

**SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK**

Vrste i značenje simbioza u biljaka
Types and the importance of symbioses in plants
Seminarski rad

Sonja Jaman
Preddiplomski studij molekularne biologije
(Undergraduate Study of Molecular Biology)

Mentor: doc. dr. sc. Željka Vidaković-Cifrek

Zagreb, 2009.

SADRŽAJ

1. UVOD	3
2. FIKSACIJA ATMOSFERSKOG DUŠIKA.....	5
2.1 SIMBIOZA DUŠIK-FIKSIRAJUĆIH BAKTERIJA I MAHUNARKI	6
2.2 AKTINORIZA	7
2.3 SIMBIOZA SA CIJANOBAKTERIJAMA	8
3. MIKORIZA.....	10
3.1 EKTOMIKORIZA	10
3.2 ENDOMIKORIZA.....	12
3.2.1 VAM (Vezikularno-arbuskularna mikoriza).....	12
3.2.2 Mikoriza u reda Ericales	14
3.2.3 Mikoriza u orhideja	16
4. LITERATURA:.....	17
5. SAŽETAK.....	19
6. SUMMARY	20

1. UVOD

Simbioza označava blisku zajednicu dva ili više organizama koji pripadaju različitim vrstama. Takvi odnosi su vrlo česti u prirodi: od bakterija i gljiva koje ulaze u simbiozu sa korijenjem biljaka, do mnogih primjera simbiotskih zajednica u životinjskom svijetu, npr. simbioza sumpornih bakterija i divovskog morskog crva (*Riftia pachyptila*) na dnu oceana. U biljaka i životinja koje žive u zajednici s bakterijama i gljivama razvijaju su novi metabolički putevi koji im omogućuju preživljavanje. Sisavci biljojedi i termiti zahvaljujući bakterijama koje su endosimbionti u njihovom probavnom traktu, mogu bez poteškoća probaviti celulozu, jer bakterije sadrže enzime koje im to omogućavaju. Mnogi organizmi u morskim dubinama preživljavaju zahvaljujući sumpornim kemoautotrofnim bakterijama koje ih opskrbljuju ugljikohidratima (Werner 1992).

Simbioza je evolucijski izuzetno stara pojava, dapače sama eukariotska stanica zapravo je nastala nakon niza simbiotskih događaja. Mitohondriji u eukariotskim stanicama kakve danas poznajemo zapravo su podrijetlom od simbiotskih aerobnih bakterija, dok kloroplasti u biljnim stanicama potiču od fotosintetskih simbiotskih mikroorganizama. Simbiotske zajednice su također bile važne pri prelasku biljnih organizama iz oceana na kopno. Suživot s mikoriznim gljivama olakšao je biljkama primanje fosfora iz tla, a samim time i preživljavanje u novom okolišu (Newsham i sur. 1995).

Simbiozu možemo podijeliti na tri podvrste, ovisno o tome kako utječe na pojedine partnere u zajednici. Vrsta zajednice u kojoj simbiot, npr. virus, šteti svome domaćinu naziva se parazitizam. Parazit od svog domaćina preuzima hranjive tvari, i o njemu je potpuno ovisan. Osim u životinjskom svijetu, postoji i mnogo parazitskih biljaka (npr. *Viscum album* – imela ili *Cuscuta europaea* – vilina kosa) koje žive na biljci domaćinu od kojeg preuzimaju vodu i hranjive tvari. Komenzalizam je tip simbioze koji jednoj vrsti pogoduje, dok na drugu ne utječe tj. niti joj koristi niti šteti. Primjer komenzalizma je zajednica ribe-klauna i morske vlasulje u kojoj vlasulja pruža ribi zaštitu od predatora, a sama od nje nema nikakve koristi. Treći tip simbioze jest mutualizam, zajednica od koje oba partnera imaju koristi i o takvom tipu simbioze u biljaka će biti riječi u ovom radu (Gurevich i sur. 2002, Werner 1992).

Simbioza korijena biljaka sa mikroorganizmima u tlu omogućava im život u nepovoljnom okolišu. Najvažnije dvije vrste simbioze u koje biljka ulazi su one s gljivama i bakterijama. Za razliku od patogenih gljiva koje nakon infekcije korijena štete biljci,

simbioza s mikoriznim gljivama za biljku je izuzetno bitna. Jedan od primjera značenja simbioze s gljivama jest činjenica da većina biljaka koje nastanjuju specifična vulkanska i obalna područja koja su bogata sumpornim spojevima i izrazito kisela, raste zahvaljujući mikorizi s nekoliko vrsta gljiva (Maki i sur. 2008). Isto tako, dokazano je da se otpornost biljaka na sušu i vodni stres povećava inokulacijom mikoriznih gljiva u tlo (Augé i sur. 2003). Osim što sudjeluju u preradi mineralnih tvari i olakšavaju njihov unos u biljku, mikorizne gljive mijenjaju strukturu tla, odnosno povećavaju sposobnost zadržavanja vode, što opet pomaže preživljavanje biljaka na područjima s manjom količinom padalina (Augé i sur. 2003).

Simbioza biljaka s bakterijama i cijanobakterijama koje fiksiraju atmosferski dušik nužna je za preživljavanje biljaka na tlima siromašnim duškom. Dušik je svim živim bićima neophodan za izgradnju organskih spojeva (aminokiselina, proteina, nukleinskih kiselina) pa tako i biljkama, a jedan od najučinkovitijih načina kojima si biljka dušik čini dostupnim jest simbioza sa dušik-fiksirajućim mikroorganizmima. Mnogim studijima pokazano je da se rast biljaka čije korjenje mogu kolonizirati dušik-fiksirajuće bakterije i cijanobakterije znatno poboljšava u odnosu na one biljke koje s tim organizmima ne ulaze u simbiozu (Linderman i Glover 2003, Rai 2006).

2. FIKSACIJA ATMOSFERSKOG DUŠIKA

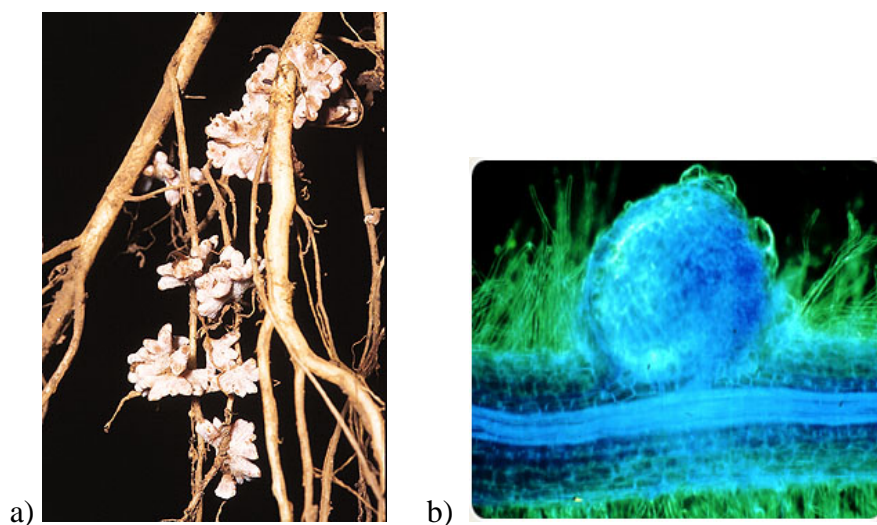
Dušik je jedan od makroelemenata koji je biljci neophodan, prije svega u izgradnji aminokiselina, ali i ostalih organskih spojeva. Biljka dušik može primiti samo u obliku nitrata ili amonijevog iona, dok je molekularni dušik, kojeg u Zemljinoj atmosferi nalazimo u izobilju, biljci nedostupan. Dušik iz atmosfere mogu fiksirati, tj. preraditi u amonijak isključivo prokariotski mikroorganizmi u tlu, koje dijelimo na slobodnoživuće bakterije i simbiotske organizme koji ulaze u simbiozu s korijenom biljke (Gurevitch i sur. 2002).

Redukciju molekularnog dušika do amonijaka katalizira enzimski kompleks nitrogenaza, koji je u živom svijetu nađen samo u prokariotskim mikroorganizmima. Slobodnoživući organizmi u tlu koji mogu fiksirati dušik su ili fotosintetske cijanobakterije (*Nostoc*, *Anabaena*) ili heterotrofne bakterije koje energiju i organske spojeve uzimaju iz raspadnutih ostataka biljaka u tlu. Organizmi koji ulaze u simbiozu s biljkama iz korijena preuzimaju ugljikove spojeve i ostale hranjive tvari. Bakterije čine dušik dostupnim biljci s kojom su u simbiozi, ali isto tako obogaćuju tlo dušikovim spojevima, jer se oni nakon smrti biljke i razgradnje biljnog materijala vraćaju u tlo. Zbog te činjenice, ova vrsta zajednice biljaka i mikroorganizama je izuzetno važna u tlima s niskom koncentracijom dušika jer omogućava rast i drugih biljaka koje ne ostvaruju simbiozu. Proces fiksacije atmosferskog dušika je energetski vrlo skup jer biljka mora sintetizirati višak ugljikovih spojeva koje će koristiti bakterija. Biljka se zato fiksacijom dušika koristi samo u ekstremnim uvjetima: povećanjem koncentracije dušika u tlu smanjuje se stopa fiksacije atmosferskog dušika (Linderman i Glover 2003).

Simbioze biljaka s dušik-fiksirajućim mikroorganizmima mogu se podijeliti u tri podvrste, ovisno o domaćinu i mikrosimbiontu, kao i prema tome nastaju li na korijenu biljke domaćina noduli – specijalizirani organi u kojima se nalaze bakterije za fiksaciju. Bakterije roda *Rhizobium* ulaze u simbiozu s mahunarkama, biljke koje se ne ubrajaju u mahunarke ulaze u zajednicu s rodnom *Frankia*, a treći tip simbioze je zajednica biljaka i dušik-fiksirajućih cijanobakterija. Općenito, specifičnost kojom će pojedina bakterija inficirati korijen pojedine biljke je vrlo visoka, za razliku od simbioze biljaka s gljivama, gdje jedna vrsta gljive ima (u većini slučajeva) širok raspon domaćina (Werner 1992).

2.1 SIMBIOZA DUŠIK-FIKSIRAJUĆIH BAKTERIJA I MAHUNARKI

Najpoznatiji i najrasprostranjeniji oblik simbioze biljaka s dušik-fiksirajućim bakterijama je onaj u kojem je biljka-domaćin pripadnik porodice Fabaceae, odnosno mahunarki. Jedina iznimka je *Parasponia*, koja pripada porodici Ulmaceae. Bakterije koje inficiraju korijen biljke ubrajaju se u rodove *Rhizobium*, *Bradyrhizobium* i *Azorhizobium*. Pri infekciji korijena ovim bakterijama, razvijaju se noduli, specifični organi koji omogućavaju uvjete niskog parcijalnog tlaka kisika u kojima će rizobiji moći fiksirati atmosferski dušik. Uspostavljanje simbioze teče u nekoliko koraka, a započinje kretanjem rizobija prema korijenu biljke što je posljedica kemotaksije za koju su odgovorni atraktanti koji se izlučuju iz korijena. Ti spojevi također aktiviraju specifične skupine nodulacijskih gena u bakterijama (geni *nod*) koji su odgovorni za specifično prepoznavanje mikrosimbionta i biljke-domaćina, kao i za formiranje nodula (van Rhijn i Vanderleyden 1995). Noduli su organi u kojima se nakon infekcije nalazi endosimbiotska bakterija. Nastaju od stanica kore i pericikla korijena, imaju vlastito provodno tkivo spojeno s provodnim tkivom biljke, kao i sloj stanica koji sprječava ulazak kisika i time ograničava njegovu količinu (slika 1). Jedino u takvim uvjetima nitrogenaza može pretvarati dušik u amonijak. Njega biljka može pretvoriti u prijenosne oblike dušikovih spojeva koji provodnim sustavom biljke dolaze do njezinih ostalih organa i time ju opskrbljuju dušikom. S druge strane, bakterija od biljke uzima sve potrebne hranjive tvari i energiju u obliku jednostavnih šećera koje biljka sintetizira fotosintezom. Budući da je bakteriji potrebna velika količina energije za fiksaciju, uvjeti koji nepovoljno utječu na rast biljke, odnosno stopu fotosinteze, utječu i na stopu fiksacije dušika (Linderman i Glover 2003).



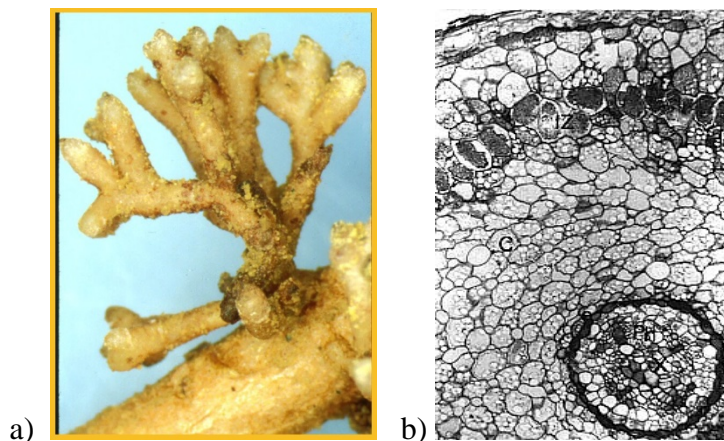
Slika 1.

a) Vanjski izgled korijena djeteline (*Medicago sp.*) s jasno vidljivim nodulima; b) Snimke nodula na korjenu djeteline u simbiozi s *R. trifolii* elektronskim mikroskopom (preuzeto s <http://www.rpi.edu/web/Campus.News/photos/legume.jpg>).

Većinu dušik-fiksirajućih bakterija jednostavno je uzgojiti u velikim količinama u laboratoriju, što omogućava uporabu tih bakterija kao zamjenu za gnojiva kemijskog podrijetla pri uzgoju biljaka koje s njima ulaze u simbiozu. Pokazano je da se inokulacijom određene bakterije, najčešće neke od vrsta roda *Rhizobium*, u tlo ili sam korijen biljke, može znatno poboljšati prirast pojedinih kultura mahunarki u kiselim i bazičnim tlima, kao i u tlima siromašnim dušikom (Rai 2006).

2.2 AKTINORIZA

Korijenje nekih biljaka koje ne pripadaju mahunarkama ulazi u simbiozu s bakterijama roda *Frankia* koje fiksiraju znatne količine dušika. Biljke domaćini koje sudjeluju u aktinorizi pripadaju rodovima *Alnus*, *Elaeagnus*, *Casuarina* itd., dakle pretežito grmlje i drvanaste vrste koje spada u jednosupnice. Rod *Frankia* je pripadnik reda Actinomycetales, odakle i naziv ovog tipa simbioze: aktinoriza. U red Actinomycetales ubrajaju se bakterije koje su morfološki slične gljivama zbog razgranatih struktura sličnim hifama. Mjesto ulaska bakterije u korijen su korijenove dlačice, koje se deformiraju pod utjecajem spojeva koje izlučuje *Frankia* i okružuju samu bakteriju. *Frankia* zatim prodire do kore korijena gdje se razvija nodul koji je nalik bočnom korijenju (slika 2a). Unutar nodula počinje grananje „hifa“ koje prodiru u stanice domaćina i okružuje ih materijal koji izlučuje biljka sličan staničnoj stijenci. Tako nastaju tvorbe slične vezikulama endomikoriznih gljiva, unutar kojih se odvija fiksacija dušika (slika 2b) (preuzeto s web stranice br. 9). Biljka iz bakterije preuzima dušikove spojeve, a zauzvrat ju opskrbljuje jednostavnim ugljikovim spojevima i potrebnom energijom. Većina biljaka koja ulazi u aktinorizu preživljava u izrazito grubim uvjetima poput suše, niskih temperatura ili na vulkanskim tlima, i to zahvaljujući simbiozi s bakterijom koja joj omogućava dostupnost neophodnih dušikovitih spojeva (Werner 1992).



Slika 2.

a) vanjski izgled nodula na korijenu slatkog kukuruza (*Comptonia peregrina*);

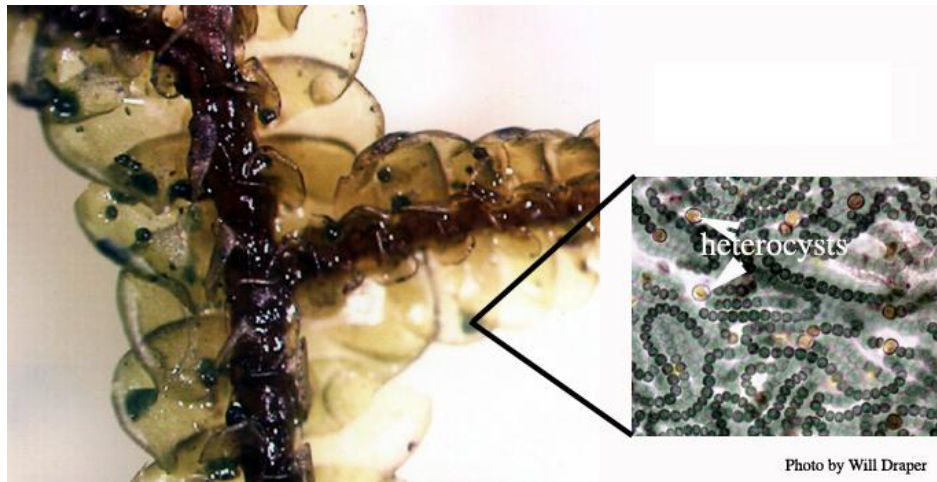
b) poprečni presjek nodula u vrste *Myrica pensylvania*. Vidljiva je "vezikula" u središtu nodula unutar koje se nalazi *Frankia* (preuzeto s www.treedictionary.com)

2.3 SIMBIOZA SA CIJANOBAKTERIJAMA

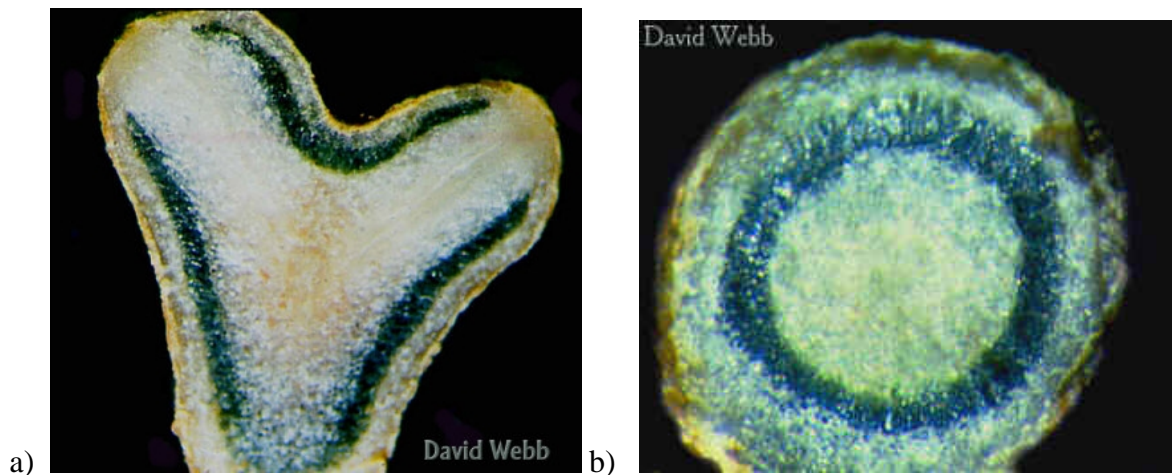
Cijanobakterije su, uz bakterije, jedini živi organizmi koji su sposobni fiksirati atmosferski dušik. Diferencirane stanice specijalizirane za fiksaciju dušika zovu se heterociste. U heterocistama se umjesto fotosistema II, na kojemu inače dolazi do oksidacije vode, nalazi nitrogenazni enzimski kompleks koji će reducirati molekularni dušik do amonijaka (Chan i sur. 2004). Jednako kao i simbioze biljaka s dušik-fiksirajućim bakterijama, zajednica s cijanobakterijama je izuzetno važna za biljku jer ju opskrbljuje dušikom i omogućava život na tlima siromašnim dušikom.

Glavna karakteristika koja ovaj tip simbioze razlikuje od ostalih je što u vrlo malo slučajeva dolazi do nastanka nodula, odnosno posebnih organa na korijenu biljke unutar kojeg se odvija fiksacija dušika. Biljka opskrbljuje cijanobakteriju energijom i jednostavnim ugljikovim spojevima, dok zauzvrat prima dušik.

U simbiozu s biljkama najčešće ulaze cijanobakterije roda *Nostoc*. One koloniziraju neke vrste mahovina (*Anthoceros*), gdje ulaze kroz pore na unutrašnjoj strani talusa, umnožavaju se i uzrokuju nastanak udubljenja listova koja su ispunjena heterocistama (slika 3) u kojima se odvija fiksacija dušika (Cambell i Meeks 1991). Udubljenje listova pronađeno je i u vodene paprati *Azolla*-e, koja je u simbiozi s *Anabaenom*. Iskorištavanje ove simbioze je vrlo rasprostranjeno u zemljama Istočne Azije, gdje se na poljima na kojima se kultivira riža sadi i paprat *Azolla* u simbiozi. Ona služi kao prirodno gnojivo koje obogaćuje tlo dušikom zahvaljujući fiksaciji koju provodi *Anabaena* (Rai 2006). Rodovi *Cycas* i *Macrozamia* iz razreda Cycadateae na korijenu imaju tvorbe slične nodulima (slika 4) koje mogu nastanjivati simbiotske cijanobakterije (*Nostoc*, *Anabaena*). Te tvorbe se razlikuju od „pravih“ nodula koji nastaju u simbiozi s rizobijima. Noduli pripadnika razreda Cycadateae nastaju neovisno o prisutnosti simbionta za razliku od nodula u mahunarki koji nastaju kao posljedica infekcije korijena biljke bakterijom. U kritosjemanjača koje ulaze u simbiozu s vrstom *Nostoc*, kao što je rod *Gunnera*, također nastaju specifične tvorbe koje nastanjuje cijanobakterija: nakon infekcije na korjenju se razvija žljezdano tkivo unutar kojega *Nostoc* fiksira dušik koji može koristiti biljka (Werner 1992).



Slika 3. Cijanobakterija *Nostoc* na mahovini *Porella navicularis*. Tamna polja vidljiva na listovima su nakupine heterocista cijanobakterije.



Slika 4. a) uzdužni presjek nodula nastalogna korijenu vrste iz roda *Cycas* nakon koloniziranja cijanobakterije *Nostoc*; b) poprečni presjek kroz nodul - tamne zone ispunjene su cijanobakterijom (preuzeto s <http://academic.reed.edu/biology/Nitrogen/Nfix1.html>)

3. MIKORIZA

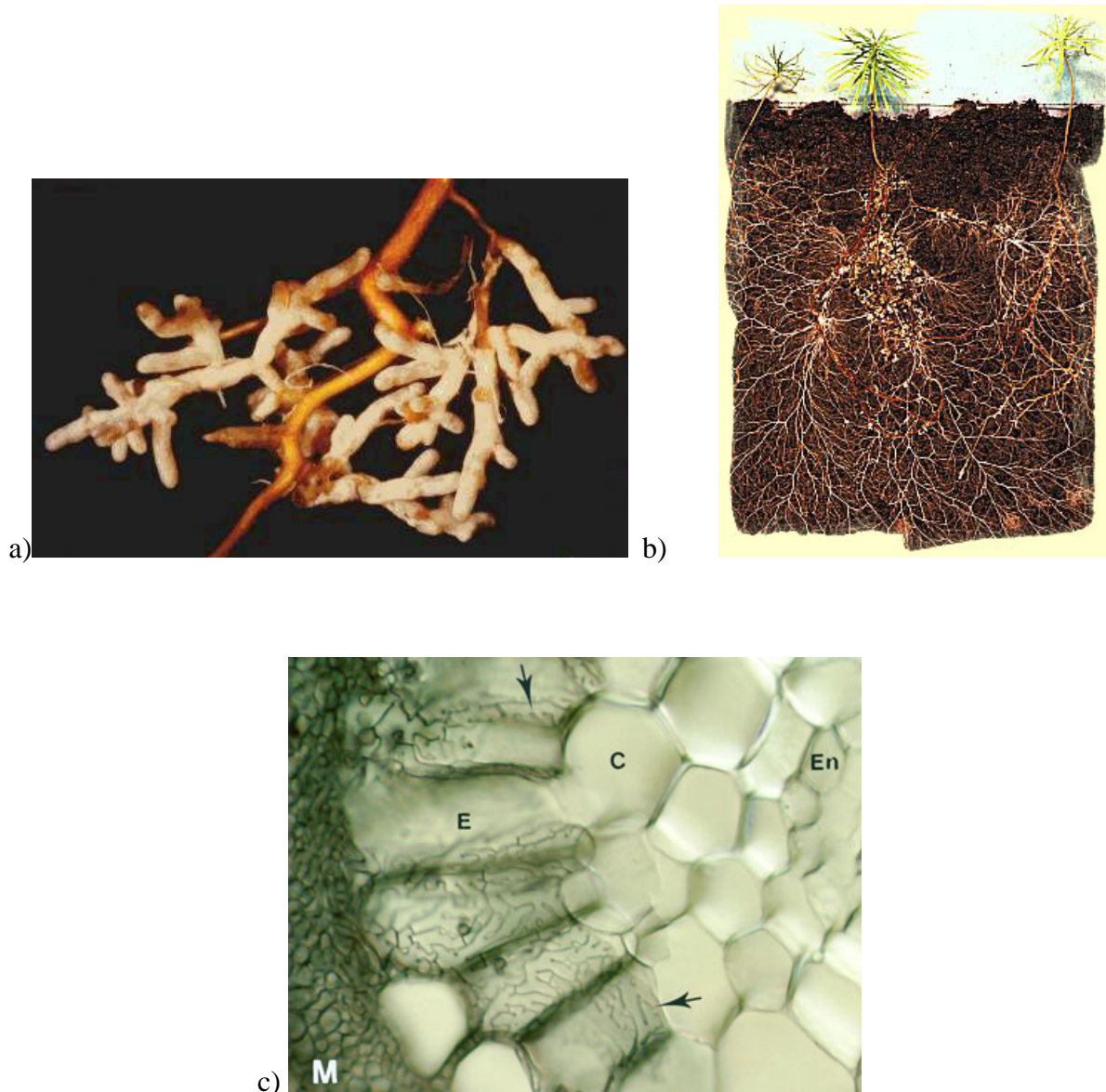
Mikoriza je simbioza između korijena biljke i gljiva. Gljive u mikorizi iz korijenja koriste jednostavne šećere koji floemom dospijevaju u korijen iz lista u kojima se sintetiziraju procesom fotosinteze, dok biljka koristi iz mikorizne zajednice vuče iz činjenice da micelij gljive povećava površinu putem koje će biljka iz tla uzimati vodu i mineralne tvari. Mikoriza je posebno važna u opskrbi biljke fosforom, koji je u tlu slabo pokretan element. Pokazano je da inokulacija mikoriznih gljiva u tlo uzrokuje nagli rast i razvoj biljaka što je vjerojatno posljedica poboljšanog primanja fosfata iz tla (Ramirez i sur. 2009). Dodatna korist za biljke u mikorizi jest i zaštita u uvjetima suše, povišene temperature, kiselog tla, zagađenja tla teškim metalima, a također je korisna u zaštiti pri napadu različitih patogena (preuzeto s web stranice br. 2). Postoji nekoliko tipova mikorize čija se podjela temelji na međusobnom odnosu hifa gljive i stanica korijena domaćina. To su ektomikoriza i endomikoriza koju dijelimo na vezikularno-arbuskularnu mikorizu, mikorizu u reda Ericales, i mikorizu u orhideja.

3.1 EKTOMIKORIZA

Oblik mikorize u kojoj hife gljive simbionta ne ulaze u stanicu biljke domaćina naziva se ektomikoriza. Većina gljiva simbionta u ektomikorizi pripada porodicama *Ascomycetes* ili *Basidiomycetes*, a samo nekoliko vrsta spada u *Zygomycetes* (koje su u većini slučajeva simbiont u endomikorizi). Od biljaka domaćina u ektomikorizi dominira drveće i grmlje, odnosno porodice Dipterocarpaceae, Pinaceae, Fagaceae, Myrtaceae i dr. U usporedbi s endomikorizom, puno manje vrsta biljaka sudjeluje u ektomikorizi, ali je i specifičnost odabira domaćina vrlo mala. Većina gljiva može stupiti u simbiozu sa više vrsta biljaka, a isto tako i jedna biljka može kao simbionta primiti više vrsta gljiva, npr. *Picea abies* (smreka) može biti u simbiozi sa stotinjak različitih vrsta gljiva (Werner 1992).

Korijen biljke u ektomikorizi morfološki se jasno razlikuje od biljaka u ostalim oblicima mikorize, ili onih koji uopće ne stupaju u simbiozu. U biljaka u mikorizi nedostaju korijenove dlačice, korijen usporava rast u duljinu i grana se u širinu (slika 5a). Smatra se da do toga dolazi jer gljiva u simbiozi sintetizira i izlučuje auksin, biljni hormon koji djeluje na razvoj korijena i uzrokuje takvu prepoznatljivu morfologiju (Spilvallo i sur. 2009). Osim auksina, redukciju uzdužnog rasta korijena uzrokuje i samo prekrivanje korijena biljke micelijem gljive koji prodire duboko u tlo (slika 5b). Stanice gljive rastu puno brže od stanica korijena tako da hife gljive na kraju okružuju korijen i čine omotač oko njega koji usporava

njegov produžni rast. Neinficirani ostaju korijenova kapa i bočni meristem, dok se između stanica ostalih dijelova korijena razvija gusta mreža hifa koja se zove Hartigova mreža (slika 5c).



Slika 5. a) Tipični izgled korijena biljke u ektomikorizi - kratko bočno korijenje bez korijenovih dlačica prekriveno je hifalnim omotačem (svjetlije); b) vanjski izgled korijena biljke u ektomikorizi: micelij gljive prodire duboko u tlo; c) poprečni presjek korijena vrste *Populus tremuloides* u ektomikorizi: M-hifalni omotač, E-ektoderm korijena, C-kora korijena, En-endoderm korijena; strelice označavaju Hartigovu mrežu između stanica korijena (preuzeto s www.mycorrhizas.info).

Gljiva u simbiozi akumulira mineralne tvari iz tla i čini ih dostupnijima svojoj biljci-domaćinu, dok od biljke koristi jednostavne šećere. Biljka taj višak ugljikovih spojeva proizvodi specifično za gljivu s kojom je u simbiozi (Werner 1992). Miceliji gljiva koje sudjeluju u ektomikorizi mogu se uzgojiti na umjetnoj hranjivoj podlozi, no u takvim

uvjetima rastu puno slabije nego u samom tlu, tj. u prisutnosti korijena biljke domaćina. Pokazano je da stanice korijena biljaka koje su pogodni domaćini u ektomikorizi izlučuju određene faktore rasta koji stimuliraju klijanje spora gljive i rast micelija (Kasuya i Igarashi, 1996).

Budući da su biljke domaćini u ektomikorizi većinom drvenaste vrste izuzetno važne u drvnoj industriji, pri sadnji drveća koje služi kao izvor drvne građe (preuzeto s web stranice br. 2) uobičajno je inokuliranje u tlo mikoriznih gljiva koje poboljšavaju njihov rast. Zbog širokog spektra domaćina, kao inokulum za poboljšavanje rasta najčešće se upotrebljava vrsta *Pisolithus tinctorius*, gljiva koja je inače vrlo rasprostranjena, pogotovo na staništima pogođenim sušom, visokim temperaturama i kemijskim onečišćenjima. Njezina prisutnost u takvim uvjetima olakšava rast biljke. Još jedna prednost biljaka u ektomikorizi jest ta da debeli omotač kojim hife gljive okružuju korijen biljke služi kao zaštita od napada patogenih mikroorganizama iz tla (preuzeto s web stranice br. 6). Hife gljive također mogu služiti i kao poveznica između dvije susjedne biljke čije korijenje se nalazi u simbiozi s istom gljivom. Na taj način hife gljiva omogućavaju izmjenu hranidbenih tvari između tih dviju biljaka (Nara 2005). S druge strane, važna je i činjenica da se neke vrste gljiva koje sudjeluju u ektomikorizi koriste u prehrani, npr. *Cantharellus cibarius* (lisičarka), *Boletus edulis* (vrganj) i *Russula sp.* (krasnica).

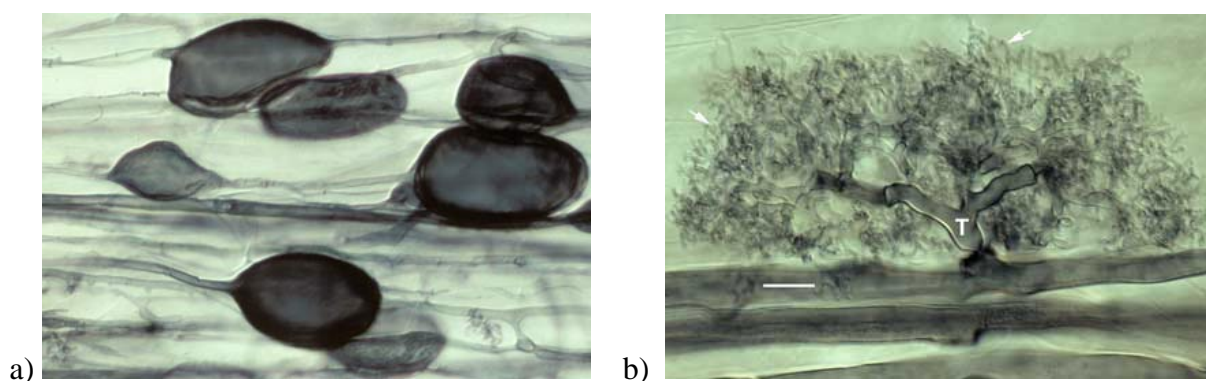
3.2 ENDOMIKORIZA

Endomikoriza je tip mikorize puno uobičajeniji i rasprostranjeniji od ektomikorize – u principu, sve biljke koje ne ulaze u ektomikorizu, imaju endomikorizu. Postoji nekoliko podvrsta endomikorize, no svima je zajednički ulazak micelija gljive simbionta u stanice korijena biljke domaćina prilikom čega hife gljive unutar stanice tvore ili vezikule ili arbuskule, ali se pri tome ne mijenja bitno cjelokupna morfologija korijena, za razliku od promjena koje nastaju kao posljedica ektomikorize. Poznato je nekoliko tipova endomikorize od kojih su najvažnije vezikularno-arbuskularna mikoriza, mikoriza u reda Ericales i mikoriza u orhideja (Gurevitch i sur. 2002).

3.2.1 VAM (Vezikularno-arbuskularna mikoriza)

Naziv ovog tipa mikorize dolazi od tvorbi koje hife gljive tvore unutar stanice domaćina - okrugle „vezikule“ (slika 6a) koje se formiraju na završecima hifa bogate su lipidima i smatra se da služe kao svojevrsno spremišno tkivo, dok „arbuskule“ (slika 6b) s hifama razgranatim u obliku koji podsjeća na stablo sadrže pohranjene mineralne tvari koje

koristi biljka domaćin. Ovaj oblik mikorize je najrasprostranjeniji od svih tipova simbioze biljaka i gljiva. Nalazimo ga u većine golosjemenjača i kritosjemenjača, osim porodica koje uopće ne stupaju u mikorizu – *Brassicaceae*, *Portulacaceae*, *Caryophytaceae* i dr. Gljive simbionti pripadaju redu Zygomycota, i to samo nekoliko rodova, no zbog vrlo niske specifičnosti odabira biljke s kojom će stupiti u simbiozu, endomikoriza se ubraja u najrasprostranjeniji oblik mikorize. U stanicama korijena ulazak hifa ne uzrokuje pucanje plazmatske membrane, nego njezinu promjenu oblika, tako da membrana biljne stanice okružuje hifu gljive. Nastajanje takvih nabora plazmatske membrane povećava površinu na kojoj dolazi do izmjene hranjivih tvari između biljke i gljive (Werner 1992).



Slika 6. Vezikule (a) i arbuskule (b) nastale na korijenu poriluka *Allium parvum* u simbiozi s *Glomus mosseae* (preuzeto s www.mycorrhizas.info).

Najveća fiziološka prednost za biljku domaćina u VAM mikorizi je povećana tolerancija vodnog stresa (Kung'u i sur. 2008) i nedostatak hranjivih tvari u tlu, naročito fosfata (Werner 1992). Učinkovitost korijena poboljšava se povećanjem površine kojom može preuzimati hranjive tvari iz tla, a suvišak sintetiziranih ugljikovih spojeva koristi gljiva. Istodobno sa strukturama unutar stanice, može se razviti i veliki micelij izvan samog korijena biljke koji, kao i u biljaka u ektomikorizi, može služiti za međusobno povezivanje i izmjenu hranjivih tvari između dvije biljke koje dijele simbionta. Osim korijenja, VAM gljive mogu ući u simbiozu i sa stanicama listova nekih biljaka. Primjeri su nađeni u vrsta *Zingiber officinale* i *Alpinia purpurata* (Werner 1992).

Infekcija biljaka VAM gljivama koristi se kao biološko gnojivo koje poboljšava rast i razvoj biljaka, ali samo pri sadnji određenih voćnih vrsta koje se sade individualno (preuzeto s web stranice br. 3). Razlog tomu je što nije moguće na umjetnoj hranidbenoj podlozi, bez prisutnosti korijena biljke, uzgojiti veću količinu gljive koja bi se inokulirala u tlo pri sadnji usjeva na velikim površinama, nego je potrebno individualno inokulirati gljivu u korijen same biljke. Prisutnost VAM gljiva utječe na poboljšanu nodulaciju i fiksaciju dušika u mahunarki–

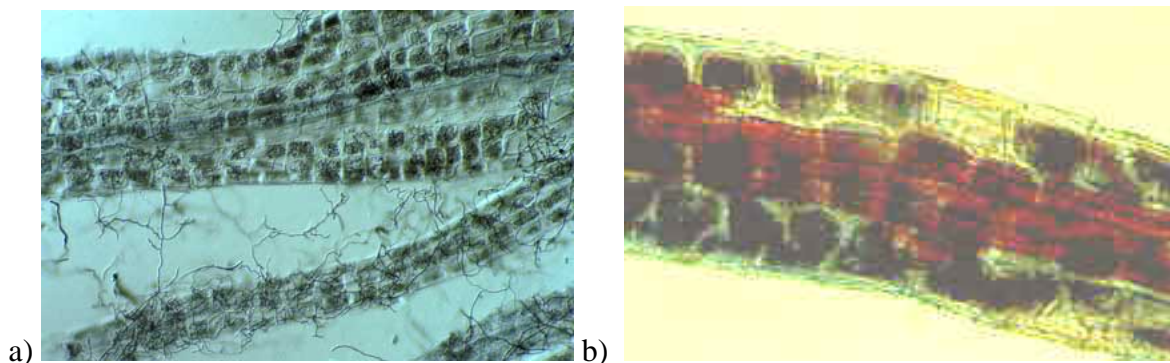
povećana dostupnost fosfata pospješuje aktivnost bakterijske nitrogenaze, što dovodi do povećane stope fiksacije dušika i općenito rasta korijena (Jalaluddin 2005).

3.2.2 Mikoriza u reda Ericales

Biljke koje pripadaju redu Ericales ulaze u simbiozu s gljivama iz porodice *Ascomycetes*. Opisana su tri oblika mikorize u ovih biljaka, u kojima nalazimo svojstva i ekto- i endomikorize:

3.2.2.1 Mikoriza u porodice *Ericaceae* („erikoidna mikoriza“)

Ovaj tip mikorize razvija se u biljaka koje nastanjuju tla koja su stalno izložena stresnim uvjetima, što se najčešće odnosi na izrazito kisela tla koja su siromašna mineralnim tvarima, a posebice izvorima dušika. Najistraživaniji su rodovi *Calluna*, *Vaccinium* i *Rhododendrum* koji svi imaju izrazito tanko korijenje oko kojeg hife gljive tvore omotač, a zatim i prodiru unutar stanica korijena (slika 7). Gljive koje ulaze u simbiozu s ovim biljkama specifične su po tome što izlučuju enzime koji služe za razgradnju organskih tvari koje potječu od uginulih mikroorganizama iz tla u okolini biljke čime opskrbljuju biljku jednostavnim dušikovim spojevima kojima je kiselo tlo siromašno (Read 1996).

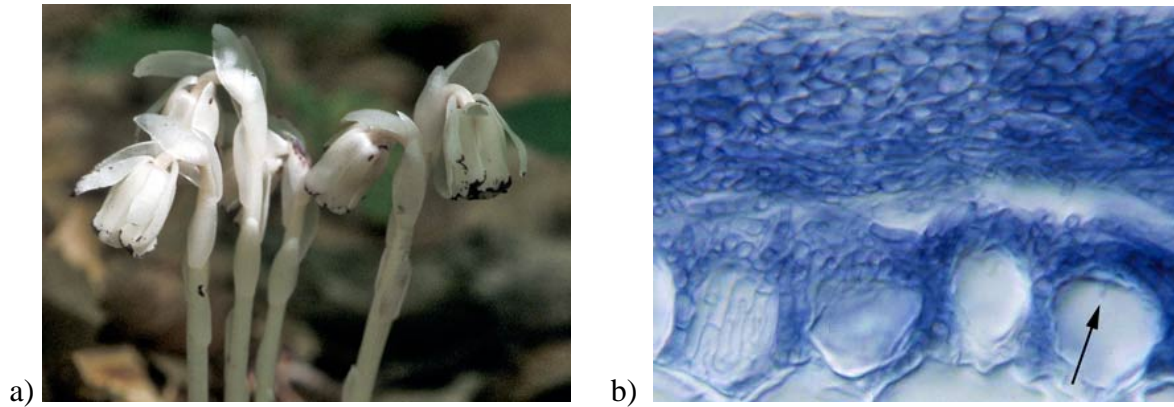


Slika 7. Mikoriza na tankom korijenu biljke *Leucopogon verticillatus*; a) hife gljive tvore omotač oko korijena, b) ulaze u samu stanicu, tamne nakupine unutar stanica kore predstavljaju hife gljiva (preuzeto s www.mycorrhizas.info, www.mycolog.com).

3.2.2.2 Mikoriza u roda *Monotropa* („monotropoidna mikoriza“)

Biljke u porodica *Monotropaceae* (slika 8a) i *Pyrolaceae* ubrajaju se u skupinu biljaka koje nemaju klorofil pa stoga niti mogućnost sinteze vlastitih jednostavnih šećera fotosintezom. Obligatorna mikorizna zajednica biljci koristi za primanje mineralnih tvari iz tla i za povezivanje s korijenjem susjednih biljaka od kojih preuzima ugljikove spojeve koje sama ne može sintetizirati. Na korijenu biljke razvija se hifalni omotač, a između stanica kore korijena Hartigova mreža, da bi nakon nekog vremena haustoriji počeli prodirati u stanice

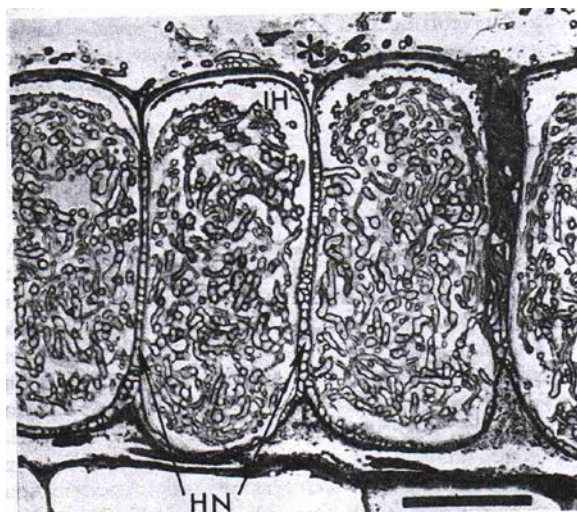
korijena (slika 8b), što znači da ovaj tip mikorize sadrži obilježja i ekto- i endomikorize (Smith i Read, 2008). Tijekom rasta, haustoriji unutar stanice bubre i na kraju pucaju, čime se njihov sadržaj oslobađa u citoplazmu biljne stanice čime se biljka opskrbljuje šećerima, fosfatima i ostalim hranjivim tvarima koje sama nije sposobna sintetizirati (Werner 1992).



Slika 8. a) *Monotropa uniflora* pripada skupini parazitskih biljaka koje ne sadrže klorofil; b) korijen vrste roda *Monotropa*: vidi se hifalni omotač, Hartigova mreža između stanica korijena i mjesto prodora hife gljive u stanicu biljke (označeno strelicom). Preuzeto s www.mycorrhizas.info.

3.2.2.3 Mikoriza u roda *Arbutus* („arbutoidna mikoriza“)

U ovaj tip mikorize ubrajaju se biljke rodova *Arbutus*, *Arctostaphylos* i *Pyrola*. Strukturno je slična ektomikorizi. Hife gljiva tvore tvrdi omotač oko korijena i Hartigovu mrežu između stanica korijena. Jedina razlika od ektomikorize jest da hife gljiva mogu prodirati unutar stanice korijena biljke domaćina i formirati razgranate strukture slične drvcima -„arbuskulama“ (slika 9) (Werner 1992).



Slika 9. Mikoriza u biljke *Pyrola asarifolia*. HN- Hartigova mreža između epidermalnih stanica korijena; IH-unutarstanične hife (preuzeto s www.world-of-fungi.org)

3.2.3 Mikoriza u orhideja

Ovaj tip mikorize specifičan je zbog jedinstvenih hranidbenih potreba orhideja. Ono što razlikuje orhideje od većine biljaka je činjenica da sjeme orhideja sadrži vrlo malo pohranjenih hranjivih tvari koje nisu dovoljne za klijanje i rast biljke do uspostave fotosinteze. Kada se iscrpe spremišne tvari sjemenke, a to je već nakon nekoliko diobi, ulogu izvora hranjivih tvari preuzimaju simbiotske gljive. Osim hranjivih tvari iz tla i vode, gljiva orhideju opskrbljuje i organskim spojevima koje preuzima iz tla u okolici sjemenke orhideje koja klije i prerađuje ih u jednostavne ugljikohidrate, a vjerojatno i neke druge metabolite (npr. vitamine), iz čega proizlazi da je biljka u tom stadiju razvoja u potpunosti ovisna o simbiontu. Vrste orhideja koje su aklorofilne, tj. ne provode fotosintezu ni u jednom stadiju razvoja, ostaju u zajednici sa simbiotskom gljivom, dok orhideje koje su sposobne sintetizirati vlastite jednostavne šećere fotosintezom u kasnijim stadijima razvitka mogu živjeti i bez prisutnosti simbionta (preuzeto sa web stranice br. 2). Orhideje koje su paraziti na drugim biljkama također stupaju u mikorizu, čime gljiva s kojom je orhideja u simbiozi postaje parazit na biljci na kojoj orhideja živi, i tako opskrbljuje sebe i orhideju hranjivim tvarima koje proizvodi fotosintetska biljka domaćin (Werner 1992).

4. LITERATURA:

1. Augé R.M., Moore J., Cho K., Stutz J.C., Sylvia D.M., Al-Agely A.K., 2003. Relating foliar dehydration tolerance of mycorrhizal *Phaseolus vulgaris* to soil and root colonization by hyphae. *Journal of Plant Physiology* 160, 1147–1156.
2. Cambell E., Meeks J.C., 1991. Evidence for plant-mediated regulation of nitrogenase expression in the *Anthoceros-Nostoc* symbiotic association. *Journal of General Microbiology* 138, 473-480.
3. Chan F., Pace M., Howarth R.W., Marino R.M., 2004. Bloom formation in heterocystic nitrogen-fixing cyanobacteria: The dependence on colony size and zooplankton grazing. *Limnology and oceanography* 49, 2171-2178.
4. Gurevitch J., Scheiner S.M., Fox G.A., 2002. The Ecology of Plants. *Sinauer Associates*, Sunderland, Massachusetts, USA.
5. Jalaluddin M., 2005. Effect of inoculation with VAM-fungi and Bradyrhizobium on growth and yield of soybean in Sindh. *Pakistan Journal of Botany* 37, 169-173.
6. Kasuya M.C.M., Igarashi T., 1996. In vitro ectomycorrhizal formation in *Picea glehnii* seedlings. *Mycorrhiza* 6, 451–454.
7. Kung'u J.B, Lasco R.D., Cruz L.U., Cruz R.E., Husain T., 2008. Effect of Vesicular Arbuscular Mycorrhiza (VAM) fungi inoculation on coppicing ability and drought resistance of *Senna spectabilis*. *Pakistan Journal of Botany* 40, 2217-2224.
8. Linderman W.C., Glover C.R., 2003. Nitrogen Fixation by Legumes. *College of Agriculture* 129, 1-4.
9. Maki T., Miya N., Yoshida S., Ezawa T., 2008. Plant symbiotic microorganisms in acid sulfate soil: significance in growth of pioneer plants. *Plant Soil* 31, 55-65.
10. Nara K., 2005. Ectomycorrhizal networks and seedling establishment during early primary succession. *New Phytologist* 169, 169-178.
11. Newsham K.K., Fitter A.H., Watkinson, A.R., 1995. Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Tree* 10, 407-411
12. Rai M.K., 2006. Handbook of Microbial Fertilizers. *Food Products Press*, New York, USA.
13. Ramirez R., Mendoza B., Lizaso J.I., 2009. Mycorrhiza effect on maize P uptake from phosphate rock and superphosphate. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 40, 2058-2071.

14. Read D.J., 1996. The structure and function of the Ericoid mycorrhizal root. *Annals of Botany* 77, 365-374.
15. Smith S.E., Read D.J., 2008. Mycorrhizal Symbiosis. *Academic Press*, New York, USA.
16. Splivallo R., Fischer U., Göbel C., Feussner I., Karlovsky P., 2009. Truffles regulate plant root morphogenesis via the production of auxin and ethylene. *Plant physiology* 150, 2018–2029.
17. van Rhijn P., Vanderleyden J., 1995. The *Rhizobium*-Plant Symbiosis. *Microbiological Reviews* 59, 124-142.
18. Werner D., 1992. Symbiosis of Plants and Microbes, *Chapman & Hall*, London, UK.

- internetski izvori:

1. www.academic.reed.edu/biology/Nitrogen/Nfix1.html
2. www.botany.hawaii.edu/faculty/wong/BOT135/Lect26.htm
3. www.cropsoil.psu.edu/sylvia/mycorrhiza.htm
4. www.mycolog.com
5. www.mycorrhizas.info
6. onlinegardener.com/care/Mycorrhizal%20inoculation.pdf
7. www.rpi.edu/web/Campus.News/photos/legume.jpg
8. www.treedictionary.com
9. www.web.uconn.edu/mcbstaff/benson/Frankia/NoduleCytology.htm
10. www.world-of-fungi.org

5. SAŽETAK

Simbioza u užem smislu označava zajednicu dva organizma od koje oba imaju koristi. U biljaka je simbioza s mikroorganizmima u tlu izrazito značajna kao jedan od mehanizama koji im omogućava opstanak u uvjetima manjka vode i nekih mineralnih tvari. Dva su najbitnija tipa simbioze u biljaka, mikoriza i simbioza s dušik-fiksirajućim mikroorganizmima. Mikoriza je zajednica biljaka s gljivama u tlu koja im omogućava bolju opskrbu vodom i mineralnim tvarima, posebice fosforom. Gljive od biljke preuzimaju organske spojeve koje same nisu sposobne sintetizirati. Istu korist od biljaka imaju i dušik-fiksirajući mikroorganizmi, no njihova zadaća je preraditi atmosferski dušik u spojeve koje biljka može primiti. Mikroorganizmi, osim biljci s kojom su u simbiozi, posredno koriste i biljkama u okolini. Hife gljiva poboljšavaju sposobnost zadržavanja vode u tlu, a dušik-fiksirajuće bakterije obogaćuju tlo dušikovim spojevima koje mogu koristiti druge biljke. Važnost simbioza u biljaka je prepoznata i već su razvijene mnoge metode i postupci u kojima se simbiotski mikroorganizmi koriste za poboljšanje prirasta biljaka u poljoprivredi, cvjećarstvu, šumarstvu i sličnim djelatnostima. Razvitkom novih metoda uzgoja tih organizama i daljnjim istraživanjem pojedinog tipa simbioze može se znatno pridonijeti uzgoju biljnih vrsta koje koristi čovjek, ali i očuvanju biljnih populacija na područjima koja su inače nepovoljna za život određenih vrsta biljaka.

6. SUMMARY

Symbiosis is defined as an association between two organisms which is beneficial for both of them. Plant symbiosis with soil microorganisms is extremely important for plants as one of the mechanisms that enables them to survive under extreme conditions, such as low water and mineral content in the soil. There are two most important types of plant symbioses: mycorrhiza and symbiosis with nitrogen-fixing microorganisms. Mycorrhiza is an association between plants and soil fungi which enables more efficient water and nutrient uptake for the plant. Fungi are supplied with organic compounds which they cannot synthesize themselves. Nitrogen-fixing microorganisms also use organic compounds synthesized by plant, but their main task is conversion of molecular nitrogen from the atmosphere into compounds that can be used by plant. Symbiotic microorganisms can also be beneficial to other plants in the environment, not strictly for the ones with which they form symbiosis. Fungal hyphae improve soil capacity for retaining water and nitrogen-fixing bacteria enrich the soil with nitrogen compounds, making them available for the other plants. The importance of plant symbioses is well known and there are already many methods and procedures developed for the improvement of plant growth using microorganisms, for example in agriculture, floristry, wood industry etc. Further research of each type of symbiosis in order to improve methods of microorganism cultivation can significantly increase cultivation of many useful plant species, and the preservation of plant populations in areas that are otherwise unfavorable for certain plants species.