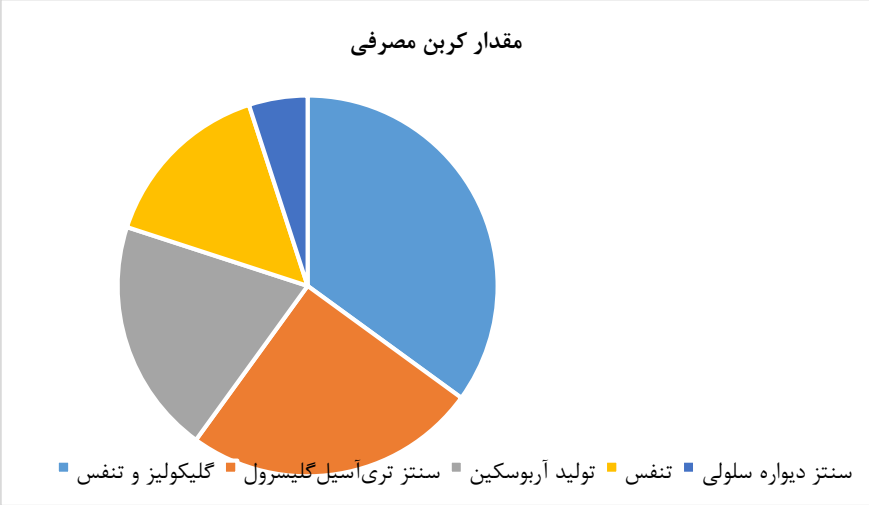
[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.3.4]

تولید آربوسکین و گلیکوژن (ذخیره‌سازی کربوهیدراتی): قارچ‌های مایکوریز آربوسکولار بخشی از کربن دریافتی از گیاه را به ترکیبات ذخیره‌ای و ساختاری، از جمله آربوسکین و گلیکوژن، اختصاص می‌دهند. این ترکیبات می‌توانند به‌عنوان ذخایر کربنی و منابع انرژی برای رشد و فعالیت قارچ مورد استفاده قرار گیرند. آربوسکین، ساختاری شبیه به آمیلوپکتین دارد. اما درجه منشعب‌شدن آن به‌مراتب بالاتر از آمیلوپکتین است و سنتز آن از گلوکز-۱-فسفات آغاز می‌شود. ساختار بسیار منشعب آربوسکین، حلالیت آن را در آب افزایش می‌دهد و امکان استفاده سریع آن را برای متابولیسم قارچ فراهم می‌سازد. گلیکوژن متداول‌تر در قارچ‌هاست که عمدتاً در هیف‌های با نرخ سنتز پروتئین و رشد بالاتر یافت می‌شود. نسبت آربوسکین به گلیکوژن در قارچ، تابعی از مرحله رشد و در دسترس بودن کربن از میزبان است (Wang and Wu, 2023).

تنفس خالص: بخشی از کربن جذب‌شده توسط قارچ در فرآیندهای تنفسی مصرف می‌شود و از طریق اکسیداسیون ترکیبات کربنی، انرژی مورد نیاز برای حفظ فعالیت‌های متابولیکی و عملکردهای سلولی تأمین می‌شود. در این فرآیند، بخشی از کربن به‌صورت CO_2 آزاد می‌شود.

سنتز دیواره سلولی: بخشی از کربن دریافت‌شده توسط قارچ برای سنتز ترکیبات سازنده دیواره سلولی، از جمله کیتین و گلوکان‌ها، مصرف می‌شود. این ترکیبات برای رشد، توسعه و حفظ یکپارچگی ساختاری هیف‌های قارچی ضروری هستند. توزیع متابولیسم کربن در قارچ‌های مایکوریز نشان‌دهنده یک استراتژی بیولوژیک بهینه است: این تخصیص کارآمد، دلیل اصلی موفقیت قارچ‌های مایکوریز در تسهیل انتقال مواد مغذی به گیاه میزبان و تداوم همزیستی را نشان می‌دهد (Roth and Paszkowski, 2017).



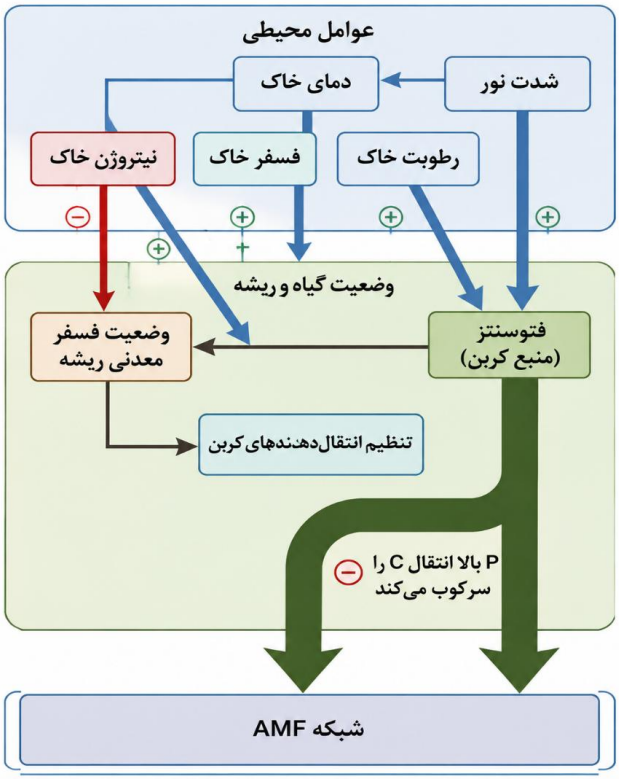
شکل ۳. توزیع متابولیسم کربن در قارچ‌های مایکوریز (Roth and Paszkowski, 2017)

تأثیر عوامل محیطی بر انتقال کربن

همان‌گونه که در شکل ۴ نشان داده شده است، انتقال کربن در همزیستی‌های مایکوریزی تحت تأثیر متقابل عوامل محیطی و وضعیت تغذیه‌ای گیاه و قارچ قرار دارد. شدت نور، دمای خاک و رطوبت با اثرگذاری بر فتوسنتز، فعالیت‌های

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21]
[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.3.4]

متابولیکی و رشد ریشه، میزان کربن قابل تخصیص به قارچ را تنظیم می‌کنند؛ در حالی‌که وضعیت نیتروژن خاک نیز از طریق تأثیر بر رشد گیاه، ظرفیت فتوسنتزی و تعادل کربن–نیتروژن، نقش مهمی در این فرایند دارد. در مقابل، افزایش دسترسی فسفر، به‌ویژه در شرایطی که نیاز گیاه به همزیستی کاهش می‌یابد، می‌تواند با تغییر تخصیص کربن و کاهش بیان ژن‌های مرتبط با جذب قند، انتقال کربن به قارچ و تشکیل یا تداوم همزیستی مایکوریزی را محدود کند؛ ازاین‌رو، اثر فسفر بر جریان کربن به وضعیت تغذیه‌ای گیاه و میزان وابستگی آن به قارچ بستگی دارد (Helber *et al.*, 2011). به‌طور کلی، شدت انتقال کربن به قارچ تابعی از دسترسی فسفر و نیتروژن، وضعیت شبکه مایکوریزی و توانایی گیاه در سازگاری با شرایط محیطی است (Bunn *et al.*, 2024; Lekberg *et al.*, 2024; Wu *et al.*, 2024). در مراحل اولیه استقرار همزیستی، ممکن است حدود ۱۰ تا ۳۰ درصد از کربن تثبیت‌شده در گیاه به قارچ‌های مایکوریزی اختصاص یابد؛ بااین‌حال، این هزینه کربنی می‌تواند از طریق بهبود جذب فسفر و آب جبران شود، زیرا گیاه در چنین شرایطی انرژی کمتری برای دستیابی به این منابع مصرف می‌کند و بخشی بیشتری از کربن در بافت‌های گیاهی حفظ می‌شود. در نتیجه، همزیستی مایکوریزی می‌تواند به بهبود تعادل کربن–نیتروژن گیاه، به‌ویژه در خاک‌های فقیر از فسفر یا دارای محدودیت نیتروژن، کمک کند. درک این سازوکارها می‌تواند مبنایی برای طراحی راهبردهای نوین در کشاورزی پایدار، کاهش وابستگی به کودهای شیمیایی و افزایش ظرفیت ترسیب کربن در خاک فراهم آورد (Faghihinia *et al.*, 2023).



شکل ۴. مدل شماتیک عوامل محیطی و فیزیولوژیک تنظیم کننده تخصیص کربن در همزیستی مایکوریزی (Helber *et al.*, 2011)

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.3.4]

مطالعات ایزوتوپی و ردیابی کربن در قارچ‌های مایکوریز

کاربرد ایزوتوپ‌های پایدار کربن (C^{13}) و رادیواکتیو (C^{14}) به عنوان ابزارهای قدرتمند، فهم ما را از سازوکارها و میزان انتقال کربن از گیاه میزبان به قارچ‌های مایکوریز آربوسکولار به طور چشمگیری متحول ساخته است. این روش‌ها، که بر پایه‌ی قراردادن گیاهان در اتمسفرهایی با غلظت بالای CO_2^{13} یا CO_2^{14} بنا شده‌اند، امکان ردیابی دقیق مسیر و سرنوشت کربن را در سراسر سیستم همزیستی فراهم می‌کنند (Watts-Williams, 2022). مطالعات مختلف ایزوتوپی نشان داده‌اند به طور متوسط ۱۵ تا ۳۰ درصد از کربن تثبیت شده توسط فتوسنتز گیاه، طی مدت ۲۴ ساعت به شبکه قارچی مایکوریزی منتقل می‌شود این میزان می‌تواند تحت شرایط خاصی، به ویژه در فازهای اولیه همزیستی، متغیر باشد (Gavito *et al.*, 2019) و انتقال در میسلیوم قارچی، معمولاً بین ۴ تا ۶ ساعت پس از آغاز فرایند نشان‌دار کردن در گیاه مشاهده شده است که بیان کننده سرعت نسبتاً بالای فرآیند انتقال است (Birgander and Olsson, 2021). همچنین مطالعات بیان کرده‌اند میسلیوم برون ریشه توانایی دریافت و انتقال کربن نشاندار را تا فواصل قابل توجهی، حدود ۲۰ سانتی‌متر از نقطه اتصال به ریشه، را دارا است. این قابلیت، نقش کلیدی میسلیوم برون‌ریشه را در توزیع کربن در محیط خاک و گسترش ارتباطات همزیستی برجسته می‌سازد (Qiu *et al.*, 2025) و در شرایط کمبود فسفر در خاک، که یک محرک قوی برای همزیستی مایکوریزی است، میزان انتقال کربن از گیاه به قارچ می‌تواند به طور قابل ملاحظه‌ای افزایش یابد. این یافته بر نقش حیاتی فسفر در تنظیم تعادل کربن- مواد مغذی در سیستم همزیستی تأکید دارد (Andrino *et al.*, 2021).

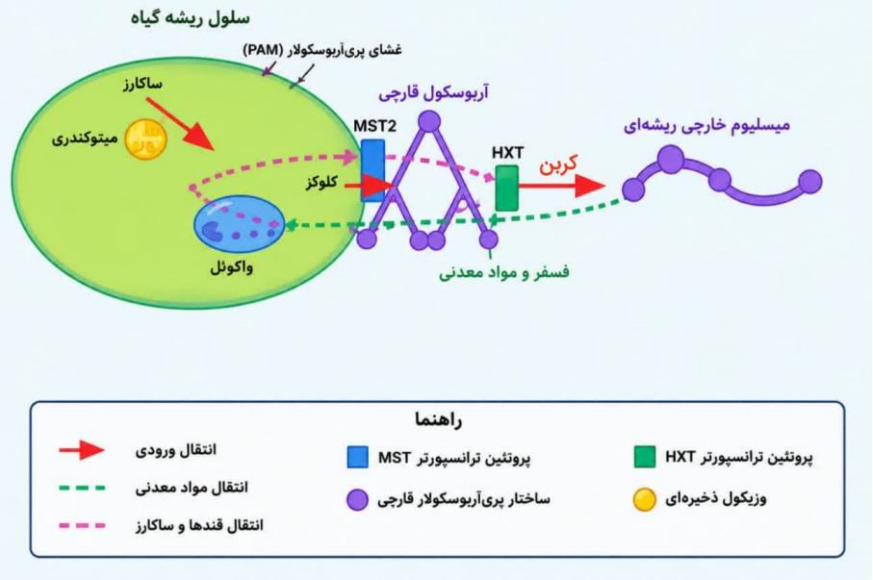
بررسی‌ها نشان داده‌اند بیشترین میزان تجمع کربن نشاندار (C^{13}) در میسلیوم قارچی، در وزیکول‌ها مشاهده شده است (Birgander and Olsson, 2021). این کربن عمدتاً به صورت تری‌آسیل‌گلیسرول، که یک لیپید ذخیره‌ای با چگالی انرژی بالا است، انباشته می‌شود. این امر، وزیکول‌ها را به عنوان مخازن کلیدی انرژی برای قارچ در دوره‌های آتی تبدیل می‌کند. شکل ۵ شماتیکی از رابطه قارچ‌های مایکوریز و مسیرهای انتقال کربن و مواد معدنی را نمایش می‌دهد و بیان می‌کند چگونه قارچ‌های مایکوریز AM با ریشه گیاهان همزیستی ایجاد می‌کنند تا انتقال کربن و مواد معدنی بین گیاه و قارچ‌های مایکوریز تسهیل شود (Abubakar *et al.*, 2023; Li *et al.*, 2023).

تنظیم مولکولی و پیام‌رسانی در انتقال کربن

تبادل کربن بین گیاه میزبان و قارچ‌های مایکوریز یک فرآیند کاملاً تنظیم‌شده در سطح مولکولی است که توسط عوامل محیطی، سیگنال‌های هورمونی و شبکه‌های پیام‌رسانی کنترل می‌شود (Ho-Plágaro and García-Garrido, 2022).

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.3.4]



شکل ۵. مدل سه بعدی شماتیک از رابطه قارچ‌های مایکوریز و مسیرهای انتقال کربن و مواد معدنی (Abubakar *et al.*, 2023)

تنظیم در سطح رونویسی و بیان ژن

فرآیند کلنیزاسیون توسط قارچ‌های مایکوریز منجر به تغییرات گسترده در رونویسی ژنوم میزبان می‌شود. مطالعات ترنسکریپتومیکس نشان داده‌اند که این رویداد می‌تواند بیان بیش از ۲۰۰۰ ژن را در ریشه تغییر دهد. افزایش تقاضای قارچ برای کربن مستقیماً بر بیان ژن‌های رمزکننده پروتئین‌های انتقال‌دهنده قند تأثیر می‌گذارد. به طور خاص، ژن‌های رمزکننده انتقال دهنده‌های قند (MST2، SWEET11، SWEET12) تا ۱۰ برابر در پاسخ به حضور قارچ افزایش می‌یابد. این تغییرات بیان، تحت هدایت فاکتورهای رونویسی کلیدی از خانواده MYB و WRKY صورت می‌پذیرد. به عنوان مثال، فاکتور رونویسی MYB1 به طور مستقیم ناحیه پروموتور ژن *MST2* را هدف قرار داده و بیان آن را تعدیل می‌کند. تنظیم انتقال کربن همچنین توسط مسیرهای هورمونی گیاهی تعدیل می‌شود؛ از جمله استریگولاکتون‌ها و جاسمونات‌ها که به عنوان تعدیل‌کننده‌های مثبت و منفی عمل می‌کنند (Miyauchi *et al.*, 2020).

کنترل پس از رونویسی و پایداری پروتئین

فعالیت و پایداری پروتئین‌های ترانسپورتر مستقر در غشای پلاسمایی، از طریق تغییرات شیمیایی پس از ترجمه نظیر فسفریلاسیون، یوبی‌کوئیتین‌شدن و گلیکوزیلاسیون تنظیم می‌شود تا پاسخ سلولی را به صورت آنی تنظیم کند. پروتئین MST2 به شدت تحت فسفریلاسیون توسط سیستم‌های کینازی وابسته به کلسیم، نظیر کمپلکس CBL-CIPK، قرار می‌گیرد. این فرایند فسفریلاسیون می‌تواند فعالیت ترانسپورتر را تا سه برابر افزایش دهد، که این امر از طریق القای تغییر در ساختار فضایی و افزایش تمایل آن به سوبسترا می‌شود. مکانیسم یوبی‌کوئیتین‌شدن به عنوان یک سیگنال برای حذف ترانسپورترهای مازاد عمل می‌کند. به طور مشخص، در شرایط افزایش غلظت فسفر در محیط (که نیاز به کربن را کاهش می‌دهد)، پروتئین‌های MST2 یوبی‌کوئیتین شده و از طریق مسیرهای اندوسیتوز به واکوئل هدایت می‌شوند تا تخریب شوند و در نتیجه، منجر به کاهش انتقال کربن می‌شود (Díaz *et al.*, 2025).

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.3.4]

نقش سیگنال‌های مولکولی

استریگولاکتون‌ها، به عنوان هورمون‌های گیاهی علاوه بر نقش محوری در تهاجم قارچ، در تنظیم دقیق تبادل کربن نیز دخیل هستند. استریگولاکتون‌ها با فعال‌سازی مسیر سیگنالینگ مبتنی بر پروتئین‌های D14-MAX2، بیان ژن‌های مرتبط با انتقال قند در گیاه میزبان را تقویت می‌کنند. فاکتورهای قارچ‌های مایکوریز، این لیپوکیتوالیگوساکاریدها که از سوی قارچ ترشح می‌شوند، به گیرنده‌های اختصاصی گیاهی نظیر (CERK1 و LYK3)، متصل شده و یک آبشار سیگنالینگ را فعال می‌سازند که نتیجه آن القای ژن‌های ضروری برای فرایند همزیستی، از جمله ژن‌های رمزگذار ترانسپورتر کربن، است. کلسیم اسیلاسیون (نوسانات لحظه‌ای غلظت یون کلسیم در سیتوپلاسم)، یکی از اولین پاسخ‌های سلولی به شناسایی قارچ است. این سیگنال کلسیمی توسط پروتئین‌های حسگر کلسیم، مانند CCaMK، رمزگشایی شده و در نهایت منجر به فعال‌سازی فاکتورهای رونویسی کلیدی مانند CYCLOPS و NSP می‌شود که تنظیم‌کننده اصلی شبکه ژن‌های همزیستی هستند (Wu *et al*., 2022).

نتیجه‌گیری

انتقال کربن در همزیستی‌های مایکوریزی، فرایندی فعال، چندمرحله‌ای و بسیار تنظیم‌شده است که از تثبیت فتوسنتزی آغاز شده و از طریق پروتئین‌های ترانسپورتر اختصاصی (مانند MST، HXT و SWEET) به شبکه قارچی هدایت می‌شود. این فرایند برخلاف یک جریان ثابت، ماهیتی پویا دارد و تخصیص کربن به مسیرهای حیاتی نظیر تأمین انرژی، سنتز لیپیدها و توسعه میسلیوم، تابعی از تعادل میان وضعیت فیزیولوژیک گیاه و نیازهای متابولیک قارچ است. شدت این جریان کربنی به‌شدت تحت تأثیر تعامل پیچیده میان عوامل محیطی (مانند دما، رطوبت و نور) و وضعیت تغذیه‌ای خاک (به‌ویژه سطح فسفر و نیتروژن) قرار دارد که می‌تواند نقطه تعادل همزیستی و میزان وابستگی گیاه به قارچ را تغییر دهد. در نهایت، درک دقیق این مکانیسم‌های مولکولی و دینامیک زمانی انتقال کربن، بستری استراتژیک برای توسعه کشاورزی پایدار، مدیریت بهینه کودهای شیمیایی، ارتقای مقاومت گیاهان به تنش‌ها و تقویت ظرفیت ترسیب کربن در خاک فراهم می‌آورد (Gupta, 2020; Franczuk *et al*., 2023).

منابع

Abubakar YS, Sadiq IZ, Aarti A, Wang Z, Zheng W. (2023) Interplay of transport vesicles during plant-fungal pathogen interaction. ***Stress Biology***. *3*(1): 35. https://doi.org/10.1007/s44154-023-00114-0.

Albornoz FE, Prober SM, Ryan MH, Standish RJ. (2022) Ecological interactions among microbial functional guilds in the plant-soil system and implications for ecosystem function. ***Plant and Soil***. *476*(1): 301-313. https://doi.org/10.1007/s11104-022-05479-1.

An J, Zeng T, Ji C, de Graaf S, Zheng Z, Xiao TT, Xiuxin D, Xiao S, Bisseling T, Limpens E, Pan Z. (2019) A *Medicago truncatula* SWEET transporter implicated in arbuscule maintenance during arbuscular mycorrhizal symbiosis. ***New Phytologist***. *224*(1): 396–408. https://doi.org/10.1111/nph.15975.

Andrino A, Guggenberger G, Sauheitl L, Burkart S, Boy J. (2021) Carbon investment into mobilization of mineral and organic phosphorus by arbuscular mycorrhiza. ***Biology and Fertility of Soils***. *57*(1): 47–64. https://doi.org/10.1007/s00374-020-01505-5.

Bago B, Pfeffer PE, Shachar-Hill Y. (2000) Carbon metabolism and transport in arbuscular mycorrhizas. ***Plant Physiology***. *124*(3): 949–958. https://doi.org/10.1104/pp.124.3.949.

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.3.4]

Bago B, Pfeffer PE, Abubaker J, Jun J, Allen JW, Brouillette J, Douds DD, Lammers PJ, Shachar-Hill Y. (2003) Carbon export from arbuscular mycorrhizal roots involves the translocation of carbohydrate as well as lipid. ***Plant Physiology***. *131*(3): 1496–1507. https://doi.org/10.1104/pp.102.007765.

Bi Y, Zhang K, Xiao L, Wang D. (2025) Mechanisms of carbon distribution and stability in the photosynthetic processes of plant-soil systems influenced by arbuscular mycorrhizal fungi during reclamation of mining areas. ***Journal of China Coal Society***. *50*(1): 572-583. https://doi.org/10.13225/j.cnki.jccs.2024.1209.

Birgander J, Olsson PA. (2021) Temporal patterns of carbon flow from grassland vegetation to soil microorganisms measured using ^{13}C-labelling and signature fatty acids. ***Plant and Soil***. *462*(1): 245-255. https://doi.org/10.1007/s11104-021-04854-8.

Bougoure J, Ludwig M, Brundrett M, Cliff J, Clode P, Kilburn M, Grierson P. (2014) High-resolution secondary ion mass spectrometry analysis of carbon dynamics in mycorrhizas formed by an obligately myco-heterotrophic orchid. ***Plant, Cell & Environment***. *37*(5): 1223–1230. https://doi.org/10.1111/pce.12230.

Bunn RA, Corrêa A, Joshi J, Kaiser C, Lekberg Y, Prescott CE, Sala A, Karst J. (2024) What determines transfer of carbon from plants to mycorrhizal fungi? ***New Phytologist***. *244*(4): 1199-1215. https://doi.org/10.1111/nph.20145.

Dearnaley JDW, Martos F, Selosse MA. (2012) 12 Orchid mycorrhizas: molecular ecology, physiology, evolution and conservation aspects. *In*: Hock B. (eds.) Fungal associations. The mycota, Vol. 9. Springer, Germany. https://doi.org/10.1007/978-3-642-30826-0_12.

Díaz V, Villalobos M, Arriaza K, Flores K, Hernández-Saravia LP, Velásquez A. (2025) Decoding the dialog between plants and arbuscular mycorrhizal fungi: A molecular genetic perspective. ***Genes***. *16*(2): 143. https://doi.org/10.3390/genes16020143.

Faghihinia M, Jansa J, Halverson LJ, Staddon PL. (2023) Hyphosphere microbiome of arbuscular mycorrhizal fungi: A realm of unknowns. ***Biology and Fertility of Soils***. *59*(1): 17-34. https://doi.org/10.1007/s00374-022-01683-4.

Franczuk J, Tartanus M, Rosa R, Zaniewicz-Bajkowska A, Dębski H, Andrejiová A, Dydiv A. (2023) The effect of mycorrhiza fungi and various mineral fertilizer levels on the growth, yield, and nutritional value of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.). ***Agriculture***. *13*(4): 857. https://doi.org/10.3390/agriculture13040857.

Gavito ME, Jakobsen I, Mikkelsen TN, Mora F. (2019) Direct evidence for modulation of photosynthesis by an arbuscular mycorrhiza-induced carbon sink strength. ***New Phytologist***. *223*(2): 896-907. https://doi.org/10.1111/nph.15806.

Gonneau M, Schoenaers S, Broyart C, Vissenberg K, Santiago J, Höfte H. (2023) Microscale thermophoresis (MST) to study rapid alkalinization factor (RALF)-receptor interactions. *In*: Schaller A. (eds.) Plant peptide hormones and growth factors. Springer, USA. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-3511-7_21.

Gupta MM. (2020) Arbuscular mycorrhizal fungi: the potential soil health indicators. *In*: Giri B, Varma A. (eds.) Soil health. Soil biology. Springer, Indis. https://doi.org/10.1007/978-3-030-44364-1_11.

Hawkins HJ, Cargill RI, Van Nuland ME, Hagen SC, Field KJ, Sheldrake M, Soudzilovskaia NA, Kiers ET. (2023) Mycorrhizal mycelium as a global carbon pool. ***Current Biology***. *33*(11): R560-R573. https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.02.027.

Helber N, Wippel K, Sauer N, Schaarschmidt S, Hause B, Requena N. (2011) A versatile monosaccharide transporter that operates in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus* sp. is crucial for the symbiotic relationship with plants. ***The Plant Cell***. *23*(10): 3812-3823. https://doi.org/10.1105/tpc.111.089813.

Ho-Plágaro T, García-Garrido JM. (2022) Molecular regulation of arbuscular mycorrhizal symbiosis. ***International Journal of Molecular Sciences***. *23*(11): 5960. https://doi.org/10.3390/ijms23115960.

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.3.4]

Kameoka H, Gutjahr C. (2022) Functions of lipids in development and reproduction of arbuscular mycorrhizal fungi. ***Plant and Cell Physiology***. *63*(10): 1356-1365. https://doi.org/10.1093/pcp/pcac113.

Keymer A, Pimprikar P, Wewer V, Huber C, Brands M, Bucerius SL, Delaux PM, Klingl V, von Röpenack-Lahaye E, Wang TL, Eisenreich W, Dörmann P, Parniske M, Gutjahr C. (2017) Lipid transfer from plants to arbuscular mycorrhiza fungi. ***eLife***. *6*: e29107. https://doi.org/10.7554/eLife.29107.

Lazar Z, Neuvéglise C, Rossignol T, Devillers H, Morin N, Robak M, Nicaud JM, Crutz-Le Coq AM. (2017) Characterization of hexose transporters in *Yarrowia lipolytica* reveals new groups of sugar porters involved in yeast growth. ***Fungal Genetics and Biology***. *100*: 1-12. https://doi.org/10.1016/j.fgb.2017.01.001.

Lekberg Y, Jansa J, McLeod M, DuPre ME, Holben WE, Johnson D, Aldrich-Wolfe L. (2024) Carbon and phosphorus exchange rates in arbuscular mycorrhizas depend on environmental context and differ among co-occurring plants. ***New Phytologist***. *242*(4): 1576–1588. https://doi.org/10.1111/nph.19501.

Li H, Yu GH, Hao L, Qiu Y, Hu S. (2023) Mycorrhizae enhance reactive minerals but reduce mineral-associated carbon. ***Global Change Biology***. *29*(20): 5941-5954. https://doi.org/10.1111/gcb.16886.

Liu R, Chen Y. (2024). Mycorrhizal symbiosis: evolution, opportunities, challenges, and prospects. *In*: Parihar M, Rakshit A, Adholeya A, Chen Y. (eds.) Arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable agriculture: Inoculum production and application. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-97-0296-1_1.

Luginbuehl LH, Menard GN, Kurup S, Van Erp H, Radhakrishnan GV, Breakspear A, Oldroyd GE, Eastmond PJ. (2017) Fatty acids in arbuscular mycorrhizal fungi are synthesized by the host plant. ***Science.*** *356*(6343): 1175-1178. https://doi.org/10.1126/science.aan0081.

Miyauchi S, Kiss E, Kuo A, Drula E, Kohler A, Sánchez-García M, Morin E, Andreopoulos B, Barry KW, Bonito G, Buée M, Carver A, Chen C, Cichocki N, Clum A, Culley D, Crous PW, Fauchery L, Girlanda M, Hayes RD, Kéri Z, LaButti K, Lipzen A, Lombard V, Magnuson J, Maillard F, Murat C, Nolan M, Ohm RA, Pangilinan J, Pereira MdF, Perotto S, Peter M, Pfister S, Riley R, Sitrit Y, Stielow JB, Szöllősi G, Žifčáková L, Štursová M, Spatafora JW, Tedersoo L, Vaario LM, Yamada A, Yan M, Wang P, Xu J, Bruns T, Baldrian P, Vilgalys R, Dunand C, Henrissat B, Grigoriev IV, Hibbett D, Nagy LG, Martin FM. (2020) Large-scale genome sequencing of mycorrhizal fungi provides insights into the early evolution of symbiotic traits. ***Nature Communications***. *11*: 5125. https://doi.org/10.1038/s41467-020-18795-w.

Nehls U, Göhringer F, Wittulsky S, Dietz S. (2010) Fungal carbohydrate support in the ectomycorrhizal symbiosis: a review. ***Plant Biology***. *12*(2): 292–301. https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00312.x.

Perotto S, Balestrini R. (2024) At the core of the endomycorrhizal symbioses: intracellular fungal structures in orchid and arbuscular mycorrhiza. ***New Phytologist***. *242*(4): 1408-1416. https://doi.org/10.1111/nph.19338.

Qiu W, Kang J, Ye Z, Yang S, Tu X, Xie P, Ge J, Ping W, Yuan J. (2025) Arbuscular mycorrhizal fungi build a bridge for soybeans to recruit *Pseudomonas putida*. ***New Phytologist***. *246*(3): 1276-1292. https://doi.org/10.1111/nph.70064.

Raines CA. (2003) The Calvin cycle revisited. ***Photosynthesis Research***. *75*(1): 1–10. https://doi.org/10.1023/A:1022421515027.

Ren L, Jensen K, Porada P, Mueller P. (2022) Biota-mediated carbon cycling—a synthesis of biotic-interaction controls on blue carbon. ***Ecology Letters***. *25*(2): 521-540. https://doi.org/10.1111/ele.13940.

Roth R, Paszkowski U. (2017) Plant carbon nourishment of arbuscular mycorrhizal fungi. ***Current Opinion in Plant Biology***. *39*: 50-56. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.05.008.

Ruan YL. (2014) Sucrose metabolism: Gateway to diverse carbon use and sugar signaling. ***Annual Review of Plant Biology***. *65*: 33–67. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040251.

Salmeron-Santiago IA, Martínez-Trujillo M, Valdez-Alarcón JJ, Pedraza-Santos ME, Santoyo G,

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.3.4]

Pozo MJ, Chávez-Bárcenas AT. (2022) An updated review on the modulation of carbon partitioning and allocation in arbuscular mycorrhizal plants. ***Microorganisms.*** *10*(1): 75. https://doi.org/10.3390/microorganisms10010075.

Smith SE, Read DJ. (2008) Mycorrhizal symbiosis (3rd ed.). Academic Press, UK. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-370526-6.X5001-6.

Strullu-Derrien C, Selosse MA, Kenrick P, Martin FM. (2018) The origin and evolution of mycorrhizal symbioses: from palaeomycology to phylogenomics. ***New Phytologist***. *220*(4): 1012-1030. https://doi.org/10.1111/nph.15076.

Stuart EK, Plett KL. (2020) Digging deeper: In search of the mechanisms of carbon and nitrogen exchange in ectomycorrhizal symbioses. ***Frontiers in Plant Science***. *10*: 1658. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01658.

Thokchom SD, Gupta S, Mewar SK, Kumar P, Kalra C, Kapoor R. (2023) Metabolome profiling of arbuscular mycorrhizal fungus treated *Ocimum tenuiflorum* L. provides insights into deviation in allocation of carbon compounds to secondary metabolism. ***Plant Physiology and Biochemistry***. *203*: 108039. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.108039.

Wang YJ, Wu QS. (2023) Influence of sugar metabolism on the dialogue between arbuscular mycorrhizal fungi and plants. ***Horticulture Advances***. *1*(1): 2. https://doi.org/10.1007/s44281-023-00001-8.

Watts-Williams SJ. (2022) Track and trace: how soil labelling techniques have revealed the secrets of resource transport in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. ***Mycorrhiza***. *32*(3): 257-267. https://doi.org/10.1007/s00572-022-01080-7.

Wipf D, Krajinski F, van Tuinen D, Recorbet G, Courty PE. (2019) Trading on the arbuscular mycorrhiza market: from arbuscules to common mycorrhizal networks. ***New Phytologist***. *223*(3): 1127-1142. https://doi.org/10.1111/nph.15775.

Wu J, Wang W, Zhu H, Cao Y. (2022) Receptor kinases and signal pathway in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *In*: de Sousa RN. (eds.) Arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture - new insights. IntechOpen, UK. https://doi.org/10.5772/intechopen.107261.

Wu Y, Chen C, Wang G. (2024) Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi improves plant biomass and nitrogen and phosphorus nutrients: a meta-analysis. ***BMC Plant Biology***. *24*(1): 960. https://doi.org/10.1186/s12870-024-05638-9.

Xia C, Miranda J, Mendoza-Cozatl D, Ham BK, Ma J, Zhang C. (2025) Decoding long-distance communication under mineral stress: advances in vascular signalling and molecular tools for plant resilience. ***Plant, Cell & Environment***. *48*(7): 4781-4802. https://doi.org/10.1111/pce.15475.

Zhu J, Li T, Ma J, Li W, Zhang H, Nadezhda T, Zhu Y, Dong X, Li C, Fan J. (2024) Genome-wide identification and investigation of monosaccharide transporter gene family based on their evolution and expression analysis under abiotic stress and hormone treatments in maize (*Zea mays* L.). ***BMC Plant Biology***. *24*(1): 496. https://doi.org/10.1186/s12870-024-05186-2.

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.3.4]

Mechanism of Carbon Transfer in Mycorrhizal Fungi

Parya Namdari, Khadijeh Abbasi*

Department of Plant Protection, Faculty of Agriculture, Ilam University, Ilam, Iran

kh.abasi@ilam.ac.ir

Abstract

Mycorrhizal symbiosis, dating back 450 million years, is a mutualistic interaction between plants and fungi in which the host plant provides photosynthetically fixed carbon to the fungus; in return, the fungus facilitates the acquisition of mineral nutrients, particularly phosphorus and nitrogen, for the plant. Isotopic studies have demonstrated that, on average, 15% to 30% of the plant's photosynthetic carbon is transferred to the fungal mycelial network within 24 hours. This carbon transfer occurs through six regulated molecular and physiological stages: carbon fixation in chloroplasts, sucrose biosynthesis, phloem transport, sucrose hydrolysis in the apoplast, glucose uptake via the peri-arbuscular membrane, and carbon metabolism within the fungal mycelium. Members of the monosaccharide transporter (MST) and hexose transporter (HXT) families mediate the uptake of monosaccharides. The carbon acquired by the fungus is partitioned among distinct metabolic pathways that support energy production, growth, and reserve accumulation. Environmental factors such as light intensity, soil temperature, moisture, and soil nitrogen positively influence carbon transfer, whereas soil phosphorus has a negative effect. A profound understanding of these mechanisms can provide a foundation for developing novel strategies in sustainable agriculture, reducing chemical fertilizer consumption, and promoting effective soil carbon sequestration.

Keywords: Hexose transporter proteins, Photosynthate partitioning, Carbon sequestration, Environmental stresses

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.3.4]