

UTJECAJ MIKORIZNIH GLJIVA NA RAST I RAZVOJ VOĆARSKIH KULTURA

Šeput, Jurica

Master's thesis / Diplomski rad

2017

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **Josip Juraj Strossmayer University of Osijek, Faculty of agriculture / Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Poljoprivredni fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:151:565865>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-11-17**



Sveučilište Josipa Jurja
Strossmayera u Osijeku

**Fakultet
agrobiotehničkih
znanosti Osijek**

Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Agrobiotechnical Sciences Osijek - Repository of the Faculty of Agrobiotechnical Sciences Osijek](#)



SVEUČILIŠTE J.J. STROSSMAYERA U OSIJEKU

POLJOPRIVREDNI FAKULTET U OSIJEKU

Jurica Šeput

Diplomski studij Voćarstvo, vinarstvo i vinogradarstvo

Smjer Voćarstvo

UTJECAJ MIKORIZNIH GLJIVA NA RAST I RAZVOJ

VOĆARSKIH KULTURA

Diplomski rad

Osijek, 2017.

SVEUČILIŠTE J.J. STROSSMAYERA U OSIJEKU

POLJOPRIVREDNI FAKULTET U OSIJEKU

Jurica Šeput

Diplomski studij Voćarstvo, vinarstvo i vinogradarstvo

Smjer Voćarstvo

UTJECAJ MIKORIZNIH GLJIVA NA RAST I RAZVOJ

VOĆARSKIH KULTURA

Diplomski rad

Povjerenstvo za ocjenu i obranu diplomskog rada:

prof.dr.sc. Zlata Milaković, predsjednik

izv.prof.dr.sc. Gabriella Kanižai Šarić, mentor

doc.dr.sc. Vladimir Jukić, član

Osijek, 2017.

SADRŽAJ

| | |
|---|----|
| 1. UVOD | 3 |
| 2. SIMBIOZA..... | 4 |
| 3. MIKORIZA..... | 4 |
| 3.1. Klasifikacija mikoriza..... | 5 |
| 3.1.1. Endomikoriza | 6 |
| 3.1.2. Ektomikoriza | 9 |
| 3.1.3. Ektoendomikoriza..... | 12 |
| 3.1.4. Erikoidna mikoriza | 13 |
| 3.1.5. Orhidejska mikoriza | 14 |
| 3.1.6. Arbutoidna mikoriza..... | 16 |
| 3.1.7. Monotropoidna mikoriza | 17 |
| 4. REAKCIJE MIKORIZIRANIH BILJAKA NA STRESNE UVJETE | 18 |
| 4.1. Reakcije mikoriziranih biljaka na deficit vode | 18 |
| 4.2. Reakcije mikoriziranih biljaka na temperaturu..... | 20 |
| 4.3. Reakcije mikoriziranih biljaka na zagađenje zraka | 21 |
| 4.4. Reakcije mikoriziranih biljaka na kisele kiše / pH | 22 |
| 5. UTJECAJ MIKORIZNIH GLJIVA NA VOĆARSKE KULTURE | 23 |
| 5.1. Utjecaj mikoriza na rast i razvoj vinove loze (<i>Vitis vinifera</i> L.)..... | 25 |
| 5.1.1. Usvajanje fosfora..... | 26 |
| 5.1.2. Usvajanje dušika..... | 27 |
| 5.1.3. Povećanje tolerancije na stres..... | 27 |

| | | |
|--------|---|----|
| 5.2. | Utjecaj mikorize na rast i razvoj jabuke (<i>Malus domestica</i> L.) | 30 |
| 5.2.1. | Usvajanje hranjivih tvari | 30 |
| 5.2.2. | Razvoj podloge | 30 |
| 5.2.3. | Tolerancija na salinitet..... | 31 |
| 5.3. | Utjecaj mikorize na rast i razvoj masline (<i>Olea europea</i> L.)..... | 32 |
| 6. | MIKORIZA I MIKROPROPAGACIJA | 33 |
| 7. | ZAKLJUČAK | 34 |
| 8. | POPIS LITERATURE | 35 |
| 9. | SAŽETAK..... | 44 |
| 10. | ABSTRACT | 45 |
| 11. | POPIS SLIKA | 46 |
| 12. | POPIS GRAFIKONA | 48 |

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

BASIC DOCUMENTATION CARD

1. UVOD

U svijetu sve više dolazi do povećanja broja stanovnika koje treba prehraniti, a poljoprivrednici su ograničeni poljoprivrednim površinama. To je dovelo do intenzivne poljoprivrede koja rezultira iznošenjem velikih količina nutrijenata iz tla. Uz to, unošenje velikih količina mineralnih gnojiva te povećano tretiranje s pesticidima dovelo je do jačeg zakiseljavanja i degradacije tla. Takvi uvjeti u tlu su nepovoljni i za razvoj mikrobiološke aktivnosti koja je neophodna za poljoprivrednu proizvodnju.

Biljke i određeni mikroorganizmi mogu stupiti u odnos od kojeg obje strane imaju koristi, a takav odnos se naziva simbioza. Zbog tih odnosa, sve više se koriste biološka gnojiva koja sadrže mikroorganizme koji stupaju u simbiozu s biljkama. Neki od tih odnosa su simbioza korijena i kvržičnih bakterija kojima se povećava fiksacija dušika, ili simbioza između korijena biljaka i gljiva kojima se povećava usvajanje mineralnih tvari i vode, smanjuje mogućnost pojave patogena te povećava učinkovitost usvajanja fosfora (Mukerji i sur., 2000.). Takvi odnosi utječu na smanjivanje uporabe mineralnog gnojiva, što dovodi do smanjivanja zakiseljavanja i degradacije tla.

Simbioza između korijena biljaka i gljiva naziva se mikoriza. Preko 90% biljaka stupa u simbiotski odnos s gljivama (Mukerji i sur., 2000.). Hoće li biljka prihvatiti formiranje mikorize ovisi o prirodnim uvjetima ili kao rezultat manipulacije u laboratoriju zajedno s ekto i endomikoriznim gljivama. Asocijacija stvara intimnu vezu između korijena biljke i tla te igra glavnu ulogu u usvajanju mineralnih tvari. Sposobnost mikorize da povećava rast i razvoj biljaka utjecao je na povećano istraživanje ove simbioze.

Arbuskularna mikoriza (AM) najčešći je oblik i pojavljuje se u više od 80% cvjetnica. Utječe na poboljšani rast, zdravlje i otpornost na stres, pogotovo kod biljaka koje se uzgajaju u uvjetima s ograničenim vrijednostima mineralnih tvari (Mukerji i sur., 2000.). Pomažu biljkama usvojiti mineralne tvari iz tla, pogotovo onih slabo pokretnih kao što su P, Zn i Cu, ali i mobilne S, Ca, K, Fe, Mg, Mn, Cl, Br i N (Mukerji i sur., 2000.). Utječu i na povećanje opsega agregacije čestica tla (Picone, 2002.).

2. SIMBIOZA

Simbioza znači suživot između dva ili više organizama od kojih je barem jedna eukariot. Ukoliko od simbioze svi simbionti imaju koristi, tada ona predstavlja mutualizam. Između biljaka i mikroorganizama postoji nekoliko oblika simbioze. Najpoznatiji primjeri simbioze su mikorizne gljive – biljka (Frank, 1885.), bakterija – biljka (Beijerinck, 1888.) i aktinomiceta – biljka (Callaham i sur, 1978.). Simbioza između mikoriznih gljiva i biljaka je najčešći oblik simbioze koji se pojavljuje u svijetu zelenih biljaka. Također, ovaj oblik simbioze pronađen je i na fosilima i smatra se ključnim u kolonizaciji primitivnih biljaka (Mukerji i sur, 2000.). Biljka pruža gljivama konstantan pristup ugljikohidratima kao što su glukoza i saharoza, a zauzvrat dobiva pristup teško dostupnim nutrijentima i otpornost na stres.

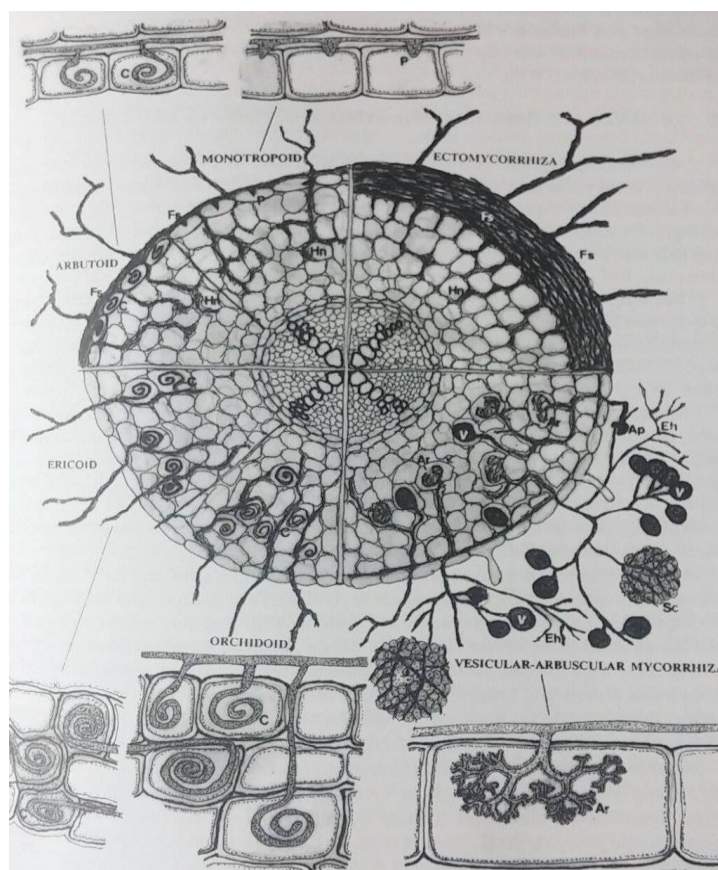
3. MIKORIZA

Riječ mikoriza dolazi od grčke riječi *mycorrhizae* ili *mycorrhizas* (*mykos* – gljiva i *rhiza* – korijen), što bi u doslovnom prijevodu značilo „gljivino korijenje“. Ona predstavlja simbiotski odnos između gljive i korijena od kojeg oba simbionta imaju koristi. Gljiva biljci osigurava usvajanje slabo pristupačnih nutrijenata preko svojih hifa koje su manjeg obujma i lako prodiru u sitnije pore tla. Prednosti mikorize su zdraviji i gušći korijenski sustav, veći urod, smanjena potreba za gnojivom, veća otpornost na sušu, smanjena potreba za navodnjavanjem (Smith i Read, 2008.). Mikorizne gljive luče hormone rasta koji potiču korijenje na rast i grananje. Luče i enzime koji omogućavaju usvajanje minerala iz organskih oblika (Smith i Read, 2008.). Također, štite biljku od raznih patogena, smanjuju stres, sprječavaju usvajanje teških metala.

3.1. Klasifikacija mikoriza

Prema znanstveniku Franku (1885.) prvo su postojala dva tipa mikoriza i to ektotrofne – čiji su dijelovi gljive obavijali korijen biljke izvana i endotrofne – čiji su dijelovi gljive prodirali intercelularno i intracelularno. Međutim, vrlo brzo su ti nazivi odbačeni i nazvani ektomikorize i endomikorize, ali s istim značenjem (Mukerji i sur., 2000.).

Prema svojoj morfologiji i fiziologiji, mikorize se dijele i na sedam kategorija (Slika 1.): ektomikoriza, endomikoriza (arbuskularna mikoriza), ektendomikoriza, arbutoidna mikoriza, monotropoidna mikoriza, erikoidna mikoriza i orhidejska mikoriza (Harley i Smith, 1985.).



Slika 1. Prikaz različitih kategorija mikoriza (Mukerji i sur., 2000.).

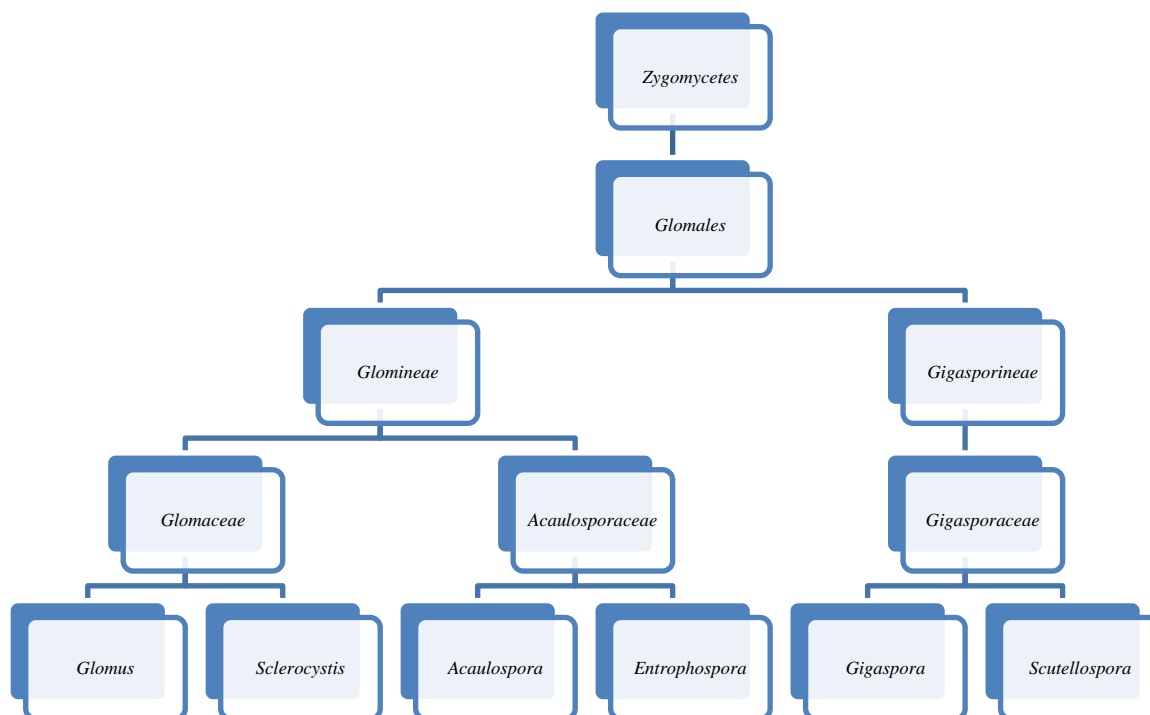
3.1.1. Endomikoriza

Karakteristična osobina endomikorize je intracelularna penetracija korteksa i formacija jako razgranatih haustorija, kao što su arbuskule. Arbuskule predstavljaju mjesto izmjene nutrijenata između dva simbionta. Osim arbuskula, u najviše slučajeva u stanicama domaćina se formiraju okrugle do ovalne spore koje se nazivaju vezikule. Ovaj tip endomikorize je poznat pod nazivom arbuskularna mikoriza (AM), iako se prije zvala vezikularno arbuskularna zbog pojave vezikula. Međutim, dokazano je da samo neki pripadnici *Glomeromycota* formiraju vezikule.

Ovaj tip mikorize razlikuje se od ektomikorize po tome što nema gust omotač oko korijena. Takvo korijenje nema morfološku promjenu te je endomikoriza vidljiva isključivo mikroskopom.

Endomikoriza je tip koji se najviše proučavao zbog toga što se pojavljuje na većini vaskularnih biljaka uključujući većinu hortikulturnih biljaka (Peterson i sur., 1984.). Biljka domaćin dobiva bolju toleranciju na deficit elemenata kao što su fosfor (P), kalij (K), kalcij (Ca) i drugi, na deficit vode i postaje tolerantna na zemljišne patogene uključujući gljive i nematode. Gljiva dobiva ugljikohidrate i energiju od biljke domaćina.

Endomikorize (Grafikon 1.) su svojstvene razredu *Zygomycetes*, redu *Glomales*. Red *Glomales* se nadalje dijeli na dva podreda *Glomineae* i *Gigasporineae* (Mukerji i sur., 2000.). Podred *Glomineae* sadrži dvije porodice, *Glomaceae* kojoj pripadaju rodovi *Glomus* i *Sclerocystis* te *Acaulosporaceae* kojoj pripadaju rodovi *Acaulospora* i *Entrophospora*. Podred *Gigasporineae* sadrži jednu porodicu *Gigasporaceae* s rodovima *Gigaspora* i *Scutellospora* (Mukerji i sur., 2000.).



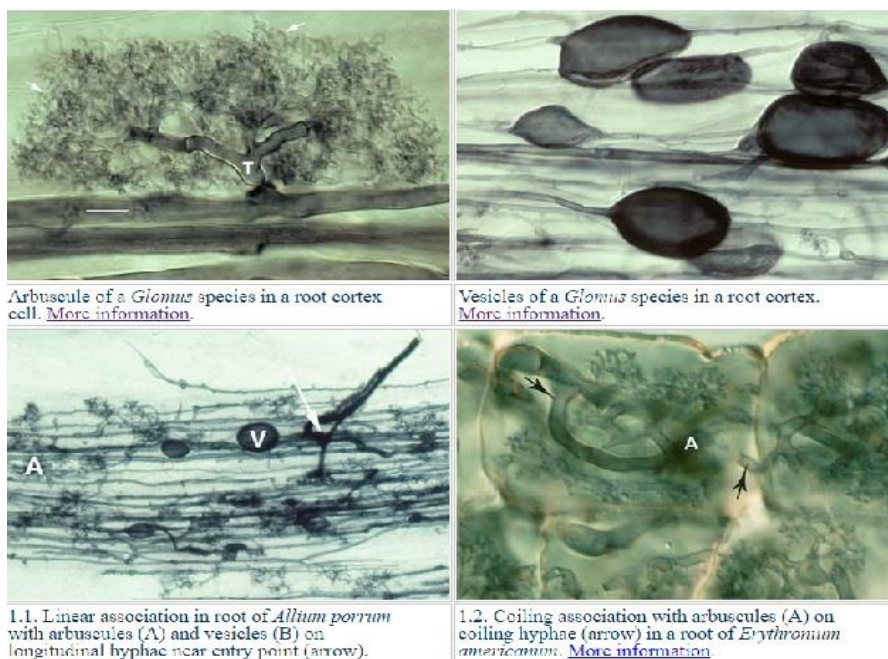
Grafikon 1. Sistematika endomikoriznih gljiva (Mukerji i sur., 2000.).

3.1.1.1. Arbuskularne mikorize

Arbuskularne mikorize (AM) formiraju mutualističku povezanost s gotovo svim prirodno i antropogeno stvorenim biljkama, što uključuje preko 90% od ukupnog broja biljaka (Mukerji i sur., 2000.), ali gljive koje sudjeluju u ovoj mikorizi su samo iz koljena *Glomeromycota*. Ova mikoriza ne predstavlja samo simbiozu između gljive i korijena biljaka, već je prisutna na svim organima viših biljaka koji služe za apsorpciju elemenata iz tla (Srivastava i sur., 1996.).

Izgled arbuskularne mikorize objasnili su Nicolson (1967.) i Mukerji sa suradnicima (1984.) kao endotrofnu simbiozu sastavljenu od dva dijela: 1) unutarnji micelij unutar korteksa korijena domaćina; 2) vanjski micelij u tlu koji ovisi o vrsti domaćina. Ova mikoriza ne sadrži dio gljive koji raste na površini korijena te ne uzrokuje promjene u morfologiji korijena. One predstavljaju i najkompleksniju skupinu mikoriza koje formiraju

interradijalne strukture: 1) intracelularne hife koje su spiralno formirane i obično ih nalazimo u vanjskom sloju parenhima; 2) intercelularne hife; 3) intracelularne hife s brojnim grananjem - arbuskule; 4) inter ili intracelularne hipertrofirane hife – vezikule. Micelij koji okružuje korijen je dimorfan: 1) neseptirane, nepravilne hife s debljom stijenkom; 2) male, kratkotrajne lateralne grane s tankom stijenkom (Mosse, 1959.a,b, Nicolson, 1959., 1967.). Hife s debljom stijenkom prodiru kroz korijen domaćina i uzrokuju unutrašnju infekciju. Prilikom ulaska, penetracijske hife stvaraju apresorije u domaćinu (Gianinazzi – Pearson i sur., 1991; Givoannetti i sur., 1991.,1993.). Penetracijske, infektivne hife šire se inter i intracelularno u korteksu korijena domaćina. Jako razgranate strukture, arbuskule, obično se stvaraju u unutrašnjosti korteksa (Slika 2.). Ove kratkotrajne strukture, nastale dihotomnim grananjem, završavaju svoj razvoj unutar 4 do 5 dana (Brundrett i sur., 1985.). Arbuskule su ključne za izmjenu tvari i ostaju aktivne samo 4 – 15 dana (Carling i Brown, 1982; Cox i Tinker, 1976.). Gotovo sve endomikorizne gljive, koje tvore arbuskule, kasnije stvaraju i vezikule u korteksu korijena. To su izdužene strukture s tankom stijenkom koje nisu ograničene septumom, ali često sadrže visok sadržaj lipida. One služe kao endofitni skladišni organ koji je bogat lipidima.



Slika 2. Mikroskopski prikaz arbuskula i vezikula u korteksu korijena

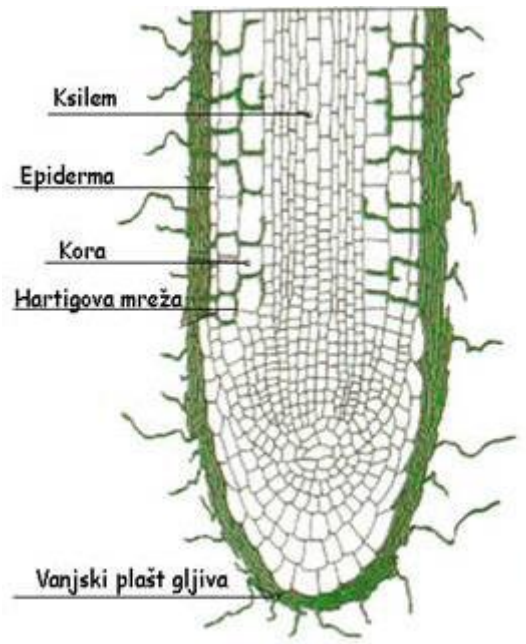
(<https://mycorrhizas.info/#intro>).

Ove gljive su obligatni kolonizatori. Filamenti ili hife gljive izdužuju se izvan korijena i služe kao korijenove dlačice, čime povećavaju volumen korijenovog sustava. Filamenti su puno manji od korijenovih dlačica, pri čemu mogu prodrijeti u sitnije pore i usvojiti nutrijente koji su biljci inače nedostupni. Obje strane ove asocijacije su na dobitku. Biljka dobiva potrebne minerale, posebno u slabije opskrbljenim tlima lošeg mehaničkog sastava, a gljiva dobiva potrebne produkte fotosinteze.

3.1.2. Ektomikoriza

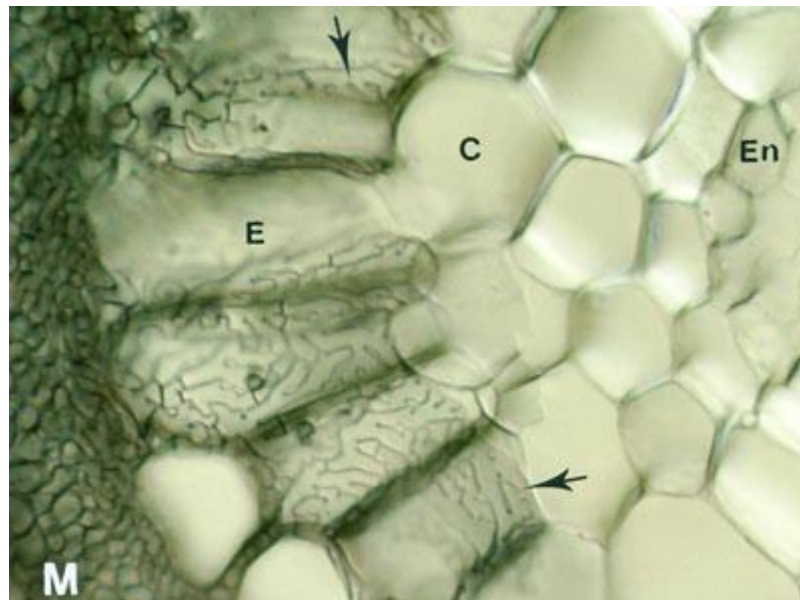
Ektomikoriza (ECM) je simbioza između korijena biljke i gljive kod koje ne dolazi do prodiranja živih stanica u korijen, ali ga gljiva okružuje. Micelij ektomikorize izdužuje se izvan korijena u tlu i može utjecati na transfer minerala direktno iz raspadnutog lišća, osobito iz siromašnih tala (Meyer, 1974., Suvercha i sur., 1991.). Gljive koje formiraju ektomikorizu pripadaju velikom broju porodica iz razreda *Basidiomycetes*, a manji dio iz razreda *Ascomycetes*.

Ektomikorizu (Slika 3.) karakterizira vanjski omotač gljive koji obavija korijen tkivom gljive (hartigova mreža) i predstavlja splet hifa između epidermalnih stanica i stanica korteksa i hife i rizomorfiji koji se pružaju u tlu (Mukerji i sur., 2000.). Vanjski plašt može se javljati s jednim slojem, izgrađenim od koherentnih hifa ili pseudoparenhima, a češće se javlja s dva sloja, pri čemu je vanjski gušći i kompaktniji, nego unutarnji (Zak, 1971., Zak, 1973.). Na osnovu varijacija u strukturi omotača, rasporedu hifa, rizomorfija, čekinja, strukturi hartigove mreže, imunologiji te promjeni boje prilikom bojanja i korištenjem kemikalija, obavlja se klasifikacija ektomikoriza (Chilvers, 1968. a).



Slika 3. Poprečni presjek ektomikorize (<http://paulovnja.hr/ektomikoriza/>)

Hartigova mreža (Slika 4.) sastoji se od jako razgranatih sistema u obliku ventilatora ili labirinta koji prekrivaju veliku dodirnu površinu između stanica oba simbionta (Strullu, 1976.).

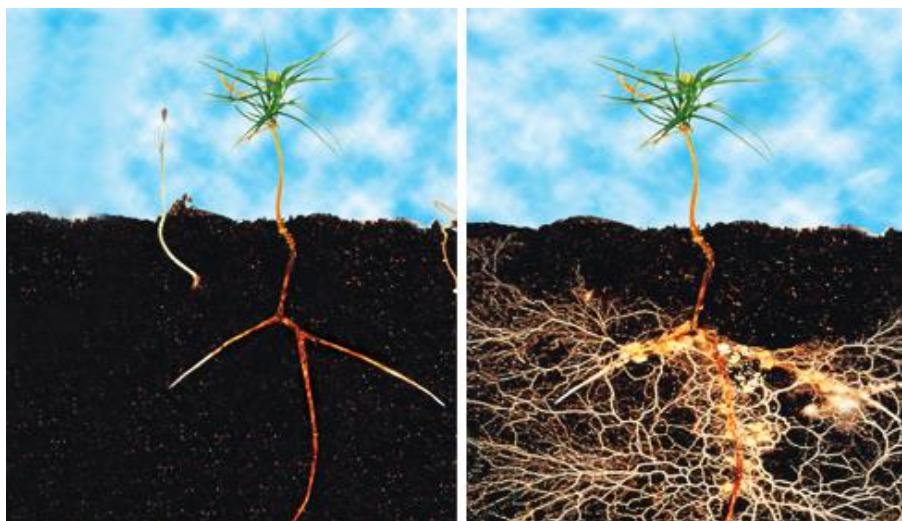


Slika 4. Mikroskopski prikaz Hartigove mreže labirintalnog oblika na *Pinus strobus* L. (<https://mycorrhizas.info/ecm.html#S4>)

Ektomikoriza je, u najvećem broju slučajeva, obligatni oblik simbioze, ali ektomikobiont je obično specifičan samo za jedan ili nekoliko fitobionata. Fitobionti imaju sposobnost stvaranja udruženja s velikim brojem mikobionata, obično istovremeno, što može dovesti do kompeticija (Trappe, 1987., Trappe i Fogel, 1977.). Fitobionti prihvaćaju mikobionte selektivno, a to je povezano s fazama rasta i razvoja biljke, kondicijom i klimatskim promjenama (Meyer, 1973.). Sadnice često imaju drugačije mikobionte, nego odrasle biljke, a mikobionti se mijenjaju kako biljka stari (Bowen, Theodorov, 1973.).

Nakon infekcije dolazi do redukcije korijenovih dlačica. Mikorizna gljiva obavija korijen i pojavljuje se reducirani rast sekundarnog i tercijarnog korijenja. Gljiva inducira pojačano grananje hifa koje preuzimaju funkciju korijenovih dlačica. Biomasa korijena se uvelike povećava što utječe na povećanje usvajanja vode i mineralnih tvari (Slika 5.).

Biljke koje sudjeluju u ektomikorizi potječu iz oko 140 rodova i pripadaju porodicama *Betulaceae*, *Fagaceae*, *Pinaceae*, *Rosaceae*, *Mimosaceae* i *Salicaceae* (Mukerji i sur., 2000.). Prema tome, broj ektomikoriznih biljaka je znatno manji od endomikoriznih. Gotovo sve ektomikorizne gljive pripadaju razredima *Basidiomycetes* i *Ascomycetes*, osim roda *Endogone* koji pripada razredu *Zygomycetes*. To su *Amanita*, *Boletus*, *Leccinium*, *Suillus*, *Hebeloma*, *Gomphidius*, *Paxillus*, *Clitopilus*, *Lactarius*, *Rassula*, *Laccaria*, *Thelephora*, *Rhizopogon*, *Pisolithus*, *Scleroderma* i drugi (Mukerji i sur., 2000.).

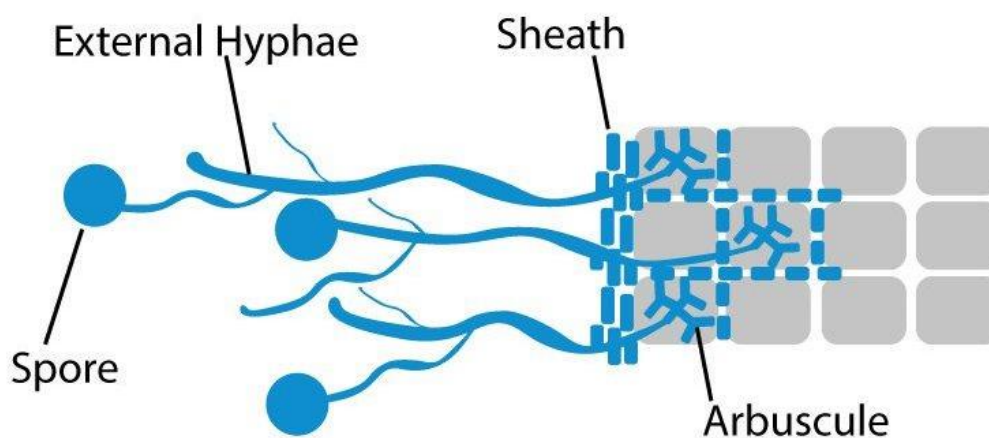


Slika 5. Razlika između korijena bez ektomikorize i s ektomikorizom (<https://www.emaze.com/>).

3.1.3. Ektoendomikoriza

Ektoendomikorizu (EEM) karakteriziraju dijelovi nalik na ektomikorizu, ali osim intercelularne penetracije epiderme i korteksa, postoji i intracelularna penetracija (Slika 6.). Razvoj EEM je određen biljnim vrstama iz rodova *Pinus* i *Picea* te manji broj vrsta iz roda *Larix* (Mukerji i sur., 2000.). Početno područje kontakta između simbionata je epiderma. Hife vanjskog omotača vrlo brzo se ugrađuju u veliki broj mucigela (polisaharidni omotač korijenove kape) što rezultira glatkom površinom korijena bez vidljivog omotača. Mucigel, korijenska želatinozna izlučevina, i signali koji dolaze iz njega bitni su kod početka grananja hifa blizu površine korijena (Scales i Peterson, 1991.).

Unutarstanična penetracija epidermalnih i kortikalnih stanica, koja se javlja pet do šest stanica iza apikalnog meristema, odvija se uz stvaranje apresorija (Wilcox, 1971.). Izmjena minerala se može pojavljivati tijekom unutarstanične penetracijske faze i to kada su i hife i korijenove stanice zdrave i kompatibilne (Piche i sur., 1986.).



Slika 6. Shematski prikaz ektoendomikorize (<http://agrocode.com/en/>).

3.1.4. Erikoidna mikoriza

Biljke pripadnici porodica *Ericaceae*, *Empetraceae* i *Epacridaceae* se uključuju u erikoidnu mikoriznu povezanost (Mukerji i sur., 2000.). Strukture ovih mikoriza variraju od ekto, ekto - endo pa sve do endo tipova. Erikoidna mikoriza (Slika 7.) je jedinstvena u nekoliko pokazatelja kao što je izraženija specifičnost između biljke i gljive, nego u ostalim tipovima (Harley i Smith, 1983.). Obično se biljke s ovim tipom kolonizacije javljaju u tlima s ekstremnim uvjetima (Read, 1983.).

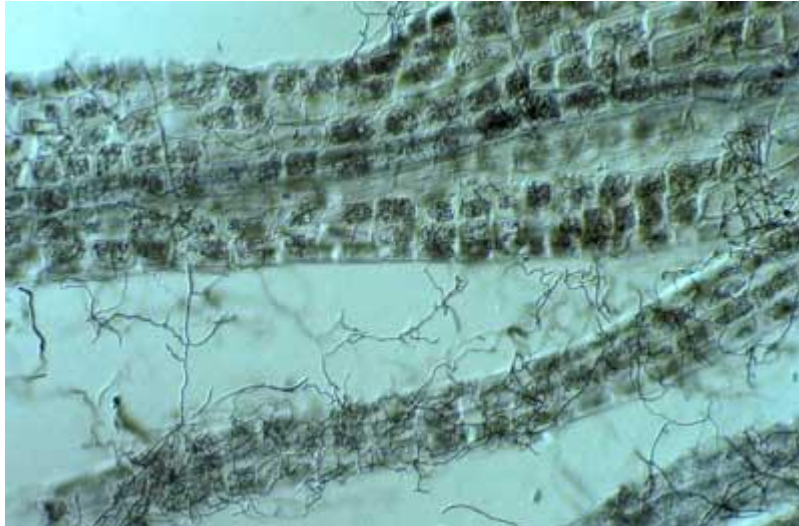
Erikoidna mikoriza je specifična po tome što ne utječe na povećanje korijenovog sustava i apsorpcijske površine, već igra bitnu ulogu u ispuštanju enzima i ostalih izlučevina u supstrat koje su dostupne biljkama (Read, 1992.).

Mikosimbiont biljkama iz porodice *Ericaceae* može biti iz razreda *Ascomycetes* ili *Basidiomycetes*, a najbolje istražena je askomiceta *Hymenoscyphusericae*, koja je povezana s velikim brojem erikoidnih tipova (Stoyke i Currah, 1991.).

Kao i u svim mikorizama, prepoznavanje između dva simbionta se odvija penetracijom hifa uz pomoć apresorija. Iz apresorija tanka septirana hifa probija epidermu. Kada dođe u citoplazmu epidermalne stanice, plazmatska membrana stanice domaćina kao i matrix zaustavljaju penetracijsku hifu. Ona nastavlja rasti i uvijati se unutar stanice (Slika 8.) (Bonfante – Fasolo i Gianinazzi – Pearson, 1982.). Izmjena minerala je slabo istražena, ali se pretpostavlja da se ona odvija između uvijene hife i citoplazme epidermalne stanice.



Slika 7. Erikoidna mikoriza izolirana iz *Woollsial pungens* (Dr. David Midgley, 2002.).



Slika 8. Mikroskopski prikaz uvijenih hifa u epidermalnim stanicama korijenove žile (<https://mycorrhizas.info/>).

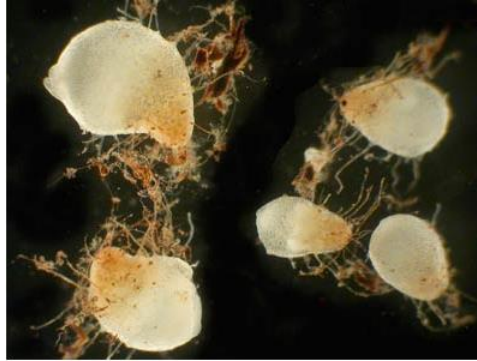
3.1.5. Orhidejska mikoriza

Kao što i samo ime kaže, orhidejske mikorize stupaju u simbiozu s korijenom orhideja. Asocijacija između gljive i protokorma (struktura koja se javlja između stadija embrija i klijanca) (Slika 9.) često je uključena u ovaj oblik mikorize (Hadley, 1982.). Ova mikoriza je privukla puno pažnje zbog svoje bitne uloge u osnivanju klijanaca te zbog gljive koja opskrbljuje strukture bez klorofila s ugljikom (Mukerji i sur., 2000.).

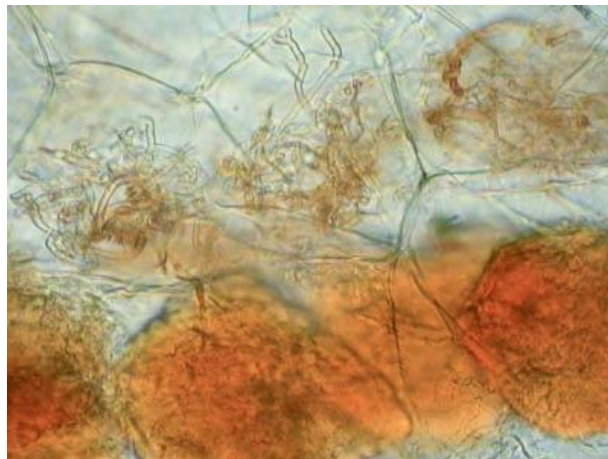
In vitro studije o procesu kolonizacije pokazale su da sjeme većine orhidejskih vrsta može proklijati u prisustvu ili različitih izvora ugljika, ili izvora ugljikovih kompleksa kao što je celuloza, ali s odgovarajućom vrstom gljiva. Postoji vrlo malo informacija o prvom kontaktu (infekciji) između hife i protokorma i ne postoji dokaz koji ukazuje na kemotropizam (Williamson i Hardley, 1970.). Ulazno mjesto gljive u staničje domaćina može biti preko suspenzorskog kraja embrija (Richardson i sur., 1992.) ili preko epiderme korijena (Williamson i Hardley, 1970.).

Nakon ulaska gljive u protokorm, hifa kolonizira parenhimsko staničje i poprimaju izgled zavojnica, a to se naziva „Peloton“ (Slika 10.). Izmjena tvari može se odvijati između pelotona i protoplazme parenhimskih stanica. Pelotoni nalikuju na arbuskule kod AM

(Mukerji i sur., 2000.). U određenim uvjetima, endotrofne gljive mogu postati paraziti na protokormu što dovodi do njegove degradacije (Hardley, 1982.).



Slika 9. Protokorm *Rhizanthella gardneri* inficirani orhidejskom mikorizom (<https://mycorrhizas.info/>).

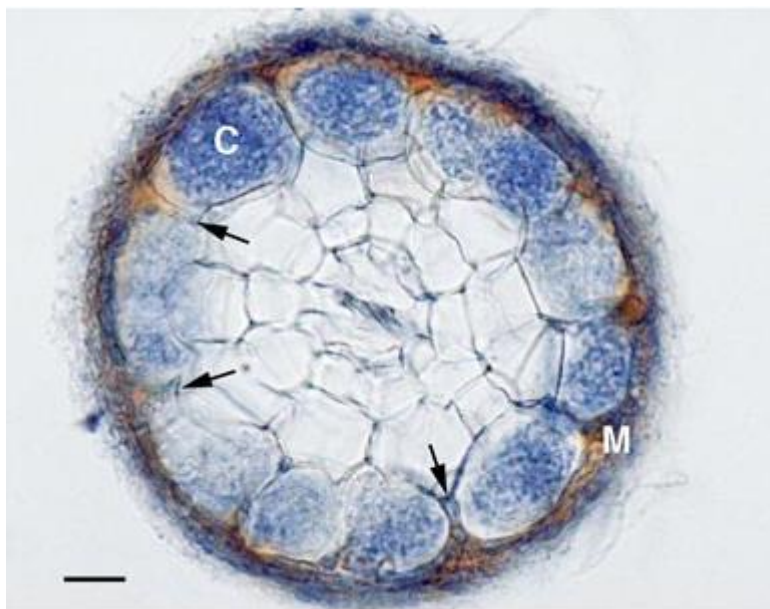


Slika 10. Mikroskopski prikaz uvijenih hifa (Peletona) u parenhimskom staničju (<https://mycorrhizas.info/>).

3.1.6. Arbutoidna mikoriza

Ovaj oblik mikorize je ograničen isključivo na red *Ericales* i to na rodove *Arbutus*, *Pyrola* i *Arctostaphylos*. Gljive koje formiraju mikorizu s arbutoidnim biljkama pretežno su ektomikorize kada su u simbiozi s drugim biljkama te one pripadaju razredu *Ascomycetes* i *Basidiomycetes* (Molina i Trappe, 1980.). U arbutoidnoj mikorizi na korijenu se stalno pojavljuju prijevremene lateralne formacije koje dovode do „križnog“ načina grananja (Massicotte i sur., 1993.).

Anatomija korijena prikazuje prisutnost omotača različitih debljina (Robertson i Robertson, 1985.). Također, pokazuje i intracelularnu penetraciju hifa kroz epidermalne stanice ili penetraciju omotača slično kao kod erikoidne mikorize i ektendomikorize (Bonfante – Fasolo i Gianinazzi – Pearson, 1982.) (Slika 11.). Intracelularne hife su potencijalno mjesto za izmjenu tvari ili za komunikaciju između partnera. Jako razgranata unutarstanična hifa okružena je plazmatskom membranom domaćina i matriksom (Robertson i Robertson, 1982.).

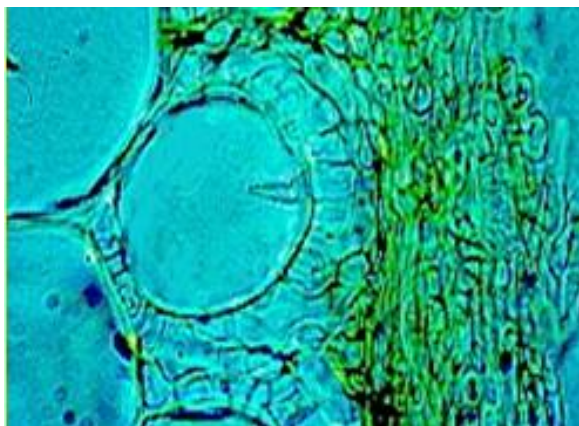


Slika 11. Korijen *Arbutus unedo* s Hartigovom mrežom (strijelice), spiralnim hifama (C) i omotačem (M) (<https://mycorrhizas.info/>)

3.1.7. Monotropoidna mikoriza

Ovaj oblik simbioze je ograničen na biljke iz male potporodice *Monotropoidae*, koja pripada razredu *Ericales* (Mukerji i sur., 2000.). Metode molekularne identifikacije pokazale su da su neki monotropoidi vrlo specifični u svojoj asocijaciji s gljivama (Cullings i sur., 1996.).

Kolonizacija se odvija na način sličan kao kod ektomikorize. Hife u rizosferi prilikom kontakta s epidermom korijena stvaraju omotač od višeslojnih, čvrsto isprepletenih hifa (Robertson i Robertson, 1982.). Karakteristično i jedinstveno svojstvo ove mikorize je modifikacija stanične stijenke epiderme i hifa koja se odvija tijekom intracelularne penetracije.



Slika 12. Prodiranje gljive u stanicu domaćina (<http://www.davidmoore.org.uk/>).

4. REAKCIJE MIKORIZIRANIH BILJAKA NA STRESNE UVJETE

Kao što je već navedeno, najveći broj biljaka stupa u simbiozu s arbuskularnim gljivama. Pozitivni učinak AM vrlo je aktualna tema i danas se sve više istražuje. Samo neki od pozitivnih učinaka su povećan rast i prinos, povećano usvajanje hranjiva, pogotovo fosfora i povećano usvajanje vode (Levy i Krikun, 1980.).

Istraživanje reakcije biljaka na uvjete okoline se značajno povećalo. Rast i razvoj biljaka te prinos su kontrolirani vanjskim uvjetima, koji uključuju svjetlost, CO₂, temperaturu, dostupnost vode, minerala, itd., uz interakciju s genetski predodređenim fizikalnim i biokemijskim sastavom (Lawor, 1979.).

4.1. Reakcije mikoriziranih biljaka na deficit vode

Mikoriza značajno mijenja odnos vode u biljci domaćinu. Safir i suradnici (1971.) prvi su demonstrirali da mikorizirane biljke soje imaju bolju regulaciju transporta vode od nemikoriziranih biljaka. Levy i suradnici (1983.) istraživali su ulogu AM gljiva na električnu vodljivost korijena biljaka tijekom i nakon oporavka od stresa izazvanog sušom. Vodljivost korijena bila je značajno smanjena nakon tretmana s „vodenim stresom“ i nadalje reducirana s AM. Ovime je dokazano da stres izazvan vodom može uzrokovati smanjenje električne vodljivosti korijena, što ukazuje na to da voda predstavlja determinantu električne vodljivosti (Ramos i Kaufman, 1979.). Vrlo je zanimljivo napomenuti kako su rezultati istraživanja ukazali i na to da električni konduktivitet odgovara na mikorize i vodni stres paralelno s omjerom nadzemni : podzemni dio. Biljke s visokom vodljivošću, također imaju i bolji omjer nadzemnog i podzemnog dijela. Izduženi korijen mikoriziranih biljaka može se kompenzirati sa smanjenom vodljivošću, što dovodi do povećane razine transpiracije. Graham i suradnici (1981.) ustanovili su da su transpiracija cijele biljke, vodni potencijal lista i korijenova električna vodljivost slični kod AM biljaka i nemikoriziranih biljaka, uz uvjete dobre opskrbljenosti vodom. Tijekom stresa izazvanog sušom i u periodu oporavljanja mikorizirane biljke imale su otprilike jednaku razinu transpiracije i vodnog potencijala kao i nemikorizirane, ali je električni konduktivitet mikoriziranog korijena bio značajno veći.

Dostupan je velik broj istraživanja vezano za utjecaj AM na transpiraciju i njene povezane parametre kod biljke domaćina vodom u dobro opskrbljenim uvjetima i u nedostatku vode. Infekcija arbuskularnom mikorizom povećava razinu transpiracije u uvjetima dobre opskrbljenosti vodom (Levy i Krikun, 1980.). Uslijed sušnih stresnih uvjeta, nekoliko istraživanja ukazuje na povećan konduktivitet puči i povećanu razinu transpiracije kod mikoriziranih biljaka u usporedbi s nemikoriziranim biljkama jednake veličine (Levy i Krikun, 1980.). Također, Levy i Krikun (1980.) ukazuju na povećanu transpiraciju i smanjenu otpornost na difuziju kod inficiranih sadnica limuna prije i nakon stresa izazvanog sušom. Neka istraživanja pokazuju i na povećanu otpornost puči kod mikoriziranih biljaka (Whittingham, 1980.). Sva istraživanja ukazuju na to da infekcija mikorizom utječe na poboljšano otvaranje puči prilikom izazivanja sušnih uvjeta. Levy i suradnici (1983.) otkrivaju da mikorizna infekcija značajno povećava prosječnu dnevnu transpiraciju kod dobre opskrbljenosti vodom, kao i kod suše, u odnosu na neinokulirane biljke.

Značajniji broj istraživanja ukazuju na pozitivniji utjecaj mikorize na rast i razvoj biljaka tijekom sušnog perioda, nego prilikom obilne raspoloživosti vode (Nelson i Safir, 1982.). U istraživanju Ramosa i Kaufmana (1979.) nemikorizirane biljke luka su bile 23% manjeg rasta u stresnim uvjetima izazvanim sušom u odnosu na mikorizirane biljke u uvjetima niskog sadržaja fosfora P. Tijekom oba uvjeta (bez i sa stresom), ukupna dužina korijena i ukupna površina lista je značajno veća kod mikoriziranih biljaka, nego kod nemikoriziranih.

Neka istraživanja su prikazala utjecaj AM gljiva na fotosintezu i fotorespiraciju u biljkama tijekom sušnih perioda. Biljke inficirane AM gljivama imale su visok stupanj fotosinteze te vodljivosti puči u odnosu na nemikorizirane biljke (Davies i sur., 1993.).

Također, veliki broj istraživanja se bazirao na utjecaj mikoriza na metabolizam i metaboličke promjene u biljkama tijekom stresnih uvjeta. Subramanian i Charest (1995.) vršili su istraživanje na utjecaju *Glomus intraradices* na metaboličke promjene na kukuruzu (*Zea mays* L.) tijekom stresa. Ustanovili su da se sadržaj klorofila nije mijenjao pod utjecajem sušnog perioda, niti u prisutnosti mikoriza. Mikorizirane biljke su imali više ukupnog reduciranog šećera te je uočeno i povećanje ukupnih otopljenih bjelančevina. Većina aminokiselina je pokazala linearni porast tijekom perioda suše u mikoriziranim biljkama. Fotosinteza, koncentracija klorofila, aktivnost nitratne reduktaze i glutamin

sintetaze generalno se povećavaju u sušnim uvjetima kod mikoriziranih biljaka (Panwar, 1992.).

4.2. Reakcije mikoriziranih biljaka na temperaturu

Postoji veliki broj istraživačkih radova koji su obrađivali temu utjecaja mikoriznih gljiva i temperature na klijanje sjemena i razvoj biljke. Korijenje inficirano mikorizom manje se oštećuje pri nižim temperaturama. Rast površine lista se značajno povećava kod biljaka inficiranih mikorizama, nego bez infekcije na temperaturama od 7.5 – 20°C. Površina lista na temperaturi od 7.5 – 11.5°C je bila najveća kod mikoriziranih biljaka, na temperaturi od 15°C svi su tretmani imali jednaku površinu lista, a na temperaturi od 20°C najveću površinu lista imao je nemikorizirani tretman (Anderson i sur., 1987.).

Kolonizacija korijena mikorizom utječe na povećanje usvajanja većine minerala iz tla (Cooper, 1984.), a to se događa zbog veće biomase korijena koju proizvodi mikorizirana biljka. Raju i suradnici (1990.) proučavali su usvajanje minerala u šećernoj trski koja je bila kolonizirana s *G. macrocarpum*. Trska kolonizirana *G. macrocarpum* ukazala je na veći sadržaj minerala u nadzemnom dijelu biljke, nego one kolonizirane *G. fasciculatum* i *G. intraradices* ili nekolonizirane biljke na rasponu temperature od 20 – 30°C. Ova pojava se može objasniti većom apsorpcijskom površinom mikorize *G. macrocarpum* koja nastaje zbog izduženih hifa.

4.3. Reakcije mikoriziranih biljaka na zagađenje zraka

Velike površine šuma, osobito šume smreke (*Picea abies* L.), su oštećene zbog različitih onečišćenja, a jedan od njih je i zagađenje zraka (Slika 13.). Propadanje šuma, uslijed zagađenja zraka, generalno je povezano s degradacijom tla, nedostatkom minerala tla, propadanjem korijena i mikoriznom disfunkcijom (Majstrik, 1990.). Njemački znanstvenici su zaključili da su biljke s obligatnom mikorizom vrlo osjetljive na polutante u zraku i prve propadaju. Biljke bez mikorize, s endomikorizom ili s endomikorizom i fakultativnom ektomikorizom su tolerantne na zagađenje zraka (Heyser i sur., 1988.).



Slika 13. Posljedice izazvane onečišćenjem zraka (<https://www.fs.usda.gov/>).

4.4. Reakcije mikoriziranih biljaka na kisele kiše / pH

Mikorizne gljive se razlikuju prema reakcijama na kiselost kiša. Generalno, mikorizne infekcije su osjetljivije, nego sami korijen sadnica na kisele kiše (Simmons i Kelly, 1989). Prema pokusu Kattner – a (1990.) na *Picea abies*, kada su sadnice s razvijenom mikorizom sadili u tlo donešeno iz područja uništenog kiselim kišama, mikorizirane sadnice su pokazale otpornost prema kiselim kišama. Istraživanja su, također, vršena i na soji, koja je inokulirana s *Glomus geosporum* i kroz 13 tjedana stimulirana s kišom na pH 5.5, 4.0, 3.2, i 2.8 (Brewer i Heagle, 1983.). Kiša nije utjecala niti na folijarni sadržaj minerala, niti na vegetativni rast, niti na prinos. Jedini negativni učinak je što je *Glomus geosporum* proizveo 39 klamidospora manje po gramu korijena na pH 2.8.



Slika 14. Posljedice kiselih kiša u šumi *Picea abies*

(https://www.123rf.com/photo_16776340_dead-forest-in-plockenstein-germany.html).

5. UTJECAJ MIKORIZNIH GLJIVA NA VOĆARSKE KULTURE

U našem okruženju često nailazimo na degradirana tla niske pH vrijednosti, teška tla s visokim sadržajem gline, teško obradiva tla i, uglavnom, tla koja nisu plodna niti produktivna. Zbog relativno niskog sadržaja minerala u tlu biljke su osjetljive na vanjske stresove, patogene, štetnike i imaju manji prinos. Ovakav način gospodarenja treba izbjegavati, a jedan način je pomoću simbioze korijena i gljive, tj. mikorizama. Gljive su najpoznatije u svojoj ulozi povećanja usvajanja minerala iz tla. Zbog svog pozitivnog utjecaja, mikorize moraju predstavljati jednu od najbitnijih komponenti svake održive poljoprivrede. Njihovo najbolje djelovanje pokazalo se u tlima s niskim sadržajem fosfora, gdje ispiranje pojedinih minerala utječe inhibitorno na produktivnost i gdje financijska situacija malih poljoprivrednika onemogućava njihovu konkurentnost zbog visokih cijena sintetičkih gnojiva. Osim već navedenih benefita, mikorize utječu i na povećanje otpornosti na zemljišne patogene, na smanjenje korova, na smanjenje oštećenja od toksičnih metala i na poboljšanje strukture tla (Picone, 2002.).

Najpoznatija uloga mikoriza je povećanje sposobnosti biljke domaćina da usvaja minerale iz tla, a najviše fosfor (Marschner i Dell, 1994.). Većina voćaka koje su zakržljale u sterilnim uvjetima pokazati će snažan, robustan rast ukoliko se aplicira fosfor ili mikoriza. U našim tlima nedostatak fosfora je vrlo česta pojava zbog toga što gotovo 80% apliciranog fosfora nije odmah pristupačno biljci jer se veliki dio unesenog fosfora transformira u nepristupačne oblike (Diederichs i Moawad, 1993.). Mikorize mogu povećati efikasnost aplikacije fosfora i time smanjiti količinu gnojiva potrebnu za optimalan rast biljke (Sieverding, 1991.). Osim fosfora, ishrana drugim elementima je poboljšana mikoriznom kolonizacijom. Dušik se bolje usvaja kod voćaka koloniziranih mikorizom, nego kod nekoloniziranih istom (Marschner i Dell, 1994.). Usporedno s nekoloniziranim biljkama, mikorizirane biljke mogu bolje usvajati K, Ca, Fe, Mg, S, Cu i Zn kada su ti elementi u deficitu (Saif, 1987.). AM gljive apsorbiraju hranjive tvari i istog anorganskog dijela kao i korijen, ali su gljive efikasnije (Diederich i Moawad, 1993.). To je rezultat hifa gljive koje su puno tanje od korijenovih dlačica te je omjer površine i volumena hifa puno veći nego korijen biljke. Također, hife se izdužuju nekoliko centimetara izvan zone korijena.

Jedna od najbitnijih, a do sada podcijenjenih, uloga mikorize je njihova sposobnost stabilizacije agregata tla i poboljšanja strukture tla. Stabilni agregati su bitni za kvalitetnu aeraciju i pomažu u sprječavanju erozije vjetrom ili vodom (Miller i Jastrow, 1992.). Kada je struktura tla poboljšana, korijenje i zemljišne gljive mogu lakše prodirati kroz tlo, oborine se lakše infiltriraju, tlo zadržava više vlage i sprječava se ispiranje. Razgranata mreža korijenovih dlačica i hifa fizički sjedinjuje dijelove tla i „cementira“ ih u veće agregate, tj. makroagregate (>1mm) izlučivanjem polisaharida i glikoproteina (Picone, 2002.). U voćnjacima na zatravnjenim tlima AM gljive predstavljaju bitnije agente u vezivanju agregata, nego korijenje ili organska tvar (Miller i Jastrow, 1990.).

Česta ograničenja produktivnosti biljaka u kiselim tlima su visoke koncentracije iona teških metala i njihovih oksida (Sanchez, 1976.). U nekim istraživanjima, kolonizacije mikoriza utjecale su na reduciranje štetnog efekta Al, Fe, Zn, Ni i Cu smanjivanjem njihove koncentracije u biljnom tkivu (Koslowsky i Boerner, 1989.). Najvjerojatniji razlog smanjenja koncentracije teških metala u tkivu biljke je poboljšano usvajanje fosfora jer se time smanjuje stres uzrokovan teškim metalima. Mikorizne gljive mogu smanjiti štetu imobilizacijom pojedinih metala (Fe, Ni, Zn) u korijenu (Kaldorf i sur., 1999.).

Arbuskularne gljive igraju bitnu ulogu u zaštiti višegodišnjeg nasada od zemljišnih patogena i nematoda. Abdalla i Abdel – Fattah (2000.) dokazali su efikasnost AM gljive protiv zemljišnih gljiva (*Fusarium solani* i *Rhizoctonia solani*) koje uzrokuju trulež kikirikija (*Arachis hypogea* L.). Iako je efikasnost mikoriza dobro opisana u radovima, vrlo malo znamo o samom mehanizmu zaštite korijena (Azcon – Aguilar i Barea, 1996.). Najvjerojatniji razlog je poboljšana ishrana biljaka. Također, mogući razlozi su i kompeticije između mikorizne gljive i patogena za produktima fotosinteze ili kompeticija za kolonizacijsko mjesto na korijenu. Biljke kolonizirane AM gljivom proizvode eksudate koji utječu na mikrobnu zajednicu u rizosferi. Ekstrakti iz AM korijena reduciraju proizvodnju sporangija i zoospora zajedničkog patogena *Phytophthora cinamoni* (Picone, 2002.). Također, rizosfera AM biljaka ima manje populacije patogenih *Fusarium* vrsta i veće populacije aktinomiceta koje imaju antagonističko djelovanje prema patogenima (Azcon – Aguilari Barea, 1996.).

Najčešći korovi u voćnjacima su biljke iz porodice *Poaceae*, a to su jednogodišnje biljke. Većina biljaka koje nemaju koristi od mikoriza su jednogodišnje biljke iz porodice trava (*Poaceae*). Mikorizne gljive mogu suzbiti postojanost trava direktno i indirektno.

Indirektno suzbijanje potječe iz interakcije višeg reda – mikorize mogu posredovati u kompeticiji između biljaka koje nisu domaćini gljivama i biljkama koje su domaćini mikoriznim gljivama (Grime i sur., 1987.). U kompeticiji, mikorizirane biljke mogu djelovati antagonistički i inhibitorno na nemikorizirane biljke. U istraživanjima u lončanicama s biljkama, koje nisu domaćin mikorizi (*Amaranthus*, *Chenopodium*, *Polygonum*, *Rumex*, *Portulacca* i *Brassica*), inokulacija tla s AM gljivama smanjila je biomasu trava za oko 60% (Jordan, Zhang i Huerd, 2000.). Prisutnost AM gljiva mogu smanjiti i klijanje trava (Francis i Read, 1995.). Direktni negativni utjecaj AM gljive na biljke koje nisu domaćini mikorizi se ogledaju u njihovom utrošku ugljika i kemijskim eksudatima (Francis i Read, 1995.). Ekstrakti iz mikoriziranih tala inhibiraju razvoj korijena biljaka koje nisu domaćini.

5.1. Utjecaj mikoriza na rast i razvoj vinove loze (*Vitis vinifera* L.)

Gnojdba vinove loze je esencijalna jer određuje funkcije loze i kvalitetu te kvantitetu vina. Fertilizacija ovisi o biljci, kvaliteti tla i vrsti uzgoja. Većina tala gdje se uzgaja vinova loza su siromašna hranjivim tvarima.

Poznato je da se mikozira javlja obično kod niskog sadržaja minerala u biljci ili niskog sadržaja minerala u tlu (najčešće fosfora) (Smith i Read, 2008.). U suprotnom, visok sadržaj dušika i fosfora u biljci ili tlu reducira pojavu mikoriznih kolonizacija. Također, utjecaj mikorize na usvajanje hranjivih tvari može ovisiti i o strukturi korijenovog sustava. Struktura korijena vinove loze obično je niske gustoće i velikog dijametra, što ovisi o podlozi na koju je plemka kalemljena, ali i o zahvatima u vinogradu. Zbog toga mikoriza može imati bitnu ulogu u povećanju biomase, tj. volumena korijena, a time utječe na usvajanje adekvatne količine vode i hranjivih tvari (Slika 15.). Kada mikoriza kolonizira biljku, usvajanje minerala se može odvijati putem micelija i putem korijenovih dlačica, što uvelike povećava sposobnost biljke da usvoji minerale iz tla.



Slika 15. Razlike u razvoju između mikorizirane i nemikorizirane sadnice vinove loze (<https://www.naturalorganicwarehouse.com>).

5.1.1. Usvajanje fosfora

Nedostatak fosfora u vinogradima je rijetka pojava zbog limitirane potrebe za fosforom i zbog dovoljne količine fosfora u većini vinograda koje nastaje remobilizacijom iz zaostale kore, drveta ili korijenja (Jackson, 2014.). Nedostatak fosfora je opisan u vinogradima u Australiji (Tulloch i Harris 1970.), Francuskoj (Champagnol, 1978.), Njemačkoj (Gärtel, 1965.) i SAD-u (Cook i sur., 1983.). Bitnu ulogu u takvim tlima igraju mikorize, koje daju doprinos u usvajanju fosfora. Najčešći oblik fosfora koje biljke usvajaju je topivi HPO_4^{2-} , koji je u tlu teško dostupan zbog svoje izrazito male mobilnosti. Mikorizirani korijen vinove loze povećava sposobnost usvajanja fosfora zbog svojih hifa koje se rasprostiru izvan površine korijenovog sustava i manjih su dimenzija te prodiru u puno sitnije pore tla (Harrison, 1999).

5.1.2. Usvajanje dušika

Usvojeni dušik iz tla vrlo je bitan element koji utječe na metabolizam vinove loze i izgradnju drvnih dijelova (Wermelinger i sur., 1991.). Od svih elemenata dušik je najzaslužniji za rast i razvoj vinove loze te količinu i kvalitetu grožđa. Adekvatne količine dušika utječu na brži rast i razvoj mladih presadnica vinove loze i osiguravaju brzi rast mladica u proljeće.

Poznato je da arbuskularne mikorize mogu igrati bitnu ulogu u usvajanju dušika iz tla (Smith i sur., 2010.), iako uloga dušika u AM simbiozi nije toliko jasna kao uloga fosfora. AM gljive imaju sposobnost usvajanja dušika u obliku NO_3^- , NH_4^+ kao i organski dušik (Whiteside i sur., 2012., Talbot i Treseder, 2010., Hodge i sur., 2001.). Kod vinove loze usvajanje dušika iz tla preko mikorize može utjecati na povećanje biomase biljke (Karagiannidis i sur., 2007.). Ovisno o tome u kojem se obliku dušik nalazi u gnojivu, gnojidba može povećati masu suhe tvari mikorizirane biljke. Dušik u obliku NO_3^- najbolje utječe na povećanje mase suhe tvari, dok urea reducira AM kolonizaciju i sporulaciju. Osim anorganskog dušika, poznato je da AM gljive mogu usvajati organski oblik dušika iz razgrađene organske tvari (Hodge i Fitter, 2010.).

5.1.3. Povećanje tolerancije na stres

Abiotski stres prouzrokuje povećan gubitak produktivnosti biljaka. Vinova loza nije izuzetak i suočava se s nekoliko abiotskih stresova tijekom svog životnog vijeka. Suša, salinitet i teški metali su bitan problem u gotovo svakom dijelu svijeta. Sposobnost AM gljive da poveća toleranciju biljaka na stres poznata je duže vrijeme, a njen utjecaj u održivoj poljoprivredi biti će od presudnog značaja za kvalitetu tla i produktivnost biljaka (Smith i Read, 2008.).

5.1.3.1. Voda

Sadržaj vode u tlu i usvajanje vode od strane biljaka su ključni faktori za razvoj i prinos vinove loze te kvalitetu grožđa. Nedostatak vode u vinogradima je vrlo česta pojava i može utjecati negativno na fotosintezu i prinos.

Mikorizne gljive su poznate po tome što povećavaju usvajanje vode od strane biljke. Izrazito stvaranje vanjskog micelija utječe na povećanje korijenovog volumena, a time i na povećanje površine usvajanja. Hife gljive su puno sitnije i prodiru do sitnijih pora od korijenovih dlačica te mogu usvojiti vodu koja je biljci u pravilu nedostupna.

Postoji nekoliko radova koji su se bavili utjecajem AM gljive na usvajanje vode iz tla. Na primjer u Mađarskoj, Donkó i suradnici (2014.), došli su do zaključka da je stupanj kolonizacije u tlu pri nedostatku vode bio značajno veći, nego s adekvatnom opskrbljenosti vodom. Kolonizirane biljke vinove loze mogu pojačano usvajati vodu i gljiva omogućuje lozi da se bori sa stresom. Pozitivan učinak AM gljive ovisi i o podlozi vinove loze. Razvoj korijena tijekom toplog i suhog razdoblja u proljeće utječe na rast korijena u dubinu. Takvo korijenje slabije ovisi o mikorizi i može većinom samo usvajati vodu. U suhom tlu rast korijena u dubinu je otežan zbog smanjenog turgora i takav korijen je idealan za razvoj mikorize.

5.1.3.2. Salinitet

Salinitet tla se definira kao količina otopljenih soli u tlu i predstavlja jedan od bitnijih faktora koji utječu ograničavajući na produktivnost biljaka, najviše u aridnim i semiaridnim klimama mediteranskog područja (Belew i sur., 2010.). Glavne posljedice saliniteta su: a) stvaranje osmotskog stresa koji sprječava transpiraciju i fotosintezu (Shannon i Grieve, 1998.) i b) uvođenje promjena u mineralnom balansu koji dovodi do poremećaja metabolizma i promjenu fiziološkog mehanizma (Hasegawa i sur., 2000.), a što dovodi do sprječavanja rasta biljke.

Poznato je da se AM gljive prirodno pojavljuju u zaslanjenim tlima i utječu na smanjenje stresa izazvanog salinitetom tako što utječu na povećanje usvajanja elemenata kao što su: P, N, Zn, Cu i Fe (García i Mendoza, 2007.). Pобољшanje usvajanja fosfora predstavlja glavni faktor u sprječavanju stresa mikoriziranih biljaka u zaslanjenim tlima. Iako salinitet utječe na smanjen razvoj biljaka, vegetativni rast se povećava kod mikoriziranih biljaka (Belew i sur., 2010.).

5.1.3.3. Teški metali

Arbuskularno - mikorizne gljive, otporne na teške metale, izolirane su iz zagađenih tala i kao takve su otpornije na teške metale, nego one iz nezagađenih tala (del Val i sur., 1999.). AM gljive imaju različite strategije u borbi protiv štetnog utjecaja teških metala i veliki broj znanstvenika istražuje tu otpornost.

Mikorizne gljive u simbiozi s biljkama mogu na tlima bogatim teškim metalima (npr. Ni) utjecati na fitoremedijacijske strategije čišćenja tala od teških metala (Göhre i Paszkowski, 2006.). Također, osim boljeg usvajanja fosfora i dušika preko micelija, gljive imaju i puferni efekt kod pojave kadmija te tako reduciraju toksičnost izazvanu kadmijem (Rivera-Becerril i sur., 2002.). Imobilizacija metala u biomasi gljive glavni je mehanizam kojim AM biljke mogu povećati toleranciju na teške metale.

5.2. Utjecaj mikorize na rast i razvoj jabuke (*Malus domestica* L.)

Mikorize se u voćnjaku jabuke javljaju najviše u stresnim uvjetima, tj. u uvjetima nedostatka hranjivih tvari, vode ili u zaslanjenim tlima. U uvjetima adekvatne gnojide, dobre pH vrijednosti i dobre opskrbe vodom, mikorize ne predstavljaju ključnu ulogu u usvajanju hranjivih tvari ili vode. Trenutno postoji jako malo radova o utjecaju mikorize na rast i razvoj jabuke. Najviše su radovi bazirani na usvajanje hranjivih tvari od kojih su gotovo svi pokazali iste rezultate, a to su bolje usvajanje najprije fosfora i dušika, ali i drugih makro i mikroelemenata.

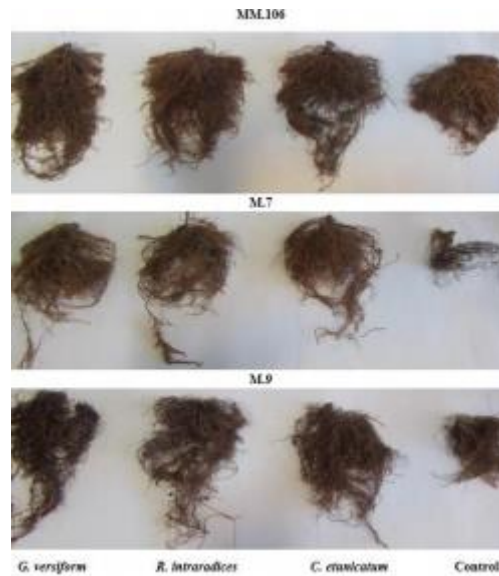
5.2.1. Usvajanje hranjivih tvari

Bitna uloga mikoriza je poboljšano usvajanje hranjivih tvari, najprije fosfora, a u nekim uvjetima i slabo pokretnog cinka i bakra (Gnekow i Marschner, 1989.). Istraživanje Gaštoła i suradnika (2013.) ukazalo je na pozitivan efekt mikoriza na sadržaj hranjivih tvari u listu i korijenu jabuke. Biljke inokulirane AM gljivom imale su značajno veći sadržaj dušika, fosfora, kalija i bora (N, P, K i B) u izbojima i veći sadržaj dušika, sumpora, bakra, željeza, mangana, molibdena i titana (N, S, Cu, Fe, Mn, Mo i Ti). Analizom korijena pokazalo se da biljke imaju veći sadržaj aluminija, barija, litija, kadmija, olova i vanadija (Al, Ba, Li, Cd, Pb i V), ali pod AM inokulacijom sadržaj tih kationa je bio bitno smanjen. To ukazuje i na činjenicu da mikoriza štiti biljke od štetnog utjecaja teških metala.

5.2.2. Razvoj podloge

Hosseini i Gharaghani (2015.) vršili su istraživanje na podlogama MM106, M7 i M9 s mikoriznim gljivama *Glomus versiforme*, *Rhizophagus intraradices* i *Claroideoglomus etunicatum*. Rezultati istraživanja pokazali su da je *G. versiforme* značajno superioran u gotovo svim promatranim parametrima u usporedbi s ostala dva tretmana (Slika 16.).

Podloga MM106 pokazala je značajno bolje rezultate u gotovo svim parametrima rasta u usporedbi s ostala dva tretmana.



Slika 16. Rezultati istraživanja utjecaja AM na razvoj podloge jabuke (Hosseini i Gharaghani, 2015.).

5.2.3. Tolerancija na salinitet

Zbog sve češće zaslanjenosti tala, pogotovo u mediteranskim područjima, Yang i suradnici (2014.) vršili su istraživanje o utjecaju AM na povećanje otpornosti na salinizaciju tla. Inokulirane sadnice izložene su na 0, 2‰, 4‰ i 6‰ saliniteta. Rezultati su pokazali da AM biljke imaju povećanu toleranciju na 0, 2‰ i 4‰ saliniteta u usporedbi s nemikoriziranim sadnicama jabuke. Biljka reagira na način da izdužuje korijen koji penetrira u dublje horizonte tla i na taj način poboljšano usvaja hranjive tvari i vodu.

5.3. Utjecaj mikorize na rast i razvoj masline (*Olea europea* L.)

Maslina je, kao i vinova loza, jedna od najraširenijih biljaka na mediteranskom području. Mediteranska područja su općenito slabo opskrbljena hranjivim tvarima i vodom te često imaju visok stupanj saliniteta. Baš u uvjetima niskog sadržaja vlage te hranjivih tvari, mikorize imaju najbolji učinak.

Kao i kod ostalih biljnih vrsta, mikorize se najviše ogledaju u povećanom usvajanju hranjivih tvari, vode, sprječavanju stresa i sprječavanju pojave patogena. Mikoriza korijenu masline povećava volumen, tj. apsorpcijsku površinu, ali i hife mikoriza imaju bolju apsorpcijsku moć od samih korijenovih dlačica. Za mikorize je poznato da najbolje utječu na usvajanje fosfora, ali i kalcija, cinka i drugih minerala iz tla (Radić, 2013.). Između mikorizne gljive i biljke odvija se i razmjena hormona rasta, što dodatno otežava pojavu patogena iz tla (Radić, 2013.). Mrežama svojih hifa u tlu utječu na poboljšavanje strukture tla te izlučuju glomalin, koji je vrlo bitan za vezanje agregata tla, što utječe na smanjivanje stupnja erozije tla (Radić, 2013.).

Korijen sadnica maslina u velikom broju slučajeva je slabo razvijen, što utječe na povećani stres prilikom presađivanja. Smatra se da mikoriza može igrati bitnu ulogu u sprječavanju stresa prilikom presađivanja na način da obogaćuje biljku vodom i hranjivim tvarima. Zbog toga danas postoje razni komercijalni preparati koji sadrže mikorizne gljive, a nazivaju se bioregulatorima ili biognojivima. Vrlo je bitno odabrati soj gljiva koje se najbolje prilagođavaju maslini, ali i tipu tla, klimatskim uvjetima i drugo. To znači da neće svaki soj gljiva imati isti učinak na maslinu (Radić, 2013.).

Konvencionalna poljoprivreda je zbog intenzivne primjene pesticida utjecala na značajno smanjenje života u tlu pa tako i autohtonih zajednica mikoriznih gljiva. Upravo u tim tlima se preporuča primjena cjepiva s mikoriznim gljivama koje će obogatiti život u takvom tlu (Radić, 2013.).

6. MIKORIZA I MIKROPROPAGACIJA

Mikropropagacija je metoda brzog razmnožavanja na umjetnoj hranjivoj podlozi u *in vitro* uvjetima. Zbog postizanja kontroliranih vanjskih uvjeta, ova metoda je brzo postala sve prihvaćenija jer se proizvodi sadni materijal koji je očišćen od bakterija, virusa, gljiva i drugih patogena te na taj način se utječe na povećanje kvalitete i kvantitete sadnog materijala (Šutina, 1977.).

Najveći problem kod sadnog materijala proizvedenog mikropropagacijom je proces aklimatizacije. To je proces prilagođavanja biljaka vanjskim uvjetima okoline. Prilikom tog procesa veliki broj biljaka ugiba zbog prevelikog stresa izazvanog naglom promjenom agroekoloških uvjeta. Jedan od načina savladavanja aklimatizacije je inokulacija sadnog materijala mikoriznim gljivama.

Krishna i suradnici (2005.) vršili su biokemijsku analizu na biljčicama dobivenim mikropropagacijom i inokuliranim AM gljivama tijekom procesa aklimatizacije. Kemijske analize biljne tvari vinove loze pokazale su da inokulacija mikoriznim gljivama, prilikom aklimatizacije, rezultira akumulacijom klorofila, karotenoida, prolina, fenola i enzima kao polifenol oksidaza ili nitrat reduktaza (NADPH) (Krishna i sur., 2005.). Mikorizirane biljčice pokazale su poboljšano preživljavanje i povećanu toleranciju na stres prilikom privikavanja na vanjske uvjete. Mikorizirane biljke su imale i poboljšan fiziološki i nutritivni status, viši relativni sadržaj vode i veću stopu fotosinteze (Krishna, 2005.). Mikorizirane biljke su usvojile i veći sadržaj dušika, fosfora, magnezija i željeza, što prvenstveno može biti biokemijska promjena koja je izazvana mikoriznom simbiozom (Krishna, 2005.).

7. ZAKLJUČAK

Potrebe za hranom su sve veće, a uvjeti za njezinu proizvodnju sve lošiji. Zato mikorize igraju bitnu ulogu u savladavanju stresnih uvjeta okoline i podižu produktivnost biljaka te konkurentnost poljoprivrednih gospodarstava. Najbolji utjecaj mikoriza pokazao se u siromašnim tlima s niskim sadržajem vode i hranjivih tvari; u slanim tlima te tlima s niskim pH i tlima bogatim teškim metalima. Zbog needuciranosti poljoprivrednika, ali i zbog ne obavljanja kemijskih analiza tla, voćnjaci i vinogradi su sve siromašniji hranjivim tvarima. Zbog lošijih klimatskih uvjeta voćnjaci su često i siromašni vodom, a oni koji su navodnjavani bogati su teškim metalima. U takvim uvjetima mikoriza igra vrlo važnu ulogu u poboljšanju usvajanja hranjivih tvari i vode te sprječavanju stresa izazvanog teškim metalima i solima. Hife gljiva su sitnije od korijenovih dlačica te prodiru dublje u sitnije pore tla gdje korijenove dlačice ne mogu doći, što omogućava bolje usvajanje teško dostupne vode i hranjivih tvari. Također, hife prodiru u područje tla izvan dosega korijenovog sustava te osiguravaju bolju ishranjenost biljke. U slanim tlima voćke reagiraju izduživanjem korijena koji prodiru u dublje slojeve tla i na taj način lakše usvaja vodu i hranjive tvari. U tlima s visokim sadržajem teških metala mikoriza je pokazala pozitivan učinak. Glavno djelovanje mikorize ogleda se u imobilizaciji velike količine raznih teških metala prisutnih u tlu. Osim usvajanja veće količine fosfora i dušika, gljive djeluje puferno prema nekim teškim metalima i time sprječavaju moguću toksičnost. Obradom dostupne literature može se zaključiti da je utjecaj mikorize pozitivan na gotovo sve voćne vrste. Pregledom i obradom dostupne znanstvene literature možemo zaključiti da mikoriza predstavlja bitan segment u proizvodnji poljoprivrednih proizvoda i održavanju biljnih vrsta u stresnim uvjetima.

8. POPIS LITERATURE

1. Abdalla, M.E., Abdel-Fattah, G.M. (2000.): Influence of the endomycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on development of peanut pod rot disease in Egypt. *Mycorrhiza*, 10:29-35.
2. Anderson, C.P., Sucoff, E.I., Dixon, R.K. (1987.): The influence of low soil temperature on the growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal *Fraxinus pennsylvanica*. *Can. J. For. Res.* 17:951-956.
3. Azcon-Aguilar, C., Barea, J.M. (1996.): Arbuscular mycorrhizas and biological control of soilborne plant pathogens – an overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza*, 6:457-464.
4. Belew, D., Astatkie, T., Mokashi, M.N. (2010.): Effects of salinity and mycorrhizal inoculation (*Glomus fasciculatum*) on growth responses of grape Rootstocks (*Vitis* spp.). *South. Afr. J. Enol. Vitic.* 31:82–87.
5. Beijerinck, M.W. (1888.): Die Bacterien der Papilionaceen – knollchen. *Botanische Zeitung*. 46:797-804.
6. Bonfante - Fasolo, P., Gianinazzi – Pearson, V. (1982.): Ultrastructural Aspects of endomycorrhiza in the Ericaceae. III. Morphology of dissociated symbionts and modifications occurring during the irreassociation in axenic culture. *New Phytol.* 91:691-704.
7. Bowen, G.D., Theodorou, C. (1973.): In: *Ectomycorrhizae: Their Ecology and Physiology*. G.C. Marks, and T.T. Kozlowski, eds., Academic Press, New York 107-150.
8. Brewer, P.F., Heagle, A.S. (1983.): Interactions between *Glomus geosporum* and exposure of soybeans to ozone or stimulated acid rain in the field. *Phytopath.* 73:1035-1040.
9. Brundrett, M.F., Piche, Y., Peterson, R.L. (1985): A developmental study of the early stages in vesicular-arbuscular mycorrhiza formation. *Can.J.Bot.* 63:194.
10. Callaham, D., Del Tredici, P., Torrey, J.G. (1978.): Isolation and cultivation *in vitro* of the actinomycete causing root nodulation in *Comptonia*. *Science*, 199: 899-902.
11. Carling, D.E., Brown, M.F. (1982.): Anatomy and physiology of vesicular-arbuscular and nonmycorrhizal roots. *Phytopath.* 72:1108-1114.

12. Champagnol, F. (1978.): Quelques problemes des vignobles des sables littoraux mediterraneens. *Progres Agricole et Viticole*.
13. Chilvers, G.A. (1968.a): Some distinctive types of eucalypt mycorrhiza. *Aust.J.Bot.* 26:49-70.
14. Cook, J.A., Ward, W.R., Wicks, A.S. (1983.): Phosphorus deficiency in California vineyards. *Calif. Agric.*
15. Cooper, K.M. (1984.): In: VA mycorrhiza, C.L.Powell i D.J. Bagyaraj, eds., CRC Press, Boca Raton, FL. 155-1286.
16. Cox, G., Tinker, P.B. (1976.): Translocation and transfer of nutrients in vesicular arbuscular mycorrhizas, 1, The arbuscule and phosphorus transfer: a quantitative ultrastructural study. *New Phytol.* 77:371-378.
17. Cullings, K.W., Szaro, T.M., Bruns, T.D. (1996.): Evolution of extreme specialization within a line age of ectomycorrhizal fungi epiparasites. *Nature* 379:63-60.
18. Davies, F.T., Potter, J.R., Linderman, R.G. (1993.): Drought resistance of mycorrhizal pepper plants independent of leaf P concentration response in gas exchange and water relations. *Physiol. Plant.* 87:45-53.
19. Diederichs, C., Moawad, A.M. (1993.): The potential of VA mycorrhizae for plant nutrition in the tropics. *Angew. Bot.*, 67:91-96.
20. Donkó, Á., Zanathy, G., Èros-Honti, Z. i sur. (2014.): Changes of mycorrhizal colonization along moist gradient in a vineyard of Eger (Hungary). *Acta Univ. Sap. Agric. Environ.* doi:10.2478/ausae-2014-0008.
21. Francis, R., Read, D.J. (1995.): Mutualism and antagonism in the mycorrhizal symbiosis, with special reference to impacts on plant community structure. *Can. J. Bot.*, 73:S1301-S1309.
22. García, I.V., Mendoza, R.E. (2007.): Arbuscular mycorrhizal fungi and plant symbiosis in a saline-sodic soil. *Mycorrhiza* 17:167–174. .
23. Gärtel. W. (1965.): Über den diagnostischen Wert des Blattanalyse bei der Identifizierung von Ernährungsstörungen bei Reben. *Vignes. Vins.* 138:25–29.
24. Gaštoł, M., Domagała-Świątkiewicz, I., Bijak, M. (2013.): The effect of mycorrhizal inoculation and phosphorus application on the growth and mineral nutrient status of apple seedlings. 39: 288-299.

25. Gnekow, M.A., Marschner, H. (1989.): Role of VA-mycorrhiza in growth and mineral nutrition of apple (*Malus pulmila* var. *domestica*) rootstock cuttings. *Plant and Soil* 119:285–293.
26. Gianinazzi – Pearson, V., Gianinazzi, S., Guillemin, J.P., Trouvelot, A., Duc, G. (1991.): Genetic and cellular analysis of the resistance to vesicular-arbuscular (VA) mycorrhizal fungi in pea mutants, in: *Advances in Molecular Genetics of Plant – Microbe Interactions*. H. Hennecke and D.P.S. Verma, eds., Kluwer Academic Publishers, 336-342.
27. Gianinazzi – Pearson, V., Smith, S.E., Gianinazzi, S., Smith, F.A. (1991.): Enzymatic studies on the metabolism of vesicular arbuscular mycorrhizas V, Is H⁺-ATP-hydrolysing enzyme a component of ATP-hydrolysing activities in plant-fungus interfaces. *New Phytol.* 117:61-74.
28. Giovannetti, M., Sbrana, C., Avio, L., Citernesi, A.S. (1991.): Appressorium formation in VAM fungi in presence of host and non-host plants, (Abs), *Fungal Cell Biology: Cytology and Ultrastructure*, April 1991, Portsmouth U.K.
29. Giovannetti, M., Sbrana, C., Avio, L., Citernesi, A.S., Logi, C. (1993.): Differential hyphal morphogenesis in arbuscular mycorrhizal fungi during preinfection stages. *New Phytol.* 125:587-593.
30. Göhre, V., Paszkowski, U. (2006.): Contribution of the arbuscular mycorrhizal symbiosis to heavy metal phytoremediation. *Planta.* 223:1115–1122.
31. Graham, J.H., Leonard, R.T., Menge, J.A. (1981.): Membrane-mediated decrease in root exudation responsible for phosphorus inhibition of vesicular-arbuscular mycorrhiza formation. *Plant Physiol.* 68:548-552.
32. Grime, J.P. i sur. (1987.): Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature*, 328:420-422.
33. Hadley, G. (1982.): *Orchidmycorrhiza, om: Orchid Biology: Reviews and Perspectives*, Cornell University Press, Ithaca, New York, 83-188.
34. Harrison, M.J. (1999.): Molecular and cellular aspects of the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol.* 50:361–389.
35. Harley, J.L., Smith, S.E. (1983): *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, London.
36. Hasegawa, K., Matsushita, M., Kitajima, A. (2000.): Effect of trunk strapping time on fruit set and quality in Persimmon cv. Matsumotowase fuyu, II International Persimmon.

37. Heyser, W., Ike, J., Meyer, F.H. (1988.): Tree decline and mycotrophy. *Allgem. Forstzeitschrift*. 43:1174-1175.
38. Hodge, A., Champbell, C.D., Fitter, A.H. (2001.): An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. *Nature* 413, 297-299.
39. Hodge, A., Fitter, A.H. (2010.): Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. *Proc. Natl. Acad.Sci.USA*107:13754–13759. doi:10.1073/pnas.1005874107//DCSupplemental.
40. Hosseini, A. i Gharaghani, A. (2015.): Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Growth and Nutrient Uptake of Apple Rootstocks in Calcareous Soil. *International Journal of Horticultural Science and Technology* Vol. 2, No. 2; 173-185. Department of Horticultural Sciences, College of Agriculture, Shiraz University, Shiraz, Iran.
41. <http://agrocode.com/en/>
42. <http://paulovnija.hr/ektomikoriza/>
43. <https://mycorrhizas.info/>
44. <https://mycorrhizas.info/#intro>
45. <https://mycorrhizas.info/ecm.html#S4>
46. <http://www.davidmoore.org.uk/>
47. <https://www.naturalorganicwarehouse.com>
48. <https://www.emaze.com/>
49. <https://www.fs.usda.gov/>
50. Jackson, R.S. (2014.): *Wine science: principle and applications*. Science, Elsevier.
51. Jordan, N.R., Zhang, J., Huerd, S. (2000.): Arbuscular – mycorrhizal fungi: potential roles in weed management. *Weed Res.*, 40:397-410.
52. Kaldorf, M. i sur. (1999.): Selective element deposits in maize colonized by a heavy metal tolerance conferring arbuscular mycorrhizal fungus. *J.Plant.Physiol.*, 154:718-728.
53. Karagiannidis, N., Nikolaou, N., Ipsilantis, I., Zioziou, E. (2007.): Effects of different N fertilizers on the activity of *Glomus mosseae* and on grapevine nutrition and berry composition. *Mycorrhiza*, 18:43–50.
54. Kattner, D. (1990.): Development of very fineroots of young Norway spruce (*Picea abies* Karst.) exposed to acid rain – results of a simulation experiment in the greenhouse. *Europ. J. For. Patho.* 20:247-250.

55. Koslowsky, S.D., Boerner, R.E.J. (1989.): Interactive effects of aluminum, phosphorus and mycorrhizae on growth and nutrient uptake of *Panicum virgatum* L. (*Poaceae*). *Environ. Pollut.*, 61:107-125.
56. Krishna, H., Singh, S.K., Sharma, R.R., Khawale, R.N., Grover, M., Patel V.B. (2005.): Biochemical changes in micropropagated grape (*Vitis vinifera* L.) plantlets due to arbuscular-mycorrhizal fungi (AMF) inoculation during ex vitro acclimatization. *Scientia Horticulturae*. Volume 106, Issue 4, 554–567.
57. Lawor, D.W. (1979.): In: *Stress Physiology in Crop Plants*. H. Mussell i R.C. Staples, eds., John Wiley i sinovi, New York, 303-306.
58. Levy, I., Krikun, J. (1980.): Effect of vesicular-arbuscular mycorrhiza on *Citrus jambhiri* water relations. *New Phytol.* 85:25-32.
59. Levy, Y., Syvertsen, J.P., Memec, S. (1983.): Effect of drought stress and vesicular-arbuscular mycorrhiza on citrus transpiration and hydraulic conductivity of roots. *New Phytol.* 93:61-66.
60. Majstrik, V. (1990.): Ectomycorrhizas and forest decline. *Agricul. Ecosyst. Environ.* 28:325-337.
61. Marschner, H., Dell, B. (1994.): Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant Soil*, 159:89-102.
62. Massicotte, H.B., Melville, L.H., Molina, R., Peterson, R.L. (1993.): Structure and histochemistry of mycorrhizas synthesised between *Arbutusmenziessi* (*Ericaceae*) and two basidiomycetes, *Pisolithus tinctorius* (*Pisolithaceae*) and *Piloderma bicolor* (*Cortacaceae*). *Mycorrhiza* 3:1-11.
63. Meyer, F.H. (1973.): Distribution of ectomycorrhizae in native and manmade forests, in: *Ectomycorrhizae*, G.C. Marks and T.T. Kozlowski, eds., Academic Press. New York and London, 79 – 105.
64. Miller, R., Jastrow, J. (1990.): Hierarchy of root and mycorrhizal fungal interactions with soil aggregation. *Soil Biol. Biochem.*, 22:579-584.
65. Molina, R., Trappe, J. (1982): Lack of mycorrhizal specificity by the ericaceous host *Arbutus menziesii* and genetics. *My cotaxon* 27:404-449.
66. Mosse, B. (1959.a): The regular germination of resting spores and some observations on the growth requirements of an Endogene sp. causing vesicular – arbuscular mycorrhiza. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 42:279-286.

67. Mosse, B. (1959.b): Observations on the extramatrical mycelium of a vesicular – arbuscular endophyte. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 42:439-448.
68. Mukerji, K.G., Chamola, B.P., Singh, J. (2000.): *Mycorrhizal Biology*. Kluwer Academic / Plenum Publishers, New York.
69. Mukerji, K.G., Sabharwal, A., Kochar, B., Ardey, J. (1984.): Vesicular – arbuscular mycorrhizae: Concept and advances, in: *Progress in Microbial Ecology*, K.G. Mukerji, V.P. Agnihotri and R.P. Singh, eds., Print House, Lucknow, India, 489.525.
70. Nelson, C.E., Safir, G.R. (1982.): The water relations of well-watered mycorrhizal and non-mycorrhizal onion plants. *J.Amer. Soc. Hort. Sci.* 107:271-274.
71. Nicolson, T.H. (1959.): Mycorrhizae in the Gramineae, I, Vesicular.arbuscular endophytes, with special reference to the external phase. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 42:421-438.
72. Nicolson, T.H. (1967.): Vesicular – arbuscular mycorrhiza – universal plant symbiosis. *Sci. Prog., Oxford* 55:561-581.
73. Panwar, J.D.S. (1992.): Effect of VAM and Azospirillum inoculation on metabolic changes and grain yield of wheat under moisture stress condition. *Ind. J. Pl.Physiol.* 35:157-161.
74. Peterson, R.L., Piche, Y., Planchette, C. (1984.): Mycorrhiza and their potential use in the agricultural and forestry industries. *Biotechnol. Advan.* 2:101-120.
75. Piche, Y., Ackerley, C.A., Peterson, R.H. (1986.): Structural characteristics of ectendomycorrhizas synthesised between roots of *Pinus resinosa* and E – strain fungus, *Wilcoxina mikolae* var *mikolae*. *New Phytol.* 104:447-452.
76. Picone, C. (2002.): *Tropical Agroecosystems*. Chapter 4: Managing Mycorrhizae for Sustainable Agriculture in the Tropics. Crc press.
77. Radić, T. (2013.): *Budućnost je u mikorizi, skrivenom životu masline*. Institut za jadranske kulture u Splitu.
78. Raju, P.S., Clark, R.B., Ellis, J.R., Maranville, J.W. (1990.): Effects of species of VA mycorrhizal fungi on growth and mineral uptake of sorghum at different temperatures. *Plant Soil*, 121:165-170.
79. Ramos, C., Kaufmann, M.R. (1979.): Hydraulic resistance of rough lemon roots. *Physiol. Plantarum*, 45:311-314.
80. Read, D.J. (1983.): The biology of mycorrhiza in the Ericale. *Can.J.Bot.*, 61:985-1004.

81. Read, D.J. (1992.): The ectomycorrhizal mycelium, in: *Mycorrhizal Functioning*. M.F., Allen, ed., Chapman and Hall, New York, U.S.A. ,102-133.
82. Richardson, K.A., Peterson, R.L., Currah, R.S. (1992.): Seed reserves and early symbiotic protocorm development of *Platanthera hyperlorea* (*Orchideaceae*). *Can.J.Bot.* 70:291-300.
83. Rivera-Becerril, F., Calantzis, C., Turnau, K. i sur. (2002.): Cadmium accumulation and buffering of cadmium-induced stress by arbuscular in three *Pisum sativum* L. genotypes. *J. Exp. Bot.* 53:1177–1185.
84. Robertson, D., Robertson, J. (1982.): Ultrastructure of *Petrospora andromedea* Nuttall and *Sarcodes sanguinea* Torrey mycorrhizas. *New Phytol.* 92:529-551.
85. Robertson, D., Robertson, J. (1985.): Ultrastructural aspects of *Pyrola* mycorrhizas. *Cam.J.Bot.* 63:1089-1098.
86. Sanchez, P.A. (1976.): *Properties and Management of Soils in the Tropics*. John Wiley & Sons, New York.
87. Safir, G.R., Boyer, J.S., Gerdemann, J.W. (1971.): Nutrient status and mycorrhizal enhancement of water transport in soybean. *Plant Physiol.* 49:700-703.
88. Saif, S.R. (1987.): Growth- responses of tropical forage plant species to vesicular – arbuscular mycorrhizae. 1. Growth, mineral uptake and mycorrhizal dependency, *Plant Soil*, 97:25-35.
89. Scaler, P., Peterson, R.L. (1991.): Structure and development of *Pinus banksiana* Wilcoxect endomycorrhizas, *Can. J. Bot.* 69:2135-2145.
90. Shannon, M.C., Grieve, C.M. (1998.): Tolerance of vegetable crops to salinity. *Sci. Horticult. -Amsterdam* 78:5–38.
91. Sieverding, E. (1991.): Ecology of VAM fungi in tropical agrosystems. *Agric. Ecosys. Environ.*, 29:369-390.
92. Simmons, G.L., Kelly, J.M. (1989.): Influence of O₃ rainfall acidity and soil Mg status on growth and ectomycorrhizal colonization of loblolly pine roots. *Water, Air and Soil Pollution* 14:150-171.
93. Smith, S. E., Read, D. J. (2008.): *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, London.
94. Smith, S.E., Read, D.J. (2008.): *Mycorrhizal Symbiosis*. Third Edition, 3rd edn. Academic Press, London.

95. Smith, S.E., Facelli, E., Pope, S., Andrew Smith, F. (2010.): Plant performance in stressful environments: interpreting new and established knowledge of the roles of arbuscular mycorrhizas. *Plant Soil* 326:3–20.
96. Srivastava, D., Kapoor, R., Srivastava, S.K., Mukerji, K.G. (1996.): Vesicular arbuscular mycorrhiza – an overview, in: *Concepts in Mycorrhizal Research*, K.G. Mukerji ed., Kluwer Academic Publishers, Netherland, 1-39.
97. Stroyke, G., Currah, R.S. (1991.): Endophytic fungi from the mycorrhizas of alpine ericoid plants. *Can. J. Bot.* 69:347-352.
98. Strullu, D.G. (1976.): *Recherches de biologie et de microbiologie forestieres, Etudes des relations nutrition, developement et cytologie des mycorrhizes chez le douglas (Pseudotsuga menziesii Mirb.) et les abietacees.* These. Univ. Rennes 1976.
99. Subramanian, K.S., Charest, C. (1995.): Influence of arbuscular mycorrhizae on metabolism of maize under drought stress. *Mycorrhiza* 5:273-278.
100. Suvercha, Mukerji, K.G., Arora, D.K. (1991.): Ectomycorrhizae, in: *HandBook of Applied Mycology. Vol. I*, D.K. Arora, B. Rai, K.G. Mukerji, G.R., Hudson, eds., Marcel Dekker Inc., New York, U.S.A., 187-217.
101. Šutina (Pavlina), R. (1977.): *Kultura vegetacijskog vrška karanfila u uvjetima in vitro.* Magistarski rad. Agronomski fakultet Zagreb, 1-77.
102. Talbot, J.M., Treseder, K.K. (2010.): Controls over mycorrhizal uptake of organic nitrogen. *Sciencedirect. Pedobiologija*, 169 – 179.
103. Trappe, J.M. (1987.): Phylogenetic and ecological aspects of mycorrhiza in the angiosperms from an evolutionary stand point, in: *Ecophysiology of VA mycorrhiza plants*, G. Safir, ed., crc Press, Boca Raton, Florida, 5-25.
104. Trappe, J.M., Fogel, R.C. (1977.): *Range Science Department Science Series (Colorado State Univ, Fort Collins, CO)*, Vol. 26, 205-214.
105. Whiteside, M.D., Digman, M.A., Gratton, E., Treseder, K.K. (2012.): Organic nitrogen uptake by arbuscular mycorrhizal fungi in a boreal forest. *Soil Biol. Biochem.*, 55: 10 – 16.
106. Whittingham, J. (1980): *The biology of mycorrhizae special reference to the ecology of semi-natural lime stone grasslands*, Ph.D.thesis, University of Sheffield, U.K.
107. Wilcox, H.E. (1971.): Morphology of ectendomycorrhiza in *Pinus resinosa*, in: *Mycorrhiza*, E. HacsKaylo, ed., USDA Miscellaneous Publications, 54-68.

108. Zak, B. (1971.): Characterization and identification of Douglas fir mycorrhizae, in: Mycorrhizae, E. Haeskayalo, ed., Proc. 1st NACOM, US Government Printing Office, Washington, DC, 38-53.
109. Zak, B. (1973.): Classification od Ectomycorrhizae, in: Ectomycorrhizae, G.C. Marks and T.T. Kozlowski, eds., Academic Press, New York and London, 43-78.

9. SAŽETAK

Brojna znanstvena istraživanja potvrđuju činjenicu kako je mikoriza jako korisna simbioza korijena viših biljaka i gljive. Zbog različitosti u morfologiji dijeli se na ektomikorizu i endomikorizu, pri čemu ektomikoriza formira micelij izvan staničja korijena, a endomikoriza unutar staničja. Takav odnos korijena i biljke ima veliki broj pozitivnih učinaka, koji se najbolje ogledaju u siromašnim tlima i stresnim uvjetima. Kako se voćnjaci često podižu na siromašnim tlima, mikoriza može biti i neophodna za održivu poljoprivrednu proizvodnju. U siromašnim tlima ona utječe na pojačano usvajanje mineralnih tvari, a najviše fosfora. Također, utječe i na poboljšano usvajanje vode u tlima s niskim sadržajem iste. Ova dva najbitnija učinka su posljedica znatno veće biomase korijenovog sustava, ali i sposobnosti gljive da hifama prodiere u sitnije kapilare u koje korijenove dlačice ne mogu. Ta dva učinka indirektno rezultiraju boljom tolerancijom biljaka na stresne agroekološke uvjete, kao što su niske i visoke temperature, salinitet, pH tla i zagađenje zraka. Bitna uloga mikorize je i sprječavanje usvajanja teških metala, što je vrlo značajno u konvencionalnoj proizvodnji. Utječe i na sprječavanje pojave zemljišnih patogena. Može se zaljučiti da mikoriza može biti ključ proizvodnje u održivoj poljoprivredi. Financijski je vrlo dostupna, smanjuje uporabu skupih mineralnih gnojiva i pesticida, te osigurava biljci povoljan balans hranjiva i vode, što može biti od presudne važnosti u voćarskoj proizvodnji.

Ključne riječi: mikoriza, gljive, korijen, simbioza, održiva poljoprivreda, voćarska proizvodnja

10. ABSTRACT

Numerous scientific researches confirm the fact that mycorrhiza is a very useful symbiosis between roots and fungi. Due to differences in morphology, it is divided into ectomycorrhiza and endomycorrhiza. Endomycorrhiza forms mycellium inside the root tissue and ectomycorrhiza out of the tissue. Such root and fungi association have a large number of positive effects, which are best reflected in poor soils and stress conditions. As the orchards are often planted on poor soils, mycorrhiza may also be necessary for sustainable agriculture. In poor soils it affects the absorption of mineral substances, and most phosphorus. It also contributes to improve water absorption in soils with low content of available water. These two most important effects are a consequence of significantly greater root system biomass but also the ability of fungi to penetrate the hyphae into the smaller soil capillaries in which the root can't penetrate. These two effects indirectly results in better tolerance of plants to stress agroecological conditions such as low and high temperatures, salinity, soil pH and air pollution. The important role od mycorrhiza is to prevent the uptake od heavy metals, which is very important in conventional production. It also affects the prevention of the soil pathogenes. It can be assumed that mycorrhiza can be the key in sustainable agriculture production. It is financially achievable, it reduces the use of expensive mineral fertilizers and pesticides, and provides the plants with favorable balance of nutrients and water, which can be the crucial importance in fruit production.

Key words: mycorrhiza, fungi, root, symbiosis, sustainable agriculture, fruit production

11. POPIS SLIKA

Slika 1. Prikaz različitih kategorija mikoriza (Mukerji i sur., 2000.).

Slika 2. Mikroskopski prikaz arbuskula i vezikula u korteksu korijena (<https://mycorrhizas.info/#intro>).

Slika 3. Poprečni presjek ektomikorize (<http://paulovnija.hr/ektomikoriza/>)

Slika 4. Mikroskopski prikaz Hartigove mreže labirintalnog oblika na *Pinus strobus* L. (<https://mycorrhizas.info/ecm.html#S4>)

Slika 5. Razlika između korijena bez ektomikorize i s ektomikorizom (<https://www.emaze.com/>).

Slika 6. Shematski prikaz ektendomikorize (<http://agrocode.com/en/>).

Slika 7. Erikoidna mikoriza izolirana iz *Woollsia pungens* (Dr. David Midgley, 2002.).

Slika 8. Mikroskopski prikaz uvijenih hifa u epidermalnim stanicama korijenove žile (<https://mycorrhizas.info/>).

Slika 9. Protokorm *Rhizanthella gardneri* inficirani orhidejskom mikorizom (<https://mycorrhizas.info/>).

Slika 10. Mikroskopski prikaz uvijenih hifa (Peletona) u parenhimskom staničju (<https://mycorrhizas.info/>).

Slika 11. Korijen *Arbutus unedo* s Hartigovom mrežom (strijelice), spiralnim hifama (C) i omotačem (M) (<https://mycorrhizas.info/>)

Slika 12. Prodiranje gljive u stanicu domaćina (<http://www.davidmoore.org.uk/>).

Slika 13. Posljedice izazvane onečišćenjem zraka (<https://www.fs.usda.gov/>).

Slika 14. Posljedice kiselih kiša u šumi *Picea abies* (https://www.123rf.com/photo_16776340_dead-forest-in-plockenstein-germany.html).

Slika 15. Razlike u razvoju između mikorizirane i nemikorizirane sadnice vinove loze (<https://www.naturalorganicwarehouse.com>).

Slika 16. Rezultati istraživanja utjecaja AM na razvoj podloge jabuke (Hosseini i Gharaghani, 2015.).

12. POPIS GRAFIKONA

Grafikon 1. Sistematika endomikoriznih gljiva (Mukerji i sur., 2000.).

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište J.J. Strossmayera u Osijeku

Poljoprivredni fakultet u Osijeku

Diplomski rad

Sveučilišni diplomski studij Voćarstvo, vinogradarstvo i vinarstvo, smjer Voćarstvo

UTJECAJ MIKORIZNIH GLJIVA NA RAST I RAZVOJ VOĆARSKIH KULTURA

Jurica Šeput

SAŽETAK

Brojna znanstvena istraživanja potvrđuju činjenicu kako je mikoriza jako korisna simbioza korijena viših biljaka i gljive. Zbog različitosti u morfologiji dijeli se na ektomikorizu i endomikorizu, pri čemu ektomikoriza formira micelij izvan staničja korijena, a endomikoriza unutar staničja. Takav odnos korijena i biljke ima veliki broj pozitivnih učinaka, koji se najbolje ogledaju u siromašnim tlima i stresnim uvjetima. Kako se voćnjaci često podižu na siromašnim tlima, mikoriza može biti i neophodna za održivu poljoprivrednu proizvodnju. U siromašnim tlima ona utječe na pojačano usvajanje mineralnih tvari, a najviše fosfora. Također, utječe i na poboljšano usvajanje vode u tlima s niskim sadržajem iste. Ova dva najbitnija učinka su posljedica znatno veće biomase korijenovog sustava, ali i sposobnosti gljive da hifama prodiru u sitnije kapilare u koje korijenove dlačice ne mogu. Ta dva učinka indirektno rezultiraju boljom tolerancijom biljaka na stresne agroekološke uvjete, kao što su niske i visoke temperature, salinitet, pH tla i zagađenje zraka. Bitna uloga mikorize je i sprječavanje usvajanja teških metala, što je vrlo značajno u konvencionalnoj proizvodnji. Utječe i na sprječavanje pojave zemljišnih patogena. Može se zaljučiti da mikoriza može biti ključ proizvodnje u održivoj poljoprivredi. Financijski je vrlo dostupna, smanjuje uporabu skupih mineralnih gnojiva i pesticida, te osigurava biljci povoljan balans hranjiva i vode, što može biti od presudne važnosti u voćarskoj proizvodnji.

Rad je izrađen pri: Poljoprivredni fakultet u Osijeku

Mentor: izv.prof.dr.sc. Gabriella Kanižai Šarić

Broj stranica: 48

Broj slika i grafikona: 17

Ključne riječi: mikoriza, gljive, korijen, simbioza, održiva poljoprivreda, voćarska proizvodnja

Broj literaturnih navoda: 106

Jezik izvornika: Hrvatski

Datum obrane:

Stručno povjerenstvo za obranu:

1. Prof.dr.sc. Zlata Milaković, predsjednik
2. Izv.prof.dr.sc. Gabriella Kanižai Šarić, mentor
3. Doc.dr.sc. Vladimir Jukić, član
4. Izv.prof.dr.sc. Ivana Majić, zamjenski član

Rad je pohranjen u: Knjižnica Poljoprivrednog fakulteta u Osijeku, Sveučilištu u Osijeku,

Vladmira Preloga 1

BASIC DOCUMENTATION CARD

Josip Juraj Strossmayer University of Osijek

Faculty of Agriculture in Osijek

Graduate thesis

University Graduate Studies Fruit growing, viticulture and wine production, course Fruit growing

INFLUENCE OF MYCORRHIZAL FUNGI ON GROWTH OF FRUIT TREES

Jurica Šeput

ABSTRACT

Numerous scientific researches confirm the fact that mycorrhiza is a very useful symbiosis between roots and fungi. Due to differences in morphology, it is divided into ectomycorrhiza and endomycorrhiza. Endomycorrhiza forms mycellium inside the root tissue and ectomycorrhiza out of the tissue. Such root and fungi association have a large number of positive effects, which are best reflected in poor soils and stress conditions. As the orchards are often planted on poor soils, mycorrhiza may also be necessary for sustainable agriculture. In poor soils it affects the absorption of mineral substances, and most phosphorus. It also contributes to improve water absorption in soils with low content of available water. These two most important effects are a consequence of significantly greater root system biomass but also the ability of fungi to penetrate the hyphae into the smaller soil capillaries in which the root can't penetrate. These two effects indirectly results in better tolerance of plants to stress agroecological conditions such as low and high temperatures, salinity, soil pH and air pollution. The important role of mycorrhiza is to prevent the uptake of heavy metals, which is very important in conventional production. It also affects the prevention of the soil pathogenes. It can be assumed that mycorrhiza can be the key in sustainable agriculture production. It is financially achievable, it reduces the use of expensive mineral fertilizers and pesticides, and provides the plants with favorable balance of nutrients and water, which can be the crucial importance in fruit production.

Thesis performed at: Faculty of Agriculture in Osijek

Mentor: izv. prof. dr. sc. Gabriella Kanižai Šarić

Number of pages: 48

Numbers of figures: 17

Key words: mycorrhiza, fungi, root, symbiosis, sustainable agriculture, fruit production

Thesis defended on date:

Reviewers:

1. prof. dr. sc. Zlata Milaković, president
2. izv. prof. dr. sc. Gabriella Kanižai Šarić, mentor
3. doc. dr. sc. Vladimir Jukić, member
4. izv. prof. dr. sc. Ivana Majić, member

Thesis deposited at: Library, Faculty of Agriculture in Osijek, Josip Juraj Strossmayer

University of Osijek, Vladimira Preloga 1