



وزارت جهاد کشاورزی

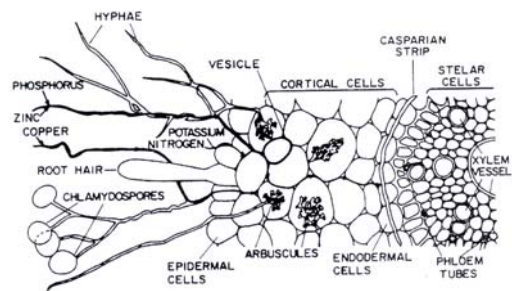
سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی

مؤسسه تحقیقات خاک و آب

(آدرس الکترونیکی: [www.swri.ir](http://www.swri.ir))

مروری اجمالی بر همزیستی میکوریزی

قسمت دوم: نقش رابطه همزیستی میکوریزی در افزایش جذب عناصر معدنی گیاه میزبان



فرهاد رجالی و هادی اسدی رحمانی

اعضاء هیات علمی مؤسسه تحقیقات خاک و آب

---

---

مروری اجمالی بر همزیستی میکوریزی : .../

---

---

بِسْمِ اللَّهِ الرَّحْمَنِ الرَّحِيمِ

قید العلم بالکتابه

. امام علی (ع)

● پیش گفتار

انتشارات موسسه تحقیقات خاک و آب

---

---

نشریه فنی شماره

---

---

● مقدمه (اهمیت موضوع):

بیش از ۲۰۰۰ سال پیش کشاورزان به تاثیر مثبت ناشی از اضافه شدن مواد معدنی (خاکستر بقایای گیاهی و آهک) به خاک در افزایش رشد گیاهان پی برده بودند، لیکن این مسئله که عناصر معدنی اضافه شده به خاک در نهایت به مصرف تغذیه گیاهان می رسد تنها قدمتی ۱۵۰ ساله دارد. لیبیگ (۱۸۷۳-۱۸۰۳) اولین کسی بود که به طور علمی به اهمیت عناصر معدنی در رشد و عملکرد گیاهان اشاره کرد. کارهای صورت گرفته توسط وی سایرین را برآن داشت تا تغذیه گیاهان از عناصر معدنی را بطور علمی پیگیری کرده و در نهایت شاخه جدیدی در علوم بشری به نام علم تغذیه گیاهی پایه گذاری گردید.

از بین عناصر معدنی شناخته شده، به سیزده عنصر به عنوان عناصر ضروری مورد نیاز گیاه اشاره گردیده است به مقدار متوسط این عناصر در برگ گیاهان در جدول شماره ۱ و وظیفه این عناصر در اعمال فیزیولوژیک گیاهان در جدول شماره ۲ اشاره گردیده است.

مروری اجمالی بر همزیستی میکوریزی : .../

جدول شماره ۱- متوسط غلظت عناصر معدنی در برگ گیاهان

(Marschner., 1986)

عنصر	علامت مشخصه	غلظت			
		میکرومول در گرم ماده خشک	میلی گرم در کیلوگرم ماده خشک	درصد در ماده خشک	تعداد نسبی اتمها
مولیبدن	Mo	0.001	0.1	-	1
مس	Cu	0.1	6	-	100
روی	Zn	0.3	20	-	300
منگنز	Mn	1.0	50	-	1000
آهن	Fe	2.0	100	-	2000
بور	B	2.0	20	-	2000
کلر	Cl	3.0	100	-	3000
گوگرد	S	30	-	0.1	30000
فسفر	P	60	-	0.2	160000
منیزیم	Mg	80	-	0.2	80000
کلسیم	Ca	125	-	0.5	125000
پتاسیم	K	250	-	1.0	250000
نیتروژن	N	1000	-	1.5	1000000

---

---

مروری اجمالی بر همزیستی میکوریزی : .../

---

---

جدول شماره ۲: نقش عناصر معدنی در فرآیندهای فیزیولوژیک گیاهان  
(بر گرفته از ملکوتی و همایی، ۱۳۸۳)

عنصر	نقش آن در گیاه
ازت	جزئی از ساختمان پروتئینها، اسیدهای نوکلئیک و کلروفیل
پتاسیم	فعال کردن آنزیمهای گوناگون (بیش از ۶۰ آنزیم) تنظیم کار روزنه های گیاه و روابط آبی گیاه
گوگرد	جزئی از ساختمان پروتئین و روغن. تشکیل پیوندهای دی سولفید بین زنجیره های پلی پپتید
کلسیم	از عناصر مهم دیواره سلولزی سلولهای گیاهی است (به صورت پکتات کلسیم)
منیزیم	قرار گرفتن در مرکز ملکول کلروفیل. فعال کردن آنزیم های فرآیندهای فسفر یلاسیون
فسفر	شرکت در ساختمان ترکیبات انرژی زا ATP و مکانیسم های انتقال انرژی
روی	شرکت در ساختمان آنزیم ها و کوفاکتورهای تنظیم کننده در تعدادی از آنها
بور	کمک به انتقال قندها از غشاء سلول گیاهی. دخالت در ساخته شده پروتئین های مثل فرودوکسین و سیتو کروم
آهن	شرکت در ساختمان پروتئین های مثل فرودوکسین و سیتوکروم
منگنز	شرکت در فرآیند انتقال الکترون و فعال کننده بسیاری از آنزیم ها
مولیبدن	شرکت در ساختمان آنزیم نیترات رداکتاز و پروتئین Mo-Fe دنیترورناز
مس	از اجزاء تشکیل دهنده پروتئین کلروپلاست. شرکت در زنجیره انتقال الکترون

متعاقب شناخت تاثیر عناصر معدنی در افزایش رشد و عملکرد گیاهان زراعی و باغی مصرف کودهای شیمیایی حاوی این عناصر به شدت رو به افزایش گذاشت

---

---

نشریه فنی شماره

---

---

---

---

## مروری اجمالی بر همزیستی میکوریزی : .../

---

---

بطوریکه در اروپا مقادیر متناهی از پتاسیم، سوپر فسفات و ازت معدنی به منظور افزایش رشد و عملکرد گیاهان زراعی و باغی به اراضی اضافه گردید. نتیجه به کارگیری این نهاده ها در کشاورزی، تولید محصولات را به شکل چشم گیری افزایش داده و منجر به وقوع انقلاب سبز گردید. انقلاب سبز در کشاورزی یکی از مهمترین دستاوردهای بشر در قرن حاضر است. این انقلاب امنیت غذایی را در کشورهای مختلف در پی داشت و باعث شد تا کشورهای در حال توسعه که به دلیل جمعیت زیاد همواره با کمبود مواد غذایی روبرو بودند این توانایی را پیدا کرده تا بتوانند بخش اعظمی از مایحتاج خود به مواد غذایی را تولید نمایند. افزایش سطح تولید مواد غذایی به همراه توسعه بهداشت جهانی منجر به افزایش جمعیت بشر شده بطوریکه در اکثر کشورها، تهیه غذای کافی دو مرتبه به چالش فراروی دولتها تبدیل گردید. Leisinger در سال ۱۹۹۹ عنوان کرده است که برای تهیه مواد غذایی به مقدار کافی در طی ۲۰ سال آینده تولید محصولات کشاورزی می بایستی تا ۵۰ درصد افزایش یابد. بدیهی است با توجه به محدودیت اراضی قابل کشت این افزایش نیاز به تولیدات کشاورزی را می بایستی از طریق افزایش تولید در واحد سطح پاسخ داد و این خود مصرف بیش از پیش کودهای شیمیایی را در پی خواهد داشت.

مصرف کودهای ازته در سال ۲۰۱۰ میلادی بیش از ۱۰۰ میلیون تن بوده است، در مورد کودهای فسفره به صورت  $P_2O_5$  و پتاسه به صورت  $K_2O$  میزان مصرف در سال ۲۰۱۰ به ترتیب حدود ۴۰ و ۲۵ میلیون تن بوده است (FAO).

اگر چه کاربرد کودهای شیمیایی در ابتدا تاثیر بسزائی در افزایش عملکرد داشت، لیکن استفاده بیش از حد این نهاده ها منجر به کاهش حاصلخیزی خاک شده تخریب محیط زیست را در پی داشته است. علاوه بر این، کارایی مصرف کودهای

---

---

### مروری اجمالی بر همزیستی میکوریزی : .../

---

---

شیمیایی هم اکنون از لحاظ تئوری به بالاترین سطح خود رسیده است. بدین معنی که استفاده بیش از این از کودهای شیمیایی به سختی می تواند عملکرد را افزایش دهد (Ahmed, 1995).

از بین عناصر معدنی کمبود دو عنصر ازت و فسفر بیشترین محدودیت را برای رشد و عملکرد گیاهان ایجاد می نمایند برای پاسخ به این نیاز سالیانه بیش از ۴۵ میلیارد دلار صرف تهیه و مصرف کودهای شیمیایی از ته (Kush and Bennet, 1992).

و بیش از ۴ میلیارد دلار صرف مصرف کودهای فسفوره (Goldestein *et al.*, 1993) در جهان می شود. این در حالی است که هر ساله بین ۷۵ الی ۹۰ درصد فسفر اضافه شده به خاک در اثر ترکیب با عناصر کلسیم، آلومینیم و آهن در خاک به صورت رسوب در می آید و از حیز انتفاع برای گیاه خارج می گردد (Stevenson 1986, Vig and Dev, 1984). بر اساس تخمین های تئوری میزان فسفر تجمع پیدا کرده در اراضی کشاورزی در صورت قابل جذب شدن گیاه می تواند نیاز گیاهان به فسفر را برای داشتن حداکثر عملکرد تا یک صد سال آینده تضمین نماید (Goldestein. *et al.*, 1993).

تنها راه عملی برای استفاده از فسفر تجمع پیدا کرده در اراضی، بکارگیری کودهای بیولوژیک فسفات می باشد این نهاده های بیولوژیک در واقع حاوی میکروارگانیسم هایی هستند که از طریق فرآیندهای ویژه ای می توانند حلالیت ترکیبات فسفوره رسوب کرده در خاک را افزایش داده و بدین صورت بخشی از فسفر مورد نیاز گیاه را تامین نمایند. از طرف دیگر این میکروارگانسرها با داشتن توانایی های منحصر به فردی از جمله افزایش توانایی تثبیت ازت ملکولی، افزایش قابلیت دسترس بودن

---

---

## مروری اجمالی بر همزیستی میکوریزی : /...

---

---

سایر عناصر مثل آهن، روی و مس و همچنین ترشح هورمونهای تحرک کننده رشد، علاوه بر تامین فسفر مورد نیاز گیاه رشد و عملکرد آن را هر چه بیشتر افزایش می دهند.

از جمله مهمترین میکروارگانیسم های تامین کننده فسفر مورد نیاز گیاه قارچهای میکوریزی می باشند. این جانداران میکروسکوپی بوجود آورنده گسترده ترین نوع رابطه همزیستی در جهان طبیعت می باشند و هفت گروه تقسیم می شوند<sup>۱</sup> که عبارتند از

ECTO MYCORRHIZA

ECTENDO MYCORRHIZA

ERICOID MYCORRHIZA

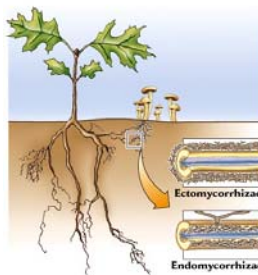
ORCHID MYCORRHIZA

ARBUTOID MYCORRHIZA

MONOTROPOID MYCORRHIZA

VESICULAR-ARBUSCULAR MYCORRHIZA (VAM)





شکل شماره ۱ دو نوع اصلی رابطه همزیستی میکوریزی اکتومایکورایزا و اندومایکورایزا

#### نقش رابطه همزیستی میکوریزی در جذب عناصر غذایی

مهمترین و معتبرترین تاثیر رابطه همزیستی میکوریز اربسکولار افزایش جذب عناصر معدنی و بویژه فسفر در گیاه میزبان می باشد (Clark and Zeto., 1996). این تاثیر بخصوص در اراضی که فسفر محلول در خاک کم بوده یا در اثر خشکی ضریب پخشیدگی عنصر فسفر بسیار کاهش یافته است مشهودتر می باشد (Jakobsen., 1995).

#### نقش رابطه همزیستی میکوریزی در جذب عناصر غذایی

**فسفر:** این عنصر در خاک به سه فرم موجود می باشد (۱) فرم معدنی موجود در محلول خاک که قابل استفاده گیاه می باشد لیکن مقدار آن بسیار کم است (کمتر از یک میکرمول) (۲) ترکیبات معدنی غیر محلول (۳) ترکیبات الی غیر محلول ( Lal, )

2002). بدلیل غلظت بسیار کم این عنصر در محلول خاک، حرکت توده‌ای آن به سمت ریشه نمی‌تواند تأمین‌کننده تمامی فسفر مورد نیاز گیاه باشد. در گیاه پیاز تنها ۱۳ درصد از فسفر مورد نیاز گیاه بوسیله حرکت توده‌ای محلول خاک تأمین می‌گردد. بقیه نیاز گیاه به این عنصر می‌بایستی از طریق فرآیند پخشیدگی در خاک به ریشه گیاه رسیده و جذب گردد. حرکت فسفر در خاک از طریق فرایند پخشیدگی بسیار به کندی صورت می‌گیرد بطوریکه ضریب پخشیدگی این عنصر را در خاک  $10^{-9}$  سانتی‌متر مربع در هر ثانیه برآورد کرده‌اند. بدین دلیل پس از گذشت اندک زمانی از جذب فسفر، در اطراف ریشه گیاه ناحیه‌ای بوجود می‌آید که در آن ناحیه، غلظت فسفر موجود کمتر از حدی است که گیاه قادر به جذب آن باشد و لذا ناحیه بوجود آمده را، ناحیه تخلیه<sup>۱</sup> شده از فسفر می‌نامند (Smith and Read, 1997).

#### مکانیسم های جذب فسفر توسط همزیستی میکوریز - اربسکولار (۱) کاهش فاصله مکانی پخشیدگی فسفر تا رسیدن به سطوح جذب کننده ریشه

جذب عناصری مثل فسفر که حرکت آنها به سمت ریشه توسط فرایند پخشیدگی صورت می‌گیرد، تابعی است از سرعت پخشیدگی آنها در خاک و فاصله‌ای که می‌بایستی تا رسیدن به سطوح جذب کننده ریشه طی نمایند. از آنجائیکه ریشه‌های میکوریزی نسبت به ریشه‌های غیر میکوریزی دانسیته بالاتری داشته و از طرف دیگر وجود هیفهای خارج ریشه‌ای که تا فاصله ۱۲ سانتی‌متری از سطح ریشه نفوذ می‌نمایند، باعث می‌شود تا فاصله‌ای که فسفر می‌بایستی طی کند تا به سطوح جذب

---

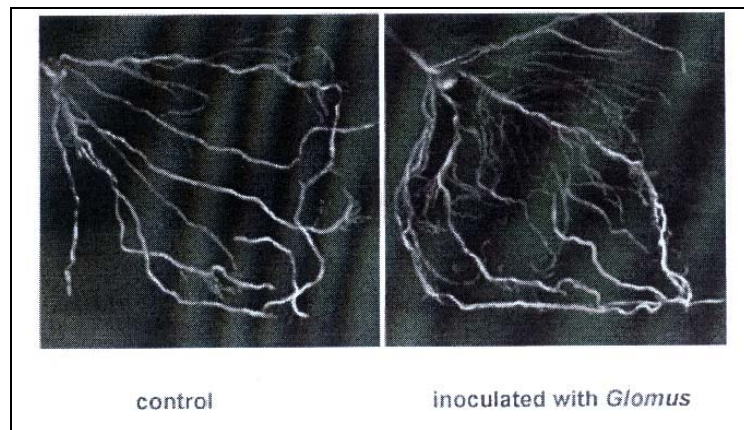
---

مروری اجمالی بر همزیستی میکوریزی : .../

---

---

کننده ریشه برشته برشته  
کاهش یافته و سرعت جذب این عنصر بدین صورت افزایش می‌یابد  
(Abbott and Robson, 1985).



شکل شماره ۲- تراکم بیشتر سیستم ریشه ای در گیاهان تلقیح شده یا قارچهای میکوریز اربسکولار

**افزایش سطح جذب کنندگی ریشه**

در گیاهانی که وابستگی شدید به رابطه همزیستی میکوریزی دارند، توسعه هیفهای خارج ریشه‌ای بسیار بیشتر از سایر گیاهان می‌باشد  
(Kabir *et al.*, 1996).

---

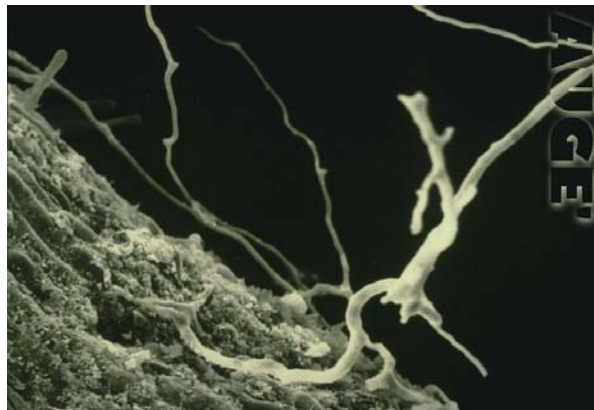
---

مروری اجمالی بر همزیستی میکوریزی : /...

---

---

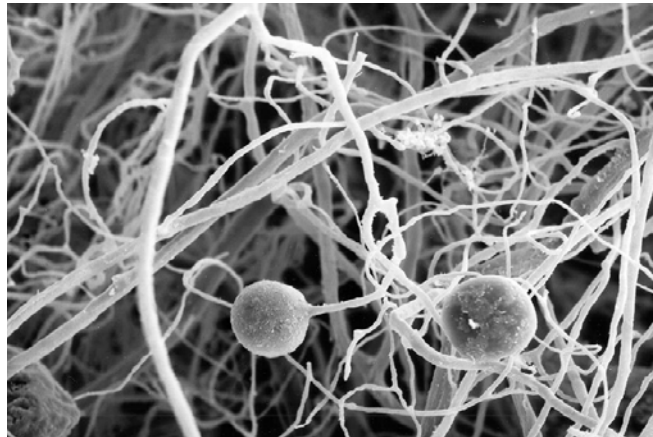
چنانچه متوسط ضخامت ریشه‌های جذب کننده ۲۵۰ میکرون و ضخامت متوسط هیفهای خارج ریشه‌ای ۸ میکرون در نظر گرفته شود با احتساب طولی معادل ۳۲ سانتی‌متر هیفهای خارج ریشه‌ای به ازاء هر سانتی‌متر از ریشه کلونیزه شده با قارچهای میکوریز اربسکولار و انجام محاسبات لازم، مشخص می‌گردد که وجود هیفهای خارج ریشه‌ای باعث افزایش سطح جذب کنندگی ریشه به میزان ۹۸/۳ درصد می‌گردد (Smith and Read, 1997).



شکل شماره ۳- توسعه هیفهای قارچ میکوریز اربسکولار در محیط پیرامون ریشه

### رشد سریع هیفهای خارج ریشه ای

سرعت گسترش هیفهای خارج ریشه ای به طور متوسط ۸۰۰ برابر سرعت گسترش سیستم ریشه ای گیاه می باشد. بنابراین ناحیه تهی از فسفر در اطراف هیفهای قارچهای میکوریزی به شکل محدودتری نسبت به اطراف ریشه های موئین تشکیل شده و بدین دلیل مقدار بیشتری فسفر در همزیستی میکوریزی جذب می گردد (O' keefe and Sylvia, 1991).



شکل شماره ۴- رشد سریع هیفهای قارچ میکوریزا بسکولار در محیط پیرامون ریشه

ناحیه تهی از فسفر در اطراف ریشه گیاه شبدر *Trifolium repens*، ۱۰ میلی‌متر تخمین زده شده است در تیماری که این گیاه با گونه *Glomus mosseae* رابطه همزیستی برقرار کرده است، ناحیه تهی از فسفر تا ۲۰ میلی‌متری از سطح ریشه توسعه یافته است (Li et al., 1991).

گونه‌های مختلف قارچهای میکوریز اربسکولار توانایی متفاوتی در گسترش هیفهای خارج ریشه‌ای دارند به عنوان مثال گونه *Acaulospora laevis* بعد از چهار هفته ۸۱ میلی‌متر و گونه *Glomus sp* تنها ۳۱ میلی‌متر هیف خارج ریشه‌ای بوجود آورده‌اند (Jakobsen et al., 1992).

#### تأثیر رابطه همزیستی میکوریزی به سینتیک جذب فسفر

بررسی‌های صورت گرفته نشان داده است که در بعضی موارد  $Vm^1$  در ریشه‌های کلونیزه شده با قارچهای میکوریزی بیشتر از ریشه‌های فاقد این نوع همزیستی می‌باشد. بنابراین مکانهای جذب فسفر در ریشه‌های میکوریزی شده بیشتر است. از طرف دیگر مقدار  $Km^2$  نیز در ریشه‌های میکوریزی شده کمتر از ریشه‌های معمولی می‌باشد که این خود بیانگر جذب موثرتر فسفر به ازاء واحد طول ریشه در همزیستی میکوریزی است. همچنین میزان  $Cmin^3$  نیز در ریشه‌های میکوریزی، کمتر از

---

1-  $Vm$ :

-  $Km$ :

-  $Cmin$ :

ریشه‌های معمولی است که این حالت نیز بدلیل جذب بیشتر و موثرتر فسفر توسط ریشه‌های میکوریزی بوجود می‌آید (O' keefe and Sylvia, 1991).

### تاثیر رابطه همزیستی میکوریزی بر جذب فسفر از منابع غیر قابل استفاده این عنصر برای گیاه

اثر متقابل بین قارچهای میکوریز اریسکولار و باکتریهای حل کننده فسفات، این توانایی را به گیاه می‌دهد که بتواند قسمتی از نیاز فسفره خود را از منابعی مثل خاک فسفات که در حالت معمول غیر قابل استفاده برای گیاه می‌باشد تأمین نماید

(Singh and Kapoor, 1999 ; Kim *et al.*, 1998). همچنین شواهدی از فعالیت آنزیمهای فسفاتاز اسیدی (Tarafdar, 1995) و فسفاتاز قلیایی (Kojima *et al.*, 1998) در قارچهای میکوریز اریسکولار وجود دارد که نشان‌دهنده توانایی این قارچها در استفاده از منابع فسفره موجود در ترکیبات آلی می‌باشد. از طرف دیگر این قارچها با ترشح اسیدهای آلی مثل اگزالاتها که میل ترکیبی بیشتری با Ca، Fe و Al نسبت به P دارند، باعث آزاد شدن فسفر از ترکیب با این عناصر شده و فسفر آزاد شده را جذب می‌نمایند. اگزالات ترشح شده نهایتاً توسط اکتینومیسستها تجزیه شده و به CO<sub>2</sub> تبدیل می‌شوند. دی‌اکسید کربن حاصله از طریق کاهش pH در خاکهای قلیایی مقدار بیشتری فسفر را از ترکیبات غیر محلول آن جدا کرده و به مصرف گیاه می‌رساند (Raman and Mahadevan, 1996).

### انتقال فسفر به گیاه میزبان در همزیستی میکوریز - اربسکولار

فسفر عمدتاً به صورت یون  $H_2PO_4^-$  توسط هیف قارچهای میکوریز اربسکولار جذب می‌گردد. این جذب به صورت فعال و با مصرف انرژی امکان‌پذیر می‌گردد چرا که حرکت فسفر از محلول خاک بداخل هیف این قارچها هم از نظر بار الکتریکی و هم از لحاظ میزان فسفر محلول موجود در سیتوپلاسم این قارچها برخلاف اختلاف پتانسیل الکتریکی و شیب غلظت می‌باشد. انرژی مورد نیاز در نتیجه فعالیت آنزیم غشایی  $H^+ATPase$  و از طریق فعال شدن سیستم  $(PMF^1)$  تأمین می‌گردد. فسفر جذب شده توسط هیف این قارچها به شکل رشته‌های کوچکی از پلی فسفات به طول حداکثر ۱۵ واحد فسفر معدنی در می‌آید. استحکام و انسجام پلی فسفاتهای تشکیل شده نیز توسط یونهای  $K^+$  و  $Ca^{2+}$  بوجود می‌آید و در نهایت پلی فسفات در واکوئل این قارچها ذخیره می‌گردد. برای حرکت پلی فسفات در طول هیف قارچهای میکوریزی دو مکانیسم ذکر شده است مکانیسم اول از طریق جریان سیتوپلاسمی و حرکت واکوئل‌ها تا رسیدن به اربسکول که محل تبادل عناصر غذایی بین گیاه میزبان و قارچ همزیست می‌باشد و مکانیسم دوم از طریق برقراری کانالهای بسیار ریزی بین شبکه واکوئل‌ها و نقش واکوئل‌ها به عنوان پمپ‌های پرستالتیک و فعالیت آنها که منجر به حرکت پلی فسفات در طول هیف قارچ می‌شود. در اربسکول از دو طریق یکی فعالیت هیدرولیزی ناشی از آنزیم پلی فسفاتاز و دیگری در حضور ADP و فعالیت پلی فسفات کیناز که منجر به تولید ATP می‌گردد پلی فسفات به اجزاء تشکیل دهنده خود شکسته شده و به واحدهای فسفر معدنی و محلول تبدیل می‌گردد. انتقال فسفر از قارچ به گیاه میزبان درون

---

- PMF: Proton Motive Force.



---

---

## مروری اجمالی بر همزیستی میکوریزی : .../

---

---

اربسکول و از طریق مکانهای ویژه‌ای به نام سطوح مشترک همزیستی<sup>۱</sup> صورت می‌گیرد. این سطوح از یک طرف توسط غشاء پلاسمایی سلولهای قارچ و از طرف دیگر توسط غشاء پلاسمایی سلول گیاه میزبان محدود شده و فضای مابین این دو غشاء نیز توسط یک ماده<sup>۲</sup> زمینه که شباهتی به دیواره سلول گیاهی ندارد پر شده است. بررسی فعالیت آنزیم  $H^+ATPase$  نشان داده است که انتقال فسفر از قارچ به گیاه میزبان در فضای داخل سلولی یعنی همان اربسکولها صورت می‌گیرد لیکن انتقال ترکیبات کربنی از گیاه میزبان به سلول قارچ در فضای بین سلولی و نه در اربسکولها بوقوع می‌پیوندد (Smith and Read, 1997).

### تاثیر همزیستی میکوریزی در جذب سایر عناصر معدنی

**نیتروژن:** غلظت نیتروژن در گیاه ۱۰ برابر غلظت فسفر می‌باشد که نشان دهنده نیاز بیشتر گیاه به این عنصر است. نیتروژن به دو فرم یون آمونیوم و یون نیترات قابل جذب گیاه و قارچهای میکوریز اربسکولار می‌باشد. در اراضی کشاورزی یون نیترات فرم غالب ازت معدنی است ولی در اراضی با pH اسیدی یون غالب آمونیوم می‌باشد. یون نیترات بدلیل بار الکتریکی منفی جذب کلونیدهای خاک نشده و لذا حرکت آن در خاک به صورت توده‌ای و همراه با محلول خاک می‌باشد. بنابراین نقش قارچهای میکوریزی در جذب این یون محدود به اراضی خشک است. یون آمونیوم بدلیل داشتن بار الکتریکی مثبت جذب کلونیدهای خاک شده و پس از اندک زمانی ناحیه تهی شده از این یون در اطراف سیستم ریشه‌ای گیاه بوجود می‌آید بنابراین همانند فسفر نقش قارچهای میکوریزی در جذب یون و انتقال آن به گیاه میزبان در مواردی می‌تواند حائز اهمیت گردد

---

- Symbiotic Interfaces.

- Matrix

(Smith and Read, 1997). یون آمونیوم قبل از انتقال به سلولهای گیاه میزبان در اثر فعالیت آنزیمهای GS<sup>1</sup> و GOGAT<sup>2</sup> به ازت الی تبدیل می گردد که در این میان نقش آنزیم GS بدلیل میل ترکیبی بیشتر آن با یون آمونیوم از اهمیت بیشتری برخوردار می باشد. بررسی های صورت گرفته نشان داده است که فعالیت GS در ریشه های کلونیزه شده با قارچهای میکوریز اربسکولار و حتی هیفهای این قارچها در خارج از سیستم ریشه ای گیاه زیاد می باشد. مطالعه صورت گرفته با ازت نشان دار مشخص کرده است که در همزیستی بین *Glomus mosseae* و گیاه *Apium graveolens* نسبت به گیاه شاهد ازت نشان دار بیشتری جذب گیاه گردیده است در صورتیکه با اضافه کردن کود فسفره به گیاه شاهد تفاوتی بین تیمارها از لحاظ میزان فسفر موجود نبوده است (Ames et al., 1983). همچنین بیان شده است که گیاه میزبان می تواند تا ۲۵ درصد از نیاز ازته خود را از طریق رابطه همزیستی با قارچهای میکوریز اربسکولار تأمین نماید (Marschner and Dell, 1994).

در گیاه پیاز تلقیح شده با گونه *Glomus fasciculatum* نسبت به گیاه شاهدی که با کود فسفره تیمار شده است مقدار غلظت ازت و جذب ازت در اندام هوایی گیاه بیشتر بوده است (Azcon-Aguiler et al., 1993). گونه های مختلف قارچهای میکوریز اربسکولار توانایی متفاوتی در جذب ازت دارند. نشان داده شده است که در همزیستی با گیاه ذرت و سویا گونه *Gigaspora margarita* نسبت به گونه *Glomus sp* کارایی بیشتری دارد (Khalil et al., 1994).

---

- Glutamine synthetase  
- Glutamate synthase

اضافه کردن سطوح ۱۰۰، ۲۰۰ و ۴۰۰ میلی گرم ازت به گیاه *Cucumis sativus* همزیست با قارچ *Glomus intraradices* نشان داده شده است که در سطوح پایین ازت اضافه شده نقش همزیستی میکوریزی در جذب ازت و افزایش رشد گیاه بیشتر می باشد (Johansen *et al.*, 1994). در گیاه گندم تیمار شده با قارچهای میکوریز اربسکولار میزان پروتئین دانه بیشتر از گیاه شاهد بوده است (Al- Karaki and Clark, 1999).

**پتاسیم:** اطلاعات قابل قبولی در رابطه با نقش همزیستی میکوریزی در چگونگی جذب پتاسیم توسط گیاه میزبان موجود نمی باشد زیرا اکثراً نتایج بدست آمده با یکدیگر هماهنگ نبوده و در واقع نشان دهنده اثر غیر مستقیم افزایش جذب فسفر در گیاه میزبان می باشد لیکن به عنوان یک نتیجه گیری کلی می توان بیان داشت که حدود ۱۰ درصد از کل پتاسیم جذب شده توسط گیاه میزبان ناشی از فعالیت هیفهای خارج ریشه ای قارچهای میکوریز اربسکولار می باشد (Marschner and Dell, 1994). از طرف دیگر در همزیستی ایجاد شده بین گیاه *Agropyron repens* و قارچ *Glomus mosseae* افزایش جذب پتاسیم به صورت یک اثر مستقیم در گیاه میزبان مشاهده شده است (Smith and Read, 1997).

از بین هفت گونه مختلف قارچهای میکوریزی، گونه *Glomus occultum* در همزیستی با گیاه *Cassava* بیشترین تأثیر را در جذب پتاسیم داشته است (Sieverding and Toro, 1988). در همزیستی ایجاد شده بین سه گونه *G. intraradices*، *G. etunicatum* و *G. diaphanum* با گیاه قهوه مشاهده شده است که در خاکهای اسیدی جذب پتاسیم توسط گیاه میزبان افزایش

یافته است ولی در خاکهای قلیایی چنین افزایشی مشاهده نشده است ( Saggin and Siqueira, 1995).

در خاکهای قلیایی افزایش جذب پتاسیم بستگی به نوع قارچ همزیست و گونه گیاهی دارد. در همزیستی ایجاد شده بین سویا و ایزوله‌های مختلفی از قارچ *Glomus mosseae* مشاهده شده است که تنها ایزوله‌های جداسازی شده از مناطق خشک منجر به افزایش جذب پتاسیم در گیاه میزبان شده‌اند (Bethlenfalvay et al., 1989).

آزمون مزرعه‌ای صورت گرفته بر روی گیاه ذرت نیز نشان داده است که در تیمارهای تلقیح شده با گونه‌های بومی قارچهای میکوریز اربسکولار جذب پتاسیم در گیاه میزبان بیشتر از گیاهان شاهد بوده است (Lu and Miller, 1988).

**روی:** همانند فسفر، تحرک عنصر روی در خاک نیز بسیار کم بوده و جذب آن توسط ریشه به سرعت پخشیدگی این عنصر در خاک بستگی دارد. بررسی‌های صورت گرفته در سالهای اخیر نشان‌دهنده تأثیر مثبت همزیستی میکوریزی در جذب عناصر کم مصرف و بویژه عنصر روی توسط گیاه می‌باشد لیکن بدلیل اثر متقابل بین جذب فسفر و جذب روی گاهاً تفسیر نتایج بدست آمده با مشکل روبرو می‌گردد (Smith and Read, 1997). در مورد جذب عنصر روی نیز آنچه که اهمیت ویژه‌ای دارد گسترده شدن هیفهای خارج ریشه‌ای قارچهای میکوریز اربسکولار و افزایش حجم خاک قابل دسترس گیاه است. در گیاه ذرت کشت شده در خاکهای اهکی مشخص گردیده است که بین ۱۶ الی ۲۵ درصد روی موجود در گیاه از طریق توسعه هیفهای قارچ *Glomus mosseae* در خاک جذب و منتقل شده است

---

---

مروری اجمالی بر همزیستی میکوریزی : .../

---

---

(Kothari *et al.*, 1991). در مورد گیاهان گندم و لوبیا (Kucey and Janzen, 1987) نیز نتایج مشابهی در رابطه با افزایش جذب روی در این گیاهان که در نتیجه برقراری رابطه همزیستی میکوریزی است ارائه شده است. در بسیاری از تحقیقات جذب همزمان روی و فسفر در گیاه مورد بررسی قرار گرفته است. در گیاهان گندم کشت شده در تیمارهایی که مقدار زیادی کود فسفره دریافت کرده‌اند مشخص شده است که در راستای افزایش میزان فسفر در گیاه، جذب روی کاهش یافته است و میزان روی موجود در گیاه دارای همبستگی مثبت با درص  
کلنیزاسیون ریشه توسط قارچهای میکوریز اربسکولار بوده است (Singh *et al.*, 1986).

دو سال آزمون مزرعهای و یک سال آزمون در اطاقک کشت نشان داده است که افزایش بیش از حد کودهای فسفره به خاک زیر کشت گیاه ذرت منجر به کاهش کلنیزاسیون ریشه با قارچهای میکوریز اربسکولار در این گیاه شده است و استفاده از بنومیل به منظور حذف قارچهای میکوریز بومی موجود در خاک تأثیری در غلظت روی موجود در اندام هوایی گیاه نداشته است (Lu and Miller, 1988).

آزمون گلخانه‌ای با خاک استریل و استفاده از منبع فسفر آلی به صورت (Na- phytate) در کشت گندم تلقیح شده با قارچ *Glomus mosseae* نشان داده است که گسترده شدن هیفهای این قارچ و فعالیت فسفاتازی این هیفها منجر به هیدرولیز فسفر آلی شده و از این طریق جذب همزمان فسفر و روی در گیاه افزایش یافته است (Tarafdar and Marschner, 1994).

تلقیح گیاه (*Linum usitatissimum L.*) با سه گونه از قارچهای میکوریز

اریسکولار شامل گونه‌های *Glomus etunicatum*، *Glomus mosseae* و *Glomus macrocarpum* منجر به افزایش همزمان جذب فسفر و روی در این گیاه شده است (Thompson, 1996).

همزیستی بوجود آمده بین گندم کشت شده در یک خاک آهکی با قارچهای میکوریز اریسکولار و استفاده از مقادیر مناسبی از کودهای حاوی فسفر و روی منجر به افزایش انتقال فسفر و روی از ریشه‌ها و اندام هوایی گیاه به سمت دانه‌ها شده و بدین صورت عملکرد گندم از لحاظ کمی و کیفی افزایش یافته است (Goh et al., 1997).

گونه‌های مختلف قارچهای میکوریز اریسکولار نیز توانایی متفاوتی در جذب روی در گیاه میزبان کشت شده در خاکهای مختلف از خود نشان می‌دهند. به عنوان مثال دیده شده است که در گیاه ذرت کشت شده در خاکهای اسیدی گونه *Glomus diaphanum* بیشتر از دو گونه دیگر *G etunicatum* و *G intraradices* جذب روی را افزایش می‌دهد در حالیکه در گیاه ذرت کشت شده در خاکهای قلیایی گونه *G intraradices* توانایی بیشتری در جذب روی دارد (Clark, 1997).

در گیاه گندم کشت شده در تنش خشکی نیز گونه‌های مختلف قارچهای میکوریزی منجر به افزایش جذب روی در گیاه میزبان شده‌اند (Al-karaki et al., 1998; Al-Karaki and Al-Raddad, 1997) از بین دو گونه *G mosseae* و *G monosporum* گونه اول کارایی بیشتری در جذب روی داشته است (Al-karaki et al., 1998).

در ترشحات ریشه گیاهان میکوریزی ترکیباتی از قبیل اسیدهای آمینه و اسیدهای کربوکسیلیک شناسایی شده و این فرضیه مطرح شده است که کمپلکس بوجود

---

---

مروری اجمالی بر همزیستی میکوریزی : .../

---

---

آمده بین این ترکیبات و عنصر روی منجر به افزایش سرعت پخشیدگی این عنصر شده و بدین صورت در همزیستی میکوریزی، روی بیشتری جذب گیاه میزبان می‌شود (Sharma and Johri, 2002).

مس: همانند عنصر روی، میزان مس موجود در محلول خاک بسیار اندک بوده و از طرف دیگر ضریب پخشیدگی این عنصر در خاک نیز بسیار کم می‌باشد این دو عامل باعث شده تا در گیاهان میکوریزی میزان مس جذب شده بیشتر از گیاهان غیر میکوریزی باشد (Smith and Read, 1997; Marschner and Dell, 1994).

در مورد گیاه (*Trifolium repens. L*) که در گلدانهای چند خانه‌ای کشت شده بطوریکه ریشه گیاه در یک حجم محدودی از خاک توسعه یافته و هیف قارچهای میکوریزی همزیست با این گیاه به حجم بیشتری از خاک دسترسی داشته‌اند مشخص شده است که بیش از ۶۰ درصد از مس جذب شده توسط گیاه از طریق شبکه هیف قارچهای میکوریزی صورت گرفته است (Li et al., 1991). در شرایط طبیعی میزان مس منتقل شده به گیاه از طریق رابطه همزیستی میکوریزی کمتر از مقدار ذکر شده در فوق بوده و مکانیسم عمل انتقال نیز دقیقاً مشخص نمی‌باشد (Smith and Read, 1997). در آزمونهای مزرعه‌ای رابطه همزیستی میکوریزی منجر به افزایش جذب مس در گیاه لویزا شده است. لیکن چنین تأثیری در گیاه گندم مشاهده نشده است (Kucey and Janzen, 1987).

---

---

### مروری اجمالی بر همزیستی میکوریزی : .../

---

---

افزایش فسفر محلول به محیط کشت گیاهان میکوریزی منجر به جذب بیشتر فسفر شده و جذب مس را به مقدار اندکی کاهش می دهد و در نهایت باعث افزایش نسبت مولی P: Cu تا ۲۵ برابر می گردد که نشان دهنده جذب فسفر و مس به صورت مستقل از یکدیگر می باشد (Li et al., 1991).

تقسیم بندی مس موجود در گیاه بین ریشه ها و اندام هوایی تحت تأثیر میزان فسفر موجود در گیاه قرار می گیرد با افزایش میزان فسفر موجود در گیاه مقدار بیشتری از مس به سمت اندام هوایی حرکت کرده و غلظت فسفر و مس در اندام هوایی گیاه افزایش می یابد بنابراین قضاوت در رابطه با تأثیر رابطه همزیستی میکوریزی در جذب مس توسط گیاه میزبان تنها با استفاده از اطلاعات مربوط به غلظت یا مقدار این عنصر در اندام هوایی گیاه میزبان ممکن است صحت چندان نا داشته باشد (Marschner and Dell, 1994).

قارچ میکوریزی *Glomus mosseae* در همزیستی با گیاه گندم و از طریق فعالیت فسفاتنازی خود توانسته ترکیبات آلی فسفره را هیدرولیز کرده و بدین صورت جذب هم زمان فسفر و مس را در گیاه گندم افزایش دهد (Tarafdar and Marschner, 1994). همزیستی میکوریزی در گیاه ذرت منجر به افزایش جذب مس در خاکهای اسیدی و قلیایی شده است (Clark and Zeto, 1996) در گیاه گندم کشت شده تحت تنش خشکی نیز گونه های مختلف قارچهای میکوریزی منجر به افزایش جذب مس در گیاه میزبان شده اند (Al- karaki et al., 1998; Al- Karaki and Al- Raddad, 1997).

**آهن:** نتایج حاصل از تأثیر برقراری رابطه همزیستی میکوریزی در غلظت آهن و



---

---

### مروری اجمالی بر همزیستی میکوریزی : .../

---

---

همچنین کل آهن جذب شده در گیاه میزبان بسیار متغیر است. در گیاه سویا برقراری رابطه همزیستی میکوریزی منجر به کاهش غلظت آهن شده است (Pacovsky and Fuller, 1988). در حالیکه در گیاه ذرت افزایش جذب و غلظت آهن مشاهده شده است (Clark and Zeto, 1996).

تأثیر رابطه همزیستی میکوریزی در جذب آهن به شدت تحت تأثیر عواملی از قبیل نوع گیاه میزبان، گونه قارچ میکوریزی، pH خاک (Clark and Zeto, 1996) و همچنین میزان فسفر اضافه شده به خاک و درجه حرارت (Raju *et al.*, 1990) قرار می‌گیرد. بنابراین تفاوت بین گیاهان میکوریزی و غیرمیکوریزی از لحاظ غلظت آهن و کل آهن جذب شده نتیجه تأثیر مستقیم هیف قارچهای میکوریزی در جذب بیشتر آهن و انتقال آن به گیاه میزبان نمی‌باشد و عوامل دیگری از قبیل تغییر شکل ظاهری ریشه به صورت غیر مستقیم در جذب آهن مؤثر می‌باشد (Sharma and Johri, 2002).

قارچهای میکوریزی از طریق ترشح انواعی از سیدروفورها و کلاته کردن آهن توانسته‌اند جذب و انتقال آهن به گیاهان بادام‌زمینی و سورگوم را افزایش دهند (Caris *et al.*, 1998). همچنین گونه‌های مختلف قارچهای میکوریزی نیز توانایی متفاوتی در جذب آهن از خود نشان می‌دهند (Clark and Zeto, 1996). به عنوان یک نتیجه‌گیری کلی می‌توان عنوان نمود که تأثیر رابطه همزیستی میکوریزی در جذب آهن توسط گیاه میزبان به عواملی چند از جمله ترکیب گیاه میزبان با قارچ همزیست و خصوصیات فیزیکی، شیمیایی و بیولوژیکی خاک بستگی دارد.

**منگنز:** دسترسی گیاهان به این عنصر تحت کنترل واکنشهای اکسیداسیون و احیاء

---

---

### مروری اجمالی بر همزیستی میکوریزی : .../

---

---

صورت گرفته در خاک می‌باشد و در این میان نقش ترشحات ریشه و فعالیت میکروارگانیسم‌ها به خوبی مشخص نشده است ( Marschner and Dell, 1994).

گیاهان میکوریزی معمولاً توانایی کمتری برای جذب منگنز نسبت به گیاهان غیرمیکوریزی دارند (Kothari et al., 1990). اگر چه در مواردی افزایش جذب منگنز در گیاهان میزبان قارچهای میکوریز اریسکولار نیز دیده شده است (Al-Karaki and Clark, Clark and Zeto, 1996; 1998).

حلالیت منگنز در خاکهای اسیدی بیشتر از خاکهای قلیایی می‌باشد و بنابراین گیاهان کشت شده در این خاکها، منگنز را به مقدار بیشتری از گیاهان کشت شده در خاکهای قلیایی جذب می‌نمایند. در همزیستی بین شبدر قرمز *Trifolium pratense* با گونه‌های مختلفی از قارچ میکوریزی جنس *Glomus* دیده شده است که تفاوت میزان منگنز موجود در ریشه گیاه میزبان با ریشه گیاه شاهد بیشتر از تفاوت بین میزان منگنز موجود در اندام هوایی گیاهان میکوریزی و گیاهان غیر میکوریزی بوده است (Arines et al., 1989).

همچنین گونه‌های مختلف قارچهای میکوریزی دارای توانایی متفاوتی در افزایش جذب منگنز در گیاه میزبان می‌باشند (Al-Karaki and Clark, 1998). کاهش مشاهده شده در میزان جذب منگنز در گیاهان میکوریزی نه تنها در نتیجه عدم کارایی هیفهای قارچهای میکوریزی در جذب و انتقال منگنز به گیاه میزبان می‌باشد بلکه وجود رابطه همزیستی میکوریزی باعث کاهش میزان جذب منگنز توسط سیستم ریشه‌ای گیاه میزبان نیز می‌گردد زیرا

---

---

### مروری اجمالی بر همزیستی میکوریزی : .../

---

---

در گیاهان میکوریزی علاوه بر کاهش میزان منگنز در ریشه و اندام هوایی گیاه، جمعیت میکروارگانسیم‌های احیاء کننده منگنز نیز در ریزوسفر گیاهان میکوریزی به شدت کاهش یافته و سطح منگنز قابل تبادل در خاک نیز کاهش قابل ملاحظه‌ای را نشان می‌دهد (Sharma and Johri, 2002). دلیل کاهش میزان منگنز جذب شده در گیاه شبدر قرمز *Trifolium pratense* در همزیستی با قارچهای میکوریز اربسکولار نیز افزایش جمعیت میکروارگانسیم‌های اکسید کننده منگنز در ریزوسفر گیاه میزبان این قارچها بوده است که این خود منجر به کاهش قابلیت دسترسی گیاه به منابع منگنز موجود در خاک شده است (Arines *et al.*, 1989). بنابراین قارچهای میکوریز اربسکولار از طریق تأثیر بر جامعه میکروارگانسیم‌های موجود در ریزوسفر گیاهان میزبان خود و به همراه شرایط شیمیایی حاکم بر خاک قابلیت دسترسی گیاه به منگنز موجود در خاک را تحت تأثیر خود قرار می‌دهند.

#### تقدیر و تشکر :

بدین وسیله از سرکار خانم محبوبه خیرآوران برای تایپ و سرکار خانم فلورا درخشنده برای تهیه اسکن و تصاویر این مجموعه تشکر و قدردانی می‌گردد.

#### فهرست منابع:

۱-ملکوتی، م. ج و همایی، م. ۱۳۸۳. حاصلخیزی خاکهای مناطق خشک و نیمه خشک مشکلات و راه حلها، انتشارات دانشگاه تربیت مدرس، تهران، ایران.

2-Abbott, L. K., and Robson, A. D. 1985. Formation of

external hyphae in soil by four species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*. 99:245-255.

3-Ahmed, S. 1995. *Agriculture-Fertilizer Interface in Asia-Issues of Growth and sustainability* . Oxfear and IBH Publ. Co. New Delhi.

4-Al-Karaki, G. N., Al-Raddad, A., and Clark, R. B. 1998. Water stress and mycorrhizal isolates effects on growth and nutrient acquisition of wheat. *Journal of Plant Nutrition*. 21: 891-902.

5-Al-Karaki, G. N., and Al-Raddad, A. 1997. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress on growth and nutrient uptake of two wheat genotypes differing in drought resistance. *Mycorrhiza*. 7: 83-88.

6-Al-Karaki, G. N., and Clark, R. B. 1999. Growth, mineral acquisition and water use by mycorrhizal wheat grown under water stress. *Journal of Plant Nutrition*. 21:263-276.

7-Ames, R. N., Reid, C. P. P., Porter, L. K., and Cambardella, C. 1983. Hyphal uptake and transport of nitrogen from two <sup>15</sup>N labelled sources by *Glomus mosseae*, a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytologist*. 95: 381-396.

8-Arines, J., Vilarijo, A. and Saniz, M. 1989. Effect of different inocula of vesicular-arbuscular mycorrhiza fungi on manganese content and concentration in red clover (*Trifolium pratense* L.) plants. *New Phytologist*. 112: 215-219.

9-Azcon-Aguiler, C., Alba, C., Montilla, M., and Barea, J. M. 1993. Isotopic ( $^{15}\text{N}$ ) evidence of the use of less available N forms by VA mycorrhizas. *Symbiosis*. 15:39-48.

10-Bethlenfalvay, G. J., Franson, R. L., Brown, M. S. and Mibara, K. L. 1989. The *Glycne-Glomus-Bradyrhizobium* symbiosis, IX: Nutritional, morphological and physiological responses of nodulated soybean to geographic isolates of the mycorrhizal fungus, *Glomus mosseae*. *Physiologia Plantarum*. 76: 226-232.

11-Caris, C., Hordt, W., Hawkins, H. J., Romhel, V., and Eckhard, G., 1998. Studies of iron transport by arbuscular mycorrhiza hyphae from soil to peanut and sorghum plants. *Mycorrhiza*, 8: 35-39.

12-Clark, R. B. 1997. Arbuscular mycorrhizal adaptation, spore germination, root colonization, and host plant growth and mineral acquisition at low pH. *Plant and Soil*. 192: 15-22.

13-Clark, R. B., and Zeto, S. K. 1996. Mineral acquisition by mycorrhizal maize grown on acid and alkaline soil. *Soil Biology and Biochemistry*. 28: 1405-1503.

14-FAO, Current world fertilizer trends and out look to 2009/10.

15-Goh, T. B., Banerjee, M. R., Shihua, T. and Burton, D. L. 1997. Vesicular-arbuscular mycorrhizae mediated uptake and translocation of P and Zn by wheat in a calcareous soil.

Canadian Journal of Plant Science. 77: 339-346.

16-Goldstein, A. H., Rogres. R. D. and Mead, G. 1993. Mining by microbe. Bio/Technol. 11, 1250-1254.

17-Jakobsen, I. 1995. Transport of phosphorus and carbon in VA mycorrhiza *In: Mycorrhiza, Structure, Function, Molecular Biology and Biotechnology*. A. Varma and B. Hock (eds). Springer – Verlag. Berlin. PP. 297-324.

18-Jakobsen, I., Abbott, L. K., and Robson, A. D. 1992. External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhiza fungi associated with *Trifolium subtranium* L. 1. Spread of hyphae and phosphorus inflow into roots. *New Phytologist*, 120: 371-380.

19-Johansen, A., Jakobsen, I., and Jensen, E. S. 1994. Hyphal N transport by a vesicular-arbuscular mycorrhiza fungus associated with cucumber grown at three nitrogen levels. *Plant and Soil*. 160: 1-9.

20-Kabri, Z., P'Halloran, I. P., and Hamle, C. 1996. The proliferation of fungal hyphae in soils supporting mycorrhizal and nonmycorrhizal plants. *Mycorrhiza* 6:477-480.

21-Kabri, Z., P'Halloran, I. P., and Hamle, C. 1996. The proliferation of fungal hyphae in soils supporting mycorrhizal and nonmycorrhizal plants. *Mycorrhiza* 6:477-480.

22-Kim, K. Y., Jordan, D., and McDonald, G. A. 1998.

Effect of phosphate solubilizing bacteria and vesicular-arbuscular mycorrhizae on tomato growth and soil microbial activity. *Biology and Fertility of Soil*. 26: 79-87.

23-Kojima, T., Hayatsu, M., and Saito, M. 1998. Intraradical hyphae phosphatase of the arbuscular mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita*. *Biology and Fertility of Soil*. 26: 331-335.

24-Kothari, S. K., Marschner, H. and Romheld, V. 1991. Contribution of VA mycorrhizal hyphae in acquisition of phosphorus and zinc by maize grown in a calcareous soil. *Plant and Soil*. 131: 177-185.

25-Kothari, S. K., Marschner, H., and Romheld, V., 1990. Effect of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms on manganese reduction in the rhizosphere and manganese concentration in maize. *New Phytologist*, 117: 649-655.

26-Kucey, R. M. N., and Janzen, H. H. 1987. Effect of VAM and reduced nutrient availability on growth and phosphorus and micronutrient uptake of wheat and field beans under green house. *Plant and Soil*. 104: 71-78.

27-Kush, G. S. and Bennet. J (eds). 1992. Nodulation and Nitrogen Fixation in Rice: Potential and Prospect. International Rice Research Institute, Manila Philippines.

28-Lal. I. 2002. Phosphatic Biofertilizers, Agrotech Publishing New Delhi, P. 224.

29-Leisinger, K. M. 1999. Biotechnology and food security. Curr. Sci. 76:488-500.

30-Li, X. L., Marschner, H. and George, E. 1991. Acquisition of phosphorus and copper by VA-mycorrhizal hyphae and root to shoot transport in white clover. Plant and Soil. 136: 49-57.

31-Lu, S., and Miller, M. H. 1988. The role of VA mycorrhizae in the absorption of P and Zn by Maize in field and growth chamber experiments. Canadian Journal of Soil Science. 69: 97-109.

32-Marschner, H., and Dell. B. 1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. Plant and Soil. 159: 89-102.

33-Marschner. H., 1986. Mineral nutrition of higher plants. London, uk: Academic Press.

34-O-Keefe, D., M. and Sylvia, M. 1991. Mechanisms of the vesicular-arbuscular mycorrhiza plant growth response. In: Hand Book of Mycology. D. K. Arora, B. Rai, K. G. Mukerji, and G. R. Knudsen (eds.). Marcel Dekker Publisher, New York, PP. 35-57.

35-Pacovsky, R. S., and Fuller, G. 1988. Mineral and lipid composition of *Glycine-Glomus-Bradyrhizobium* symbiosis. Physiologica plantarum. 72: 733-746.

36-Raju, P. S., Clark, R. B., Ellis, J. R. and Maranville, J. W. 1990. Effects of species of VA-mycorrhizal fungi on growth and mineral uptake of sorghum at different



temperature. Plant and Soil. 121: 165-170.

37-Raman, N., and Mahadevan, A. 1996. Mycorrhizal research a priority in agriculture. *In: Concepts in Mycorrhizal Research*. K. G. Mukerji (ed). kluwer Academic Publisher. P. 347.

38-Saggin, O. J., and Siqueira, J. O. 1995. Evaluation of the symbiotic effectiveness of endomycorrhizal fungi for coffee tree. *Brazil Journal of Soil Science*. 19: 221-228.

39-Sharma, A. K. and Johri, B. N. (eds.). 2002. *Arbuscular Mycorrhizae, Interaction in Plants, Rhizosphere and Soils*. Oxford and IBH Publishing. New Delhi. P. 308.

40-Sieverding, E., and Toro, T. S. 1988. Influence of soil water regimes on VA mycorrhiza. V. Performance of different VAM fungal species with cassava. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 161: 322-332.

41-Singh, J. P., Karamanous, R. E. and Stewart, J. W. B. 1986. Phosphorus-induced zinc deficiency in wheat on residual phosphorus plots. *Agronomy Journal*. 78:668-675.

42-Singh, S., and Kapoor, K. K. 1999. Inoculation with phosphate-solubilizing microorganisms and a vesicular-arbuscular mycorrhiza fungus improves dry matter yield and nutrient uptake by wheat grown in a sandy soil. *Biology and Fertility of Soil*. 28: 139-144.

43-Smith, S. E. and Read, D. J. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press. P. 587.

44-Stevenson, F. J. 1986. Cycles of Soil Carbon, Nitrogen, Phosphours, Sulfur, Micronutrients. Wiley, New York.

45-Tarafdar, J. C. 1995. Visual demonstration of *in vitro* acid phopsphatase activity of VA mycorrhizal fungi. Current Science. 69(6): 451-543.

46-Tarafdar, J. C., and Marschner, H. 1994. Efficiency of VAM hyphae in utilization of organic phosphorus by wheat plants. Soil Science and Plant Nutrition. 40:593-600.

47-Thompson, J. P. 1996. Correction of dual phosphorus and zinc deficiencies of linseed (*linum usitatissimum* L.) with cultures of vesicular-arbuscular mycorrhiza fungi. Soil Biology and Biochemistry. 28(7): 941-951.

48-Vig, A. C. and Dev, G. 1984. Phosphorus adsorption characteristics of some acid and alkaline soils. J. Indian Soc. Soil Sci. 32, 235-239.