

Arbuskularno mikorizne gljive u održivoj poljoprivredi: povećanje otpornosti na abiotski stres

Sadržaj

Mikorizna simbioza je visokorazvijen uzajamno koristan odnos koji postoji između arbuskularno mikoriznih gljiva i većine vaskularnih biljaka. Većina kopnenih biljaka ima mogućnost povezivanja s arbuskularno mikoriznim gljivama, a navedene gljive daju izravne koristi na rast i razvoj biljke domaćina. Osim toga, njihova funkcija seže od ublažavanja stresa do bioremedijacije u onečišćenom tlu s teškim metalima. Također, mogu poboljšati zaštitu i otpornost u uvjetima abiotskog stresa: suše, saliniteta i visokih temperatura. Pravilno upravljanje arbuskularnim mikoriznim gljivama ima potencijal za poboljšanje profitabilnosti i održivost poljoprivrednih sustava. U ovom stručnom članku bit će prikazana uloga i značaj arbuskulano mikoriznih gljiva u povećanje otpornosti na abiotski stres.

Ključne riječi: gljive, mikoriza, suša, salinitet, temperatura

Uvod

Do 2050. godine broj stanovnika na planetu Zemlji trebao bi dostići 9,7 milijardi što stvara velik pritisak na poljoprivredu, jer će se trenutačna proizvodnja hrane morati povećati za 60 %. Bez obzira na napredak moderne civilizacije, problem nedostatka hrane u 21. stoljeću nije u potpunosti iskorijenjen (Vukadinović, 2020). Nakon pandemije COVID-19 očekivano je da će se stanje sigurnosti hrane u svijetu poboljšati, no nedostatak hrane nastavio je rasti na prostorima Afrike, Azije, Latinske Amerike i Kariba. Procjenjuje se da će se 2030. godine 670 milijuna ljudi, odnosno 8 % svjetske populacije, suočavati sa pothranjeničušću (FAO, IFAD, UNICEF, WFP i WHO, 2022). Kako bi se osiguralo dovoljno hrane za rastuću ljudsku populaciju, čovječanstvo se okrenulo konvencionalnoj poljoprivredi. Obilježja konvencionalne poljoprivrede su velika kapitalna ulaganja, intenzivna agrotehnika, gospodarstva većeg opsega, stvaranje visokoprinosnih kultivara i hibrida, korištenje mineralnih gnojiva i kemijskih sredstava za zaštitu bilja (Bogunović i sur., 2018; Vukadinović, 2020; Vukadinović i Vukadinović, 2011). Konvencionalna poljoprivreda omogućila je značajno povećanje proizvodnje hrane u svijetu za čak 70-90 % u zadnjih pola stoljeća. Unatoč tome, ovakav način gospodarenja zemljištem pokazao se neodrživ zbog izrazito negativnog utjecaja na okoliš i zdravlje ljudi. Prekomjerno iskorištanje tla za uzgoj poljoprivrednih kultura odražava se na njegovoj plodnosti čime se smanjuje sposobnost održavanja potrebne razine proizvodnje hrane neophodne za dugo-

¹ Ivona Vrbiljanin, mag. ing. agr., izv. prof. dr. sc. Ivan Širić, Sveučilište u Zagrebu Agronomski fakultet, Svetosimunska cesta 25, 10000 Zagreb, Hrvatska
Autor za korespondenciju: isiric@agr.hr

trajno zadovoljavanje ljudskih potreba. Također, dovodi do smanjenja biološke raznolikosti, iscrpljivanja neobnovljivih zemljanih resursa te uništavanja prirodnih staništa, uključujući tlo, vodu i zrak, kao posljedica konstantnog zagađenja (Vukadinović, 2020; Vukadinović i sur., 2014). Jedno od mogućih rješenja za povećanje proizvodnje bez posljedica na funkcionalnost ekosustava je primjena mikroorganizama za koje je dokazano da mogu potaknuti rast i razvoj biljaka. Tlo je prirodni resurs koji je čovjeku omogućio da počne samostalno proizvoditi hranu, a znanja prikupljena do danas ukazuju da je mikrobiota tla važna za održavanju njegove produktivnosti. Zato se selekcionirani izolati upotrebljavaju kao biofertilizatori u suvremenoj poljoprivredi. Najčešće je riječ o bakterijama promotorima biljnog rasta (PGP), međutim u spomenute mikroorganizme spadaju i arbuskularno mikroizne (AM) gljive (Vukadinović i Vukadinović, 2011). Poznato je da pripadnici navedene skupine imaju sposobnost tvoriti simbiotske odnose sa korijenjem različitih poljoprivrednih kultura koji se nazivaju mikorize. Prednosti korištenja AM gljiva u poljoprivredi podrazumijavaju održavanje plodnosti tla, poticanje procesa fitoremedijacije, poboljšanje ishranjenosti te otpornosti biljaka na razne biotske i abiotske stresove (Chauhan i sur., 2022). Stoga, cilj ovoga rada je prikazati pozitivne učinke arbuskularno mikoriznih gljiva u uvjetima abiotskih čimbenika stresa.

Arbuskularna mikoriza

Mikorize su podijeljene na 7 tipova, točnije ektomikorize, ektoendomikorize, arbuskularne mikorize, erikoidne mikorize, arbutoïdne mikorize, orhidejske mikorize i monotropoidne mikorize (Saia i sur., 2020). Prema morfologiji micelija AM gljiva u korijenu, razlikuju se 3 podtipa arbuskularnih mikoriza (Smith i Read, 2008):

- Arum tip – hife rastu u međustaničnom prostoru te u pojedinim stanicama stvaraju arbuskule,
- Paris tip – hife se u šire unutar stanično i formiraju zavojnice iz kojih se razvijaju male arbuskule,
- Intermediarni tip – posjeduje obilježja Arum i Paris tipa.

Procjenjuje se da je 72-80 % vaskularnih biljaka može tvoriti arbuskularne mikorize, dok oko 2 % tvori ektomikorize (Brundrett i Tedersoo, 2018). Ektomikorizne gljive obično koloniziraju korijenje drvenastih vrsti, dok AM gljive imaju mnogo širi spektar potencijalnih domaćina, uključujući povrće, grmove, trave, stabla (najčešće voćke), rožnjače i jetrenjače (Vukadinović i Vukadić, 2011). Neke biljne vrste koje u pravilu nisu domaćini AM gljivama pripadaju porodicama kupusnjača (*Brassicaceae*), lobodnjača (*Chenopodiaceae*), sitova (*Juncaceae*), klinčićevki (*Caryophyllaceae*), dvoličnica (*Proteaceae*) i dvornika (*Polygonaceae*) (Smith i Read, 2008). Mnoge biljke koje nikad ne tvore mikorize ili nedosljedno stupaju u simbiozni odnos sa AM gljivama su specijalisti u vidu ishrane (mesožderke, paraziti, vrste proteidnog korijenja) i staništa (hidrofiti, epifiti, halofiti, staništa narušenih uvjeta, itd.) (Brundrett i Tedersoo, 2018). AM gljive su obligatni biotrofi što znači da ne mogu stvarati veći micelij i završiti svoj životni ciklus bez biljke domaćina. S druge strane, biljka uz pomoć svog AM partnera ima mogućnost lakšeg usvajanja vode i hraniwa te veću otpornost u uvjetima abiotskog i biotskog stresa.

Održiva poljoprivreda

Izraz održiva poljoprivreda počeo se učestalo upotrebljavati 1980-ih godina, a označava poljoprivredni sustav koji može konstantno održavati svoju produktivnost (Ahirwar i Nath,

2020; Vukadinović, 2020). U Farm Bill-u iz 1990. godine, Kongres je definirao održivu poljoprivredu kao integrirani sustav biljne i životinjske proizvodnje čiji su ciljevi sljedeći (Ahirwar i Nath, 2020):

- zadovoljiti ljudske potrebe za hranom i vlaknima,
- poboljšati kvalitetu okoliša i bazu prirodnih resursa,
- učinkovitije koristiti resurse sa gospodarstva i neobnovljive resurse,
- uesti prirodnu i biološku kontrolu bolesti i štetnika
- održavati ekonomsku održivost u poljoprivrednoj proizvodnji i
- poboljšati kvalitetu života poljoprivrednika i društva u cjelini.

Održivost je ideal kome se teži u današnje doba, međutim ne postoji opće prihvaćena definicija održive poljoprivrede. Rasprave oko koncepta održivosti u poljoprivredi su česte, a 2 pristupa koja se javljaju su ekocentrični i tehnocentrični (Vukadinović, 2020). Dobra poljoprivredna praksa u skladu sa ciljevima održive poljoprivrede obuhvaća rotaciju usjeva (plodored), kombiniranje životinjske i biljne proizvodnje, smanjenu obradu tla ili „no-till“, agrošumarstvo, integrirano suzbijanje štetočina, integrirano upravljanje hranivim tvarima, itd. Provodenje dobre poljoprivredne prakse ublažava negativan utjecaj poljoprivrede na okoliš (Vukadinović i Vukadinović, 2011). Također, može smanjiti troškove proizvodnje što je vidljivo po tome da alternativni sustavi uzgoja bilja spadaju u sustave sa niskim ulaganjima (Vukadinović i Vukadinović, 2011). U agroekosustavima prisutna je interakcija flore, faune i abiotskih čimbenika, zato je poznavanje njihove dinamike izrazito važno za održivo gospodarenje zemljištem. Iskorištavanje prirodnih bioloških procesa i negativnih interakacija između živih organizama otvara mogućnost smanjenja primjene mineralnih gnojiva i sredstava za zaštitu bilja u poljoprivredi (Vukadinović i sur., 2014). Glavni čimbenici koji utječu na ravnotežu ekosustava i održivost poljoprivrednih resursa su degradacija zemljišta, pretjerana upotreba agrokemikalija, problemi vezani za navodnjavanje te zagađenje okoliša (Ahirwar i Nath, 2020). Količina prinosa nije jedina stvar koja određuje sigurnost hrane u svijetu, već veliku ulogu imaju cijena hrane, kvaliteta hrane, kapacitet skladištenja hrane i klimatske promjene. Proizvodnja mora biti ekonomski isplativa da bi je moglo prozvati održivom. Iako je poznato da ekološka poljoprivreda ima prednost u vidu očuvanja genetske raznolikosti, sprječavanja kontaminacije okoliša i održavanja plodnosti tla, prinosi su prosječno manji nego u konvencionalnoj poljoprivredi. Iz navedenog razloga integrirana poljoprivreda možda bi bila prihvatljivije rješenje, ali značaj ekološke poljoprivrede ne smije biti zanemaren, pogotovo ako se radi o gospodarstvima manjeg opsega (Vukadinović i Vukadinović, 2011).

Povećanje otpornosti na abiotski stres

Abiotski stresovi uzrokuju ozbiljna ograničenja u poljoprivrednoj proizvodnji zbog negativnog djelovanja na procese koji se odvijaju u biljkama. Nastaju kao posljedica vanjskih čimbenika neživog podrijetla sa mogućim štetnim utjecajem na poljoprivredne kulture tijekom uzgojnog razdoblja (Vukadinović i sur., 2014). Arbuskularno mikorizne gljive imaju probiotički učinak na biljke. Poznate su po ublažavanju stresa suše, visokih temperatura, niskih temperatura, prisutnosti soli ili teških metala u tlu. Povećana otpornost na abiotske stresove rezultat je morfoloških, fizioloških, biokemijskih i molekularnih prilagodbi (Begum i sur., 2019).

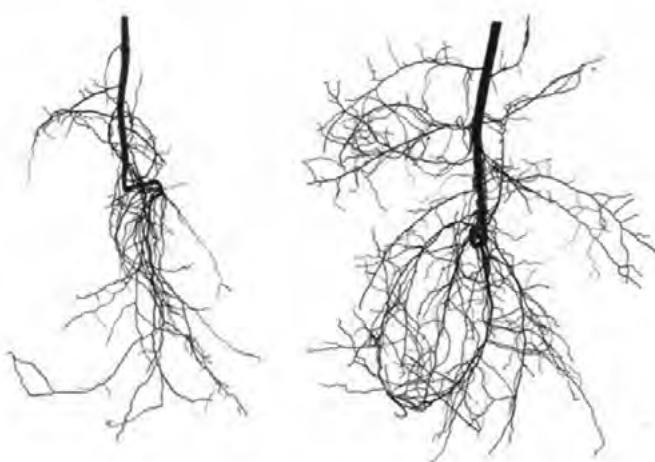
Suša

Voda je jedan od najvažnijih okolišnih čimbenika koji omogućava postojanje života Zemlji. Od ukupne vode na planetu 97 % otpada na slanu vodu porijeklom iz oceana dok je udio slatke vode samo 3 % (Vukadinović i sur., 2014). Suša uzrokuje pad turgora u biljnim stanicama, smanjenje lisne površine, opadanje lišća, inhibiciju fotosinteze i transpiracije te venuće (Lazarević i Poljak, 2019) Okvirno, 70 % zaliha svježe vode otpada na poljoprivredne svrhe. Klimatske promjene dovesti će do povećanja evapotranspiracije, oscilacije količina i distribucije oborina te smanjenja sadržaja vode u tlu što ugrožava 80 % obradivih površina bez sustava navodnjavanja koje odgovaraju za 60 % svjetske hrane. Velik pritisak poljoprivrede na vodne resurse vidljiv je na prostorima Sjeverne Afrike, Srednjeg Istoka – Zapadne Azije i Središnje Azije (FAO, 2021a). Općenito, mikorizirane biljke imaju bolje razvijen korijenov sustav (Slika 1) u uvjetima suše što im omogućava zauzimanje većeg volumena tla u potrazi za vodom, a vanjski micelij dodatno ga produžuje te povećava ukupnu apsorptivnu površinu (Wu i Zou, 2017). Najmanji promjer hifa iznosi 2 µm što je manje od promjera korijenovih dlačica (10-20 µm) i sitnog korijenja (100-500 µm), stoga hife mogu lakše prodrijeti u najsitnije pore tla u potrazi za vodom (Wu i Zou, 2017). AM gljive posjeduju akvaporine, proteinske kanale zadužene za prijenos vode preko biomembrana uz još neke tvari (glicerol, urea, H₂O₂, CO₂, NH₃), a pronađeni su kod vrsti *G. intraradices* (GintAQP1, GintAQPF1, GintAQPF2) i *Rhizophagus clarus* (RcAQP1, RcAQP2, RcAQP3) (Cheng i sur., 2020). Postoje 2 načina kojima voda može stići hifama do biljke (Kakouridis i sur., 2022):

- citoplazmatski put – kretanje vode unutar stanica hifa do biljke nakon čega voda preko arbuskula prelazi u simplast korijena (teorijski),
- izvancitoplazmatski put – kretanje vode po površini hifa koje pokreće transpiracija nakon čega voda prelazi u apoplast korijena (dokazan).

Iako su Kakouridis i sur. (2022) utvrdili da je prijenos vode putem hifa odgovarao za 34,6 % od ukupne količine vode izgubljene transpiracijom svakoga dana, smatraju da je značajniji za biljke u uvjetima suše, jer je korijen učinkovitiji u usvajanju vode kad u tlu nije ograničena njezina dostupnost. Nedostatak vode može smanjiti klijavost spora, kolonizaciju korijena, rast vanjskog micelija i raznolikost AM gljiva u tlu. Usprkos tome, AM gljive vrlo su adaptibilni organizmi te jedinke koje naseljavaju sušna područja i vjerojatno posjeduju veću razinu tolerancije (Wu i Zou, 2017). Osim toga, kolonizacija korijena može biti potaknuta dodatkom bakterija koje utječu na klijanje spora proizvodnjom CO₂, 2-metilizoborneola, hlapivih spojeva, rafinoze ili hitinaza (Sangwan i Prasanna, 2022). Laranjeira i sur. (2022) testirali su utjecaj inokulacije sa AM gljivama i PGP bakterijama na prinos slanutka (*Cicer arietinum* L.) uz različite režime navodnjavanja. Prinos zrna inokuliranih biljaka navodnjivanih isključivo tijekom kritičnih faza rasta bio je veći nego prinos zrna neinokuliranih biljaka čije su potrebe za vodom bile u potpunosti zadovoljene.

Nedostatak vode u tlu izjednačava ili snižava vodni potencijal tla u odnosu na vodni potencijal stanica korijena (Lazarević i Poljak, 2019). Mikorizacija može povećati proizvodnju kompatibilnih osmolita poput šećera (trehaloze, saharoze, fruktoze, glukoze), aminokiselina (prolin) i kvarternih amonijevih spojeva (glicin betaina) (Singh i sur., 2023). Kompatibilni osmoliti su organski spojevi čije nakupljanje u citoplazmi smanjuje vodni potencijal stanica kako bi se omogućilo daljnje usvajanje vode i održavanje turgora. Sudjeluju u stabilizaciji proteina i staničnih struktura, a neki mogu uklanjati reaktivni oblik kisika (Lazarević i Poljak, 2019).



Slika 1. Morfologija korijena trolisne naranče ne inokulirane (lijevo) i inokulirane (desno) sa *F. mosseae* u sušnim uvjetima

Figure 1. Morphology of roots of three-leaved orange uninoculated (left) and inoculated (right) with *F. mosseae* in dry conditions

Izvor/Source: Wu i Zou (2017)

AM gljive pozitivno ili negativno reguliraju ekspresiju akvaporin gena kod svojih domaćina. Pozitivna regulacija omogućuje učinkovitije usvajanje vode, dok negativna regulacija smanjuje izlaženje vode iz stanica (Cheng i sur., 2020). Nadalje, utječu na sadržaj poliamina koji umanjuju negativne učinke različitih abiotskih stresova na biljke (Cheng i sur., 2020). Isto vrijedi za razinu fitohormona u biljkama, uključujući auksine, gibereline, apscizinsku kiselinu, metil jasmonat, salicilnu kiselinu, brasinošteroide, etilen i zeatin nukleozid. Fitohormoni su signalne molekule koje kontroliraju na rast i razvoj biljaka, a poznato je da inokulacija povećava proizvodnju biljne biomase uslijed nedovoljne opskrbe vodom (Lazarević i Poljak, 2019). Pan i sur. (2020) uočili su izlučivanje citokinina (izopentenil adenozina) i auksina (indol-octene kiseline) prilikom klijanja spora, giberelin (GA4) u ekstraktima spora i sintezu etilena od strane *R. irregularis* iz metionina putem α-keto γ-metiltiobutirične kiseline. U eksudatima hifa *R. clarus* i *R. irregularis* pronađena je apscizinska kiselina (Luthfana i sur., 2021). Tijekom suše raste sadržaj apscizinske kiseline koja uzrokuje zatvaranje puči kako bi se sprječio gubitak vode transpiracijom (Lazarević i Poljak, 2019). Mikorizirane biljke u ovakvoj situaciji obično pokazuju veću stomatalnu provodljivost, viši sadržaj klorofila te bolje usvajanje hraniva (Chauhan i sur., 2022). Glomalin sa tlom povezan protein veže mineralna hraniva, a biljke eksudatima korijena potiču njihovo oslobađanje što može povećati usvajanje prethodno sekvestriranih kalijevih iona (K^+) u sušnim uvjetima koji su potrebni za otvaranje puči (Lazarević i Poljak, 2019). Modifikacija strukture tla djelovanjem vanjskog micelija povećava vododržnost u tlima pjeskovite teksture (Pauwels i sur., 2023). To bi mogla biti djelomična zasluga glomalina sa tlom povezanog proteina za kojeg je predloženo da zarobljava vodu u agregatima formirajući hidrofobni sloj na njihovoj površini (Eramma i sur., 2021).

Salinitet

Salinitet tla može se definirati kao sadržaj soli u tlu, a određuje se mjerenjem njegove električne provodljivosti. Ako je električna provodljivost veća od 2 dS/m, tlo se smatra zaslanjenim (Tablica 1) (FAO, 2021b). Prema načinu zaslanjivanja razlikuje se zaslanjenost nastala djelovanjem prirodnih procesa (primarna) i djelovanjem čovjeka (sekundarna), npr. primarno zaslanjivanje može se javiti na tlima koja se nalaze u blizini mora, dok je sekundarno zaslanjivanje posljedica natapanja poljoprivrednih površina vodom koja sadrži visoke

koncentracije otopljene soli (Lazarević i Poljak, 2019). Organizacija za hranu i poljoprivredu Ujedinjenih naroda objavila je svjetsku kartu zaslanjenih tala 2021. godine. S obzirom na dobivene podatke, u 118 država koje pokrivaju 73 % površine više je od 424 milijuna ha zasланено u površinskom sloju (0-30 cm), a 833 milijuna ha u dubljim slojevima (30-100 cm). Većina zaslanjenih površina nalazi se u aridnim i semiaridnim klimatskim zona-ma (FAO, 2021b). Održavanje nasada u ovakvim uvjetima je problematično, zato što biljke na zaslanjenim tlima pate od nedostatka vode i hraniwa, oksidativnog stresa te toksičnosti uzrokovane prevelikim usvajanjem natrijevih Na⁺ i kloridnih Cl iona iz otopine tla (Lazarević i Poljak, 2019; Chauhan i sur., 2022). Osim toga, velike količine Na⁺ negativno utječu na strukturu tla (Vukadinović i Vukadinović, 2011). Biljke koje uspijevaju na zaslanjenim tlima zahvaljujući posebnim prilagodbama koje im omogućavaju preživljavanje visokih koncentracija soli nazivaju se halofiti, no ovoj skupini pripada oko 1 % od ukupnog broja biljnih vrsta. Većina ekonomski važnih usjeva uzgajanih za ljudsku konzumaciju spada u kategoriju glikofita, odnosno biljnih vrsta sa niskom tolerancijom na povišene koncentracije soli u tlu (Lazarević i Poljak, 2019.). Prema meta-analizi Pana i sur. (2020) glikofiti su više ovisni o arbukularnim mikorizama od halofita u uvjetima povišenog saliniteta. Istraživanja ukazuju da AM glijive mogu ublažiti štetne učinke soli na poljoprivredne kulture sa nižom graničnom vrijednošću tolerancije poput citrusa, krastavca (*Cucumis sativus L.*) (2,5 dS/m), rajčice (*Solanum lycopersicum L.*) (2,5 dS/m), luka (*Allium cepa L.*) (1,2 dS/m), salate (*Lactuca sativa L.*) (2 dS/m), paprike (*Capsicum annuum L.*) (1,5 dS/m), tikvice (*Cucurbita pepo L.*), graha (*Phascolus vulgaris L.*) (1 dS/m) i graška (*Pisum sativum L.*) (3,4 dS/m) (Vrbjanin, 2023).

Tablica 1. Klase saliniteta i njihov utjecaj na rast biljaka**Table 1.** Salinity classes and their influence on plant growth

Električna provodljivost (dS/m) Electrical conductivity (dS/m)	Klase saliniteta Salinity classes	Utjecaj na rast biljaka Influence on plant growth
< 0,75	Neslano Unsalted	Utjecaj saliniteta zanemariv The influence of salinity is negligible
0,75-2	Slabo zasланено Weakly salted	Utjecaj saliniteta zanemariv The influence of salinity is negligible
2-4	Umjereno zasланено Moderately salty	Moguće smanjenje prinosa osjetljivih kultura Possible reduction of yield of sensitive crops
4-8	Jako zasланено Very salty	Smanjenje prinosa većine kultura Decrease in yield of most crops
8-15	Vrlo jako zasланено Very heavily salted	Samo prinosi otpornih kultura zadovoljavaju Only the yields of resistant crops are satisfactory
> 15	Ekstremno zasланено Extremely salty	Vrlo malo jako otpornih vrsti uspjevaju Very few highly resistant species succeed

Izvor/Source: FAO (2021b)

Zaslanjena tla mogu sadržavati dovoljnu količinu vode, ali je njezina pristupačnost ograničena, jer sol snižava vodni potencijal otopine tla (Lazarević i Poljak, 2019). Qin i sur. (2021) izložili su 2 kultivara kikirikija (*Arachis hypogaea L.*), čije su sjemenke prethodno inokulirali sa *R. irregularis* i *F. mosseae*, stresu soli. Mikorizacija je smanjila gubitak biomase korijena, a povećala neto razinu fotosinteze, relativan sadržaj vode u listu, nakupljanje kompatibilnih osmolita (šećera, slobodnih aminokiselina) i aktivnost antioksidativnih enzima (superoksid dismutaze, katalaze, askorbat peroksidaze, gvajakol peroksidaze). Također je povećala pri-nos oba kultivara na zaslanjenom (3,16 dS/m) i nezaslanjenom tlu (1,82 dS/m) u poljskim uvjetima. AM gljive poboljšavaju sintezu fitohormona te reguliraju ekspresiju čitavog niza akvaporin gena kao i na sol preosjetljivih (SOS) gena, točnije SOS1 i SOS2, ključnih za akti-vaciju Na^+/H^+ antiportera u biomembranama koji prenose Na^+ iz citoplazme u vakuole ili ga izbacuju u apoplast (Sagar i sur., 2021.). Mogu smanjiti usvajanje Na^+ , a povećati usvajanje K^+ i Ca^{2+} . Time se povećava omjer $+/ \text{Na}^+$ i $\text{Ca}^{2+}/ \text{Na}^+$ i omogućava održavanje ionske home-oostaze unutar biljnih stanica (Sagar i sur., 2021). Ca^{2+} ima ulogu sekundarnog prenositelja signala pokrećući obrambene reakcije na sol dok K^+ regulira aktivnost preko 50 enzima. Koncentracija K^+ u citosolu uvijek mora biti 100-200 mM, a Na^+ 1-10 mM. Na zaslanjenim tlima otežano je usvajanje K^+ zbog većih količina Na^+ što dovodi do poremećaja enzimatske aktivnosti stanica (Lazarević i Poljak, 2019). Slično tome, visoke koncentracije Cl^- u otopini tla otežavaju usvajanje NO_3^- . Mikorizirane biljke bolje su opskrbljene esencijalnim elemen-tima, uključujući N, tijekom stresa povišenog saliniteta što bi moglo objasniti veći sadržaj klorofila (Pan i sur., 2020), a povećavanje sadržaja soli u tlu smanjuje kolonizaciju korijena i rast hifa. Bakterije promotori biljnog rasta proizvode tvari koje popravljaju strukturu tla (egzopolisaharidi), sprječavaju senescenciju (1-aminociklopropan-1-karboksilatna deami-naze) te potiču rast biljaka u stresnim uvjetima. Budući da određene bakterije povećavaju kolonizaciju korijena, zajednička primjena mogla bi imati superiorno djelovanje. Nadalje pozitivni učinci ko-inokulacije prilikom izloženosti povišenom salinitetu postignuti su i sa vrstama iz rodova *Pseudomonas* (*P. fluorescens*, *P. putida*, *P. mendocina*) i *Bacillus* (*B. megate-rium*, *B. amyloliquefaciens*, *B. subtilis*) (Sagar i sur., 2021).

Temperatura

Antropogena aktivnost doprinosi povišenju prosječne svjetske temperature zbog poveća-nja emisije stakleničkih plinova u atmosferu. Poznati staklenički plinovi su CO_2 , N_2O , metan, fluorougljici i sumporheksafluorid (C3S, 2023). Na svjetskoj razini je 2022. bila peta najto-plija godina sa prosječnom godišnjom temperaturom $0,3\text{ }^\circ\text{C}$ iznad razdoblja 1991.-2020., odnosno približno $1,2\text{ }^\circ\text{C}$ viša nego u razdoblju 1850.-1900. koje se koristi kao zamjena za predindustrijsko doba (C3S, 2023). U Pakistanu te dijelovima Indije, Kine i Europe javili su se produženi toplinski valovi (C3S, 2023). Optimalna temperatura rada fotosintetskih enzima je oko $30\text{ }^\circ\text{C}$ pa zagrijavanje lista na $34\text{ }^\circ\text{C}$ može dovesti do njihove denaturacije. Mikorizi-rana soja (*Glycine max* (L.) Merr.) uzgajana u stakleničkim uvjetima sa dnevnom/noćnom temperaturom od $42/28^\circ\text{C}$ dala je veći prinos zrna u usporedbi sa kontrolom. Također je uočeno manje oštećenje fotosintetskog aparata, povećana učinkovitost iskorištenja vode i broj pući, a temperatura nadzemnog dijela dosegla je najviše $32\text{ }^\circ\text{C}$ (Jumrani i sur., 2022). Inokulacija ječma bila je sposobna povećati preživljavanje nakon izloženosti biljaka tem-peraturama smrzavanja ($-5\text{ }^\circ\text{C}$), dok je uz prethodni tretman niskih temperatura ($5\text{ }^\circ\text{C}$) po-stignut najbolji učinak (Hajiboland i sur., 2019). Mehanizmi AM gljiva za ublažavanje stresa temperturnih ekstremi preklapaju se sa mehanizmima za otpornost na sušu (Chauhan i

sur., 2022). Zahtjevi AM gljiva za temperaturom su individualni, no uglavnom pokazuju veću toleranciju prema višim nego nižim temperaturama (Gavito i sur., 2005). Domačini AM gljiva preferiraju topliju klimu dok domaćini ektomikoriznih gljiva preferiraju hladniju klimu. Hife AM gljiva pronađene su u najtoplijim zonama geotermalno zagrijanog tla u nacionalnom parku Yellowstone prosječne temperature 35°C , a korijenje termofilnih biljaka nije se pojavljivalo u zonama čija je prosječna temperatura bila viša od 30°C (Bunn i sur., 2009). Osim toga, kolonizacija i dužina vanjskog micelija povećali su se kad je tlo bilo zagrijano na $30\text{-}50^{\circ}\text{C}$ u pokusu provedenom u stakleniku (Bunn i sur., 2009). Nije preporučljivo primjenjivati AM cjepliva kad je temperatura tla niža od 10°C , zato što kolonizacija korijena može biti gotovo u potpunosti inhibirana (Liu i sur., 2004). U istraživanju provedenom in vitro, spuštanje temperature na 15°C smanjilo je sporulaciju, a na 10°C metaboličku aktivnost spora *G. intraradices* u odnosu na 23°C (Liu i sur., 2004). Jedan od razloga inhibicije rasta vanjskog micelija pri nižim temperaturama vjerojatno je smanjena opskrba C (Gavito i sur., 2005). Za dobar razvoj AM gljiva prikladnije su temperature $18\text{-}30^{\circ}\text{C}$ (Gavito i sur., 2005). Temperaturni stres mogao bi dodatno pogoršati učinke suše i soli na biljke, no istraživanja utjecaja kombiniranih stresova na mikorizirane biljke vrlo su rijetka (Begum i sur., 2019).

Pored abiotiskog postoje i biotski čimbenici stresa u poljoprivredi. Pod biotskim stresom u poljoprivrednoj proizvodnji podrazumijevaju se svi živi organizmi koji svojim negativnim interakcijama sa usjevom mogu uzrokovati gubitke prinosa, a obično je riječ o korovima, mikroorganizmima, herbivorima ili drugim štetnicima. Sukladno tome, u sljedećem stručnom članku bit će prikazana uloga arbuskularno mikoriznih gljiva u održivoj poljoprivredi na primjeru povećanje otpornosti na biotski stres.

Zaključak

S obzirom na sve veći naglasak i interes o potrebi promicanja održivog razvoja, mikoriza ima važnu ulogu u smanjenju štetnih učinaka u poljoprivredi. Navedeno se ogleda u povećanju otpornosti na abiotiske čimbenike stresa: sušu, salinitet i temperaturu. Pored toga, arbuskularno mikorizne gljive mogu imati važnu ulogu u inputima poput gnojiva za poboljšanja rast biljaka te pesticidi, fungicidi, insekticidi i kontroli bolesti. Također, arbuskularno mikorizne gljive pokazale su se kao isplativo i ne razorno sredstva za postizanje visoke produktivnosti što dovodi do uspostave održive poljoprivrede s malim inputima. Komercijalni mikorizi proizvodi su dostupan u različitim oblicima uključujući granule, prah i tekućina. Korištenjem arbuskularno mikoriznih gljiva može se ponuditi holistički pristup rješavanja različitih ekoloških pitanja, uključujući 'uglijčno neutralna' energija, ekološki održivo upravljanje zemljištem, upravljanje bolestima i sekvestracija CO_2 .

Napomena: Rad je djelomično izvod iz diplomskog rada studentice Ivone Vrbljanin, mag. agr., naslova: "Značaj arbuskularno mikoriznih gljiva u održivoj poljoprivredi".

Literatura

- Ahirwar, C.S., Nath, R. (2020).** Sustainable Agriculture: Introduction, definition, goal and current concept, factors affecting ecological balance and ameliorative measures, Concept of Conservation agriculture. U: Verma, V.K. ur. Farming system and sustainable agriculture. India: Sgoc Publication.
- Begum, N., Qin, C., Ahanger, M.A., Raza, S., Khan, M.I., Ashraf, M., Ahmed, N., Zhang, L. (2019).** Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Plant Growth Regulation: Implications in Abiotic Stress Tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1068. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01068>

- Bogunović, I., Kisić, I., Mesić, M., Zgorelec, Ž., Šestak, I., Perčin, A., Bilandžija, D. (2018).** Održive mjere gospodarenja tlom u ekološkoj poljoprivredi za klimatske uvjete mediteranske Hrvatske. Agronomski fakultet, Zagrebu.
- Brundrett, M., Tedesco, L. (2018).** Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 220 (4), 1108–1115. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.14976>
- Bunn, R., Lekberg, Y., Zabinski, C. (2009).** Arbuscular mycorrhizal fungi ameliorate temperature stress in thermophilic plants. *Ecology*, 90 (5), 1378–88. DOI: <https://doi.org/10.1890/07-2080.1>
- C3S: Copernicus Climate Change Service (2023).** Copernicus: 2022 was a year of climate extremes, with record high temperatures and rising concentrations of greenhouse gases: <https://climate.copernicus.eu/copernicus-2022-was-year-climate-extremes-record-high-temperatures-and-rising-concentrations>.
- Chauhan, S., Mahawar, S., Jain, D., Udpadhyay, S.K., Mohanty, S.R., Singh, A., Mahajan, E. (2022).** Boosting Sustainable Agriculture by Arbuscular Mycorrhiza under Stress Condition: Mechanism and Future Prospective. *BioMed Research International*, 2022 (3), 1–28. DOI: <https://doi.org/10.1155/2022/5275449>
- Cheng, H.Q., Ding, Y.E., Shu, B., Ying-Ning, Z., Wu, Q.S., Kuca, K. (2020).** Plant Aquaporin Responses to Mycorrhizal Symbiosis under Abiotic Stress. *International Journal of Agriculture and Biology*, 23 (4), 786–794. DOI: [10.17957/IJAB/15.1353](https://doi.org/10.17957/IJAB/15.1353)
- Eramma Bhajantri, S.S., Pirya, B. (2021)** Glomalin: A super glue and its applications in agriculture. U: Sharma, D.K. ur. *New vistas in microbial science*. New Delhi: Integrated Publications.
- FAO (2021a).** The state of the world's land and water resources for food and agriculture – Systems at breaking point. Synthesis report 2021. Rome. <https://doi.org/10.4060/cb7654en>
- FAO (2021b).** Global Map of Salt-affected Soils: <https://www.fao.org/global-soil-partnership/gsasmap/en>
- FAO (2022).** Soils for nutrition: state of the art. Rome. <https://doi.org/10.4060/cc0900en>
- FAO, IFAD, UNICEF, WFP, WHO (2022).** The State of Food Security and Nutrition in the World 2022. Repurposing food and agricultural policies to make healthy diets more affordable. Rome. <https://doi.org/10.4060/cc0639en>
- Gavito, M.E., Olsson, P.A., Rouhier, H., Medina-Peñaflor, A., Jakobsen, I., Bago, A., Azcón-Aguilar, C. (2005).** Temperature constraints on the growth and functioning of root organ cultures with arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 168 (1), 179–88. DOI: [10.1111/j.1469-8137.2005.01481.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01481.x)
- Hajiboland, R., Joudmand, A., Aliasgharzad, N., Tolrá, R., Poschenrieder, C. (2019).** Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate low-temperature stress and increase freezing resistance as a substitute for acclimation treatment in barley. *Crop & Pasture Science*, 70 (3), 218–233. DOI: <https://doi.org/10.1071/CP18385>
- Jumrani, K., Bhatia, V.S., Kataria, S., Alamri, S.A., Siddiqui, M.H., Rastogi, A. (2022).** Inoculation with Arbuscular Mycorrhizal Fungi Alleviates the Adverse Effects of High Temperature in Soybean. *Plants*, 11 (17), 2210. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11172210>
- Kakouridis, A., Hagen, J.A., Kan, M.P., Mambelli, S., Feldman, L.J., Herman, D.J., Weber, P.K., Pett-Ridge, J., Firestone, M.K. (2022).** Routes to roots: direct evidence of water transport by arbuscular mycorrhizal fungi to host plants. *New Phytologist*, 236 (1), 210–221. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.18281>
- Laranjeira, S., Reis, S., Torcato, C., Raimundo, F., Ferreira, L., Carnide, V., Fernandes-Silva, A., Marques, G. (2022).** Use of Plant-Growth Promoting Rhizobacteria and Mycorrhizal Fungi Consortium as a Strategy to Improve Chickpea (*Cicer arietinum* L.) Productivity under Different Irrigation Regimes. *Agronomy*, 12 (6), 1383. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy12061383>
- Lazarević, B., Poljak, M. (2019).** Fiziologija bilja. Zagreb: Sveučilište u Zagrebu Agronomski fakultet.
- Liu, A., Wang, B., Hamel, C. (2004).** Arbuscular mycorrhiza colonization and development at suboptimal root zone temperature. *Mycorrhiza*, 14 (2), 93–101. DOI: [10.1007/s00572-003-0242-9](https://doi.org/10.1007/s00572-003-0242-9)
- Luthfiana, N., Inamura, N., Tantriani, Sato T., Saito K., Oikawa A., Chen W., Tawaraya K. (2021).** Metabolite profiling of the hyphal exudates of *Rhizophagus clarus* and *Rhizophagus irregularis* under phosphorus deficiency. *Mycorrhiza*, 31 (3), 403–412. DOI: [10.1007/s00572-020-01016-z](https://doi.org/10.1007/s00572-020-01016-z)
- Pan, J., Peng, F., Tedeschi, A., Xue, X., Wang, T., Liao, J., Zhang, W., Huang, C. (2020).** Do halophytes and glycophytes differ in their interactions with arbuscular mycorrhizal fungi under salt stress? A meta-analysis. *Botanical Studies*, 61 (1), 13. DOI: <https://doi.org/10.1186/s40529-020-00290-6>

- Pauwels, R., Graefe, J., Bitterlich, M. (2023). An arbuscular mycorrhizal fungus alters soil water retention and hydraulic conductivity in a soil texture specific way. *Mycorrhiza*, 33, 165-179. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00572-023-01106-8>
- Qin, W., Yan, H., Zou, B., Guo, R., Ci, D., Tang, Z., Zou, X., Zhang, X., Yu, X., Wang, Y., Si, T. (2021).** Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate salinity stress in peanut: Evidence from pot-grown and field experiments. *Food and Energy Security*, 10 (4), e314. DOI: <https://doi.org/10.1002/fes3.314>
- Sagar, A., Rathore, P., Ramteke, P.W., Ramakrishna, W., Reddy, M.S., Pecoraro, L. (2021).** Plant Growth Promoting Rhizobacteria, Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Their Synergistic Interactions to Counteract the Negative Effects of Saline Soil on Agriculture: Key Macromolecules and Mechanisms. *Microorganisms*, 9 (7), 1491. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms9071491>
- Saia, S., Tamayo, E., Schillaci, C., De Vita, P. (2020).** Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Nutrient Cycling in Cropping Systems. U: Datta, R. ur. *Carbon and Nitrogen Cycling in Soil*. Singapore: Springer.
- Sangwan, S., Prasanna, R. (2022).** Mycorrhizae Helper Bacteria: Unlocking Their Potential as Bioenhancers of Plant-Arbuscular Mycorrhizal Fungal Associations. *Microbial Ecology*, 84, 1-10. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00248-021-01831-7>
- Singh, M., Sharma, J.G., Giri, B. (2023).** Microbial inoculants alter resilience towards drought stress in wheat plants. Research Square, Preprints. DOI: <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-2990489/v1>
- Smith, S.E., Read, D.J. (2008).** Mycorrhizal Symbiosis. 3rd Edition. London: Academic Press.
- Vrbiljanin, I. (2023).** Značaj arbuskularno mikoriznih gljiva u održivoj poljoprivredi. Diplomski rad: Sveučilište u Zagrebu.
- Vukadinović, V. (2020).** Održiva poljoprivreda - realnost i potreba ili tek fraza. https://tlo-i-biljka.eu/Tekstovi/Sustainable_agriculture.pdf
- Vukadinović, V., Jug I., Đurđević B. (2014).** Ekofiziologija bilja. Osijek: Poljoprivredni fakultet. Osijek.
- Vukadinović, V., Vukadinović, V. (2011).** Ishrana bilja. Osijek: Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera.
- Wu, Q.S., Zou, YN. (2017).** Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Tolerance of Drought Stress in Plants. U: Wu Q.S. ur. *Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants*. Singapore: Springer.

Professional paper

Arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable agriculture: increasing resistance to abiotic stress

Abstract

Mycorrhizal symbiosis is a highly developed, mutually beneficial relationship between arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and most vascular plants. Most terrestrial plants are capable of associating with arbuscular mycorrhizal fungi, and these fungi directly benefit the growth and development of the host plant. In addition, their function ranges from stress reduction to bioremediation in soils contaminated with heavy metals. They can also improve protection against drought, salinity and high temperatures. Proper management of arbuscular mycorrhizal fungi has the potential to improve the profitability and sustainability of agricultural systems. This expert paper article presents the role and importance of arbuscular mycorrhizal fungi in increasing resilience to abiotic stress.

Key words: fungi, mycorrhiza, drought, salinity, temperature