Utjecaj arbskularne mikorize na morfološke karakteristike korijena bosiljka

Javornik, Tomislav

Master's thesis / Diplomski rad

2018

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Agriculture / Sveučilište u Zagrebu, Agronomski fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:204:373306

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-28**



Repository / Repozitorij:

Repository Faculty of Agriculture University of Zagreb







SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
AGRONOMSKI FAKULTET

UTJECAJ ARBUSKULARNE MIKORIZE NA MORFOLOŠKE KARAKTERISTIKE KORIJENA BOSILJKA

DIPLOMSKI RAD

Tomislav Javornik

Zagreb, listopad, 2018.

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
AGRONOMSKI FAKULTET

Diplomski studij:
Agroekologija-Agroekologija

UTJECAJ ARBUSKULARNE KIKORIZE NA MORFOLOŠKE KARAKTERISTIKE KORIJENA BOSILJKA

DIPLOMSKI RAD

Tomislav Javornik

Mentor: doc. dr. sc. Boris Lazarević

Zagreb, listopad, 2018.

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
AGRONOMSKI FAKULTET

IZJAVA STUDENTA

O AKADEMSKOJ ČESTITOSTI

Ja, **Tomislav Javornik**, JMBAG 0178097079, rođen dana 27.03.1995. u Sisku, izjavljujem da sam samostalno izradio diplomski rad pod naslovom:

UTJECAJ ARBUSKULARNE MIKORIZE NA MORFOLOŠKE KARAKTERISTIKE KORJENA BOSILJKA

Svojim potpisom jamčim:

- da sam jedina autorica/jedini autor ovoga diplomskog rada;
- da su svi korišteni izvori literature, kako objavljeni tako i neobjavljeni, adekvatno citirani ili parafrazirani, te popisani u literaturi na kraju rada;
- da ovaj diplomski rad ne sadrži dijelove radova predanih na Agronomskom fakultetu ili drugim ustanovama visokog obrazovanja radi završetka sveučilišnog ili stručnog studija;
- da je elektronička verzija ovoga diplomskog rada identična tiskanoj koju je odobrio mentor;
- da sam upoznata/upoznat s odredbama Etičkog kodeksa Sveučilišta u Zagrebu (Čl. 19).

U Zagrebu, dana _____ _____
Potpis studenta / studentice

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
AGRONOMSKI FAKULTET

IZVJEŠĆE

O OCJENI I OBRANI DIPLOMSKOG RADA

Diplomski rad studenta Tomislava Javornika, JMBAG 0178097079, naslova

UTJECAJ ARBUSKULARNE MIKORIZE NA MORFOLOŠKE KARAKTERISTIKE KORIJENA BOSILJKA

obranjen je i ocijenjen ocjenom _____ , dana _____ .

Povjerenstvo:			potpisi:
1.	doc. dr. sc. Boris Lazarević	mentor	_____
2.	doc. dr. sc. Klaudija Carović-Stanko	član	_____
3.	prof. dr. sc. Sanja Sikora	član	_____

Zahvala

Ovime zahvaljujem svome mentoru doc. dr. sc. Borisu Lazareviću koji mi je sa svojim smjernicama i savjetima pomogao izraditi ovaj diplomski rad, te je uvijek imao vremena i strpljenja za moje upite. Također, zahvaljujem svim svojim prijateljima i prijateljicama koji su uvijek bili uz mene i omogućili mi sretno i zabavno studiranje. Svoj svojoj obitelji koja me kroz cijelo studiranje bodrila. Ali najveću zahvalnost dugujem roditeljima koji su me upućivali na pravi put, te bez njih sve dosad postignuto ne bi bilo moguće.

Sadržaj

1. UVOD 1

1.1. Bosiljak 1

1.2. Mikorizne asocijacije 1

1.3. Arbuskularna mikoriza 2

1.4. Uloga fosfora u metabolizmu biljke i njena prilagodba na nedostatak fosfora 3

1.5. Utjecaj AM na korijenov sustav biljaka 5

2. CILJEVI RADA 7

3. MATERIJAL I METODE 8

3.1. Priprema pokusa i uvjeti uzgoja 8

3.2. Mjerenja 9

3.3. Statistička obrada podataka 11

4. REZULTATI I RASPRAVA 12

4.1. Učinak AM na koncentraciju fosfora u nadzemnim organima različitih kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora 12

4.2. Frekvencija i intenzitet mikorizacije korijena bosiljka 14

4.3. Utjecaj AM na morfološke karakteristike korijena bosiljka 17

5. ZAKLJUČAK 25

6. POPIS LITERATURE 26

7. ŽIVOTOPIS 31

Sažetak

Utjecaj arbuskularne mikorize na morfološke karakteristike korijena bosiljka

Bosiljak (*Ocimum basilicum* L.) je jedna od najvažnijih i najrasprostranjenijih aromatičnih i ljekovitih biljaka, dok je fosfor jedno od najvažnijih, a ujedno i najslabije dostupnih biljnih hranjiva. Arbuskularna mikoriza (AM) prisutna je kod više od 90 % kopnenih biljnih vrsta. U nepovoljnim uvjetima, poput nedostatka fosfora i drugih hranjiva u tlu, AM može značajno povećati efikasnost usvajanja hranjiva te time izbjeći stres nedostatka hranjiva kod biljke domaćina.

Cilj ovog rada je utvrditi utjecaj inokulacije AM na primanje fosfora, frekvenciju i intenzitet mikorizacije te na morfološke karakteristike korijena različitih kultivara bosiljka.

Pokusom je obuhvaćeno četiri različita kultivara bosiljka ('Genovese', 'Sweet Basil', 'Dark Opal' i varijetet *purpurascens*) koji su uzgajani u uvjetima niske dostupnosti fosfora (1µmol P L^{-1}) tijekom 60 dana. Tretmane su predstavljali inokulacija korijena AM mikoriznom vrstom *Glomus intraradices* i kontrola (neinokulirane biljke). Na kraju pokusa određena je koncentracija fosfora u suhoj tvari nadzemnih organa biljke, intenzitet i frekvencija mikorizacije korijena, te morfološke karakteristike korijena bosiljka.

AM inokulacija je povećala koncentraciju fosfora u suhoj tvari kod svih mikoriziranih kultivara bosiljka, u odnosu na nemikorizirane kultivare. Najveća prosječna koncentracija P_2O_5 u ST nadzemnih organa mikoriziranih biljaka utvrđena je kod varijeteta *purpurascens*. Kultivari bosiljka značajno su se razlikovali u intenzitetu i frekvenciji mikorizacije pri čemu je najjače zaražen bio 'Dark Opal', gdje je intenzitet mikorizacije bio 54,0 %, a frekvencija mikorizacije 70,6 %; a najmanje zaražen var. *purpurascens*, gdje je intenzitet mikorizacije bio 17,0 %, a frekvencija mikorizacije 36,6 %. Kultivari sa izraženijom frekvencijom i intenzitetom mikorizacije 'Sweet Basil' i 'Dark Opal' su imali slabije razvijen korijenov sustav.

Ključne riječi: arbuskularna mikoriza (AM), fosfor, mikorizacija, korijen

Summary

Effect of arbuscular mycorrhiza on morphological characteristics of Basil root system

Basil (*Ocimum basilicum* L.) is one of the most important and versatile aromatic and medicinal plant, while phosphorus is one of the most important and frequently limited nutrient for plant growth. Arbuscular mycorrhiza (AM) is present in more than 90 % of terrestrial plant species. In conditions of nutrient deficiency in the soil, AM can significantly increase the efficiency of nutrient uptake, and thus avoid the stress triggered by lack of nutrient in host plants.

Aim of current study was to determine the influence of AM on phosphorus uptake, the frequency and intensity of root mycorrhization and morphological characteristics of roots among different basil cultivars.

The experiment included four basil cultivars ('Genovese', 'Sweet Basil', 'Dark Opal' and variety *purpurascens*) which were grown under low phosphorus availability (1 μmol P L^{-1}) for 60 days. The treatments were represented as root inoculation with AM mycorrhizal species *Glomus intraradices* and uninoculated plants as control. At the end of experiment, shoot phosphorus concentration, the intensity and frequency of root mycorrhization and morphological characteristics of root system were determined.

AM inoculation increased phosphorus concentration in dry matter in all inoculated basil cultivars compared to uninoculated cultivars. The highest concentration of P_2O_5 in the dry matter of plant shoot system was recorded in variety *purpurascens*. Significant difference in intensity and frequency of mycorrhization where observed among basil cultivars, where strongest infection was determined in 'Dark Opal', with intensity of mycorrhization of 54.0 %, and mycorrhization frequency of 70,6 %; and the least infected was var. *purpurascens*, with intensity of mycorrhization of 17,0 %, and mycorrhization frequency of 36,6 %. Cultivars with the highest frequency and intensity of mycorrhization, 'Sweet Basil' and 'Dark Opal', had weakest developed root system.

Keywords: arbuscular mycorrhiza (AM), phosphorus, mycorrhization, root

1. UVOD

1.1. Bosiljak

Najčešće se spominje da je bosiljak porijeklom iz Indije. No, prema podacima o zemljopisnoj rasprostranjenosti roda smatra se da postoje barem tri centra raznolikosti: tropsko i suptropsko područje Afrike, tropska Azija te tropsko područje Južne Amerike (Brazil). Prema povijesnim izvorima u nekim područjima Azije bosiljak se uzgaja već 5000 godina (Carović-Stanko, 2013). Bosiljak pripada porodici usnača ili *Lamiaceae*. Korijen je srednje razvijen. Stabljika je zeljasta, razgranata, male krošnje, visoka 40 do 60 cm. Listovi su mekani, svijetlozeleni, unakrsno nasuprotni, na dugim peteljkama, jajasti, cjelovita ruba ili neznatno nazubljeni. Na vrhu stabljike stvara se izduženi paštitasti cvat sastavljen od 17 do 18 sitnih cvjetova bijele do svijetlo ružičaste boje. Plod je kalavac tamnosmeđ do crn, izdužen. Vegetacijsko razdoblje bosiljka traje 170 do 180 dana ako je uzgojen iz sadnica. Cvjetati počinje već sredinom lipnja i ponekad cvate dva mjeseca. Za klijanje mu je potrebna temperatura najmanje 12 °C, a optimalna je temperatura 18 do 20 °C. Zbog plitkog korijena zahtijeva prilično vlage (Šilješ i sur., 1992). Bosiljak se prvenstveno uzgaja kao začinska biljka. U prehrani se koristi list i stabljika, u kozmetici eterično ulje bosiljka, u farmaciji se koristi kao diuretik, laksativ, baktericid i antioksidant, a noviji izvori govore o mogućnosti korištenja pojedinih sastavnica eteričnog ulja bosiljka u agronomiji kao nematocida, insekticida i repelenta te također kao medonosna vrsta koju pčele vole posjećivati (Carović-Stanko, 2013).

1.2. Mikorizne asocijacije

Riječ mikoriza dolazi od grčkih riječi *mykes* (gljiva) i *rhiza* (korijen) (Radić, 2013). Mikorize su simbiozne (mutualističke) asocijacije brojnih vrsta gljiva i korijena većine vrsta kopnenih biljaka. Prvi tko je otkrio mikorizne gljive je bio Albert Bernard Frank 1885. godine i smatrao je da potječu iz perioda Devona (oko 400 milijuna godina prije nove ere). Procjenjuje se da postoji oko 50 000 vrsta mikoriznih gljiva koje tvore simbiozne asocijacije s oko 250 000 biljnih vrsta (van der Heijden i sur., 2015). U ovome slučaju simbioza je obostrano korisna. Mikorizne gljive koloniziraju korijen biljke od kojih primaju asimilate (organski ugljik ili produkte fotosinteze) u zamjenu za mineralne tvari (Smith i Read, 2008). Laboratorijski eksperimenti i terenske studije ukazuju da biljke predaju između 10 % do 20 % svojih asimilata mikoriznim gljivama, dok od gljive zauzvrat primaju mineralne tvari, najviše dušik (N) i fosfor (P) (Jakobsen i Rosendahl,

1990). Mikorizne gljive imaju vrlo važnu ulogu u kopnenim ekosustavima. Čuvaju povoljnu strukturu tla (pomažu pri stvaranju mikroagregata tla), olakšavaju kruženje tvari u prirodi, reguliraju cikluse ugljika i drugih elemenata. Smatra se da u prirodnim zajednicama mikorize osiguravaju do 80 % dušika i fosfora biljkama te mnoge vrste biljaka ovise o ovoj asocijaciji (van der Heijden sur., 2015). Mikorizne asocijacije prisutne su gotovo u svim ekosustavima, od pustinja i tropskih šuma do oranica, a pogotovo na onim oranicama na kojima je prisutna reducirana obrada (Read, 1991; Brundertt, 2009). Mikorizne gljive mogu živjeti unutar korteksa korijena, na površini korijena ili oko epidermalnih stanica korijena biljke domaćina, a hife tih mikoriznih gljiva izrastu iz korijena u tlo te usvajaju mineralne tvari (van der Heijden i sur., 2015).

Uzimajući u obzir strukturu i funkciju postoje četiri vrste mikoriza (van der Heijden i sur., 2015):

- Arbuskularna mikoriza (AM)
- Ektomikoriza (EM)
- Orhidejska mikoriza
- Erikoidna mikoriza

Od ove četiri vrste najprisutnija je arbuskularna mikoriza i to kod više od 90% kopnenih biljnih vrsta.

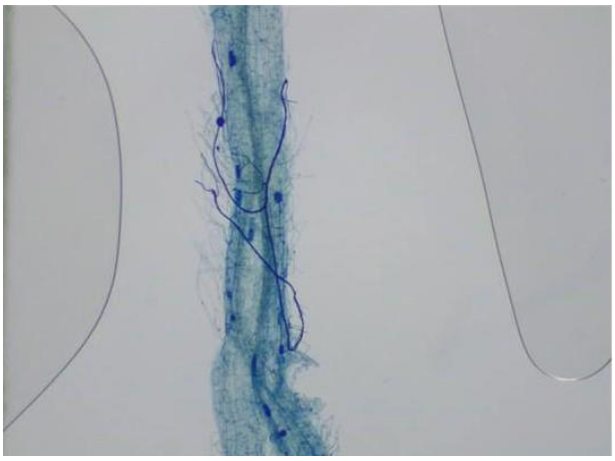
1.3. Arbuskularna mikoriza

Simbioza mikoriznih gljiva (mikrosimbionta) i korijenja viših biljaka (makrosimbionta) u rizosferi čini mikoriznu asocijaciju, a najzastupljeniji oblik navedene asocijacije je arbuskularna mikoriza (Smith i Read, 2008). Arbuskularne mikorize (AM) poznate su i pod nazivom vezikularno-arbuskularne mikorize (VAM). Ovaj je oblik mikorize pronađen na više od 90 % kopnenih biljaka (Schachtman i sur., 1998). Rasprostranjene su širom svijeta, a moguće ih je pronaći u svim ekosustavima. AM asocijacije stvaraju gljive iz reda *Glomerales,* koje su obligatni simbionti te ugibanjem biljke domaćina ugibaju i one, ali za sobom ostavljaju spore koje se mogu ponovno aktivirati pri povoljnim uvjetima (Schachtman i sur., 1998).

Proces kolonizacije biljnog korijena mikoriznim gljivama započinje izmjenom signala između simbionta koji rezultira ekspresijom gena ključnih za pokretanje infekcije korijena (Smith i Smith, 2011). Nakon klijanja spore, dolazi do rasta hifa u smjeru korijena, što je kontrolirano izlučivanjem signalnih molekula (hormona strigolaktona) iz korijena biljke domaćina. Tek nakon prepoznavanja domaćina, odnosno signala, formira se apresorij (infekcijska hifa). Apresorij omogućuje penetraciju hifa gljiva u korteks korijena (Smith i Smith, 2011).

AM gljive rastu unutar korijena biljke domaćina tvoreći strukture vezikule i arbuskule, a pritom ne uzrokuju simptome bolesti. Tijelo AM gljive je građeno od hifa koje su neseptirane, formiraju relativno velike spore koje mogu biti pojedinačne ili u međusobno različitim plodnim tijelima, ne

postoje podaci o spolnom razmnožavanju, pa se smatra da su mutacije glavni razlog pojave genetske raznolikosti. Izgled arbuskularne mikorize se može objasniti kao endotrofnu simbiozu sastavljenu od dva dijela: 1. unutarnji micelij unutar korijena korteksa domaćina; 2. vanjski micelij u tlu koji ovisi o vrsti domaćina (Nicolson, 1967). Arbuskule nastaju grananjem hifa unutar stanica korijena biljke domaćina, a njihova glavna uloga je izmjena hranjivih tvari između biljke domaćina i simbionta gljive (Slika 1.). Postoje dva tipa arbuskula, paris tip kojeg karakterizira rast hifa iz jedne stanice korijena u drugu i arum tip kojeg karaktizira rast hifa u prostoru između stanica korijena. Koji tip arbuskula će se formirati ovisi o biljci domaćinu, ali moguće je da budu prisutna i oba oblika (Gregory, 2006).



Slika 1. Arbuskularna mikoriza unutar korijena biljke domaćina
(izvor: doc. dr. sc. Boris Lazarević)

Arbuskularne mikorize imaju vrlo važnu ulogu u održavanju ravnoteže i bioraznolikosti unutar biljnih zajednica. Održavaju plodnost tla, štite biljke od patogenih organizama, i omogućavaju biljkama efikasnije usvajanje vode, što ih čini otpornijima na sušu (Gregory, 2006).

1.4. Uloga fosfora u metabolizmu biljke i njena prilagodba na nedostatak fosfora

Fosfor ima nezamjenjivu ulogu u brojnim biokemijskim i razvojnim procesima u biljci. Ima vrlo važnu ulogu u metaboličkim procesima koji uključuju sintezu ATP-a, sintezu nukleinskih kiselina, fotosintezu, glikolizu, stanično disanje, sintezu i stabilnost biomembrana, aktivaciju odnosno inaktivaciju enzima, redoks reakcije te fiksaciju dušika (Vance i sur., 2002). Pomoću metabolizma ATP-a, fosfor regulira fotosintetski transport elektrona (Taiz i Zeiger, 2012) te ostale metaboličke reakcije unutar kloroplasta i citosola (Marschner, 2012). Fosfor u biljkama čini prosječno 0,3-0,5 % suhe tvari, a najviše koncentracije P se nalaze u reprodukcijskim dijelovima i mlađim tkivima

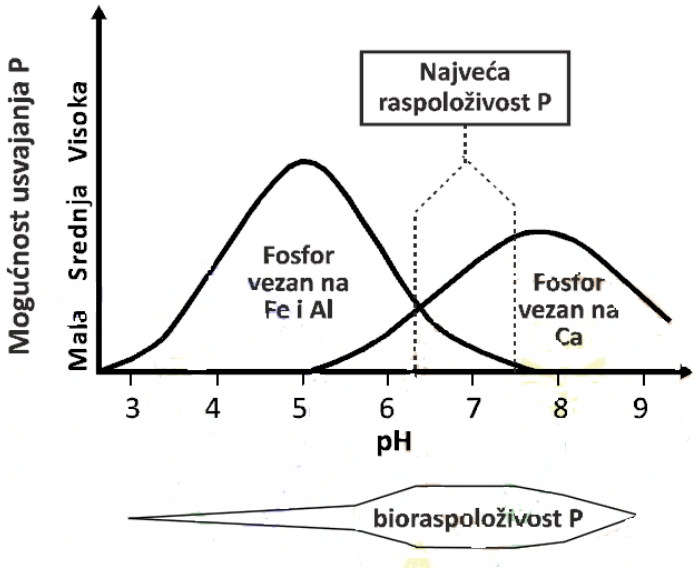
biljke (Pevalek-Kozlina, 2003). Biljke najveću potrebu za fosforom imaju na početku same vegetacije, u fazi intenzivnog razvoja korijenovog sustava, te kod prijelaza iz vegetativne u generativnu fazu (Vukadinović i Vukadinović, 2011). Nedostatak fosfora i simptomi stresa nedostatka fosfora u biljaka su česta pojava. Manifestiraju se kao kržljav rast biljaka, starije lišće žuti i odumire, slabije je razvijen korijenov sustav, cvatnja i zrioba plodova su odgođeni (Pevalek-Kozlina, 2003).

Fosfor je u usporedbi s drugim esencijalnim biljnim hranjivima, najslabije pokretno i biljkama najmanje pristupačno hranjivo u tlu (Manschadi i sur., 2013). Pristupačnost fosfora iz tla najviše ovisi o pH reakciji tla (Slika 2.) (Vukadinović i Vukadinović, 2011). U kiselim tlima fosfor je vezan sa aluminijem i željezom u netopive spojeve te je takav nepristupačan biljkama. U alkalnim tlima fosfor je vezan sa kalcijem u teško topive kalcijeve fosfate (Raghothama, 1999; Vance, 2002).

Biljke najčešće usvajaju fosfor u anionskom obliku i to kao $H_2PO_4^-$ i HPO_4^{2-}, a anionski oblici fosfora u otopini tla se nalaze u iznimno niskim koncentracijama. Primanje fosfora se odvija difuzijom, zbog jake sorpcije fosfata od strane adsorpcijskog kompleksa tla (Lynch i Brown, 2001), tj pasivnim transportom hranjiva niz koncentracijski gradijent (Taiz i Zeiger, 2012). Koeficijent difuzije fosfatnih aniona je izuzetno nizak, te ih korijen biljke, može apsorbirati samo iz volumena tla koji se nalazi u neposrednoj blizini njegove aktivne površine (Manschadi i sur., 2013). Fosfor usvojen od biljke se dalje simplastnim putem kreće od površine korijena do ksilema (Vance i sur., 2002), te se ksilemom translocira u nadzemni dio biljke (Marschner, 2012).

Biljke su razvile brojne mehanizme prilagodbe na stres nedostatka fosfora. Tri mehanizma koji umanjuju posljedice slabe dostupnosti fosfora u tlu uključuju: 1. Poticanje otpuštanja fosfata u tlo (organski fosfat, Al^-, Fe^- i ili Ca-fosfati); 2. Metaboličke promjene kojima se optimizira mobilizacija fosfatnih zaliha u biljci; 3. Povećano prorastanje P iz tla korijenovim sustavom te povećanje apsortivne površine korijena promjenama morfoloških karakteristika korijena (Lopez-Bucio i sur., 2009). Najizraženija prilagodba biljke na nedostatak fosfora je razvoj plićeg, vrlo razgranatog korijenovog sustava, čime se povećava apsorptivna površina korijena i poboljšava prorastanje tla (Lynch, 1995). Utvrđena je povezanost morfoloških karakteristika korijena s efikasnošću usvajanja fosfora pri čemu su se efikasnijim pokazali genotipovi s plićim, jače razgranatim korijenom, većeg kuta grananja (Lynch, 2011)

Jedna od glavnih prilagodbi biljaka na usvajanje hranjiva jest razvoj arbuskularne mikorize. Posebno je izraženo bolje usvajanje P, od strane korijena mikoriziranih biljaka, ali jednako tako mogu uspješno mobilizirat i translocirati hranjiva poput dušika (N), cinka (Zn), kalcija (Ca) i sumpora (S) (Marschner i Dell, 1994).



Slika 2. Pristupačnost fosfora iz tla ovisno o pH reakciji tla
(izvor: Vukadinović i Vukadinović, 2011)

Prema Bücking i sur. (2012), pozitivan utjecaj navedenih mikoriznih gljiva na ishranu biljke fosforom očituje se kroz:

1. Prorastanje velikog volumena tla eksternim micelijem koji akumulira granule polifosfata unutar vakuola hifa. Posredovanjem enzima polifosfataza, P se mobilizira te se translocira u interni micelij, zaobilazeći pritom biljni mehanizam usvajanja fosfatnih aniona korijenom;
2. Uski promjer hifa koji mikoriznim gljivama omogućuje pojačano prorastanje tla i usvajanje fosfora koji se nalazi izvan rizosfernog područja te je aktivnoj površini korijena nedostupan;
3. Sintezu i izlučivanje fosfataza te aniona organskih kiselina koji olakšavaju mobilizaciju fosfatnih aniona iz organskih spojeva.

Nadalje, Schachtman i sur. (1998) navode da arbuskularno mikorizne gljive imaju sposobnost učinkovitijeg iskorištavanja fosfata iz otopine tla u odnosu na druge mikroorganizme, budući da ih biljka opskrbljuje organskim ugljikom koji im služi kao primarni izvor energije. Isti autori navode da veća razgranjenost hifa, povećavajući aktivnu površinu korijena, može ublažavati nutritivni stres uzrokovan izuzetno niskim koeficijentom difuzije fosfatnih aniona.

1.5. Utjecaj AM na korijenov sustav biljaka

Utjecaj arbuskularne mikorize na biljku domaćina se očituje u pozitivnim i negativnim promjenama. U prosjeku biljke kolonizirane sa AM gljivama su veće od nezaraženih biljaka za 3,1 puta (Hoeksema i sur., 2010). Ti rezultati su dokaz da AM simbioza može povećati urod i to upravo zbog povećanja biomase i boljeg usvajanja hranjiva, prvenstveno fosfora (Jakobsen i sur., 1992;

Leake i sur., 2004; Smith i Smith 2011). Hife povećavaju aktivnu površinu korijena i povezuju se sa drugim hifama i drugim biljkama tvoreći razgranatu mrežu koja bolje usvaja hranjiva (Sharma, 2004). Kroz tu razgranatu mikoriznu mrežu moguće je prenositi i kemijske signale od jedne biljke do druge. Smatra se da kemijski signali koje biljke razmjenjuju putem hifa pomažu biljkama da se obrane od patogena i herbivora (Pozo i Azcon-Aguilar, 2007; Babikova i sur., 2013). AM povećava i poboljšava fotosintetsku aktivnost za 10-20% kod raznih kultura u poljskim uvjetima. (Jakobsen i Rosendhala 1990; Johnson i sur., 2002; Nottingham i sur 2010). Biljke u simbiozi sa AM imaju smanjenu koncentraciju teških metala u tkivu. AM gljive mogu smanjiti štetu imobilizacijom pojedinih metala (Fe, Ni, Zn) u korijenu (Kaldolf i sur., 1999).

Negativni utjecaj se može izraziti kao smanjena klijavost sjemena zbog AM gljiva, ali se to kasnije kompenzira poboljšanim rastom biljke (Varga, 2015). Još jedan oblik negativnog utjecaja na biljku se može ogledati u kompeticiji između AM gljive i biljke za produktima fotosinteze. To se manifestira slabijim rastom biljke (Grahm i Abbot, 2000). Zapravo, simbiotski odnos mikorizne gljive i biljke kreće se u širokom rasponu od parazitizma do mutualizma, što ovisi o biljnoj vrsti, vrsti gljive te okolišnim uvjetima, prvenstveno intenzitetu svjetla i dostupnosti hranjiva (Smith i Read, 2008). Prisutnost AM struktura unutar korijena biljke domaćina ne garantira i aktivnu razmjenu tvari (Fitter, 1991). Najaktivnije AM strukture se nalaze u vršnim dijelovima korijena mladih biljaka (Buwalda i sur. 1982, Walker i Smith 1984). Zbog toga najveću korist imaju mlade biljke, jer su njima pri formiranju vegetativnih organa potrebne veće količine dušika i fosfora (Jones i Smith, 2004). Starenjem biljke, AM strukture se udaljavaju od zone rasta korijena i njihova aktivnost slabi (Tisserant i sur., 1993, Tisserant i sur., 1996). Biljke s debljim korijenom puno više profitiraju i koriste mikorizne gljive u odnosu na biljke sa tanjim korijenjem poput raznih trava (Baylis, 1975; Hetrick i sur. 1992). Biljke zaražene mikorizom imaju kraće korijenove dlačice. To se javlja zbog hifa koje zamjenjuju njihovu ulogu (Bates i Lynch, 2001).

2. CILJEVI RADA

Cilj ovoga rada je utvrditi utjecaj inokulacije AM na primanje fosfora, frekvenciju i intenzitet mikorizacije te na morfološke karakteristike korijena različitih kultivara bosiljka.

3. MATERIJAL I METODE

3.1. Priprema pokusa i uvjeti uzgoja

U pokus su uključena četiri kultivara bosiljka 'Genovese', 'Sweet Basil', 'Dark Opal' i varijetet *purpurascens*. Sjeme bosiljka posijano je u plastične lonce ispunjene s 2 L vermikulita. U svaki lonac posijano je između 10 i 15 sjemenki. Nakon nicanja su ostavljene dvije biljke po loncu (slika 3.).



Slika 3. Dvije biljke po loncu istog kultivara
(izvor: Tomislav Javornik)

Prilikom sjetve sjemena polovica lonaca je tretirana (inokulirana) sporama mikorizne vrste *Glomus intraradicens* (*Rhizophagus irregularis*), dok je druga polovica lonaca ne inokulirana i predstavlja kontrolu. Inokulacija je izvršena primjenom 0,5 g preparata Mycodrip (Symbiom LTD Czech Republic) što je ekvivalent primjene 2000 spora po loncu. Pokus je postavljen po slučajnom bloknom rasporedu u tri ponavljanja što je značilo da je svaki kultivar zastupljen sa šest biljaka po tretmanu (tri lonca po tretmanu inokulacija ili kontrola, a u svakom loncu su ostavljene dvije biljke istog kultivara). Biljke su uzgajane tijekom 60 dana u komori rasta Agronomskog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu pri 300 µmol m^{-2} s^{-1} fotosintetski aktivne radijacije (PAR) 16/8 h, 25/20 °C uvjeta dan/noć i 75% relativne vlage zraka. Biljke su prihranjivane dva puta tjedno s modificiranom Magnavaca hranjivom (Magnavaca i sur., 1987) otopinom. Modifikacija otopine odnosila se na viši pH otopine u odnosu na originalnu recepturu te nižu koncentraciju fosfora. pH je iznosio 6,0, a postignut je dodavanjem 0,1 M KOH, dok je koncentracija fosfora u otopini iznosila 1 µM L^{-1}. Navodnjavanjem ovom otopinom je održavan volumni sadržaj vode u supstratu na 70% poljskog vodnog kapaciteta.

3.2. Mjerenja

Šezdeseti dan biljke su izvađene iz supstrata i odvojen je nadzemni dio od korijena (Slika 4.). Nadzemni organi su sušeni na 70 °C. Nakon toga su razgrađeni u smjesi koncentriranih HNO_3:$HClO_4$ (7:1) u mikrovalnoj pećnici (MILESTONE ETHOS ONE Microwave Digester). U razgrađenim uzorcima spektrofotometrijski je određena koncentracija fosfora (P) (AOAC, 1995). Korijen biljke je ispran i skeniran, a morfološke karakteristike korijena (ukupna duljina, ukupna površina, volumen, prosječni promjer, dubina, širina, odnos sitnog prema krupnom korijenu, broj bočnih korijena, broj vrhova) su analizirane pomoću WinRhizo Pro (Regent Instruments Inc., Canada) softvera (Slika 5.).



Slika 4. Ispiranje biljke od supstrata i odvajanje nadzemnog dijela biljke od korijena (izvor: Tomislav Javornik)



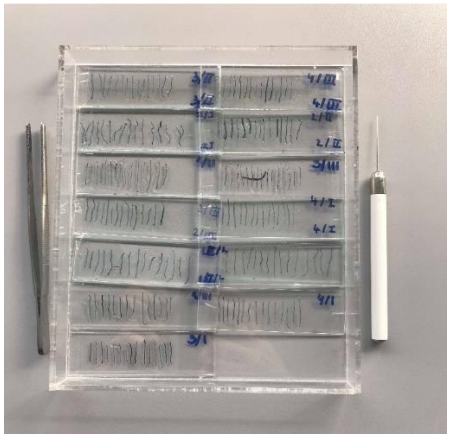
Slika 5. Skeniranje korijenja (izvor: Tomislav Javornik)

Frekvencija i intenzitet mikorizacije korijena su određene prema metodi Trouvelot (1984). Korijenje je kuhano u 10 % KOH otopini nakon čega je isprano u 1 M HCl te obojano 0,05 % Trypan Blue u laktoglicerolu (Slika 6.).



Slika 6. Bojanje korijena i priprema za fragmentiranje te mikroskopiranje
(izvor: Tomislav Javornik)

Frekvencija i intenzitet mikorizacije određivan je na 30 obojenih fragmenata korijena dužine 1 cm po svakoj biljci, pomoću Leica EZ4W stereomikroskopa (Leica Microsystems, Schweiz AG) (Slika 7.) pri čemu je frekvencija izračunata prema formuli: F% = (broj fragmenata korijena s mikorizom / ukupni broj fragmenata korijena) x 100; a intenzitet mikorizacije prema formuli: M% = (95n5 + 70n4 + 30n3 + 5n2 + n1) (Trouvelot, 1984). (n = broj fragmenata korijena ocijenjen ocjenom 1 do 5).



Slika 7. Fragmentacija korijenja i priprema za mikroskopiranje
(izvor: Tomislav Javornik)

3.3. Statistička obrada podataka

Podaci su obrađeni analizom varijance prema generalnom linearnom modelu u statističkom paketu SAS 9.3. (SAS Institute Inc., 2011). Kada je F test bio signifikantan na razini $p \leq 0.05$, srednje vrijednosti su uspoređivane Tukey's HSD testom. Rezultati su prikazani grafički pomoću histograma koji odgovaraju srednjim vrijednostima, a uz histograme su pridružene dvostruke greške srednjih vrijednosti (*double standard error of the mean*).

4. REZULTATI I RASPRAVA

4.1. Učinak AM na koncentraciju fosfora u nadzemnim organima različitih kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora

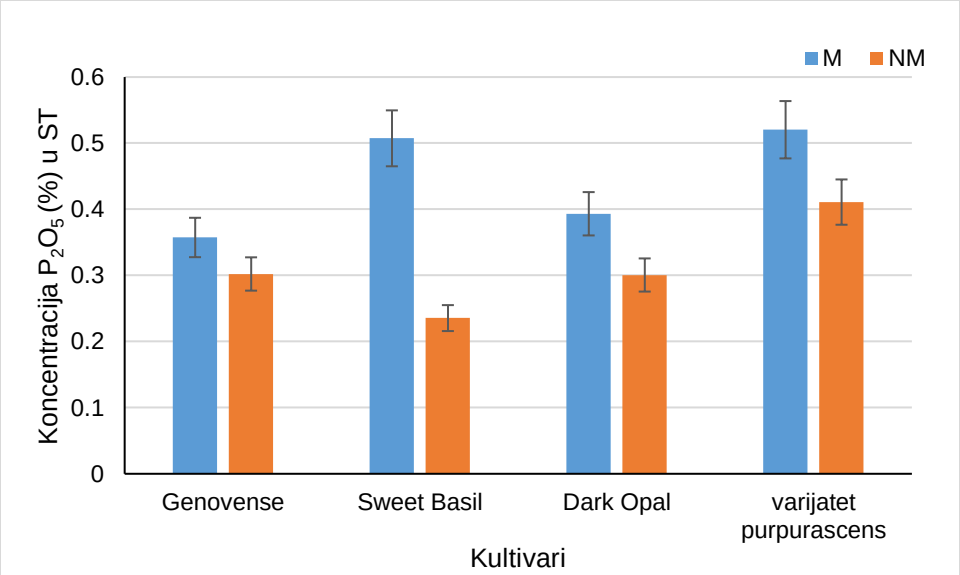
Tablicom 1 prikazana je analiza varijance koncentracije fosfora u nadzemnim organima mikoriziranih (M) i nemikoriziranih (NM) kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora. Iz prikazane tablice vidljivo je da se koncentracija P_2O_5 u suhoj tvari nadzemnih organa razlikovala između kultivara te između tretmana (tablica 1).

Tablica 1. Analiza varijance koncentracije fosfora u mikoriziranim (M) i nemikoriziranim (NM) kultivarima bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora.

Izvori varijabilnosti	n-1	Karakteristika
		P_2O_5 (%) u ST
Tretman	1	***
Kultivar	3	*
Tretman x kultivar	3	ns

n-1: broj stupnjeva slobode izvora varijabilnosti; p: vjerojatnost prihvaćanja nulte hipoteze da izvor varijabilnosti nema utjecaja na analiziranu karakteristiku; Razina signifikantnosti: * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$, ns - nije signifikantno.

Grafikon 1 prikazuje koncentraciju fosfora (% P_2O_5) u suhoj tvari (ST) nadzemnih organa kod M i NM biljaka. Sve mikorizirane biljke su imale više koncentracije fosfora od nemikoriziranih. Prosječna koncentracija P_2O_5 u ST nadzemnih organa M biljaka iznosila je 0,44%, a NM biljaka 0,31 %. Najveća prosječna koncentracija P_2O_5 u ST nadzemnih organa M biljaka utvrđena je kod varijeteta *purpurascens* (0,52 %) i kultivara 'Sweet Basil' (0,51 %).



Grafikon 1. Koncentracija fosfora (% P_2O_5) u suhoj tvari (ST) nadzemnih organa mikoriziranim (M) i nemikoriziranim (NM) kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora

Ovi rezultati ukazuju da inokulacija korijena mikoriznom vrstom *Glomus intrardicens* pozitivno utječe na primanje fosfora kod istraživanih kultivara bosiljka. Slični rezultati zabilježeni su i u drugim istraživanjima pri čemu se oni objašnjavaju jače razvijenim korijenovim sustavom kod mikoriziranih biljaka (Bolan i sur., 1987), nadalje većim volumenom tla kojeg prorastaju hife, većim afinitetom hifa prema fosforu te efikasnijom konkurencijom mikoriznih gljiva s drugim mikroorganizmima za ograničene izvore fosfata u tlu (Gregory, 2006).

4.2. Frekvencija i intenzitet mikorizacije korijena bosiljka

Prilikom analize frekvencije i intenziteta mikorizacije korijena bosiljka nije došlo do razvoja mikoriznih asocijacija kod nemikoriziranih biljaka, što upućuje na to da nije došlo do kontaminacije kontrolnih lonaca sa sporama gljive. Mikorizne strukture su pronađene samo u uzorcima inokuliranog tretmana, stoga su statistički testirane razlike između kultivara bosiljka uzgajanih u tretmanu inokulacije.

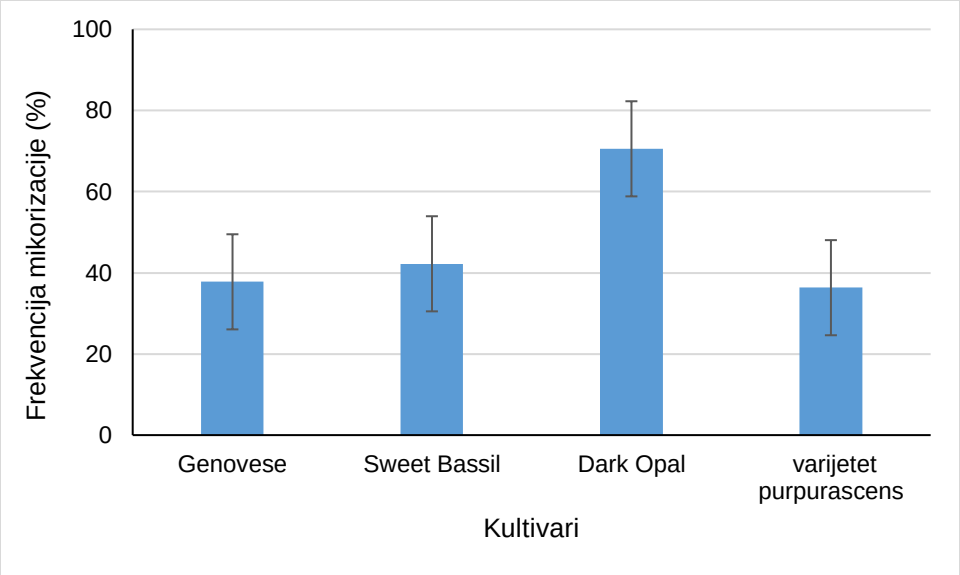
Tablicom 2 prikazana je analiza varijance frekvencije i intenziteta mikorizacije korijena različitih kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnost fosfora. Iz prikazane tablice vidljivo je da se kultivari bosiljka razlikuju u frekvenciji i intenzitetu mikorizacije.

Tablica 2. Analiza varijance frekvencije i intenziteta mikorizacije korijena različitih kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnost fosfora.

Izvori varijabilnosti	n-1	Karakteristika	
		Frekvencija	Intenzitet
Kultivar	3	*	***

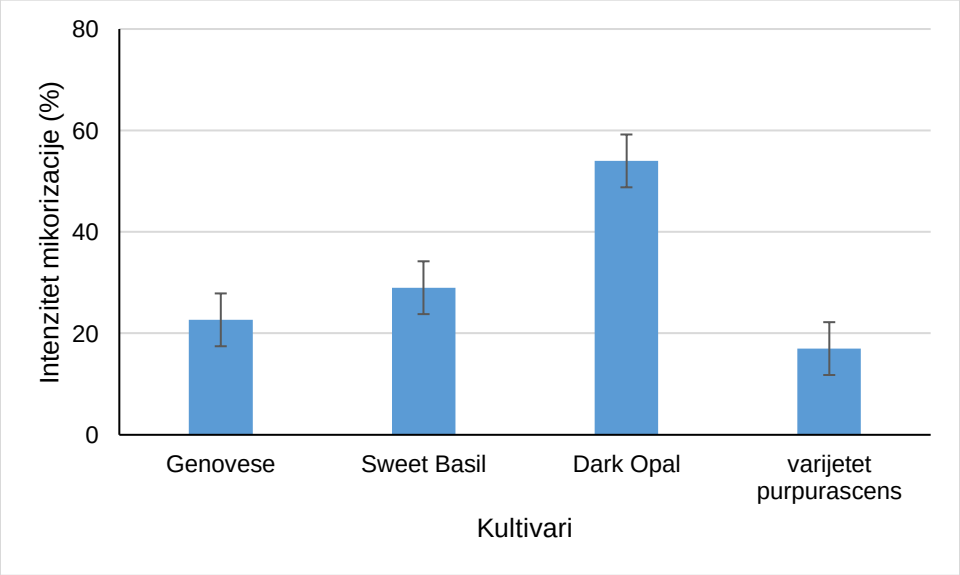
n-1: broj stupnjeva slobode izvora varijabilnosti; p: vjerojatnost prihvaćanja nulte hipoteze da izvor varijabilnosti nema utjecaja na analiziranu karakteristiku; Razina signifikantnosti: * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$, ns - nije signifikantno.

Grafikon 2 prikazuje frekvenciju mikorizacije kod mikoriziranih kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora. Najveću frekvenciju mikorizacije korijena ima kultivar 'Dark Opal' (70,6 %), dok se ostali kultivari značajno ne razlikuju ('Genovese' 37,8 %, 'Sweet Basil' 42,2 % i var. *purpurascens* 36,3 %).



Grafikon 2. Frekvencija mikorizacije korijena kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora

Grafikon 3 prikazuje intenzitet mikorizacije korijena različitih kultivara bosiljka u uvjetima niske dostupnosti fosfora. Najveći intenzitet mikorizacije ima kultivar 'Dark Opal' (54,0 %), a najmanji var. *purpurascens* (17,0 %). Značajno veći intenzitet mikorizacije utvrđen je i kod kultivara 'Sweet Basil' (29,0 %) u usporedbi s kultivarom 'Genovense' (22,6 %) i var. *purpurascens* (17,0 %).



Grafikon 3. Intenzitet mikorizacije korijena kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora

Najveća frekvenciju i intenzitet mikorizacije korijena utvrđen je kod kultivara 'Dark Opal', a najmanji kod var. *purpurascens*. Mnogi autori navode da na intenzitet i frekvenciju mikorizacije utječu brojni čimbenici pri čemu je utjecaj genotipa vrlo izražen (Bethlenfalvay i sur., 1985; Parniske, 2008). Razlog većoj frekvenciji i intenzitetu mikorizacije kod različitih kultivara iste biljne vrsta može biti veće lučenje hormona strigolaktona koji potiču bolje stvaranje simbiozne asocijacije između biljke i gljive (Parniske, 2008). U meta analizi utjecaja intenziteta mikorizacije korijena na pozitivne učinke AM asocijacija kod pšenice Feldman i sur. (2009) navode da granična vrijednost frekvencije mikorizacije ispod koje izostaju pozitivni učinci mikorizacije na primanje hranjiva iznosi 30%. Obzirom na ovaj podatak, može se istaknuti da je frekvencija mikorizacije svih kultivara bosiljka bila zadovoljavajuća.

4.3. Utjecaj AM na morfološke karakteristike korijena bosiljka

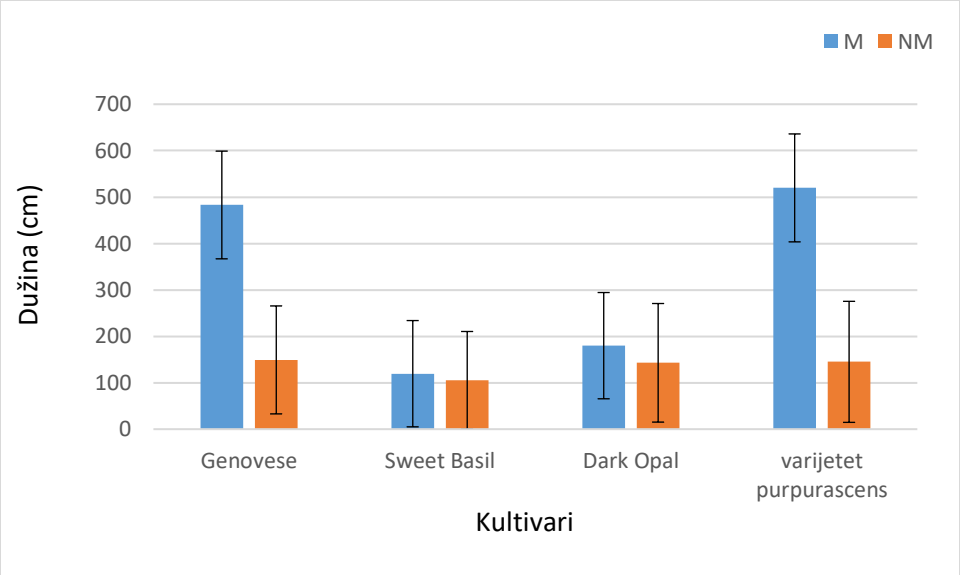
Tablicom 3 prikazana je analiza varijance morfoloških karakteristika korijena M i NM kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora. Iz prikazane tablice vidljivo je da su se kultivari razlikovali u svim mjerenim karakteristikama. Statistički značajne razlike svih karakteristika osim promjera korijena utvrđene su i između tretmana. A utvrđen je i značajan utjecaj interakcije tretman x kultivar na sve istraživane karakteristike osim na promjer i širinu korijena.

Tablica 3. Analiza varijance morfoloških karakteristika korijena različitih kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora

Izvori varijabilnosti	n-1	Karakteristika									
		Dužina	Površina	Volumen	Promjer	Dubina	Širina	Grubi	Fini	Vrhovi	Broj bočnih korijena
Tretman	1	***	***	***	ns	***	*	**	***	***	***
Kultivar	3	***	**	**	***	***	**	**	***	***	***
Tretman x Kultivar	3	**	**	**	ns	***	ns	*	**	**	**

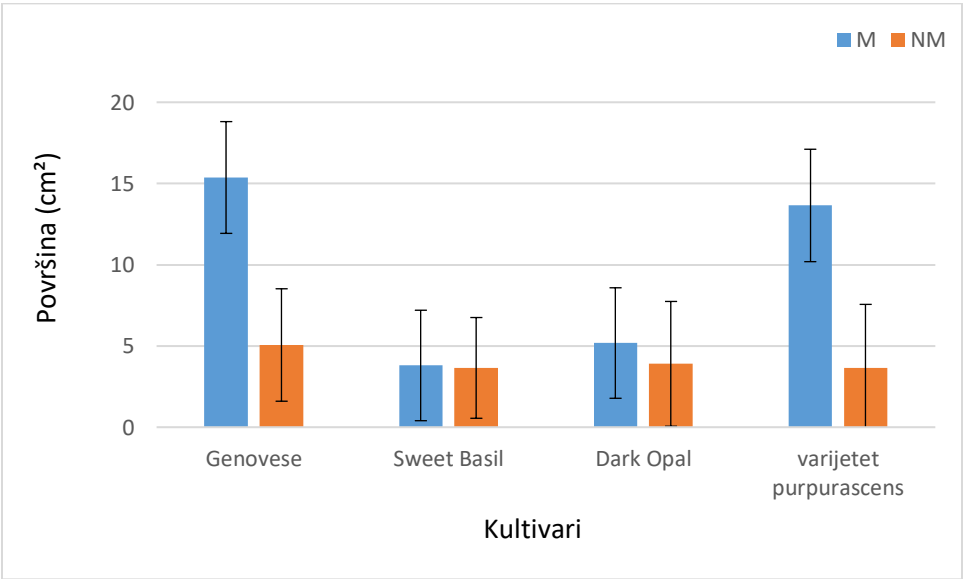
n-1: broj stupnjeva slobode izvora varijabilnosti; p: vjerojatnost prihvaćanja nulte hipoteze da izvor varijabilnosti nema utjecaja na analiziranu karakteristiku; Razina signifikantnosti: * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$, ns - nije signifikantno.

Grafikon 4 prikazuje dužinu korijena kod M i NM kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora. Veću prosječnu dužinu korijena razvile su M biljke (325,53 cm) u odnosu na NM biljke bosiljka (135,62 cm). No kod kultivara 'Sweet Basil' (M biljke imaju vrijednost 119,49 cm, a NM biljke 105,29 cm) i 'Dark Opal' (M biljke imaju vrijednost 179,9 cm, a NM biljke 143 cm) nema značajnih razlika u dužini korijena između M i NM biljaka.



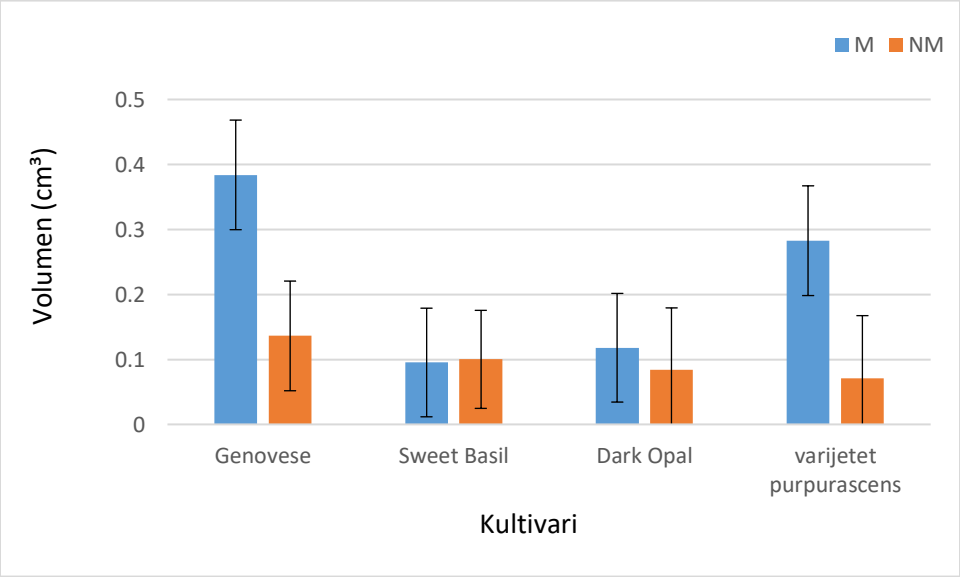
Grafikon 4. Dužina korijena kod mikoriziranih (M) i nemikoriziranih (NM) kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora

Grafikon 5 prikazuje površinu korijena kod M i NM kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora. Prosječno veća površina je utvrđena kod M biljaka (9,50 cm^2) u odnosu na NM biljke (4,07 cm^2). Međutim površina korijena M biljka kultivara 'Sweet Basil' (M iznosi 3,8 cm^2, a NM 3,65 cm^2) i 'Dark Opal' (M iznosi 5,18 cm^2, a NM 3,9 cm^2) se nije značajno razlikovala od NM biljaka.



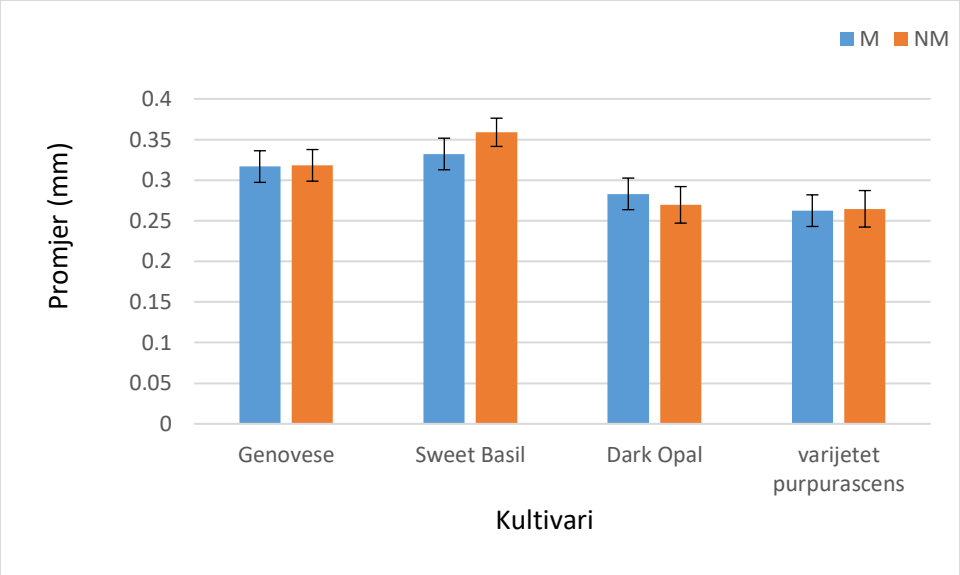
Grafikon 5. Površina korijena kod M i NM kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora

Grafikon 6 prikazuje volumen korijena M i NM kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora. Iz grafikona je uočljivo da su sve M biljke (0,22 cm^3) imale veći prosječni volumen u odnosu na NM biljke (0,1 cm^3), osim kod kultivara 'Sweet Basil' i 'Dark Opal' kod kojih nije bilo značajnih razlika u volumenu korijena M i NM biljaka.



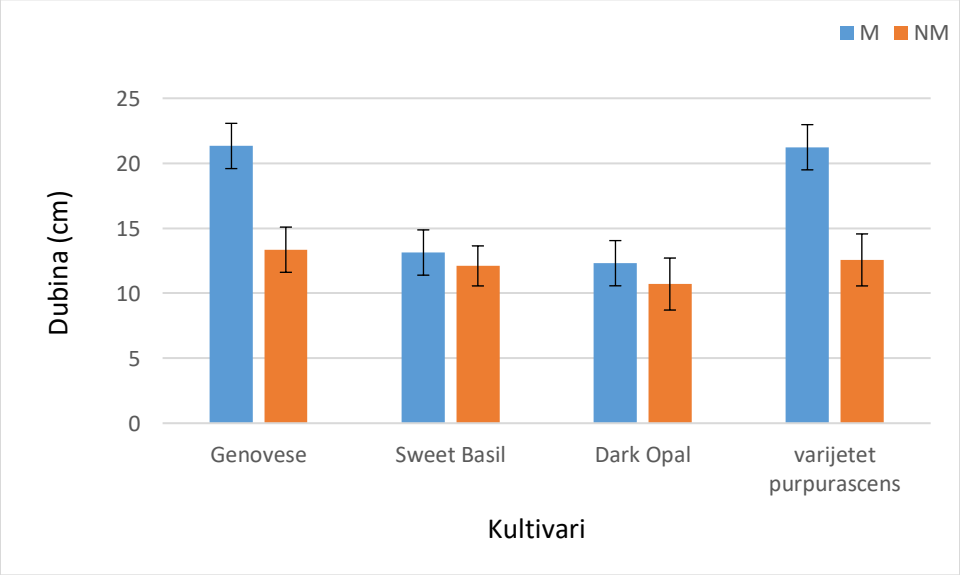
Grafikon 6. Volumen korijena kod M i NM kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora

Grafikon 7 prikazuje promjer korijena kod M i NM kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora. Statistički značajne razlike u prosječnom promjeru korijena utvrđene su samo između kultivara pri čemu prosječno najveći promjer ima 'Sweet Basil' (0,35 mm). Također veći prosječni promjer utvrđen je kod kltivara 'Genovese', u usporedbi s kultivarom 'Dark Opal' (0,27 mm) i var. *purpurascens* (0,26 mm) koji se međusobno nisu razlikovali.



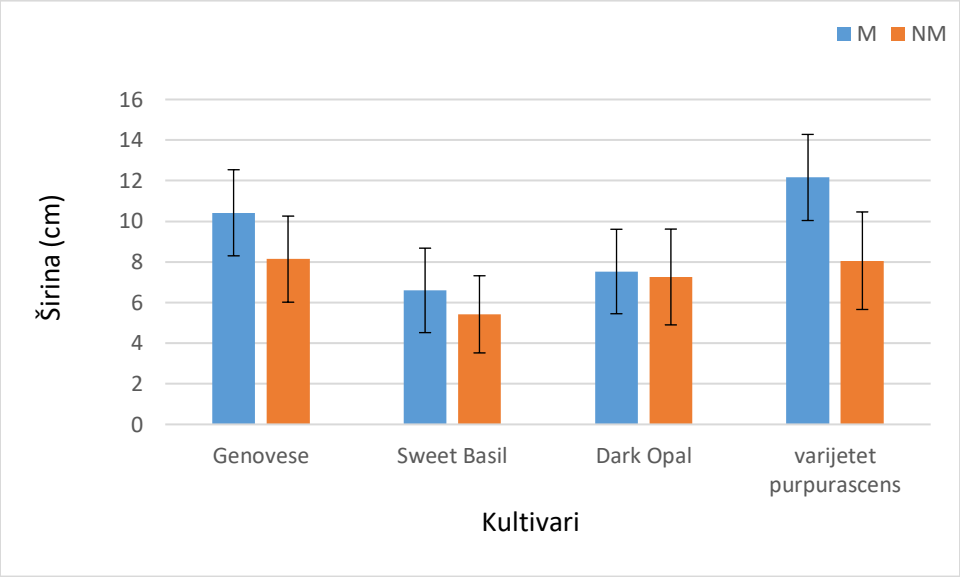
Grafikon 7. Promjer korijena kod M i NM kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora

Grafikon 8 prikazuje dubinu korijena kod M i NM kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora. Iz grafikona je uočljivo da su prosječne dubine korijena M biljaka (17 cm) veće u usporedbi s dubinom korijena NM biljaka (12,182 cm). No kod kultivara 'Dark Opal' i 'Sweet basil' nisu utvrđene razlike u širini korijena između biljaka M i NM tretmana.



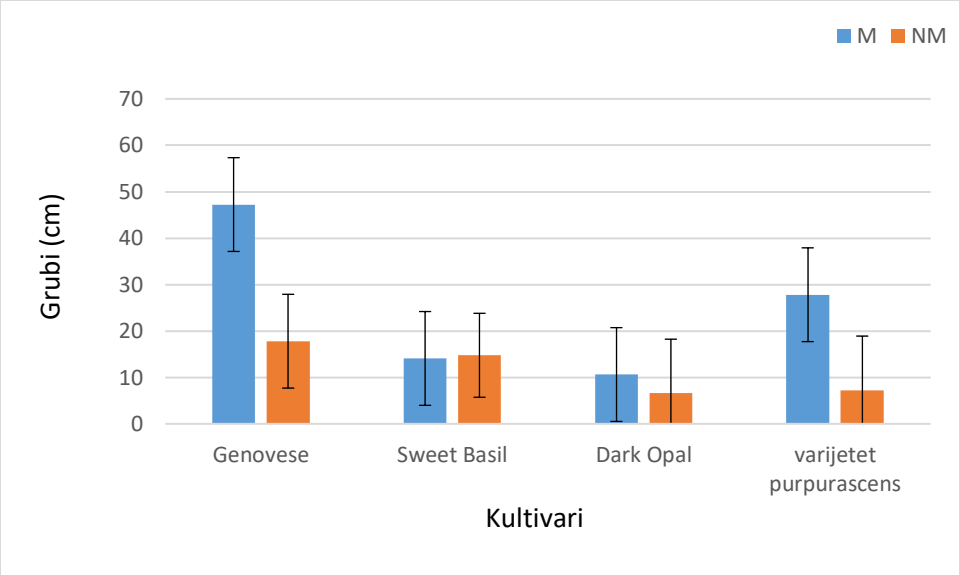
Grafikon 8. Dubina korijena kod M i NM kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora

Grafikon 9 prikazuje širinu korijena kod M i NM kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora. Iz grafikona je uočljivo da su prosječne širine korijena M biljaka (9,18 cm) veće u usporedbi sa širinom korijena NM biljaka (7,22 cm). No kod kultivara 'Dark Opal' i 'Sweet Basil' nisu utvrđene razlike u širini korijena između biljaka M i NM tretmana.



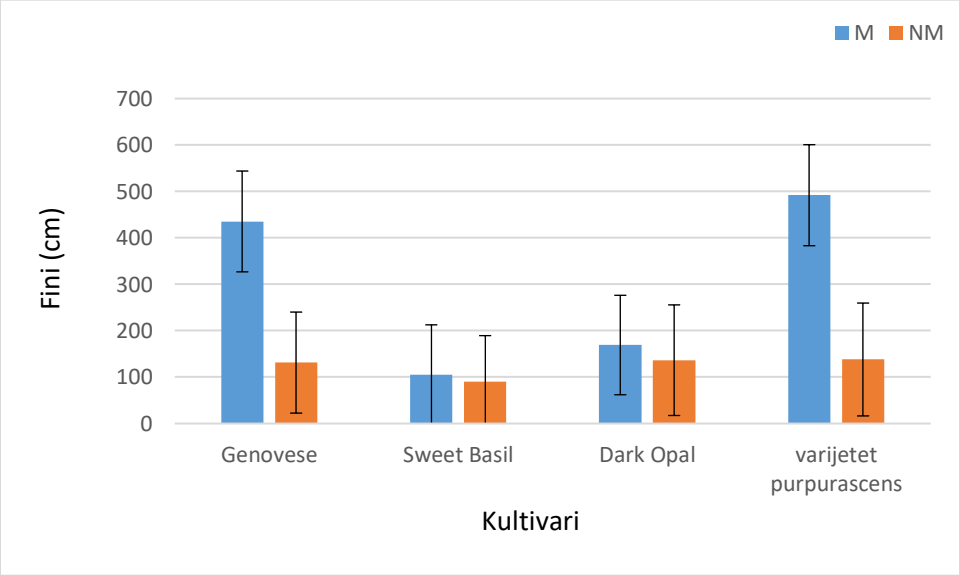
Grafikon 9. Širina korijena kod M i NM kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora

Grafikon 10 prikazuje ukupnu dužinu grubog korijenja (korijenje promjera većeg od 0,5 mm) kod M i NM kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora. Prosječna dužina grubog korijenja kod M biljaka iznosila je 24,94 cm, a kod NM biljaka 11,60 cm. No kod kultivara 'Dark Opal' i 'Sweet Basil' nisu utvrđene razlike u dužini grubog korijenja između biljaka M i NM tretmana.



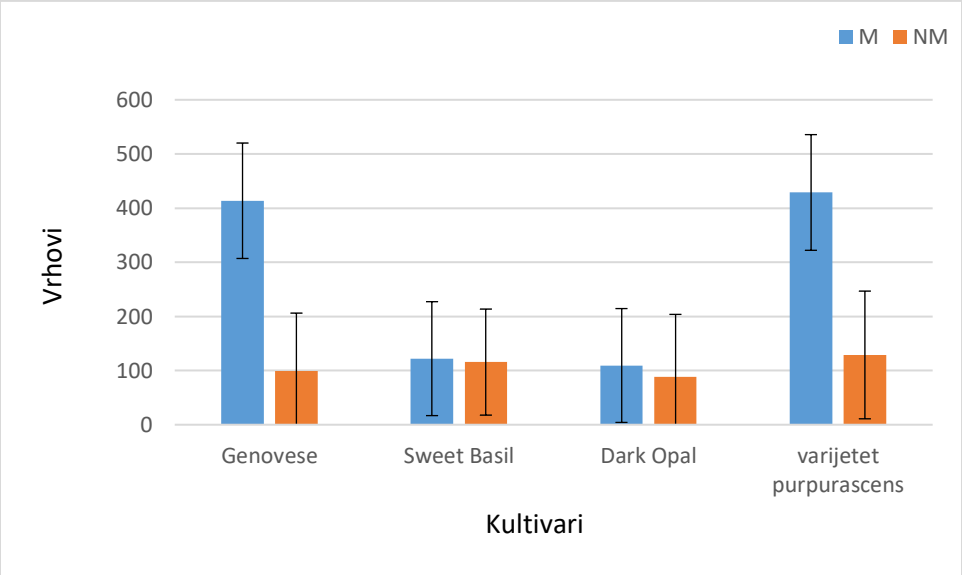
Grafikon 10. Grubo korijenje kod M i NM kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora

Grafikon 11 prikazuje dužinu finog korijenja (korijenje promjera manjeg od 0,5 mm) kod M i NM kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora. Iz grafikona je uočljivo da su M biljke prosječno stvorile veću duljinu finog korijenja (300,43 cm) u odnosu na NM biljke (124, 09 cm). No, te razlike nisu utvrđene između M i NM biljaka kultivara 'Dark Opal' i 'Sweet Basil'



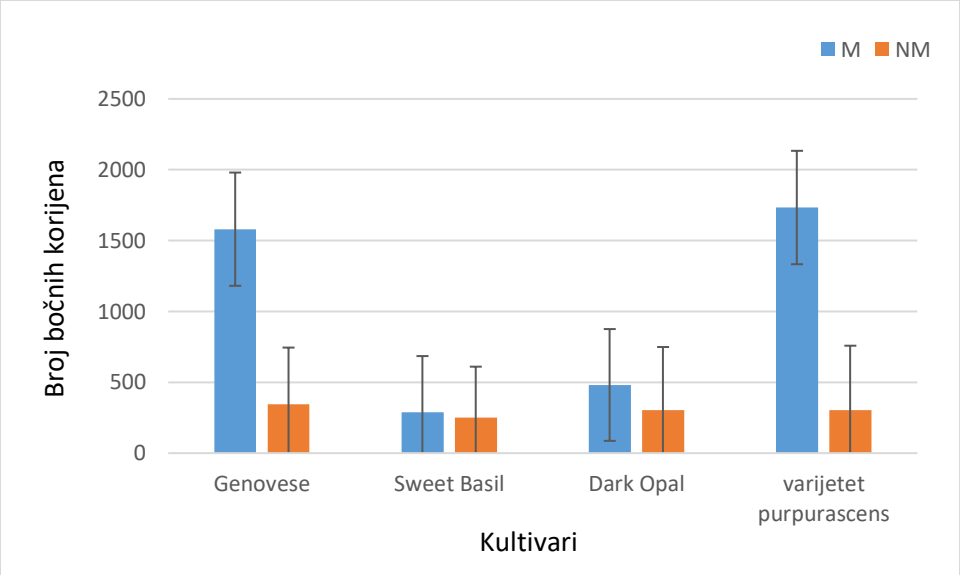
Grafikon 11. Fino korijenje kod M i NM kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora

Grafikon 12 prikazuje broj vrhova korijena kod M i NM kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora. Iz grafikona je vidljivo da M biljke bosiljka imaju veći prosječni broj vrhova (268,49) u odnosu na NM biljke bosiljka (108,08). Kod genotipa 'Sweet Basil' i 'Dark Opal' nema značajnih razlika u broju vrhova kod M i NM biljaka.



Grafikon 12. Broj vrhova korijena kod M i NM kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora

Grafikon 13 prikazuje broj bočnih korijena kod M i NM kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora. Iz grafikona je vidljivo da M biljke imaju veći prosječni broj bočnih korijena (1021,33) u odnosu na NM kultivare bosiljka (301,31). Kod genotipa 'Sweet Basil' nema značajnih razlika u broju bočnih korijena kod M (290,32) i NM (250,73) biljaka.



Grafikon 13. Broj bočnih korijena kod M i NM kultivara bosiljka uzgajanih u uvjetima niske dostupnosti fosfora

Tretman inokulacije korijena AM gljivom *Glomus intraradicens* uzrokovao je prosječno povećanje svih mjerenih morfoloških karakteristika korijena kod kultivara 'Genovese' i var. *purpurascens*, Pozitivni utjecaj AM na morfološke karakteristike korijena utvrđen je kod pšenice (Lazarević i sur., 2018), kod poncirusa (Yao i sur., 2009). Međutim, kod kultivara 'Dark Opal' i 'Sweet Basil' nisu utvrđene statistički značajne razlike mjerenih morfoloških karakteristika korijena između mikoriziranih i nemikoriziranih biljaka. Ovi podaci ukazuju da različiti kultivari bosiljka različito reagiraju na zarazu AM gljivama u pogledu razvoja korijena. Ovi rezultati su još zanimljiviji uzme li se u obzir činjenica da je upravo kod ovih kultivara utvrđen najveći intenzitet i frekvencija mikorizacije (Grafikoni 2 i 3). No u pogledu pozitivnog učinka na primanje fosfor, tretman AM inokulacije značajno je povećao koncentraciju fosfora u nadzemnim organima svih istraživanih kultivara (Grafikon 1) što ukazuje da su AM strukture u korijenu istraživanih biljaka bile aktivne te da je intenzitet zaraze kod svih kultivara bio dovoljno jak za ispoljavanje pozitivnog učinka na primanje fosfora.

5. ZAKLJUČAK

- Inokulacija korijena mikoriznom vrstom *Glomus intraradicens* pozitivno utječe na primanje fosfora kod istraživanih kultivara bosiljka. To je posebno izraženo kod kultivara 'Sweet Basil' kod kojeg je utvrđena najveća razlika koncentracije P_2O_5 u ST nadzemnih organa između mikoriziranih i nemikoriziranih biljaka.
- Rezultati ovog istraživanja (frekvencija i intenzitet mikorizacije) ukazuju da je bosiljak kultura koja lako stupa u mikorizne asocijacije. Kultivari su se značajno razlikovali u intenzitetu i frekvenciji mikorizacije pri čemu su kultivari 'Sweet Basil' i 'Dark Opal' imali veću frekvenciju i intenzitet mikorizacije u odnosu na kultivar 'Genovese' i varijetet *purpurascens*.
- Tretman inokulacije korijena AM gljivom *Glomus intraradicens* uzrokovao je prosječno povećanje svih mjerenih morfoloških karakteristika korijena kod kultivara 'Genovense' i var. *purpurascens*. Međutim, kod kultivara 'Dark Opal' i Sweet Basil' nisu utvrđene statistički značajne razlike mjerenih morfoloških karakteristika korijena između mikoriziranih i nemikoriziranih biljaka. Ovi podaci ukazuju da različiti kultivari bosiljka različito reagiraju na zarazu AM gljivama u pogledu razvoja korijena, pri čemu su kultivari s većom frekvencijom i intenzitetom mikorizacije korijena imali mnogo slabiji izražen utjecaj na promjene morfoloških karakteristika korijena.

6. POPIS LITERATURE

1. Babikova, Z., Gilbert, L., Bruce, T. J. A., Birkett, M., Caulfield, J. C., Woodcock, C., Pickett, J. A., Johnson, D. (2013). Underground signals carried through common mycelial networks warn neighbouring plants of aphid attack. Ecology Letters 16: 835–843.

2. Bates, T. R., Lynch, J. P. (2001). Root hairs confer a competitive advantage under low phosphorus availability. Plant and Soil, 236: 243-250.

3. Baylis, G. T. S. (1975). The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. London, UK: Academic Press.

4. Bolan, N. S., Robson, A. D., Barrow, N. J. (1987). Effects of vesicular-arbuscular mycorrhiza on the availability of iron phosphates to plants. Plant Soil. 22: 401-410.

5. Brundrett, M. C. (2009). Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. Plant and Soil 320: 37–77.

6. Buwalda, J. G., Ross, G. J. S., Stribley, D. P., Tinker, P. B. (1982). The development of endomycorrhizal root systems. III. The mathematical representation of the spread of vesicular arbuscular mycorrhizal infection in root systems. New Phytol. 91:669–682.

7. Bücking H., Liepold E., Ambilwade P. (2012). The role of the mycorrhizal symbiosis in nutrient uptake of plants and the regulatory mechanisms underlying these transport proceses. Plant Science. pp 107-138.

8. Carović-Stanko, K. (2013). Bosiljak hrana i lijek. Masmedia, Zagreb.

9. Feldmann F., Gillessen M., Hutter I., Schneider C. (2009): Should we breed for effective mycorrhiza symbioses? In: Feldmann F., Alford D.V., Furk C. (eds) Crop plant resistance to biotic and abiotic factors. Deutsche Phytomedizinische Gesellschaft, Braunschweig, Germany, pp 507-522.

10. Fitter, A.H. (1991). Costs and benefits of mycorrhizas– Implications for functioning under natural conditions. Experientia 47:350–355.

11. Graham, J. H., Abbott, L. K. (2000). Wheat responses to aggressive and non-aggressive arbuscular mycorrhizal fungi. Plant Soil, 220:207–218.

12. Gregory, P. J. (2006). Plant Roots Growth, Activity and Interaction with Soils. Blackwell Publishing Ltd,Oxford, UK. ISBN-10: 1-4051-1906-3.

13. Hetrick, B. A. D., Wilson, G. W. T., Todd, T. C. (1992). Relationships of mycorrhizal symbiosis, rooting strategy, and phenology among tallgrass prairie forbs. Canadian Journal of Botany 70: 1521–1528.

14. Hoeksema, J. D., Chaudhary, V. B., Gehring, C. A., Johnson, N. C., Karst, J., Koide, R. T., Pringle, A., Zabinski, C., Bever, J. D., Moore, J. C., Wilson, G. W. T., Klironomos, J. N., Umbanhowar, J. (2010). A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. Ecol. Lett. 13:394–407.

15. Jakobsen, I., Abbott, L. K., Robson, A. D. (1992). External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with Trifolium subterraneum L. 1. Spread of hyphae and phosphorous inflow into roots. New Phytologist 120: 371–380.

16. Jakobsen, I., Rosendahl, L. (1990). Carbon flow into soil and external hyphae from roots of mycorrhizal cucumber plants. New Phytologist 115: 77–83.

17. Johnson, D., Leake, J. R., Ostle, N., Ineson, P., Read, D.J. (2002). In situ CO2-13C pulselabelling of upland grassland demonstrates a rapid pathway of carbon flux from arbuscular mycorrhizal mycelia to the soil. New Phytologist 153: 327–334.

18. Jones, M. D., Smith, S. E. (2004). Exploring functional definitions of mycorrhizas: are mycorrhizas always mutualisms? Canadian Journal of Botany 82: 1089–1109.

19. 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.

20. Lazarević, B., Lošak, T., Manschadi, A. M. (2018). Arbuscular mycorrhizae modify winter wheat root morphology and alleviate phosphorus deficit stress. Plant, soil and environment, 64: 47-52.

21. Leake, J. R., Johnson, D., Donnelly, D. P., Muckle, G. E., Boddy, L., Read, D. J. (2004). Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. Canadian Journal of Botany 82: 1016–1045.

22. López-Bucio J., Cruz-Ramírez A., Pérez-Torres A., Ramírez-Pimentel J. G., Sánchez-Calderón L., Herrera-Estrella L. (2009). Root architecture. In: Annual Plant Reviews Volume 37: Root Development (T. Beekman, eds) John Wiley & Sons, Inc. 182-208.

23. Lynch J.P. (1995). Root architecture and plant productivity. Plant Physiology 109: 7-13.

24. Lynch J.P. (2011). Root Phenes for Enhanced Soil Exploration and Phosphorus Acquisition: Tools for Future Crops. Plant Physiology 156: 1041-1049.

25. Lynch J. P., Brown K. M. (2001). Topsoil foraging-an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. Plant and Soil 237: 225-237.

26. Magnavaca, R., Gardner, C.O., Clark, R.B. (1987). Evaluation of inbred maize lines for aluminium tolerance in nutrient solution. Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition. 255–265.

27. Manschadi, A. M., Manske, G. G. B., Vlek, P. L. G. (2013). Root architecture and resource acquisition: Wheat as a model plant. Plant Roots. 22(4): 1-13.

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

29. Marschner, H. (2012). Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants 3rd edition, Edited by Petra Marschner. Elsevier, Academic Press., London, UK, pp. 85-133; pp 158-165.

30. Nicolson, T.H. (1967.): Vesicular – arbuscular mycorrhiza – universal plant symbiosis. Sci. Prog., Oxford 55: 561-581.

31. Nottingham, A.T., Turner, B. L., Winter, K., van der Heijden, M. G. A.,Tanner, E. V. J. (2010). Arbuscular mycorrhizal mycelial respiration in a moist tropical forest. New Phytologist 186: 957–967.

32. Parniske, M. (2008). Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. Nature Revievs Microbiology 6: 763-77.

33. Pevalek-Kozlina B. (2003). Fiziologija bilja. Profil, Zagreb

34. Pozo, M. J., Azcon-Aguilar, C. (2007). Unraveling mycorrhiza-induced resistance. Press.

35. Radić, T. (2013.) Budućnost je u mikorizi, skrivenom životu masline. Institut za jadranskekulture u Splitu. Dostupno na: http://maslina.slobodnadalmacija.hr/novosti/ID/6715/Buducnost-je-umikorizi-skrivenomzivotu-masline. Pristupljeno 10. kolovoza 2018.

36. Raghothama K.G. (1999). Phosphate Aquisition. Annual Review in Plant Physiology 50: 665-693.

37. Read, D. J. (1991). Mycorrhizas in ecosystems. Experientia. 47: 376–391.

38. Schachtman, D. P., Reid, R. J., Ayling, S. M. (1998). Phosphorus uptake by plants: From soil to cell. Plant Physiology, 116: 447-453.

39. Sharma, M. P., Adholey, A. (2004). Effect of AM fungi and P fertilization on the micro propagated strawberry grown in a sandy loam soil. Can. J. Bot. 82: 322-328.

40. Smith, S. E., Read, D. J. (2008). Mycorrhizal symbiosis, 3rd edition. Academic, London, UK.

41. Smith, S. E., Smith, F. A. (2011). Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. Annual Review of Plant Biology 62: 227–250.

42. Šilješ, I., Grozdanić, Đ., Grgesina, I. (1992). Poznavanje, uzgoj i prerada ljekovitog bilja. Školska knjiga, Zagreb.

43. Taiz, L., Zeiger, E. (2012). Plant Physiology 5th edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland USA.

44. Tisserant, B., Gianinazzi-Pearson, V., Gianinazzi, S., Gollotte, A. (1993). In planta histochemical staining of fungal alkaline phosphatase activity for analysis of efficient arbuscular mycorrhizal infections. Mycol. Res. 97:245–250.

45. Tisserant, B., Gianinazzi, S., Gianinazzi-Pearson, V. (1996). Relationships between lateral root order, arbuscular mycorrhiza development, and the physiological state of the symbiotic fungus in Platanus acerifolia. Can J Bot-Rev Can Bot 74:1947–1955.

46. Vance C.P. (2001). Symbiotic nitrogen fixation and phosphorus acqisition: plant nutrition in a world of declining renewable resource. Plant Physiology 127: 390-397.

47. Vance, C.P., Uhde-Stone, C., Allan, D.L. (2002). Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. New Phytologist 157: 423-447.

48. Van der Heijden, M. G. A. , Martin, F. M., Selosse M., Sanders, I. R. (2015). Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future, Tansley review.

49. Varga, S. (2015). Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and maternal plant sex on seed germination and early plant establishment. American Journal of Botany, 102, 1–9. vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. Plant and Soil 320: 37–77.

50. Vukadinović, V., Lončarić, Z. (1997). Ishrana bilja, Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Poljoprivredni fakultet Osijek.

51. Vukadinović, V., Vukadinović, V. (2011). Ishrana bilja. Treće izdanje. Zagreb.

52. Walker, N. A., Smith, S. E. (1984). The quantitative study of mycorrhizal infection. II. The relation of rate of infection and speed of fungal growth to propagule density, the mean length of the infection unit and the limiting value of the fraction of the root infected. New Phytol. 96:55–69

53. Yao, Q., Wang, L.R., Zhu, H.H., Chen, J.Z. (2009): Effect of arbuscular mycorrhizal fungal inoculation on root system architecture of trifoliate orange (Poncirus trifoliata L. Raf.) seedlings. Scientia Horticulturae, 121: 458–461.

7. ŽIVOTOPIS

Tomislav Javornik rođen je 27. ožujka 1995. godine u Sisku. Završetkom srednje škole „Gimnazija Sisak“ upisuje Agronomski fakultet (smjer Agroekologija) u Zagrebu 2013./2014. godine. Isti fakultet završava 2016. godine s radom „Kondicija pet vrsta ciprinida i ulov po jedinici ribičkog napora u rijekama sisačkog područja“ i stječe titulu sveučilišnog prvostupnika inženjera Agroekologije. Iste godine upisuje diplomski studij Agroekologija na Agronomskom fakultetu koji još uvijek pohađa.