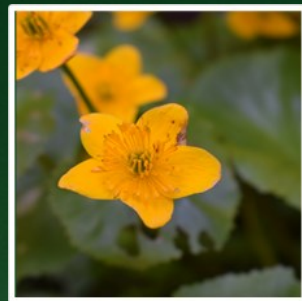
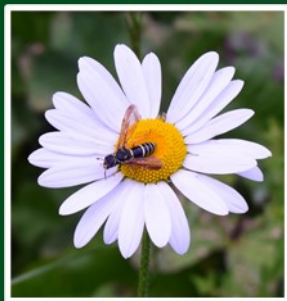




BILJNE INTERAKCIJE I ŽIVOTNE ADAPTACIJE

Erna Karalija

Armin Macanović

Alisa Selović

Renata Bešta-Gajević

Sabina Dahija

Saida Ibragić

Selma Pilić



BILJNE INTERAKCIJE I ŽIVOTNE ADAPTACIJE

Autori:

Erna Karalija
Armin Macanović
Alisa Selović
Renata Bešta-Gajević
Sabina Dahija
Saida Ibragić
Selma Pilić

Recenzenti:

Prof. dr. Senka Barudanović
Prof. dr. Dušan Čulum
Prof. dr. Dunja Šamec

Ilustracije na naslovnici:

Doc. dr. Armin Macanović

Dizajn:

Prof. dr. Erna karalija; doc. dr. Armin Macanović

Lektor/korektor:

Mr. sci. Ena Hatibović

Naziv izdavača i sjedište:

Prirodno-matematički fakultet Univerziteta u Sarajevu, Sarajevo

Podaci o izdanju:

Elektronsko izdanje

Godina izdavanja:

2025. godina

ISBN 978-9926-453-89-3

CIP zapis dostupan u COBISS sistemu Nacionalne i univerzitetske biblioteke BiH

Pod ID brojem 65481478

Erna Karalija, Armin Macanović, Alisa Selović,
Renata Bešta-Gajević, Sabina Dahija, Saida Ibragić, Selma Pilić

BILJNE INTERAKCIJE I ŽIVOTNE ADAPTACIJE

Sarajevo, 2025

Predgovor

Knjiga *Biljne interakcije i životne adaptacije* rezultat je dugogodišnjeg istraživanja i saradnje posvećene razumijevanju načina na koje biljke komuniciraju, reagiraju i adaptiraju se na promjenjive uslove okoliša. Biljke, iako naizgled nepomične, stalno su u interakciji s faktorima iz svoje okoline: svjetlošću, temperaturom, vodom, tlom, mikroorganizmima, insektima i drugim biljkama. Te interakcije oblikuju složene biološke mreže koje omogućavaju njihov opstanak i evolutivni uspjeh.

Ideja za ovu knjigu proizašla je iz interdisciplinarnog pristupa i saradnje između različitih oblasti biologije i hemije: fiziologije, ekologije, molekularne biologije i biohemije. Kroz taj spoj nastao je jedinstven prikaz adaptacijskih strategija biljaka koje im omogućavaju preživljavanje u promjenjivim a često i stresnim uslovima. Svako poglavlje posvećeno je jednom aspektu biljne adaptacije, od utjecaja svjetlosti i temperature, preko odnosa biljke i tla, do interakcija s mikroorganizmima, insektima i drugim biljkama.

Cilj knjige je približiti složenost biljnog svijeta studentima, istraživačima i svima koji žele bolje razumjeti kako biljke, svojim mehanizmima percepcije i odgovora, uspostavljaju ravnotežu između osjetljivosti i otpornosti. Nadamo se da će predstavljeni sadržaji potaknuti nova istraživanja i podstaći razmišljanja o biljkama kao dinamičnim organizmima koji aktivno oblikuju svoj okoliš. Također vjerujemo da će *Biljne interakcije i životne adaptacije* poslužiti kao vrijedan izvor znanja i inspiracije za buduće generacije istraživača koji će nastaviti otkrivati složenost i ljepotu biljnog svijeta.

Zahvaljujemo svima koji su na bilo koji način doprinijeli njenom nastanku, kolegama, studentima i saradnicima koji su svojim pitanjima, idejama i entuzijazmom obogatili naš rad.

Autori
Sarajevo, 2025.

SADRŽAJ

UVOD U BILJNE INTERAKCIJE.....	i
--------------------------------	---

I	BILJNE INTERAKCIJE I ŽIVOTNE ADAPTACIJE NA ABIOTIČKE FAKTORE ŽIVOTNE SREDINE
----------	---

1	BILJNE INTERAKCIJE I ADAPTACIJE NA SVJETLOST 1
----------	---



1.1 Fizičke osobine svjetlosti	2
1.1.1 Interakcije biljaka sa svjetlošću - svjetlost kao izvor energije	4
1.1.2 Interakcija biljaka sa svjetlošću - svjetlost kao medij za informacije.....	5
1.1.2.1 Fitohromi	6
1.1.2.2 Kriptohromi.....	7
1.1.2.3 Fototropini.....	8
1.1.2.4 Članovi Zeitlupe porodice	9
1.1.2.5 UVR8	10
1.2 Uloga fotoreceptora u cirkadijalnim ritmovima biljaka	10
1.3 Adaptacije biljaka na povećano osvjetljenje (visoku insolaciju)	12
1.3.1 Morfološke adaptacije biljaka na visoku insolaciju	13
1.3.2 Fiziološko-biohemijske adaptacije.....	14
1.3.3 Ekološke strategije biljaka pri visokoj insolaciji	15
1.4 Adaptacije na smanjeno osvjetljenje - sjenu.....	16
1.4.1 Mehanizmi izbjegavanja sjene	16
1.4.1.1 Percepcija sjene	16
1.4.1.2 Adaptacije biljaka pri izbjegavanju sjene	17
1.4.1.3 Mehanizmi adaptacija biljaka koje podnose sjenu	18

2	BILJNE INTERAKCIJE I ADAPTACIJE NA PROMJENE U TEMPERATURI.....21
----------	---



2.1 Adaptacije na visokotemperaturni stres	22
2.1.1 Percepcija toplinskog stresa	22
2.1.2 Odgovori biljaka na toplinski stres	24
2.1.3 Adaptacije biljaka koje nastanjuju topla područja	25
2.2 Adaptacije biljaka na niskotemperaturni stres	28
2.2.1 Adaptacije biljaka na hlađenje (pothlađivanje)	28
2.2.1.1 Percepcija hlađenja	30
2.2.1.2 Adaptacije na niske temperature.....	31
2.2.1.3 Promjena sastava membrane kao adaptacija na niske temperature.....	33
2.2.2 Adaptacije biljaka na smrzavanje	34
2.2.2.1 Percepcija smrzavanja	34
2.2.2.2 Adaptacije biljaka na smrzavanje	37



BILJNE INTERAKCIJE I ADAPTACIJE NA PROMJENE VLAGE 43

3.1 Biljne adaptacije na manjak vlage (sušu) i salinitet.....	43
3.1.1 Adaptacije biljaka na sušu.....	43
3.1.1.1 Osmotsko prilagođavanje biljaka.....	45
3.1.1.2 Antioksidativni odgovor na sušu	48
3.1.2 Adaptacije biljaka na salinitet.....	50
3.1.2.1 Salinitet i vodni kapacitet tla.....	51
3.1.2.2 Adaptacije biljaka na salinitet.....	54
3.1.2.3 Adaptacije biljaka na kombinovani stres saliniteta i suše.....	56
3.2 Biljne adaptacije na višak vlage.....	59
3.2.1 Adaptacije na preplavljivanje i plavljenje tla.....	59
3.2.1.1 Morfološki i anatomske odgovor biljaka na stres od plavljenja	61
3.2.1.2 Fiziološki odgovor biljaka na stres od plavljenja	62
3.2.1.3 Regulatorni mehanizmi fitohormona u odgovoru biljaka na stres od plavljenja	63
3.2.2 Adaptacije biljaka na život u vodenim sredinama	65



BILJNE INTERAKCIJE I ADAPTACIJE NA PROMJENE MINERALA U TLU 75

4.1 Apsorpcija mineralnih jona iz tla putem korijena	75
4.2 Dinamika ugljika i nutrijenata.....	79
4.2.1 Dinamika fosfora u tlu	80
4.2.2 Dinamika kalija u tlu.....	82
4.2.3 Dinamika azota u tlu.....	83
4.2.4 Dinamika ugljika u tlu.....	84
4.3 Biljne adaptacije na mineralni stres.....	86
4.3.1 Adaptacije biljaka na manjak minerala	86
4.3.1.1 Percepcija i adaptacije biljaka na nedostatak fosfora	87
4.3.1.2 Percepcija i adaptacije biljaka na nedostatak azota.....	87
4.3.1.3 Percepcija i adaptacije biljaka na nedostatak kalija.....	88
4.3.1.4 Percepcija i adaptacije biljaka na nedostatak željeza	88
4.3.2 Adaptacije biljaka na povišene koncentracije minerala	90
4.3.2.1 Mehanizmi tolerancije teških metala	91
4.3.2.2 Percepcija i adaptacije biljaka na povišene koncentracije kadmija	97
4.3.2.3 Adaptacije biljaka na povišene koncentracije aluminija	98
4.3.2.4 Adaptacije biljaka na povišene koncentracije olova.....	100
4.3.2.5 Adaptacije biljaka na povišene koncentracije željeza.....	101
4.3.2.6 Adaptacije biljaka na povišene koncentracije hroma	102
4.3.2.7 Adaptacije biljaka na povišene koncentracije nikla	103
4.3.3 Fitoremedijacija	104

5 BILJNE INTERAKCIJE I ADAPTACIJE NA MEHANIČKE PODRAŽAJE 107



5.1 Adaptacija biljaka na dodir 108

5.2 Adaptacija biljaka na vjetar 112

5.2.1 Tigmomorfogeneza stabljike 114

5.2.2 Tigmomorfogeneza korijena 116

5.2.3 Percepcija zvuka 117

II

BILJNE INTERAKCIJE I ŽIVOTNE ADAPTACIJE NA BIOTIČKE FAKTORE

6 UVOD U BIOTIČKE BILJNE INTERAKCIJE 122

6.1 Pozitivne, negativne i neutralne biljne interakcije 123

6.1.1 Simbiotiski odnosi: mutualizam, komensalizam, parazitizam 123

6.1.1.1 *Mutualizam* 124

6.1.1.1.2 *Primjeri mutualističkih odnosa* 125

6.1.1.2 *Komensalizam* 127

6.1.1.3 *Parazitizam* 129

6.1.1.4 *Neutralizam* 130

6.1.1.5 *Kompeticija* 130

7 BILJNE INTERAKCIJE I ADAPTACIJE NA INSEKTE 132



7.1 Oprašivanje 132

7.1.1 Oprašivanje vrstama iz reda Coleoptera - kantarofilija 137

7.1.2 Oprašivanje vrstama iz reda Diptera - miofilija 137

7.1.3 Oprašivanje osama 138

7.1.4 Oprašivanje noćnim leptirima - falenofilija 138

7.1.5 Oprašivanje leptirima - psihofilija 139

7.1.6 Oprašivanje pčelama i bumbarima - melitofilija 139

7.1.7 Oprašivanje mravima - mirmekofilija 141

7.2 Obligatorno oprašivanje 142

7.2.1 Smokva i smokvina osa 142

7.2.2 YUCCA moljac – Yucca biljka 143

7.3 Disperzija sjemena 144

7.3.1 Rasijavanje insektima – entomohorija 146

7.3.1.1 *Rasijavanje sjemena mravima* 146

7.4 Parazitizam insekata na biljakama 147

7.4.1 Lisni mineri 147

7.5 Karnivorne biljke i insektivorija 150

7.6 Drugi odnosi između biljaka i insekata 153



8.1	Interakcije sa herbivornim kičmenjacima	157
8.1.1	Efekti herbivornih kičmenjaka na biljke	157
8.1.2	Odbrana od herbivornih kičmenjaka.....	158
8.2	Interakcije sa herbivornim insektima.....	159
8.2.1	Percepcija napada insekata herbivora	160
8.2.2	Direktna odbrana od herbivornih insekata.....	163
8.2.2.1	<i>Fizička odbrana od herbivornih insekata</i>	<i>163</i>
8.2.2.1	<i>Hemijska odbrana od herbivornih insekata.....</i>	<i>164</i>
8.2.3	Indirektna odbrana od herbivornih insekata.....	165
8.2.4	Otpornost herbivornih insekata na biljnu odbranu i ko-evolucija	170
8.2.4.1	<i>Detoksifikacija biljnih toksina.....</i>	<i>171</i>
8.2.4.2	<i>Specijalizacija herbivora na biljke domaćine</i>	<i>171</i>
8.2.5	Biljna memorija i odgovor na herbivoriju	177



9.1	Interakcije biljaka sa nematodama	181
9.1.1	Životni ciklus cističnih nematoda	181
9.1.2	Korijenske (galske) nematode – osobine i životni ciklus	183
9.2	Infekcija korijena i kolonizacija biljke.....	184
9.2.1	Hemijski atraktanti i repelenti u infekciji korijena nematodama	185
9.3	Hranidbene strukture: sinicij i gigantske ćelije.....	186
9.4	Izbjegavanje biljnih odbrana: efektori i manipulacija hormonima	187
9.5	Reakcije biljaka i primjeri otpornosti	191



10.1	Konkurencija za resurse – alelopatski odnosi	194
10.1.1	Izvori i način otpuštanja alelohemikalija.....	195
10.1.2	Efekat alelohemikalija na biljke	196
10.2	Interakcije biljaka sa parazitskim biljkama	198
10.2.1	Detekcija domaćina.....	198
10.2.2	Klijanje parazitske biljke i formiranje haustorija.....	198
10.2.3	Biljne adaptacije na parazitske biljke.....	200
10.3	Komunikacija među biljkama	203
10.3.1.	Komunikacija pomoću VOC među biljkama.....	203
10.3.2.	Komunikacija putem korijena	207

10.3.3	Upozoravanje na opasnost.....	210
10.3.4	Komunikacija u biljnim populacijama - PANDO.....	211
10.3.4.1	Komunikacija putem korijena u Pando šumi.....	212
10.3.4.2	Komunikacija Pando stabala	213

11

BILJNE INTERAKCIJE I ADAPTACIJE NA BAKTERIJE I VIRUSE..... 216



11.1	Biljka kao stanište za bakterije	216
11.2	Endofitske bakterije	220
11.3	Epifitske bakterije	221
11.4	Interakcije biljaka sa bakterijama.....	222
11.4.1	Simbiotski azot-fiksatori	223
11.4.2	Bakterije koje pospešuju rast biljaka.....	225
11.4.3	Bakterije koje povećavaju dostupnost i usvajanje nutrijenata.....	226
11.4.4	Stimulacija biljnog rasta fitohormonima i enzimima	227
11.4.5	Bakterije koje pojačavaju pozitivne efekte simbionta.....	228
11.4.6	Bakterije koje smanjuju negativne učinke patogena	228
11.4.7	Fitopatogeni mikroorganizmi	229
11.5	Interakcija biljka sa virusima.....	232
11.6	Interakcije sa mikrobiomom korijena	235
11.6.1	Djelovanje mikrobioma korijena na rast i razvoj biljaka	241

12

BILJNE INTERAKCIJE I ADAPTACIJE NA GLJIVE - MIKORIZE 246



12.1	Mikorizne asocijacije	247
12.1.1	Arbuskularne mikorizne asocijacije	249
12.1.2	Ektomikorizne asocijacije	250
12.1.3	Mikoriza orhideja i erikoidne mikorizne asocijacije.....	253
12.2	Mehanizmi kolonizacije u mikoriznim asocijacijama	254
12.2.1	Strategije za uspješnu kolonizaciju.....	257
12.3	Uloga mikoriznih asocijacija u promociji rasta i razvoja biljaka	259
12.3.1	Mikorizne asocijacije i mineralna ishrana	259
12.3.2	Mikorizne asocijacije i prinos biljaka.....	262
12.4.	Mikorizne asocijacije i abiotički stres.....	261
12.4.1	Suša.....	261
12.4.2	Salinitet.....	263
12.4.3	Teški metali	263

12.4.4	Temperatura.....	264
12.4.5	Mikorizne asocijacije i kombinovani abiotički stresovi.....	265
12.5	Arbuskularne mikorizne gljive kao biognojiva	266



LITERATURA.....	268
-----------------	-----



INDEKS POJMOVA (A-Ž).....	294
---------------------------	-----

Životna sredina predstavlja kompleks mnogostrukih uticaja koji u određenom mjestu djeluju na živa bića. To je najčešće sredina u kojoj oni i žive, a ti uticaji se označavaju kao **ekološki faktori**. U prirodi, ekološki faktori uvijek djeluju kompleksno i skupa te se uzajamno uslovljavaju, mijenjaju i ne djeluju neovisno jedan od drugoga. Možemo ih podijeliti na **abiotičke** (svjetlost, temperatura, vlažnost, edafski faktori, orografski faktori) i **biotičke** (uzajamni uticaji između organizama) i sve više izražene faktore grupisane u posebnu kategoriju označeni kao **antropogene** (Tabela I.1).

Jedna od bitnih karakteristika svakog ekološkog faktora jeste njegova stalna promjenljivost u vremenu i prostoru. Na jednom mjestu se neprekidno mijenja njegov intenzitet i kvalitet, kako tokom dana i noći, tako i tokom godine u vrlo širokim granicama. Na sve promjene u spoljašnjoj sredini biljke reaguju na određeni način u skladu sa svojim specifičnim ekološkim

prilagođenostima. U spoljašnjoj sredini uvijek djeluje sistem ekoloških faktora u okviru kojeg se ispoljava dinamična promjena pojedinačnog ili čitavog kompleksa ekoloških faktora.

Biljne interakcije sa životnom sredinom i njihove adaptacije na promjene u životnoj sredini su ključne za njihov opstanak i rast. Kroz niz fizioloških, morfoloških i biohemijskih promjena, biljke uspijevaju preživjeti i napredovati u različitim uslovima. Razumijevanje ovih interakcija i adaptacija pomaže nam u očuvanju biljnih vrsta i upravljanju ekosistemima. Biljne interakcije sa životnom sredinom su složene i mogu se klasificirati na različite načine. U ovoj knjizi bavit ćemo se biljnim interakcijama i adaptacijama na abiotičke faktore, te biotičke faktore životne sredine. Kratak pregled i opšta podjela biljnih interakcija i adaptacija na abiotičke faktore te biotičke faktore data je tabelama I.2 i I.3.

Tabela I. 1 Klasifikacija ekoloških faktora

ABIOTIČKI	Klimatski	▪ Svjetlost ▪ Toplota ▪ Voda i vlažnost ▪ Zrak i vjetar
	Edafski	▪ Fizičko-hemijsko-biološke osobine tla i matične podloge
	Orografski	▪ Osobine reljefa
	Geofizički	▪ Gravitacija ▪ Magnetizam ▪ Oscilatorna talasna kretanja
BIOTIČKI		▪ Uticaji biljaka na biljke ▪ Uticaji životinja na životinje ▪ Uticaj mikroorganizama na biljke
ANTROPOGENI		▪ Pozitivni i negativni uticaji čovjeka na biljke

Tabela 1.2 Kratak pregled i opšta podjela biljnih interakcija i adaptacija na faktore

I Abiotički faktori		
Faktor	Opis interakcija	Primjeri adaptacija
Svjetlost	Količina i kvalitet svjetlosti utiču na fotosintezu, rast i razvoj biljaka	▪ Listovi različitih oblika i veličina za prikupljanje maksimalne količine svjetlosti. ▪ Sukulente skladište vodu u listovima kako bi se nosile sa sušom. ▪ C4 i CAM fotosinteza za efikasnije korištenje vode u suhim uslovima.
Voda	Voda je ključna za fotosintezu, transport hranjivih tvari i regulaciju temperature biljaka	▪ Duboki korijenski sistem za usvajanje vode iz velikih dubina. ▪ Plitki, rašireni korijenski sistem za usvajanje oborinske vode (padavina). ▪ Voštani premaz na listovima za smanjenje gubitka vode transpiracijom.
Temperatura	Temperatura utiče na metabolizam biljaka i brzinu fotosinteze	▪ Deciduoze (listopadne) biljke gube listove tokom zime kako bi smanjile gubitak vode. ▪ Biljke alpskih područja razvijaju dlakave listove i kompaktnu građu za zaštitu od hladnoće. ▪ C4 biljke efikasnije fiksiraju ugljični dioksid u toplim uslovima.
Tlo	Sastav, struktura i pH tla utiču na dostupnost hranjivih tvari biljkama	▪ Mikorizne gljive pomažu biljkama u apsorpciji fosfora i drugih hranjivih tvari iz tla. ▪ Karnivorne biljke hvataju insekte i druge male životinje kako bi dobile hranjive tvari. ▪ Biljke koje rastu u kiselim tlima razvijaju adaptacije za apsorpciju aluminija.
Vjetar	Vjetar može uticati na transpiraciju, oprašivanje i disperziju sjemena biljaka	▪ Niske biljke s raširenim granama otporne su na vjetar. ▪ Biljke s dlakavim listovima smanjuju gubitak vode transpiracijom na vjetru. ▪ Sjemenke sa različitim izraštajima (dlake, krilca)

Tabela 1.3 Kratak pregled i opšta podjela biljnih interakcija i adaptacija na biotičke faktore

Biotički faktori		
Faktor	Opis interakcija	Primjeri adaptacija
Simbiotski odnosi	Biljke mogu stupiti u simbiotske odnose s drugim organizmima, kao što su gljive, bakterije i insekti.	▪ Mikorizne gljive pomažu biljkama u apsorpciji hranjivih tvari iz tla. ▪ Kvržice s bakterijama fiksiraju azot iz zraka. ▪ Oprašivači, kao što su pčele i leptiri, pomažu u oprašivanju cvjetova.
Kompeticija	Biljke se mogu natjecati za svjetlost, vodu i hranjive tvari s drugim biljkama	▪ Biljke rastu visoko kako bi apsorbivale maksimalnu količinu svjetlosti. ▪ Biljke s dubokim korijenima natječu se za vodu s plitkim korijenima. ▪ Alelopatske hemikalije koje proizvode neke biljke mogu inhibirati rast drugih biljaka.
Herbivori	Biljke razvijaju obrambene mehanizme protiv herbivora, kao što su trnje, otrovne tvari ili loš okus	▪ Trnje i bodlje štite biljke od herbivora. ▪ Otrovnost hemikalije u listovima ili plodovima mogu odbijati herbivore. ▪ Neke biljke oponašaju insekte kako bi privukle predatore herbivora.
Oprašivači	Biljke stupaju u interakciju s insektima, pticama i drugim životinjama koje pomažu u oprašivanju cvjetova	▪ Šareni cvjetovi i miris privlače oprašivače. ▪ Nektar i polen privlače oprašivače u cvjetove.

DIO I
BILJNE INTERAKCIJE I ŽIVOTNE ADAPTACIJE
NA ABIOTIČKE FAKTORE ŽIVOTNE SREDINE

Svjetlost predstavlja jedan od važnijih elemenata klime nekog prostora, ali i osnovni uslov opstanka biljnog i životinjskog svijeta. Glavni izvor svjetlosne energije u biosferi je sunčevo zračenje. Ono obezbjeđuje energiju biosferi, osigurava održavanje i stabilnost procesa kruženja tvari, reguliše toplotni i vodni balans te utiče na formiranje toplotnih pojaseva i klime na Zemlji. Svjetlost predstavlja izvor energije za fotosintezu autotrofnih biljaka, te na mnoge posredne i neposredne načine djeluje kako na biljne, tako i na životinjske organizme.

U ekosistemu svjetlost djeluje na sva živa tkiva kada je apsorbovana, ali ona uslovljava i ponašanje, adaptacije, raznolike mehanizme djelovanja i interakcija u nepovoljnim i povoljnim uslovima sredine. Od posebnog ekološkog značaja su reakcije organizama na ritmičke, periodične promjene u intenzitetu svjetlosti, smjenu dana i noći kao i godišnjih sezona. Biljke u prirodi pokazuju različite adaptacije na svjetlost i njen intenzitet u okviru specifičnih staništa. Prema tim adaptacijama, dijele se u tri osnovne grupe: **heliofitne**, **skiofitne** i **poluskiofitne** vrste.

Heliofitne biljke razvijaju se isključivo u uslovima pune dnevne svjetlosti i ne podnose sjenu. Većinom su to biljke otvorenih staništa, poput pustinjskih, stepskih, livadskih i visokoplaninskih područja. Primjeri heliofitnih biljaka uključuju: *Plantago major*, *Sedum acre*, *Sempervivum soboliferum*, *Tussilago farfara*,

Draba verna i *Myosotis arenaria*. **Skiofitne** biljke, poznate i kao biljke sjene, ne podnose punu dnevnu svjetlost te uspijevaju u uslovima veće ili manje zasjenjenosti. Većinom su to šumske vrste npr. *Hedera helix*, *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Paris quadrifolia*, *Circaea alpina*, *Impatiens noli-tangere*, *Corydalis cava*, *Anemone nemorosa* i *Geranium robertianum*.

Treća grupa su **poluskiofitne** biljke, koje najbolje uspijevaju na punoj dnevnoj svjetlosti, ali također podnose određeni stepen zasjenjenosti.

Interakcije biljaka sa svjetlošću su kompleksne i mnogobrojne, jer svjetlost je ključni faktor za biljni rast, razvoj i metabolizam. Biljke imaju mnoge složene interakcije sa svjetlošću, koja je ključna za njihov rast, razvoj i metabolizam. Dijelimo ih u dva glavna vida interakcija:

- **Svjetlost kao izvor energije** (kvant svjetlosti) – pretvaranje apsorbovane energije fotona (10%) u hemijsku energiju (ugljikohidrate) putem procesa fotosinteze te pretvaranje energije apsorbovanih fotona (90%) u toplotnu energiju;
- **Svjetlost kao medij za informacije** – reguliše razvojne procese biljaka poput fotomorfogeneze i fotoperiodizma. Zahvaljujući fotoreceptorima biljke detektuju talasnu prirodu svjetlosti i mogu apsorbovati različite talasne dužine i odgovarati na iste.

1.1 Fizičke osobine svjetlosti



Svjetlost predstavlja elektromagnetno zračenje, koje uključuje oku vidljive i nevidljive talasne dužine (Slika 1.1). Što je talasna dužina kraća, to je energija veća. Talasna dužina vidljive svjetlosti kreće se od približno od 380 do 780 nm.

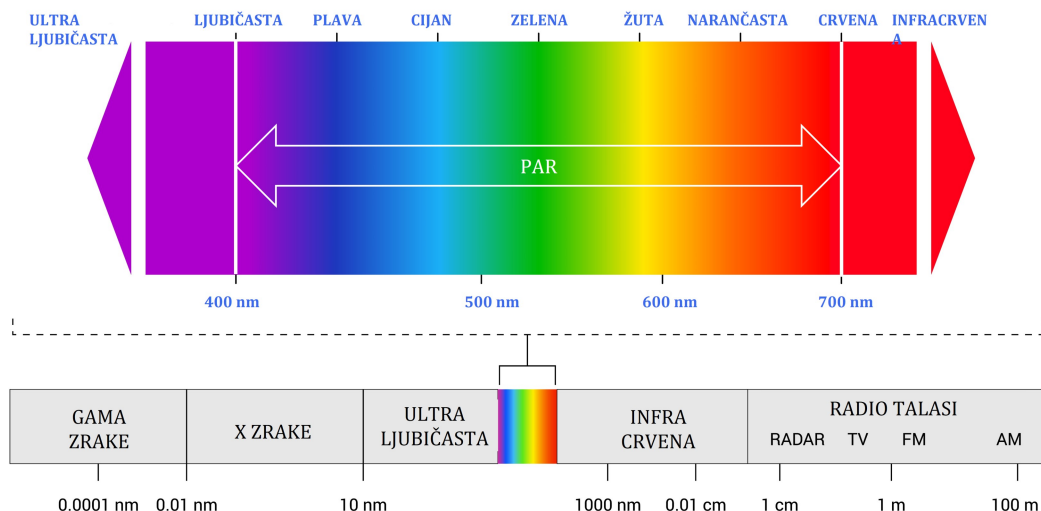
Vidljiva svjetlost je veoma važna za biljke jer se otprilike poklapa s **fotosintetski aktivnim zračenjem** (Photosynthesis Active Radiation – PAR, 400–700 nm). Kod sunčevog zračenja, 97% se nalazi u rasponu od 280 do 2800 nm. Od toga, 43% čini vidljiva svjetlost, koja je korisna za rast biljaka, 4% je ultraljubičasto zračenje, dok 53% čini infracrveno zračenje koje proizvodi toplotnu energiju. Talasne dužine klasifikovane su prema prikazu u tabeli 1.1. Svaki talasni opseg ima svoj značaj i funkciju.

Svjetlost posjeduje dvije kontradiktorne osobine: može se posmatrati kao talasni fenomen, a istovremeno djeluje u vidu čestica koje nazivamo fotonima. **Foton** je najmanja čestica svjetlosti, odnosno pojedinačni kvant svjetlosti.

Za razliku od drugih faktora sredine, poput temperature, vlažnosti i koncentracije ugljen dioksida (CO_2), svjetlost se razlikuje u najmanje tri dimenzije: količini, kvaliteti i trajanju.

Količina svjetlosti odnosi se na intenzitet svjetlosnog zračenja koje biljka prima po jedinici površine u jedinici vremena. Ovaj intenzitet se često mjeri kao **fotosintetski fotonski fluks (PPFD)**, izražen u $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Količina svjetlosti je ključna za fotosintezu jer veće količine omogućavaju biljkama da konvertuju više svjetlosne energije u hemijsku energiju. Međutim, postoji gornja granica nakon koje dodatna svjetlost može izazvati fotooksidativni stres.

Kvalitet svjetlosti odnosi se na talasne dužine koje čine svjetlosni spektar. Biljke detektuju različite talasne dužine pomoću specifičnih **fotoreceptora** (npr. fitohromi za crvenu i daleko crvenu svjetlost, kriptohromi za plavu svjetlost). Svaka talasna dužina ima specifične funkcije. Na primjer, crvena svjetlost stimulise klijanje i cvjetanje, dok plava svjetlost utiče na fototropizam i otvaranje stoma.



Slika 1.1 Prikaz spektra vidljive svjetlosti i fotosintetski aktivne radijacije (PAR)

Trajanje svjetlosti se odnosi na **fotoperiod**, odnosno broj sati svjetlosti u toku dana. Biljke koriste trajanje svjetlosti za regulaciju procesa poput cvjetanja i sezonskog rasta putem mehanizama koji uključuju **cirkadijalne ritmove i fotoperiodizam**. U kontrolisanim sistemima uzgoja biljaka koji koriste vještačko svjetlo (npr. Biljne fabrike

sa umjetnim svjetlom - PFAL sistemi), trajanje svjetlosti može se prilagoditi kako bi se optimizovao rast biljaka.

Svaka od ovih dimenzija ima ključnu ulogu u prilagođavanju biljaka njihovom svjetlosnom okruženju i regulaciji njihovih fizioloških procesa.



Tabela 1.1 Talasna svojstva svjetlosti i njihov značaj

Klasifikacija	Talasna dužina (nm)	Značaj
Ultraljubičasto zračenje 100–380		
UV-C	100–280	Dezinfekcija
UV-B	280–320	Fotomorfogeneza (npr. opekotine od sunca, inhibicija izduživanja stabljike), proizvodnja sekundarnih metabolita biljaka, poremećaji i oštećenja
UV-A	320–380	Fotomorfogeneza (npr. opekotine od sunca, inhibicija izduživanja stabljike), proizvodnja sekundarnih metabolita biljaka, fotoreaktivacija
Vidljiva svjetlost 380–780		
Fotosintetski aktivno zračenje	400–700	Fotosinteza, fotomorfogeneza (npr. klijanje sjemena, de-etiolacija sadnica, odgovor na izbjegavanje sjene, fototropizam hipokotila i korijena, cirkadijalna oscilacija, reproduktivni odgovor), proizvodnja sekundarnih metabolita biljaka
Fiziološki aktivno zračenje	300–800	Isti efekti kao fotosintetski aktivno zračenje, uključujući širi raspon za određene fotomorfogene funkcije
Daleko crveno	700–800	Fotomorfogeneza (npr. klijanje sjemena, de-etiolacija sadnica, odgovor na izbjegavanje sjene i reproduktivni odgovor), fotosinteza (pobuđivanje fotosistema I)
Infracrveno	780–2500+	Toplota

1.1.1 Interakcije biljaka sa svjetlošću - svjetlost kao izvor energije



Svjetlost je osnovni pokretač fotosinteze, procesa kojim biljke pretvaraju svjetlosnu energiju u hemijsku energiju. Vidljiva svjetlost apsorbira se preko hlorofila i drugih pigmenata u listovima, omogućavajući biljkama da proizvode glukozu i kisik iz ugljen-dioksida i vode.

Svjetlost putuje u obliku talasa i prenosi energiju na površine u formi čestica. Ajnštajn, Plank i drugi kvantni fizičari s početka 20. vijeka okarakterisali su ovo ponašanje kao teoriju talasno-čestične dualnosti. Vidljivu svjetlost biljke apsorbiraju u vidu fotona. Dakle, biljkama nije potrebna samo odgovarajuća svjetlost (PAR) da bi rasle, već im je potrebna i minimalna količina te svjetlosti (intenzitet svjetlosti).

Svaka biljka ima tačku zasićenja svjetlosti, koja određuje prag iznad kojeg veći intenzitet svjetlosti ne donosi veće koristi za biljku. Tačka zasićenja svjetlosti biljke zavisi od njenog razvojnog stadija, vrste i dr. Generalno, odgovarajući intenzitet za sadnice ili lisnate biljke poput salate je 100-300 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, veće biljke mogu koristiti 400-600 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, a odrasle, robusnije biljke mogu podnijeti 900 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Biljke koje intenzivno rastu mogu koristiti i do 1500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$.

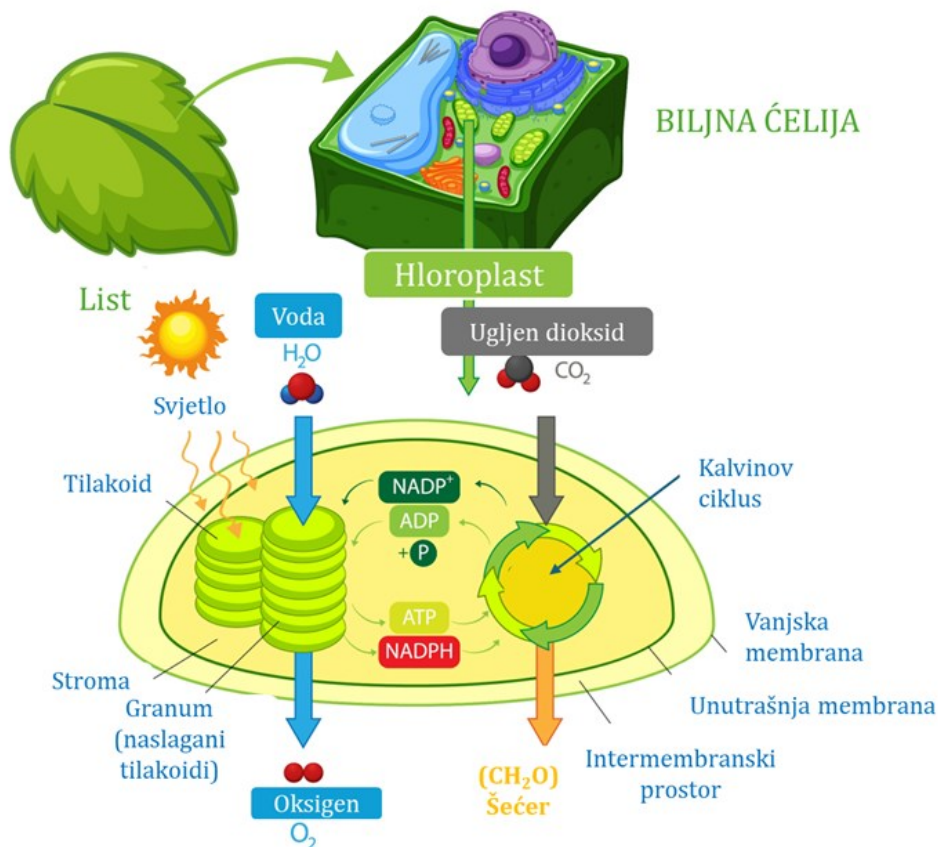
U procesu fotosinteze gdje se kvant svjetlosti pretvara u hemijsku energiju, prvi korak jeste apsorpcija energije tog kvanta svjetlosti. Za apsorpciju svjetlosti, biljke koriste specijalizovane pigmente, prvenstveno hlorofil *a* i *b*. Ovi pigmenti su

smješteni unutar hloroplasta, u tilakoidnim membranama.

Kada foton svjetlosti pogodi molekul hlorofila, njegova energija se apsorbira i koristi za pobuđivanje elektrona na viši energetski nivo (Slika 1.2). Apsorbovana energija se dalje prenosi kroz **fotosistem II (PSII)**. Pobuđeni elektroni prelaze u lanac transporta elektrona, gdje proizvode gradijent protona koji se koristi za sintezu ATP-a, a potom i kroz **fotosistem I (PSI)** gdje se elektroni dalje koriste za redukciju NADP^+ u NADPH, što obezbjeđuje redukcionu snagu za Kalvinov ciklus. ATP i NADPH, proizvedeni svjetlosnim reakcijama, koriste se u Kalvinovom ciklusu za fiksaciju ugljen-dioksida (CO_2) i sintezu ugljikohidrata, koji su primarni oblik hemijske energije u biljkama.

Svjetlost izvan fotosintetski aktivnog spektra ne može se direktno koristiti za fotosintezu i često doprinosi toplotnom opterećenju biljke. Pretjerano intenzivna svjetlost može uzrokovati nakupljanje viška toplotne energije, što vodi do fotooksidativnog stresa. Ovo oštećuje fotosintetske pigmente i proteine unutar tilakoidnih membrana. Postoji čitav niz zaštitnih mehanizama koje su biljke razvile za zaštitu od prekomjernog osvjetljenja o čemu će biti govora kasnije u ovom poglavlju.

Svjetlost kao izvor energije igra ključnu ulogu u rastu i razvoju biljaka. Razumijevanje dimenzija svjetlosti – njenog intenziteta, spektra i trajanja – omogućava bolje upravljanje resursima, posebno u kontrolisanim sistemima kao što su PFAL fabrike. Tehnološki napredak, poput LED svjetala, omogućava optimizaciju ovih faktora za održivu i efikasnu poljoprivrednu proizvodnju.



Slika 1.2 Pojednostavljeni prikaz procesa fotosinteze

1.1.2 Interakcija biljaka sa svjetlošću - svjetlost kao medij za informacije

Svjetlost ne služi samo kao izvor energije za biljke već djeluje i kao ključni signalni medij. Kroz specifične fotoreceptore, biljke opažaju promjene u svjetlosnom spektru, intenzitetu i trajanju, te na osnovu toga regulišu različite fiziološke i morfološke procese.

Ova funkcija svjetlosti omogućava biljkama da se prilagode dinamičnim promjenama u svom okruženju. Biljke reaguju na različite talasne dužine svjetlosti na specifične načine:

- **crvena svjetlost (600-700 nm)**: efikasno je apsorbuje hlorofil *a* i *b*, ova svjetlost je ključna za fotosintezu i potiče cvjetanje i rast;
- **plava svjetlost (400-500 nm)**: apsorbuje je, također, hlorofil *a*. Plava svjetlost reguliše otvaranje stoma, kontroliše klijanje, razvoj klijanaca i prelazak u fazu cvjetanja. Plava svjetlost utiče na biljke da budu niže sa manjim, debljim i tamnozelenim listovima;
- **zeleni svjetlost (500-600 nm)**: iako se veći dio reflektuje, zelena svjetlost prodire dublje u listove i apsorbuje je karotenoidi, povećavajući ukupnu apsorpciju energije;
- **ultraljubičasta svjetlost (100-400 nm)**: apsorbuje je fototropin i kriptohrom, uzrokujući kompaktan rast i proizvodnju

specijaliziranih metabolita kao zaštitu od štetnih UV zraka.



Kako bi biljke mogle detektovati ove različite talasne dužine svjetlosti, razvile su nekoliko tipova receptora. Svaka grupa fotoreceptora ima specifičnu ulogu u percepciji svjetlosti i kontroli različitih fizioloških i morfoloških odgovora biljaka, omogućavajući im adaptaciju promjenjivim uslovima sredine, a grupišemo ih u:

- **fitohrome** – detektuju crvenu (R) i daleko crvenu (FR) svjetlost;
- **kriptohrome** – primarno receptori za plavu svjetlost;
- **fototropine** – receptori za plavu svjetlost;
- **članove Zejtlupe porodice** – receptori za plavu svjetlost;
- **UVR8** – UV-B fotoreceptor.

1.1.2.1 Fitohromi

Fitohromi su primarni receptori za crveno (R, 600–699 nm) i daleko crveno (FR, 700–800 nm) svjetlo, koji imaju ključnu ulogu u regulaciji razvoja biljaka. Otkriveni su kao prvi fotoreceptori u biljkama, a njihova jedinstvena sposobnost prepoznavanja i odgovaranja na omjere crvenog i daleko crvenog svjetla omogućava biljkama da se prilagode svjetlosnim uslovima u njihovom

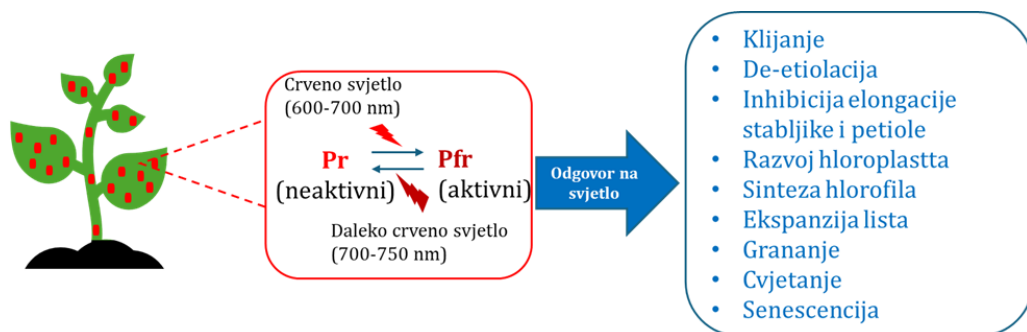
okruženju. Ova adaptacija posebno je značajna u prirodnim uslovima gdje biljke često moraju konkurisati za svjetlost, na primjer u sjenama drugih biljaka.

Fitohromi postoje u dva reverzibilna oblika:

1. **Pr oblik (biološki neaktivan)** – apsorbuje crveno svjetlo, s maksimalnom apsorpcijom na 660 nm;
2. **Pfr oblik (biološki aktivan)** – apsorbuje daleko crveno svjetlo, s maksimalnom apsorpcijom na 730 nm.

Prelazak između ovih oblika ovisi o svjetlosnim uslovima. Crveno svjetlo aktivira fitohrome pretvarajući Pr u Pfr oblik, dok daleko crveno svjetlo vraća Pfr u Pr oblik (Slika 1.3). Ova reverzibilnost omogućava biljkama precizno prilagođavanje promjenama u omjeru crvenog i daleko crvenog svjetla. Fitohromska porodica gena u biljkama uključuje pet članova: **phyA**, **phyB**, **phyC**, **phyD**, i **phyE**. Svaki od njih ima specifične uloge u razvoju biljaka:

- **PhyA**: primarni receptor za daleko crveno svjetlo. Ključan je za de-etiolaciju sadnica pod daleko crvenim svjetlom i promociju cvjetanja pod dugim dnevnim uslovima;
- **PhyB**: glavni receptor za crveno svjetlo. Odgovoran za de-etiolaciju pod crvenim svjetlom, supresiju odgovora izbjegavanja sjene i regulaciju cvjetanja;



Slika 1.3 Konverzija Pr u Pfr i biološki značaj fitohroma

- **PhyC**: djeluje zajedno s phyB u odgovoru na crveno svjetlo;

PhyD i PhyE: doprinose odgovorima na omjer crvenog i daleko crvenog svjetla, uključujući adaptacije rasta u sjenama.

Biološki značaj fitohroma ogleda se prvenstveno u:

- **De-etiolaciji sadnica**: kada sadnice izađu iz tla i budu izložene svjetlu, fitohromi aktiviraju procese poput inhibicije rasta hipokotila, širenja kotiledona i razvoja kloroplasta. PhyA dominira u odgovoru na daleko crveno svjetlo, dok phyB i phyC reaguju na crveno svjetlo;
- **Odgovoru izbjegavanja sjene**: biljke koriste fitohrome za detekciju promjena u omjeru crvenog i daleko crvenog svjetla, što je pokazatelj sjene. Pod niskim omjerima (tipičnim za sjenu), aktivira se elongacija stabljika i povećava apikalna dominacija kako bi se listovi približili svjetlu. PhyB igra ključnu ulogu u suzbijanju ovog odgovora pri visokim omjerima crveno:daleko crveno;
- **Cirkadijalnim ritmovima**: fitohromi sinhroniziraju unutrašnje satove biljaka s vanjskim ciklusima svjetlosti i tame, omogućavajući optimalno vrijeme za procese poput fotosinteze;
- **Germinaciji sjemena**: aktivacija phyA i phyB pomaže u regulaciji klijanja u zavisnosti od svjetlosnih uslova, što osigurava da sjeme klija u odgovarajućim ekološkim uslovima.

1.1.2.2 Kriptohromi

Kriptohromi (CRY) su fotoreceptori koji primarno apsorbiraju plavo svjetlo (400–499 nm) i učestvuju u mnogim fiziološkim i razvojnim procesima biljaka. Ovi proteini su dio flavoproteinske porodice, sadrže **flavin adenindinukleotid** (FAD) kao kofaktor, i ključni su za percepciju plavog svjetla u biljkama. Njihovo otkriće značajno je unaprijedilo razumijevanje kako biljke detektuju i odgovaraju na promjene u promjeni kvalitete svjetla.

Kriptohromi se sastoje od dvije glavne domene:

1. **Pterinsko-flavinska domena**: Sadrži flavin adenindinukleotid (FAD), koji djeluje kao aktivni centar za detekciju plavog svjetla.
2. **C-terminalna domena**: Uključena u regulaciju signalnih puteva.

Postoje dva glavna člana porodice kriptohroma kod većine biljaka:

- **CRY1**: Aktivira se pri visokim intenzitetima plavog svjetla.
- **CRY2**: Aktivira se pri slabijem plavom svjetlu i specifično je uključen u kontrolu cvjetanja.

Biološka uloga kriptohroma leži u procesima kao što su:

- **regulacija elongacije hipokotila** – CRY1 igra ključnu ulogu u inhibiciji elongacije hipokotila u prisustvu plavog svjetla. Ovaj proces je ključan za adaptaciju biljaka svjetlosnim uslovima tokom ranih faza rasta;
- **fotoperiodična kontrola cvjetanja** – CRY2 reguliše ekspresiju ključnih gena, poput **CONSTANS (CO)**, koji kontroliše cvjetanje u zavisnosti od dužine dana;
- **akumulacija antocijanina i drugih sekundarnih metabolita** - CRY1 igra ključnu ulogu u regulaciji biosinteze



antocijanina, važnih za zaštitu biljaka od oksidativnog stresa i UV zračenja

- **cirkadijalni ritmovi** – kriptohromi su važni za sinhronizaciju unutrašnjih bioloških satova biljaka s dnevnim ciklusima svjetlosti i tame, osiguravajući precizno vrijeme za fotosintezu, rast i druge metaboličke procese (Slika 1.4).



1.1.2.3 Fototropini

Fototropini su fotoreceptori specifični za plavo svjetlo (400–499 nm). Omogućavaju biljkama da prepoznaju smjer i intenzitet svjetla te prilagode svoje procese rasta i razvoja. Ovi receptori su ključni za optimizaciju fotosintetske efikasnosti biljaka kroz odgovore poput fototropizma, relokacije hloroplasta i otvaranja stoma.

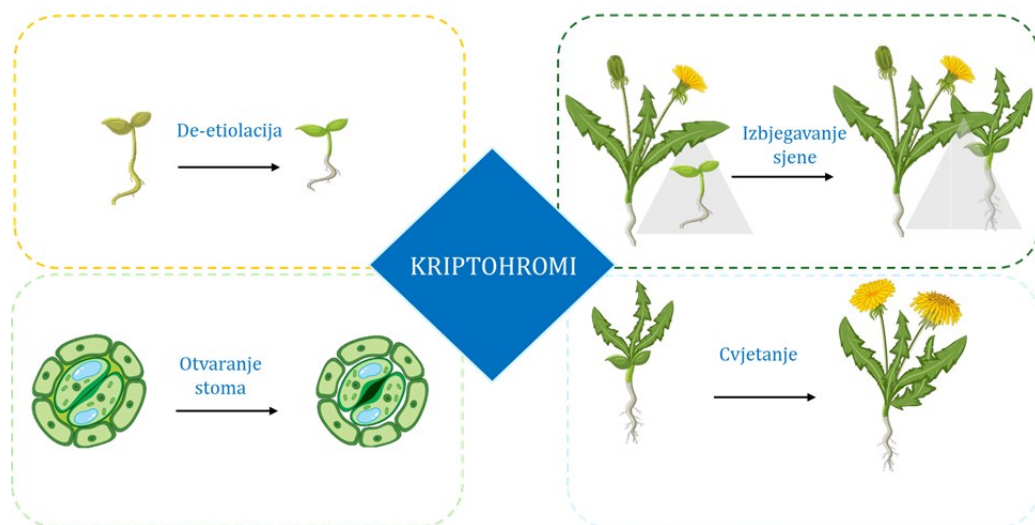
Ovi proteini (receptori) sadrže dvije domene:

- **LOV domene** (Light, Oxygen, or Voltage): Ove domene sadrže flavin mononukleotid (FMN) koji apsorbira plavo svjetlo i inicira signalizaciju
- **C-terminalna serin/treonin kinazna**

domena: Aktivira se nakon apsorpcije svjetlosti i prenosi signal za daljnje odgovore.

Fototropini imaju ključnu ulogu u procesima kao što su:

- **Fototropizam** – orijentacija biljnih organa prema ili od svjetla. Stabljike i listovi pokazuju **pozitivan fototropizam** (zakrivljenje prema svjetlu; Slika 1.5), dok korijenje često pokazuje **negativan fototropizam** (zakrivljenje od svjetla). Ovaj proces uključuje redistribuciju hormona auksina, što rezultira asimetričnim rastom biljke;
- **Relokacija hloroplasta:** pri slabom svjetlu se hloroplasti premještaju na gornju stranu ćelije kako bi povećali apsorpciju svjetlosti, dok pri jakom svjetlu se premještaju na bočne zidove ćelije kako bi spriječili oštećenje fotosintetskog aparata usljed prekomjerne svjetlosti.



Slika 1.4 Biološki značaj kriptohroma



Slika 1.5 Rast klijanaca prema izvoru svjetla



1.1.2.4 Članovi Zeitlupe porodice

Zeitlupe porodica (Zeitlupe family) predstavlja specifičnu grupu fotoreceptora osjetljivih na plavo svjetlo, koji imaju ključnu ulogu u regulaciji cirkadijalnih ritmova, elongacije hipokotila i fotoperiodičnog cvjetanja.

Glavni članovi ove porodice su:

- **ZEITLUPE (ZTL)**
- **FLAVIN-BINDING KELCH REPEAT F-BOX 1 (FKF1)**
- **LOV KELCH PROTEIN 2 (LKP2)**

Ovi fotoreceptori pomažu biljkama da prilagode svoje unutrašnje procese dnevnim i sezonskim svjetlosnim ciklusima. Zeitlupe receptori imaju tri ključne funkcionalne domene:

- **LOV domena:** sadrži flavin mononukleotid, koji apsorbira plavo svjetlo i djeluje kao aktivator proteina;
- **F-Box domena:** posreduje u ubikvitinaciji proteina i regulaciji njihove degradacije putem proteosoma;

- **Kelch ponavljajući motivi:** uključeni u interakcije s drugim proteinima, što omogućava prenos signala.

Glavne biološke funkcije u koje su uključeni receptori Zeitlupe porodice obuhvataju procese poput:

- **Regulacije cirkadijalnih ritmova** – cirkadijalni ritmovi kontrolišu metaboličke, fiziološke i razvojne procese u biljci na dnevnoj osnovi. ZTL utiče na stabilnost ključnih proteina povezanih s cirkadijalnim satom;
- **Fotoperiodično cvjetanje** – FKF1 je ključan za percepciju fotoperioda i regulaciju cvjetanja. U uslovima dugog dana, FKF1 formira kompleks s GI (GIGANTEA), što aktivira ekspresiju gena FLOWERING LOCUS T (FT) i potiče cvjetanje;
- **Elongacija hipokotila** – u uslovima tame, ZTL i srodni receptori omogućavaju elongaciju hipokotila kako bi biljka pronašla svjetlost. Međutim, pod plavim svjetlom, elongacija se inhibira aktivacijom drugih fotoreceptora;
- **Regulacija degradacije proteina** – F-Box domena ovih proteina omogućava

ubikvitinaciju određenih transkripcijskih faktora, što ih čini ključnim za prilagođavanje biljke različitim svjetlosnim uslovima.



1.1.2.5 UVR8

UV Resistance Locus 8 (UVR8) je jedinstveni fotoreceptor kod biljaka specifičan za UV-B svjetlo (280–320 nm). UV-B zračenje je često povezano sa stresom, ali u malim dozama može djelovati kao signal za pokretanje zaštitnih odgovora u biljkama. UVR8 je ključan za detekciju UV-B svjetla i regulaciju adaptacija koje povećavaju otpornost biljaka na UV zračenje i druge stresne uslove.

UVR8 je proteinski dimer koji koristi triptofan (Trp) ostatke kao fotoreaktivne molekule za detekciju UV-B svjetla. Glavne karakteristike strukture UVR8 uključuju:

- *Triptofan piramidne interakcije*: UV-B svjetlo uzrokuje promjenu konformacije, razdvajajući dimer u aktivne monomere;
- *C-terminalni signalni region*: uključuje se u interakcije s drugim proteinima za pokretanje odgovora na UV-B zračenje.

Biološka uloga ovih receptora ogleda se u procesima poput:

- *Sinteze sekundarnih metabolita* – UV-B zračenje povećava proizvodnju zaštitnih spojeva poput antocijanina, flavonoida i fenolnih kiselina, koji djeluju kao antioksidansi i UV apsorberi. Ovi spojevi pomažu u zaštiti biljaka od oksidativnog stresa uzrokovanog UV-B zračenjem;
- *Regulacija morfoloških promjena* – UVR8 izaziva promjene u rastu, uključujući inhibiciju elongacije hipokotila, smanjenje veličine lista i povećanje debljine

epidermisa, čime se smanjuje izloženost UV-B zračenju;

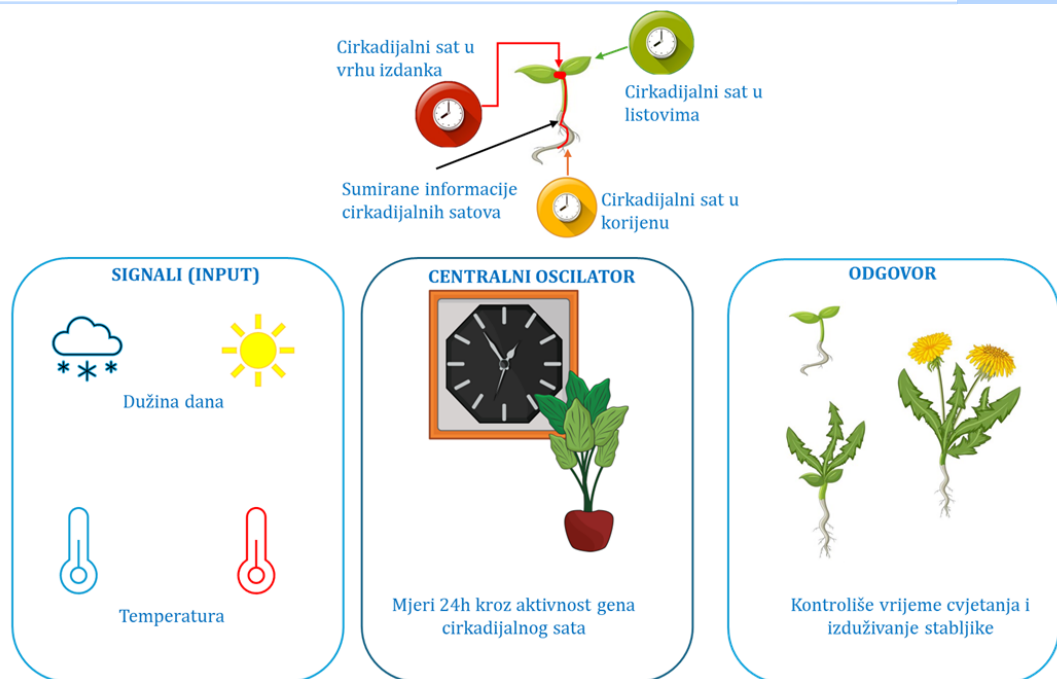
- *Otpornost na stres i popravak DNK* – UV-B zračenje aktivira ekspresiju gena uključenih u mehanizme popravke DNK, poput fotolijaza koje uklanjaju UV-inducirana oštećenja. UVR8, također, reguliše ekspresiju gena uključenih u antioksidativni odgovor, čime smanjuje oštećenja uzrokovana reaktivnim vrstama kisika (Reactive Oxygen Species -ROS);
- *Termomorfogeneza i odgovor na sjenu* – UVR8 nije ograničen samo na UV-B odgovore; učestvuje i u regulaciji odgovora na promjene temperature i na omjere crvenog i daleko crvenog svjetla, što je važno za izbjegavanje sjene (više u poglavlju o odgovoru biljaka na sjenu).

1.2 Uloga fotoreceptora u cirkadijalnim ritmovima biljaka

Cirkadijalni ritmovi su unutrašnji biološki satovi koji regulišu ključne fiziološke procese kod biljaka, omogućavajući im da se prilagode dnevnim i sezonskim promjenama svjetlosti i temperature (Slika 1.6). Ovi ritmovi funkcionišu putem složenih povratnih petlji na transkripcijskom, post-transkripcijskom i post-translacijskom nivou.

Cirkadijalni ritmovi funkcionišu s periodom od približno 24 sata, čak i u konstantnim uslovima (npr. konstantna svjetlost ili tama), što potvrđuje njihov unutrašnji karakter.

Spoljašnji faktori, poput svjetlosti i temperature, djeluju kao „zeitgeberi“ (pokazivači vremena) koji sinhronizuju unutrašnji sat biljke sa dnevnim



Slika 1.6 Cirkadijalni ritmovi i njihova regulacija

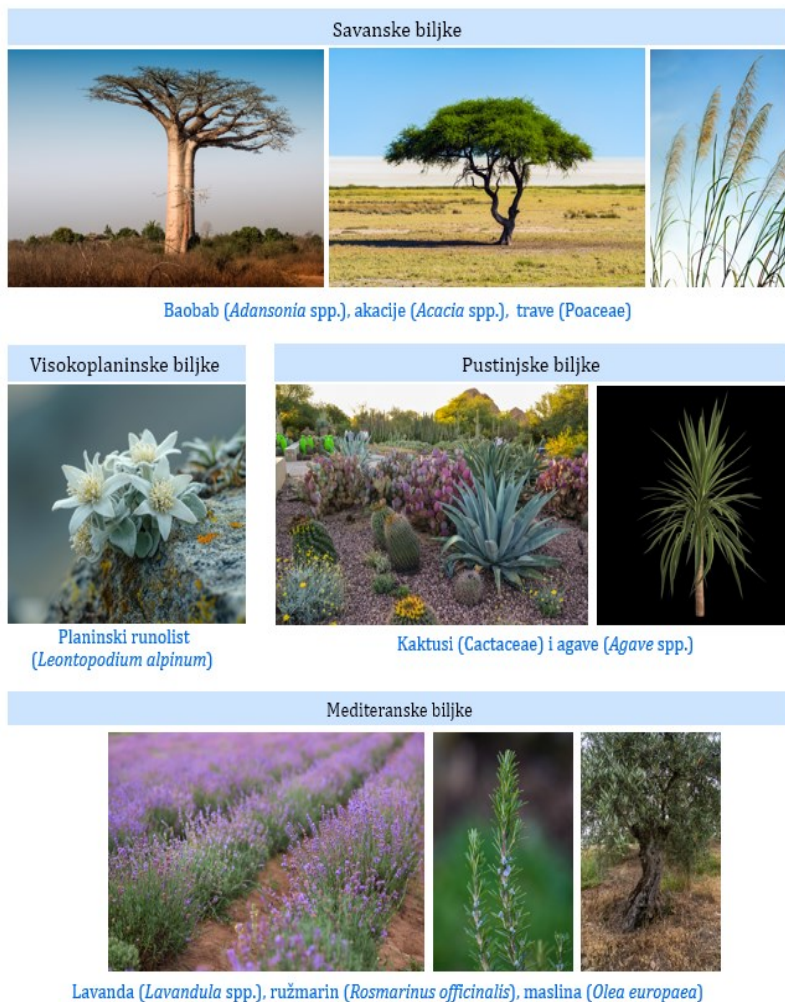
ciklusima. Period cirkadijalnog ritma ostaje relativno konstantan u širokom rasponu fizioloških temperatura, što omogućava stabilnu funkciju sata u različitim uslovima.

Cirkadijalni oscilator kod biljaka, naročito proučavan kod *Arabidopsis thaliana*, uključuje tri međusobno povezane povratne petlje:

- **Jutarnji geni:** geni poput CCA1 (Circadian Clock-Associated 1) i LHY (Late Elongated Hypocotyl) eksprimirani su ujutro i inhibiraju ekspresiju večernih gena poput TOC1 (Timing of CAB Expression 1);
- **Većernji geni:** geni kao što su TOC1, ELF4 (Early Flowering 4) i LUX (Lux Arrhythmo) eksprimirani su tokom noći i potiskuju jutarnje gene, čime zatvaraju povratnu petlju;
- **PRR geni** (Pseudo-Response Regulators): ovi geni, uključujući PRR5, PRR7 i PRR9, moduliraju interakcije između jutarnjih i

većernih gena i pružaju preciznost u vremenskoj regulaciji.

Svjetlost je ključni „zeitgeber“ koji resetuje cirkadijalni sat putem fotoreceptora na tri načina: mijenjanjem ekspresije gena cirkadijalnog oscilatora (npr. CCA1, LHY, TOC1), resetuje cirkadijalni sat; te svjetlost signalizira početak dana i kraj noći, omogućavajući biljkama da usklade svoje fiziološke procese sa svjetlosnim uslovima. Aktivacija fotoreceptora pokreće ekspresiju gena povezanih sa rastom, cvjetanjem i odgovorima na stres.



Slika 1.7 Pregled različitih tipova biljaka koje su izložene visokoj

1.3 Adaptacije biljaka na povećano osvjetljenje (visoku insolaciju)

Biljke su kroz evoluciju razvile raznovrsne adaptacije kako bi preživjele u različitim sredinama, uključujući one s visokim nivoom insolacije. Insolacija, odnosno intenzitet sunčevog zračenja koji dopire do Zemljine površine, može značajno uticati na fiziologiju, morfologiju i biohemiju biljaka.

U većini ekosistemima, od visokoplaninskih do pustinskih, biljke su suočene s izazovima

poput visoke UV radijacije, visokih temperatura i nedostatka vode.

U ovakvim ekstremnim uslovima, adaptacije biljaka su ključne za njihovo preživljavanje i uspješan rast. Pregled različitih tipova biljaka koje su izložene visokoj insolaciji dat je na slici 1.7.

Visokoplaninske biljke, kao što su *Leontopodium alpinum* i druge alpske vrste, razvile su specifične morfološke i fiziološke karakteristike koje im omogućavaju da se nose s jakom UV radijacijom, niskim temperaturama i sušnim uslovima.

Slično tome, pustinske biljke poput kaktusa i agava, posjeduju adaptacije koje im omogućavaju preživljavanje u ekstremno suhim uslovima s intenzivnom sunčevom svjetlošću. Mediteranske i savanske biljke, poput lavande i baobaba, također pokazuju specifične adaptacije na visoku insolaciju, omogućujući im da učinkovito koriste dostupne resurse i smanje gubitak vode.

Biljne adaptacije na visoku insolaciju mogu se podijeliti u nekoliko glavnih kategorija:

- *Morfološke adaptacije;*
- *Fiziološko-biohemijske adaptacije;*
- *Ekološke strategije.*

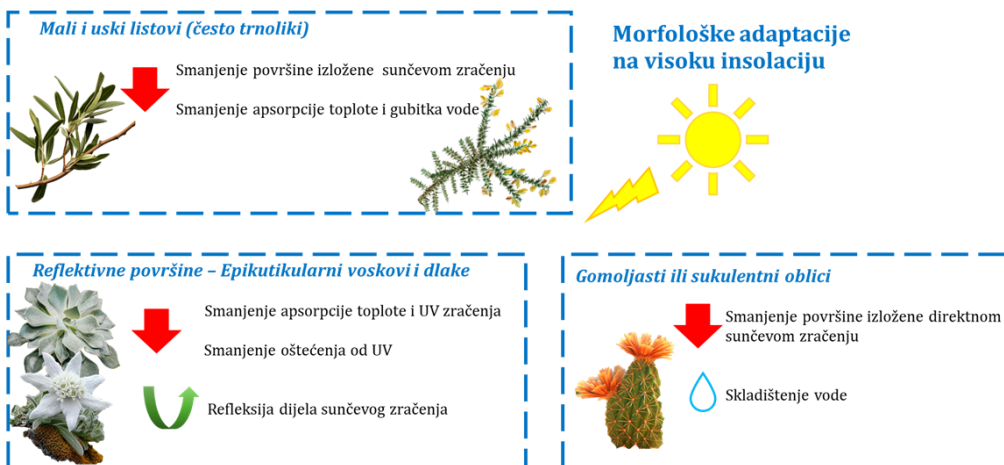
1.3.1 Morfološke adaptacije biljaka na visoku insolaciju

Biljke koje su izložene visokoj insolaciji razvile su specifične morfološke adaptacije kako bi se uspješno nosile s intenzivnim sunčevim zračenjem (Slika 1.8), koje uključuju:

- *Deblje listove s voštanim kutikulama:* deblji listovi sa slojem voska smanjuju gubitak vode kroz transpiraciju i reflektuju dio sunčevog zračenja, čime

smanjuju oštećenja od UV zračenja. Epikutikularni voskovi i dlake na površini listova pomažu u refleksiji sunčevog svjetla, smanjujući apsorpciju toplote i UV zračenja. To je posebno važno za biljke koje rastu u otvorenim, sunčanim staništima;

- *Male i uske listove:* ove morfološke karakteristike smanjuju površinu izloženu sunčevom zračenju, čime se smanjuje ukupna apsorpcija toplote i gubitak vode. Manji listovi omogućavaju bolju ventilaciju i smanjuju temperaturu listova, što je korisno u vrućim i sunčanim uslovima. Ovo smanjuje rizik od pregrijavanja i oštećenja tkiva;
- *Gomoljaste ili sukulente oblike:* neke biljke, poput kaktusa, razvile su deblje, sukulente stabljike koje skladište vodu i smanjuju površinu izloženu direktnom sunčevom zračenju. Ove karakteristike omogućavaju preživljavanje u sušnim uslovima s visokom insolacijom.



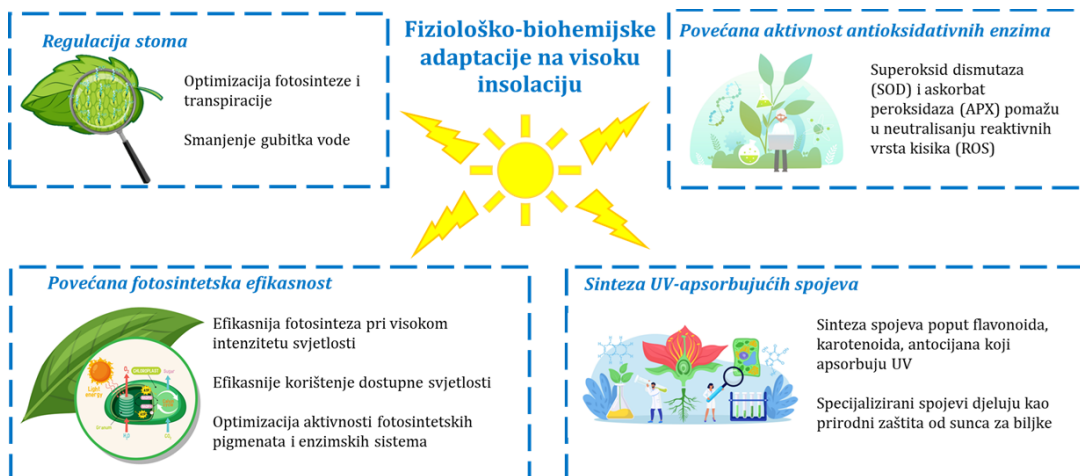
Slika 1.8 Morfološke adaptacije biljaka na visoku insolaciju

1.3.2 Fiziološko-biohemijske adaptacije



Biljke koje su izložene visokoj insolaciji razvile su niz fizioloških adaptacija kako bi se nosile s intenzivnim sunčevim zračenjem i stresom uzrokovanim visokom UV radijacijom (Slika 1.9). Ove adaptacije uključuju:

- **Efikasnu regulaciju stoma:** biljke mogu regulisati otvaranje i zatvaranje stoma kako bi smanjile gubitak vode tokom najintenzivnijih perioda insolacije. Ovaj mehanizam omogućava biljkama da optimiziraju fotosintezu i transpiraciju u promjenljivim uslovima životne sredine;
- **Povećanu fotosintetsku efikasnost:** biljke razvijaju mehanizme koji im omogućuju efikasniju fotosintezu pri visokom intenzitetu svjetlosti. To uključuje optimizaciju aktivnosti fotosintetskih pigmenata i enzimskih sistema koji su uključeni u fotosintetski proces. Biljke mogu adaptirati sastav i koncentraciju fotosintetskih pigmenata, kao što su hlorofil i karotenoidi, kako bi efikasnije koristile dostupnu svjetlost i smanjile štetne efekte UV zračenja;
- **Sintezu UV-apsorbirajućih spojeva:** biljke sintetiziraju različite spojeve koji apsorbiraju UV zračenje, kao što su flavonoidi i karotenoidi, koji štite biljne ćelije od oštećenja uzrokovanih UV zračenjem. Ovi spojevi djeluju kao prirodna zaštita od sunca za biljke;
- **Povećanu aktivnost antioksidativnih enzima:** antioksidativni enzimi kao što su superoksid dismutaza (SOD) i askorbat peroksidaza (APX) pomažu u neutralisanju ROS-a koje se stvaraju usljed visoke insolacije. Ovi enzimi smanjuju oksidativni stres i štite biljne ćelije od oštećenja;
- **Izmjenu u metaboličkim putevima:** biljke mogu mijenjati svoje metaboličke puteve kako bi se adaptirale stresu uzrokovanim visokim temperaturama i intenzivnim svjetlom. To uključuje povećanu proizvodnju osmoprotektanata, spojeva koji pomažu u održavanju ćelijske ravnoteže vode i zaštite ćelijskih struktura.



Slika 1.9 Fiziološko-biohemijske adaptacije biljaka na visoku insolaciju

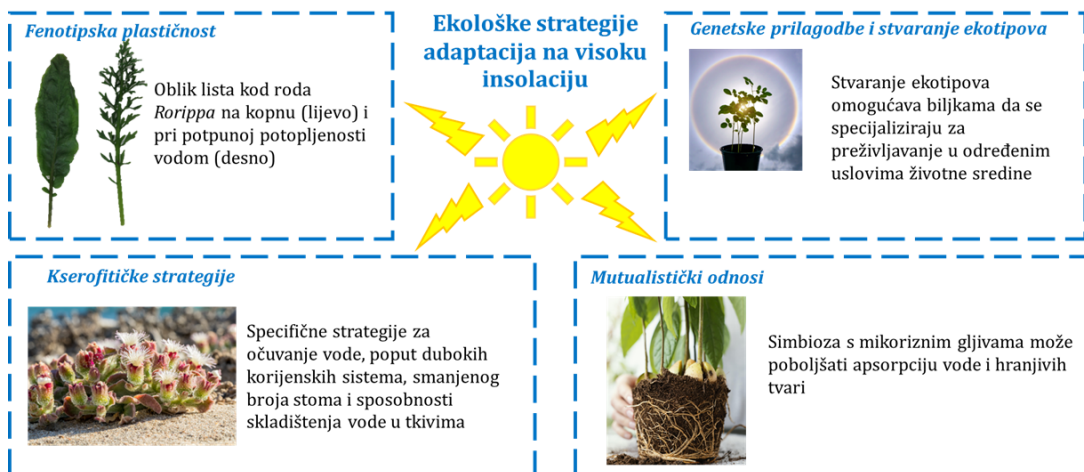
1.3.3 Ekološke strategije biljaka pri visokoj insolaciji

Ekološke strategije koje biljke koriste za adaptaciju visokoj insolaciji uključuju niz fenotipskih i genetskih adaptacija koje im omogućavaju preživljavanje i reprodukciju u promjenjivim i ekstremnim uslovima (Slika 1.10). Neke od ključnih strategija su:

- **Fenotipska plastičnost** omogućava biljkama da adaptiraju svoje fiziološke i morfološke osobine kao odgovor na promjene u životnoj sredini. Ova sposobnost adaptacije pomaže biljkama da se nose s promjenjivim intenzitetom svjetlosti i temperaturama, čime se povećava njihova sposobnost preživljavanja u uslovima visoke insolacije;
- **Sezonske adaptacije**: mnoge biljke prilagođavaju svoje životne cikluse sezonskim promjenama u životnoj sredini. Na primjer, biljke koje rastu u područjima s visokim intenzitetom svjetlosti tokom ljeta, mogu razviti mehanizme za zaštitu od prekomjernog UV zračenja i optimizaciju fotosinteze tokom ovih razdoblja;
- **Genetske adaptacije i stvaranje ekotipova**: biljke koje rastu u specifičnim ekološkim

nišama često razvijaju genetske adaptacije koje im omogućavaju optimalno preživljavanje u tim uslovima. Stvaranje ekotipova, genetski različitih populacija unutar iste vrste, omogućava biljkama da se specijaliziraju za preživljavanje u određenim uslovima životne sredine, uključujući visoku insolaciju;

- **Konkurencijske strategije**: biljke mogu razviti strategije za konkurenciju za resurse u životnoj sredini s visokom insolacijom. To može uključivati brzi rast i razvoj kako bi se iskoristili periodi povoljnih uslova, kao i efikasno korištenje vode i hranjivih tvari;
- **Mutualistički odnosi**: biljke mogu razviti mutualističke odnose s drugim organizmima kako bi poboljšale svoje šanse za preživljavanje. Na primjer, simbioza s mikoriznim gljivama može poboljšati apsorpciju vode i hranjivih tvari, što je posebno korisno u sušnim uslovima s visokim intenzitetom svjetlosti;
- **Kserofitičke strategije**: biljke koje rastu u sušnim područjima, poznate kao kserofiti, razvile su specifične strategije za očuvanje vode, poput dubokih



Slika 1.10 ekološke strategije adaptacija biljaka na visoku insolaciju

korijenskih sistema, smanjenog broja stoma i sposobnosti skladištenja vode u tkivima. Ove strategije omogućavaju biljkama da prežive u uslovima visoke insolacije i nedostatka vode.



1.4 Adaptacije na smanjeno osvjetljenje – sjenu

Biljke koje rastu u sjenovitim uslovima suočavaju se s nizom izazova koji zahtijevaju specifične adaptacije kako bi preživjele i uspješno rasle.

Sjenoviti uslovi često podrazumijevaju smanjen intenzitet svjetlosti, što može ograničiti fotosintezu, i takve biljke su u konkurenciji sa svojim okolnim susjedima za ograničene izvore svjetlosti. Kada se biljke nađu u sjeni, prvi signal koji im govori da su u sjeni jeste omjer crvene i daleko crvene svjetlosti.

Pri normalnom osvjetljenju omjer crvene i dalekocrvene svjetlosti je 1,05-1,25 dok je ispod krošnji vegetacije, u sjeni, približno 0,05-1,15. Kao odgovor na sjenu biljke su razvile dva mehanizma:

- *Biljke koje izbjegavaju sjenu i*
- *Biljke otporne na sjenu.*

1.4.1 Mehanizmi izbjegavanja sjene

Biljke su razvile različite mehanizme kako bi se adaptirale sjenovitim uslovima, a jedan od ključnih odgovora je **reakcija izbjegavanja sjene** (*Shade Avoidance Response*, SAR). Ovaj mehanizam omogućava biljkama da prepoznaju i reaguju na sjenu koju stvaraju

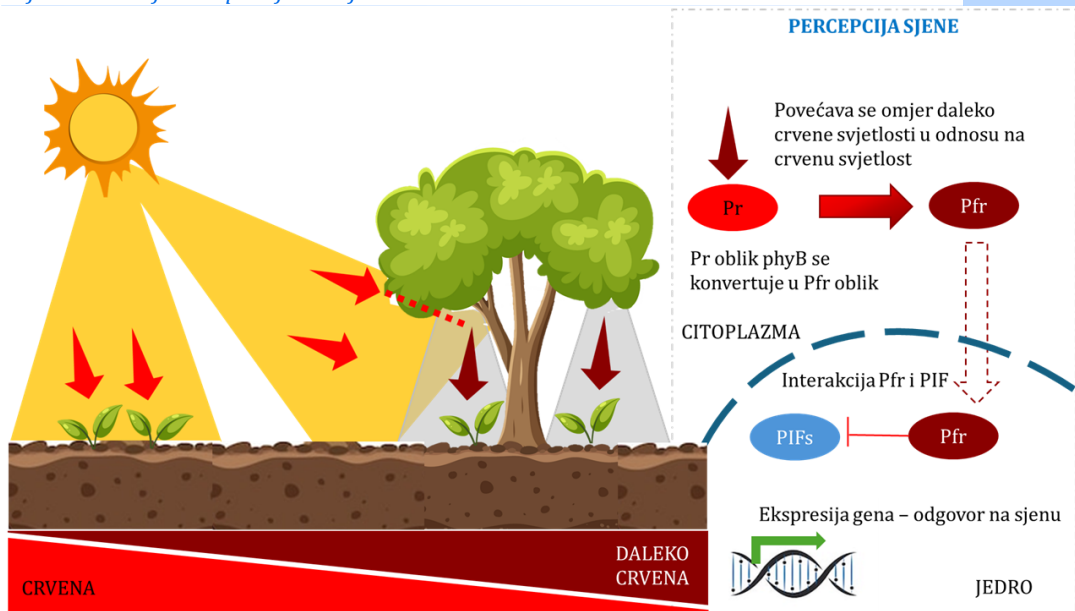
druge biljke, što im omogućava bolji pristup svjetlosti za fotosintezu i rast.

SAR uključuje niz morfoloških, fizioloških i molekularnih adaptacija koje su regulisane kompleksnim signalnim putevima. Za percepciju svjetlosti biljke koriste različite tipove fotoreceptora koji apsorbiraju samo određene dijelove spektra vidljive svjetlosti.

1.4.1.1 Percepcija sjene

Biljke koriste specifične fotoreceptore za detekciju kvaliteta i kvantiteta svjetlosti. Glavni fotoreceptori uključeni u SAR su fitohromi. Glavni fitohromi uključeni u percepciju sjene su phyA i phyB. Smanjenje **R omjera** u sjeni aktivira fitohrom B (phyB) i pokreće signalne puteve SAR. Ova dva fitohroma imaju različitu ulogu u izbjegavanju sjene:

- **Fitohrom A (phyA)** je dominantan u uslovima vrlo niskog osvjetljenja (VLFR – Very Low Fluence Response) i u uslovima kontinuiranog FR svjetla (FR-HIR – Far-Red High Irradiance Response).
- **Fitohrom B (phy B)** postoji u dva oblika: Pr (apsorbiruje crvenu svjetlost, R) i Pfr (apsorbiruje daleko crvenu svjetlost, FR). Pr oblik se konvertuje u Pfr pod uticajem crvene svjetlosti. Pfr oblik je biološki aktivan i ulazi u jedro, gdje djeluje kao transkripcijski regulator. U sjenovitim uslovima, omjer R svjetlosti se smanjuje zbog apsorpcije crvene svjetlosti od strane susjednih biljaka i refleksije daleko crvene svjetlosti. Ovaj smanjen omjer uzrokuje reverziju phyB iz aktivnog Pfr oblika nazad u inaktivni Pr oblik, čime se pokreću signalni putevi koji vode do SAR. U sjenovitim uslovima, phyA djeluje sinergistički s phyB kako bi regulisao



Slika 1.11. Promjena omjera R i FR svjetlosti i percepcija sjene

odgovore na sjenu, posebno u ranim fazama klijanja sjemenki i rasta klijanaca.

Mehanizam prenosa signala sa receptora koji detektuje sjenu do gena u jedru koji će obezbijediti odgovor biljke uključuje interakciju aktiviranog Pfr fitohroma (phyB) u jedru s PIF (eng. *PHYTOCHROME INTERACTING FACTORS*) proteinima.

U aktivnom obliku, phyB inhibira djelovanje PIF proteina, koji su ključni transkripcijski faktori za regulaciju gena uključenih u rast stabljike i elongaciju listova.

U sjenovitim uslovima, smanjena koncentracija aktivnog oblika phyB dovodi do aktivacije PIF proteina, koji tada aktiviraju ekspresiju gena odgovornih za elongaciju stabljike i listova, smanjenje grananja i druge odgovore SAR-a (Slika 1.11).

U pogledu sinteze fitohormona koji su ključni za biljni rast i razvoj i odgovore na faktore životne sredine, smanjenje omjera crvene svjetlosti djeluje stimulatивно na sintezu giberelina i redistribuciju auksina

što dovodi do izduživanja hipokotila i internodija, povećanja dužine peteljki i smanjenja grananja.

1.4.1.2 Adaptacije biljaka pri izbjegavanju sjene

Reakcije biljaka na sjenu u kontekstu mehanizama izbjegavanja sjene uključuju niz fizioloških, morfoloških i biohemijskih promjena koji su pod direktnim i indirektnim uticajem percepcije sjene od strane fitohroma (Slika 1.11) na način opisan u nastavku.

Izduživanje stabljike i listova je jedan od najistaknutijih odgovora na sjenu. Biljke povećavaju rast u visinu kako bi izašle iz sjenovitih uslova i došle do svjetla. Ovaj rast je rezultat povećane ćelijske elongacije potaknute promjenama u omjeru crvene svjetlosti i aktivacijom hormonskih signalnih puteva.

Redukcija grananja i promjene u rasporedu listova: biljke smanjuju bočno grananje i

prilagođavaju raspored listova kako bi minimizirale sjenu koju bacaju same na sebe i optimizirale izloženost svjetlu. Ovo omogućava biljkama da bolje iskoriste dostupnu svjetlost i smanje konkurenciju za svjetlosne resurse.



Promjene u hlorofilu i fotosintetskoj aktivnosti: biljke koje rastu u sjeni često povećavaju sadržaj hlorofila i prilagođavaju fotosintetske aparate kako bi efikasnije koristile dostupnu svjetlost. Ovo uključuje povećanje omjera hlorofila *b* u odnosu na hlorofil *a*, što poboljšava apsorpciju difuzne svjetlosti.

Promjene u fitohromonima: prisustvo sjene indukuje sintezu auksina u dijelu biljke koji je u sjeni, a auksini promovišu elongaciju ćelija što dovodi do izduživanja stabljike i listova. Giberelini, također, indukuju elongaciju stabljike i djeluju sinergistički sa auksinima. Citokinini, s druge strane, su inhibirani u zasjenjenom dijelu biljke i doprinose inhibiciji rasta bočnih grana (smanjenje grananja).

Promjene u ekspresiji gena: reakcija izbjegavanja sjene uključuje višestruke promjene ekspresije gena. Mnogi od tih gena su uključeni u regulisanje sinteze hormona i druge adaptivne odgovore. Pored fitohormona dešavaju se i značajne promjene u sintezi PIF proteina koji direktno regulišu ekspresiju gena za elongaciju stabljike.

1.4.1.3 Mehanizmi adaptacija biljaka koje podnose sjenu

Pored različitih adaptivnih mehanizama biljaka koji im pomažu u izbjegavanju sjene postoje biljke koje podnose sjenu i ostvaruju svoj maksimalni napredak u zasjenjenim staništima, skiofite. Skiofite su biljke koje

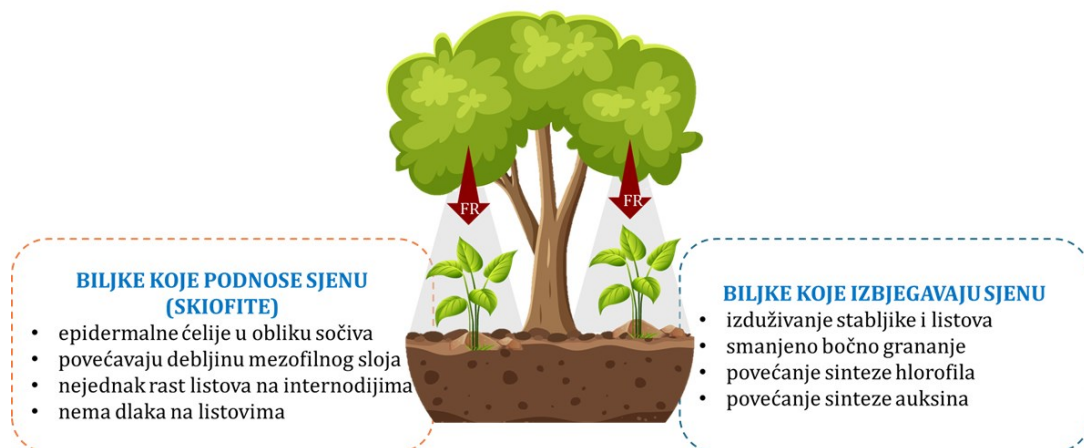
optimalno rastu na kiselim tlima, jer obično naseljavaju površinski sloj šumskog tla, uglavnom građeno iz komposta i organske tvari.

Obično su vezane uz neki izvor vode sa visokom vlažnošću tla i slabo dreniranim tlima. Skiofite mogu da tolerišu od djelomične do potpune sjene i često ne mogu preživjeti pri punom osvjetljenju zbog specifičnih adaptacija na život u sjeni.

Adaptacije skiofita možemo sumirati u nekoliko adaptacija (Slika 1.12):

- *Epidermalne ćelije u obliku sočiva* – pojedinačne ćelije se ponašaju gotovo kao sočiva koja fokusiraju svjetlost ka mezofilnim ćelijama. Listovi biljaka čije su epidermalne ćelije u obliku sočiva obično imaju sjajan izgled;
- *Promjena debljine mezofila* – osim što je intenzitet svjetla nizak svjetlost koja dopire do biljaka je osiromašena u pogledu talasne dužine koja je fotosintetski aktivna te biljke povećavaju debljinu mezofilnog sloja;
- *Lisna morfologija* – javlja se često nejednak rast listova na internodijima, listovi su izduženi i tanki ;
- *Odsustvo pubescencije listova* – s obzirom da pubescencija listova povećava refleksiju svjetlosti biljke sjene obično nemaju nikakve dlake na svojim listovima.

Adaptacije u samom procesu fotosinteze se prije svega ogledaju u povećanju sinteze hlorofila *b* u odnosu na hlorofil *a*. Razlog povećanja hlorofila *b* leži u njegovoj sposobnosti apsorpcije svjetlosti u plavo-zelenoj regiji što je ključno u uslovima smanjene svjetlosti (smanjena količina crvene svjetlosti).



1.12. Adaptacije biljaka na sjenu

Biljke tolerantne na sjenu zahtijevaju manje svjetlosti za postizanje ravnoteže između fotosinteze i respiracije te i pri minimalnoj količini svjetlosti, ovaj proces ide u smjeru proizvodnje energije (fotosinteza). Kod ovih biljaka često je smanjena koncentracija RuBisCO enzima. Dodatno, morfološke adaptacije poput sporijeg rasta, smanjuju

njihove zahtjeve za energijom te se većina resursa usmjerava u listove, a broj listova je manji kako bi se smanjio efekat samozasjenjavanja.

Sažetak – adaptacije biljaka na svjetlost

Biljke su razvile različite strategije kako bi se adaptirale promjenjivim uslovima svjetlosti, uključujući visoku insolaciju i konkurenciju za svjetlost u sjenovitim uslovima. Te adaptacije uključuju morfološke, fiziološke, biohemijske i ekološke promjene koje im omogućavaju da prežive, rastu i razmnožavaju se u izazovnim ekosistemima.

U uslovima visoke insolacije, biljke koriste morfološke adaptacije kao što su: (1) debeli listovi s voštanim kutikulama, koji smanjuju gubitak vode i reflektuju sunčevu svjetlost, što je uobičajeno kod kaktusa; (2) mali i uski listovi, često prekriveni reflektivnim epikutikularnim voskovima ili dlačicama, kao što je slučaj kod srebrenih trava u pustinjским područjima, čime se dodatno smanjuje pregrijavanje. Fiziološki mehanizmi uključuju efikasnu regulaciju otvaranja i zatvaranja stoma kako bi se optimiziralo očuvanje vode i adaptaciju fotosintetskih pigmenata za maksimalnu iskorištenost intenzivne svjetlosti. Biljke, također, aktiviraju mehanizme odgovora na stres, poput zatvaranja listova, kako bi se zaštitile u ekstremnim uslovima. Biohemijske adaptacije na visoku insolaciju uključuju sintezu UV-apsorbirajućih spojeva, poput flavonoida i karotenoida, koji djeluju kao prirodni filteri protiv štetnog zračenja. Osim toga, biljke proizvode antioksidanse, poput askorbinske kiseline i enzima superoksid dismutaze, kako bi neutralisale oksidativni stres uzrokovan jakim UV zračenjem. Ekološke strategije uključuju fenotipsku plastičnost, sezonske promjene u rastu i razvoju te simbiozu s mikoriznim gljivama, što biljkama omogućava efikasnije iskorištavanje resursa. Primjeri biljaka s ovim adaptacijama uključuju visokoplaninske vrste, koje imaju dlakave listove za izolaciju i duboko korijenje, te pustinske biljke poput kaktusa, koje skladište vodu u svojim stabljikama i imaju voštane prevlake za refleksiju sunčeve svjetlosti.

U sjenovitim uslovima, biljke se prilagođavaju na različite načine kako bi maksimalno iskoristile dostupnu svjetlost. Morfološke promjene uključuju izduživanje stabljika i listova, kao kod papratnica, te povećanje površine listova, što je karakteristično za biljke poput lozike. Promjene u strukturi hloroplasta, s većom koncentracijom hlorofila, omogućavaju efikasniju apsorpciju slabije svjetlosti. Fiziološke adaptacije uključuju povećanje efikasnosti fotosistema II i smanjenje fotorespiracije, što biljkama omogućava bolje iskorištavanje energije u uslovima slabog osvjetljenja. Ekološke strategije za izbjegavanje sjene uključuju brz rast i cvjetanje prije nego što se krošnje zatvore, što je uočljivo kod biljaka poput maka. Također, biljke razvijaju konkurencijske strategije, kao što je raspored listova koji omogućava optimalno hvatanje svjetlosti ili rast u visinu. Simbioza s mikoriznim gljivama pomaže biljkama da apsorbiraju hranjive tvari i vodu iz tla, čime dodatno povećavaju svoju konkurentsku sposobnost.

Ove adaptacije omogućavaju biljkama da uspješno prebrode izazove visokog intenziteta svjetlosti i sjenovitih uslova, čineći ih ključnim za razumijevanje uticaja promjena u životnoj sredini i klimatskih uslova na biljne vrste i ekosisteme.

Temperatura je ključni ekološki faktor koji utiče na brzinu rasta, razvoj i fenološke faze biljaka. Svaka biljna vrsta ima specifičan temperaturni raspon koji uključuje minimalne, optimalne i maksimalne vrijednosti potrebne za rast.

Promjene u temperaturi, uključujući povećanje srednjih i ekstremnih temperatura usljed klimatskih promjena, značajno utiču na biljke, posebno u kritičnim fazama poput cvjetanja i formiranja plodova.

Temperature unutar optimalnog raspona pospješuju vegetativni rast i razvoj biljaka. Međutim, povišene temperature iznad optimalnih granica mogu uzrokovati ubrzanje fenoloških faza, skraćivanje životnog ciklusa biljaka i smanjenje prinosa. Na primjer, kod kukuruza (*Zea mays*), temperature iznad 35 °C, tokom oprašivanja, značajno smanjuju vitalnost/vijabilnost polena, čime direktno utiču na formiranje zrna. Slično, kod riže (*Oryza sativa*), temperature iznad 33 °C, dovode do sterilnosti cvjetova i smanjenja prinosa.

Klimatske promjene uzrokuju porast učestalosti i intenziteta toplinskih valova, što dodatno ugrožava proizvodnju hrane. Ekstremni događaji poput naglih skokova temperature mogu izazvati oštećenja ćelija, poremetiti procese fotosinteze i povećati gubitak vode kroz transpiraciju. Pored toga, interakcija visoke temperature i manjka vode povećava stres kod biljaka, što dovodi do smanjenja biomase i prinosa.

Temperaturni stres možemo definisati kao fiziološku reakciju biljaka na temperaturne uslove koji prelaze optimalni raspon za njihov rast i razvoj. Ovaj stres može nastati usljed visokih (**visokotemperaturni stres**) ili niskih temperatura (**niskotemperaturni stres**) i utiče na metaboličke procese biljaka, njihov rast, produktivnost i sposobnost preživljavanja. Obje vrste stresa izazivaju složene fiziološke, biohemijske i molekularne promjene koje mogu narušiti normalno funkcionisanje biljaka

Visokotemperaturni stres nastaje kada temperature prelaze gornju granicu optimalnog raspona za rast biljaka. Visoke temperature, koje često prelaze 30 °C, mogu uzrokovati denaturaciju proteina, destabilizaciju ćelijskih membrana i povećanu produkciju ROS-a. Ovi efekti dovode do oksidativnog stresa, smanjenja fotosintetske efikasnosti i oštećenja ćelijskih struktura.

Niskotemperaturni stres nastaje kada temperature padnu ispod minimalne granice potrebne za rast. Niske temperature uključuju dvije podkategorije: **hlađenje/pothlađivanje** (0–15 °C) i **smrzavanje** (<0 °C). Hlađenje (pothlađivanje) može uzrokovati smanjenje fotosinteze, promjene u membranskoj fluidnosti i poremećaje u metaboličkim procesima.

Smrzavanje, s druge strane, uzrokuje formiranje leda u apoplastu, što rezultira dehidratacijom ćelija i fizičkim oštećenjem tkiva.

2.1. Adaptacije na visokotemperaturni stres

Toplinski stres, uzrokovan povišenim temperaturama, predstavlja značajan problem za poljoprivredu u svijetu. Visoke temperature mogu uzrokovati niz morfo-anatomskih, fizioloških i biohemijskih promjena u biljkama koje mogu negativno uticati na njihov rast i razvoj te značajno smanjiti ekonomski prinos. Promjene u temperaturi mogu voditi i ka smanjenju biodiverziteta usljed neprilagođenosti biljaka na takve uslove.



2.1.1. Percepcija toplinskog stresa

Biljke imaju složene mehanizme za percepciju temperature i transdukciju signala koji im omogućavaju adaptaciju na toplinski stres. Ovi procesi uključuju različite signalne molekule, proteine i gene koji zajedno djeluju.

U percepciji toplinskog stresa ključnu ulogu igraju receptori u ćelijskoj membrani (termoreceptori) koji mogu detektovati promjene fluidnosti membrane i na taj način detektovati povećanje temperature.

Termoreceptori su obično integralni proteini koji imaju funkciju u transportu kalcijevih jona (Ca^{2+}) kroz membranu. Pri povećanju temperature raste kinetička energija lipida u membrani što dovodi do povećane fluidnosti. Usljed ovih promjena mijenja se način povezivanja proteina u lipidnom dvosloju te dolazi do konformacijskih promjena termoreceptora što dovodi do povećanja ulaska Ca^{2+} jona u unutrašnjost ćelije. Povećana količina

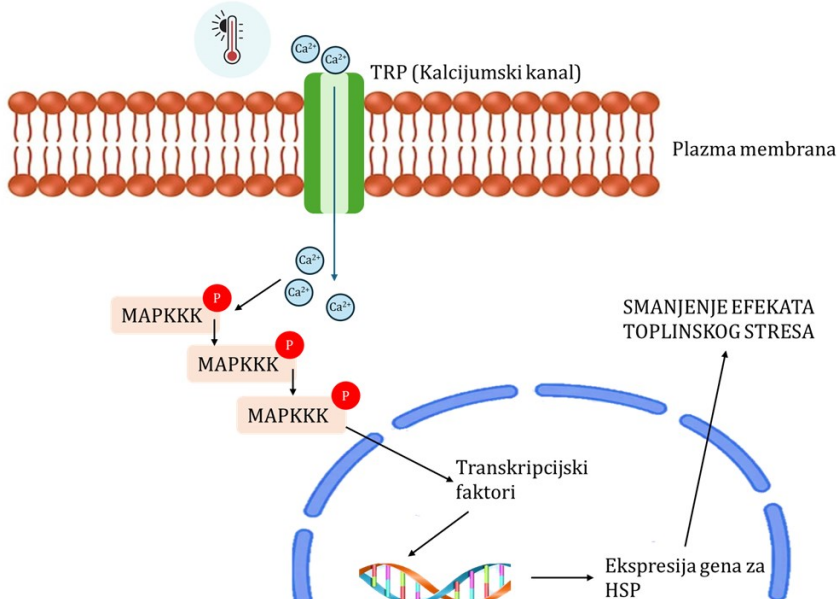
kalcija (Ca) dovodi do aktivacije signalnih mitogen-aktivirajućih protein kinaznih kaskada (Mitogen-Activated Protein Kinase, MAPK) koje prenose signal toplinskog stresa do jedra. Primjer termoreceptora jesu TRP (Transient Receptor Protein) proteini koji imaju ulogu u percepciji temperature kod životinja i smatra se da imaju sličnu ulogu i kod biljaka. Ovi TRP proteinski kanali se aktiviraju promjenama temperature i upumpavaju Ca^{2+} jone u ćeliju.

Pored aktivacije Ca^{2+} kanala toplinski stres povećava i produkciju ROS-a koje mogu djelovati kao signalne molekule i dodatno aktivirati MAPK signalne kaskade. MAPK kaskada se sastoji od niza proteina koji vrše fosforilaciju jedan drugog i na taj način prenose signal od membrane do jedra. MAPK kaskada uključuje tri glavne komponente:

1. MAPKKK (MAPK kinaza kinaza kinaza);
2. MAPKK (MAPK kinaza kinaza);
3. MAPK (MAP kinaza).

Svaki protein od ova tri vrši fosforilaciju sljedećeg proteina u kaskadi i na taj način se prenosi i pojačava signal temperaturnog stresa. Kada se aktivira MAPK, aktiviraju se i transkripcijski faktori u jedru ćelije, te se oni vežu za DNK i regulišu ekspresiju gena odgovornih za stres, kao što su geni za proteine toplinskog šoka (eng. Heat Shock Proteins – HSP). Ovi proteini djeluju kao molekularni šaperoni i pomažu u održavanju i popravljanju denaturisanih proteina usljed toplinskog stresa (Slika 2.1).

Pored HSP, aktivirani geni, također, mogu kodirati antioksidativne enzime i druge molekule koje pomažu u neutralizaciji ROSa te održavanju ćelijske homeostaze (Tabela 2.1).



Slika 2.1 Uloga TRP receptora u odgovoru na toplinski stres

Tabela 2.1 Uloge HSP proteina i antioksidanasa u toplinskom stresu

Funkcija	Opis	Primjer
Prevenција denaturacije proteina	HSP se vežu za proteine koji su denaturisani zbog visokih temperatura, stabilizujući ih i sprečavajući agregaciju. To pomaže u održavanju funkcionalnosti ćelijskih proteina tokom toplinskog stresa.	HSP70 se veže za denaturisani Hsp90 i sprečava njegovu agregaciju.
Refolding denaturisanih proteina	HSP pomažu u ponovnom savijanju denaturisanih proteina, vraćajući ih u funkcionalnu konformaciju. Ovaj proces je ključan za održavanje ćelijske homeostaze i funkcionalnosti tokom i nakon toplinskog stresa.	DnaK i Hsp70 pomažu u refoldingu denaturisanog RuBisCO proteina.
Degradacija oštećenih proteina	Kada proteini postanu nepopravljivo oštećeni, HSP pomažu u njihovom markiranju za degradaciju putem ubikvitin-proteosomnog sistema, čime se sprečava akumulacija nefunkcionalnih proteina koji bi mogli ometati ćelijske procese.	Hsp90 pomaže u označavanju denaturisanih proteina za degradaciju putem ubikvitin-proteosomnog sistema.
Regulacija signalizacije stresa	HSP također učestvuje u regulaciji signalnih puteva povezanih s odgovorom na stres, uključujući aktivaciju transkripcijskih faktora koji kontroliraju ekspresiju gena odgovornih za stres.	Hsp70 aktivira transkripcijski faktor HSF1, koji indukuje ekspresiju gena odgovornih za stres.
Neutralizacija ROS-a	Antioksidansi kao što su SOD, CAT i peroksidaze uklanjaju višak ROS, sprečavajući oksidativni stres i oštećenje ćelijskih komponenti.	SOD konvertuje superoksidne radikale u H_2O_2 , dok katalaza razgrađuje H_2O_2 u vodu i kisik u hloroplastima.
Regeneracija antioksidativnog sistema	Antioksidansi kao što su glutation (GSH) i askorbat (vitamin C) igraju ključnu ulogu u regeneraciji drugih antioksidanasa i održavanju redoks ravnoteže u ćeliji.	GSH se regeneriše putem enzima glutation reduktaze, uz korištenje NADPH.
Zaštita biomolekula	Antioksidansi štite lipide u ćelijskim membranama od peroksidacije, čime se održava integritet i funkcionalnost membrana pod stresnim uslovima. Oni također štite DNK i proteine od oksidativnih oštećenja, čime se osigurava održavanje genetičke stabilnosti i funkcionalnosti proteina.	Vitamin E štiti lipide u ćelijskim membranama od peroksidacije.

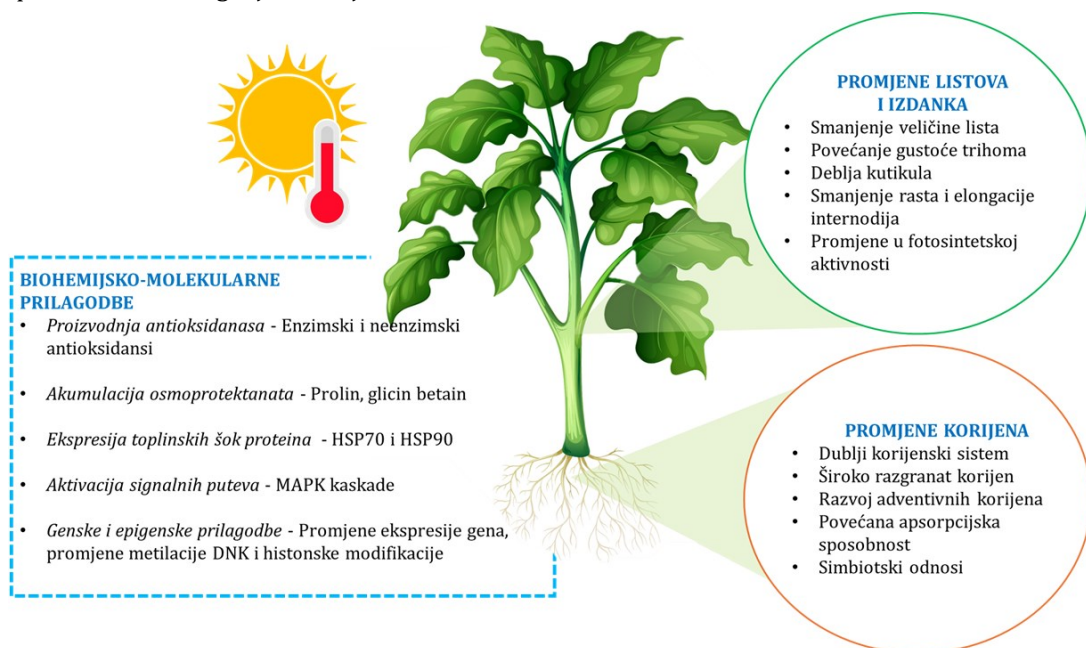
2.1.2 Odgovori biljaka na toplinski stres

Biljke pokazuju različite odgovore na toplinski stres kroz morfo-anatomske, fiziološke i molekularne promjene (Slika 2.2.). Na primjer, toplinski stres može uzrokovati smanjenje fotosinteze, promjene u ravnoteži vode u biljci, promjene u strukturi membrana te sintezu HSP. Biljke koriste različite mehanizme kako bi se nosile s toplinskim stresom, uključujući održavanje stabilnosti membrana, uklanjanje ROS-a, proizvodnju antioksidanasa, akumulaciju različitih molekula, indukciju MAPK kaskada i kalcij-ovisne protein kinaze (*Calcium Dependent Protein Kinase*), te signalizaciju šaperona i transkripcijsku aktivaciju. Potencijalne genetske strategije za poboljšanje termotolerancije usijeva uključuju tradicionalne i savremene molekularne metode oplemenjivanja te transgene pristupe. Osim genetskih pristupa, termotolerancija usijeva može se poboljšati prethodnim izlaganjem biljaka različitim

stresovima životne sredine ili primjenom osmoprotektanata kao što su glicin betain i prolin kroz proces prajminga.

Biljke izložene toplinskom stresu razvijaju različite morfo-anatomske prilagodbe koje im omogućavaju preživljavanje u nepovoljnim uslovima. Među njima su smanjenje veličine listova radi ograničavanja transpiracije, povećanje gustoće trihoma koji reflektiraju svjetlost i smanjuju zagrijavanje listova te razvoj debljeg kutikularnog sloja koji smanjuje gubitak vode. Dodatno, prilagodbe uključuju promjene u gustoći stoma, modifikacije korijenskog sistema i smanjenje broja i veličine cvjetova. Ove promjene doprinose efikasnijem korištenju vode i povećavaju otpornost biljaka na visoke temperature.

Biljke mogu povećati ili smanjiti gustoću stoma, ovisno o vrsti i uslovima. Povećana gustoća stoma može poboljšati regulaciju transpiracije, dok smanjena gustoća može smanjiti gubitak vode.



Slika 2.2 Sumarni prikaz promjena i adaptacija kod biljaka izloženih visokoj temperaturi

Biljke mogu regulisati otvaranje i zatvaranje stoma kako bi optimizirale transpiraciju i smanjile gubitak vode. Visoke temperature mogu uzrokovati smanjenje rasta i elongacije internodija (segmenti stabljike između čvorova/nodija). Ova promjena može smanjiti ukupnu visinu biljke i smanjiti potrebu za vodom. Mezofilne ćelije (ćelije unutar listova odgovorne za fotosintezu) mogu postati manje čime se povećava učinkovitost i smanjuje potrošnja vode. Može se povećati broj sklerenhimskih ćelija (daju čvrstoću biljci) i kolenhima (daje elastičnost biljci) te se može povećati promjer ksilemskih sudova radi učinkovitijeg transporta vode.

Biljke mogu razviti dublje ili šire korijenje kako bi poboljšale pristup vodi. Dublji korijeni omogućuju biljkama pristup vodi iz dubljih slojeva tla, što je korisno tokom sušnih i vrućih razdoblja. Biljke izložene visokim temperaturama mogu razviti manje i manji broj cvjetova. Ova promjena može smanjiti energetske trošak biljke i smanjiti gubitak vode kroz cvjetove.

Pri visokim temperaturama dolazi do povećane kinetičke energije lipidnih molekula u membrani, što smanjuje njihovu međusobnu povezanost i povećava fluidnost membrane. Ovaj proces uzrokuje gubitak integriteta membrane, smanjenu barijernu funkciju membrane, što može izazvati curenje jona i metabolita, disfunkciju membranskih proteina, uključujući transportere i enzime. Visoke temperature destabilizuju strukturu membranskih proteina, što rezultira njihovom denaturacijom i gubitkom funkcionalnosti.

Biljke koriste niz molekularnih, fizioloških i biohemijских mehanizama za očuvanje funkcionalnosti membrana i minimizaciju oštećenja. Povećava se sadržaj zasićenih

masnih kiselina u membrani, što smanjuje prekomjernu fluidnost izazvanu visokim temperaturama. Sinteza sterola (npr. fitosterola) doprinosi stabilizaciji membrane, smanjujući njenu preosjetljivost na toplinu. HSP proteini djeluju kao molekularni šaperoni, stabilizujući membranske proteine i sprečavajući njihovu denaturaciju. Spojevi poput prolina, trehaloze i šećera stabilizuju membrane i proteine, štiteći ih od termalnog stresa. Promjene u fluidnosti membrane mogu aktivirati signalne kaskade, uključujući ulazak Ca^{2+} jona u citoplazmu i aktivaciju transkripcijskih faktora koji regulišu ekspresiju gena za zaštitne proteine i enzime.



2.1.3 Adaptacije biljaka koje nastanjuju topla područja

U prirodi određena topla područja nastanjuju biljke koje mogu bez problema opstati u takvim uslovima. Topla područja su geografski regioni koje karakterišu visoke prosječne godišnje temperature, niske padavine i česte suše. Ova područja obuhvaćaju pustinje, polupustinje, savane i mediteranske klimatske zone. Klimatski uslovi u toplim područjima uključuju:

- **Visoke temperature:** prosječne dnevne temperature često prelaze $30\text{ }^{\circ}\text{C}$, a mogu dostići i do $50\text{ }^{\circ}\text{C}$ u ekstremnim slučajevima;
- **Niske padavine:** padavine su često manje od 250 mm godišnje, a kišne sezone su kratke i nepredvidive;
- **Visok nivo isparavanja:** zbog visokih temperatura i niskih padavina, isparavanje vode iz tla i biljaka je vrlo intenzivno;
- **Intenzivno sunčevo zračenje:** biljke su izložene jakom sunčevom zračenju, što

Tabela 2.2. Primjer biljaka koje žive u toplim predjelima i njihove adaptacije

	Specifične adaptacije	Opis adaptacije
Kaktusi		
 <i>Carnegiea gigantea</i> <i>Opuntia ficus-indica</i>	Smanjeni listovi (preobraženi u bodlje)	Smanjuju gubitak vode isparavanjem i štite biljku od biljojeda
	Debele, mesnate stabljike	Skladište vodu za korištenje tokom sušnih razdoblja
	Duboki i široko razgranati korijeni	Omogućavaju pristup vodi iz dubljih slojeva tla i brzo apsorbiraju vodu s površine
	Debeli kutikularni sloj	Smanjuju gubitak vode isparavanjem
Sukulenti		
<i>Aloe vera</i> <i>Sedum spectabile</i> <i>Agave americana</i>	Mesnati listovi ili stabljike	Skladište vodu za korištenje tokom sušnih razdoblja
	Debeli kutikularni sloj	Smanjuju gubitak vode
	Crassulacean Acid Metabolism (CAM)	Ovaj fotosintetski put omogućuje biljkama da otvaraju stome noću, smanjujući gubitak vode tokom dana
Pustinjske trave		
<i>Bouteloua gracilis</i> <i>Hilaria jamesii</i> <i>Stipa tenuissima</i>	Duboki korijenski sistemi	Omogućuju pristup vodi iz dubljih slojeva tla
	Uski listovi	Smanjuju gubitak vode isparavanjem
	Raspon listova koji se uvijaju	Smanjuju izloženost sunčevom zračenju i gubitak vode
Drveće u savanama		
<i>Adansonia digitata</i> <i>Acacia tortilis</i> <i>Tamarindus indica</i>	Debele, proširene stabljike	Skladište velike količine vode
	Duboki korjenov sistem	Omogućuju pristup vodi iz dubokih slojeva tla
	Mali i perasti listovi	Smanjuju gubitak vode isparavanjem
	Listopadnost u sušnom razdoblju	Smanjuje gubitak vode tokom sušnih mjeseci
Mediterranske biljke		
<i>Rosmarinus officinalis</i> <i>Lavandula angustifolia</i> <i>Olea europaea</i>	Debeli, kožasti listovi	Smanjuju gubitak vode isparavanjem
	Duboki korjenov sistem	Omogućuju pristup vodi iz dubokih slojeva tla
	Aromatična ulja	Mogu smanjiti transpiraciju i odbijati biljojede
	Sivi ili srebrni listovi	Reflektuju sunčevu svjetlost i smanjuju temperaturu listova

Biljke iz pustinje Namib

<i>Welwitschia mirabilis</i> <i>Stipagrostis sabulicola</i> <i>Salvadora persica</i>	Dugi, široki listovi	<i>Mogu apsorbirati kišnicu i rosu</i>
	Korjenov sistem koji apsorbira vlagu iz magle	<i>Omogućuje preživljavanje u ekstremno sušnim uslovima</i>
	Debeli kutikularni sloj	<i>Smanjuje gubitak vode</i>

Biljke iz pustinje Sonoran

<i>Carnegiea gigantea</i> <i>Ferocactus wislizenii</i> <i>Fouquieria splendens</i>	Rebra na stabljici	<i>Omogućuju ekspanziju i kontrakciju kako bi se pohranila ili otpustila voda</i>
	Pristup vodi iz dubokih slojeva tla i brza apsorpcija vode nakon kiše	<i>Omogućuje preživljavanje u ekstremno sušnim uslovima</i>
	Noćna fotosinteza (CAM)	<i>Smanjuje gubitak vode tokom dana</i>



može povećati rizik od oštećenja uzrokovanih UV zračenjem i toplinskim stresom.

Biljke koje nastanjuju topla područja razvile su različite adaptacije kako bi preživjele u uslovima visokih temperatura i niske dostupnosti vode. Ove adaptacije uključuju smanjenje listova, razvoj mesnatih struktura za skladištenje vode, duboke i široko razgranate korijenske sisteme, debeli kutikularni sloj, specifične fotosintetske puteve kao što je CAM, i mnoge druge fiziološke i biokemijske promjene (Tabela 2.2). Razumijevanje ovih adaptacija ključno je za proučavanje ekoloških strategija preživljavanja biljaka u ekstremnim uslovima te za unapređenje otpornosti usjeva na klimatske promjene.

Biljke suhih područja pored navedenih adaptacija imaju adaptacije u pogledu reproduktivnih strategija. Reproaktivne strategije biljaka koje naseljavaju suha područja uključuju brz životni ciklus, skladištenje sjemena u tlu i dormantnost sjemena. Dormantnost omogućava sjemenu da preživi nepovoljne uslove i klija tek kada

nastupe povoljni uslovi, često nakon kiše. Ove strategije osiguravaju da biljke maksimalno iskoriste povoljne uslove za rast i reprodukciju u sušnim područjima (Slika 2.3).

Reproduktivne strategije biljaka u suhim područjima uključuju (Tabela 2.3):

1. Brz životni ciklus – biljke koje nastanjuju suha područja često imaju kratak životni ciklus. One brzo klijavu, rastu, cvjetaju i proizvode sjeme tokom kratkih kišnih razdoblja. Ovaj životni ciklus omogućava biljkama da iskoriste kratka razdoblja dostupnosti vode za reprodukciju prije nego što uslovi postanu nepovoljni. Ovakvu reproduktivnu strategiju imaju pustinjske jednogodišnje biljke poput pustinjske petunije (*Oenothera deltoides*);

2. Skladištenje sjemena u tlu – mnoge pustinjske biljke proizvode sjeme koje ostaje dormantno (u mirovanju) u tlu dok ne nastupe povoljni uslovi za klijanje. Dormantno sjeme može preživjeti ekstremne sušne uslove, čekajući da kiša omogući klijanje i rast. Dormantnost je adaptivna strategija koja omogućava sjemenu da



Slika 2.3 Cvjetanje kaktusa u pustinji

preživi nepovoljne uslove i može biti uzrokovana fiziološkim ili mehaničkim barijerama koje sprečavaju klijanje, kao što su tvrda sjemenjača ili hemijske inhibicije (hormoni poput ABA). Neka sjemena imaju hidroskopne opne koje upijaju vodu i omekšavaju, omogućujući klijanje sjemena nakon kiše;

3. *Oslobađanje sjemena kišom*: neke biljke imaju mehanizme koji omogućavaju oslobađanje sjemena tek nakon što padne kiša. Ovaj mehanizam osigurava da sjeme klija kada ima dovoljno vode za rast i razvoj.

2.2 Adaptacije biljaka na niskotemperaturni stres

Biljke suočene s niskim temperaturama razvile su složene mehanizme adaptacija koji omogućavaju njihovo preživljavanje i funkcionisanje u ekstremnim uslovima. Ove adaptacije uključuju morfološke, fiziološke, biohemijske i molekularne promjene, koje su neophodne za ublažavanje efekata hladnog stresa.

Niski temperaturni stres može se podijeliti na hlađenje/pothlađivanje ($0-15^{\circ}\text{C}$) i smrzavanje ($<0^{\circ}\text{C}$), a obje kategorije uzrokuju značajne promjene u strukturi i metabolizmu biljaka.

2.2.1 Adaptacije biljaka na hlađenje (pothlađivanje)

Hlađenje, definisano kao izloženost temperaturama između 0°C - 15°C , izaziva značajne fiziološke, biohemijske i molekularne promjene kod biljaka. Ovaj tip temperaturnog stresa može nastati tokom različitih faza rasta i razvoja biljaka, izazivajući značajne fiziološke i metaboličke promjene koje utiču na njihov rast, produktivnost i zdravlje.

Hlađenje se često javlja tokom proljetnih mrazova, kada temperature naglo padnu dok su biljke u fazi aktivnog rasta. Ovo je posebno štetno za mlade izdanke i cvjetove, koji su osjetljivi na niske temperature. Jesenske hladnoće također predstavljaju period kada biljke postepeno smanjuju svoju metaboličku aktivnost i pripremaju se za zimske uslove kroz proces aklimatizacije. Osim sezonskih promjena, hlađenje se može javiti i tokom hladnih noći u toplijim regijama, naročito na višim nadmorskim visinama ili u područjima sa velikim temperaturnim oscilacijama. Uz to, poljoprivredni usjevi mogu biti izloženi hlađenju tokom skladištenja na temperaturama iznad smrzavanja, što izaziva fiziološki stres (Slika 2.4).

Neke biljke su posebno osjetljive na hlađenje, a među njima su vrste tropskog i subtropskog porijekla. Njihovi metabolički procesi nisu prilagođeni niskim temperaturama, što rezultira pojavom hloroze, nekroze, usporenog rasta i oštećenja plodova. Na primjer, banane (*Musa* spp.), paradajz (*Solanum lycopersicum*), kukuruz (*Zea mays*) i riža (*Oryza sativa*) često pokazuju znakove stresa kada su izloženi hlađenju.

Tabela 2.3 Primjeri pustinskih biljaka i njihovih adaptacija i strategija

Karakteristika	<i>Eschscholzia glyptosperma</i>	<i>Welwitschia mirabilis</i>	<i>Carnegiea gigantea</i>	<i>Sporobolus</i> spp.
Reproduktivne strategije				
Brz životni ciklus	✓	✗	✗	✓
Dormantno sjeme	✓	✗	✗	✓
Oslobađanje sjemena s kišom	✓	✗	✗	✓
Adaptacije				
Tvrda sjemenjača	✓	✗	✗	✗
Hidroskopska sjemenjača	✓	✗	✗	✓
Skladištenje vode	✗	✓ u listovima	✓ u stabljici	✗
Duboki korijenski sistem	✗	✓	✓	✓
CAM fotosinteza	✗	✗	✓	✗



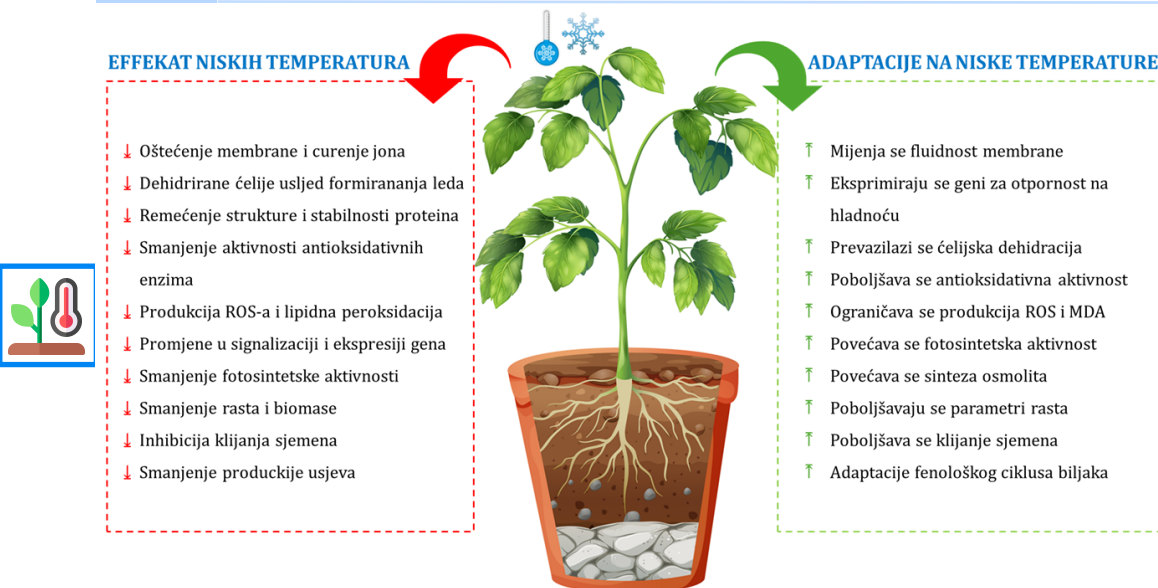
S druge strane, biljke iz umjerenih klimatskih zona razvile su adaptacije koje im omogućavaju toleranciju na hlađenje. Pšenica (*Triticum aestivum*), ječam (*Hordeum vulgare*), raž (*Secale cereale*) i špinat (*Spinacia oleracea*) sposobne su da se adaptiraju nižim temperaturama kroz proces hladne aklimatizacije, koji uključuje sintezu osmoprotektanta i promjene u sastavu membranskih lipida.

Proljetni mrazovi predstavljaju poseban izazov za biljke koje rano cvjetaju ili započinju vegetacijski rast u tom periodu. Voćke, poput jabuka (*Malus domestica*), krušaka (*Pyrus* spp.) i trešanja (*Prunus avium*), često imaju oštećenja na cvjetovima i mladim izdancima zbog naglog pada temperature. Vinova loza (*Vitis vinifera*) također spada u ovu kategoriju, pri čemu su cvjetni pupoljci i mladi izdanci posebno ugroženi.

Proljetni mraz predstavlja značajan izazov za biljke koje cvjetaju rano u sezoni ili u planinskim predjelima, gdje su temperature često ispod nule. Reproductivni organi,

posebno cvjetovi, najosjetljiviji su na smrzavanje, jer su značajno manje otporni na led u poređenju s vegetativnim dijelovima biljke.

Cvjetovi mnogih biljaka koriste strategiju **superhlađenja** kako bi izbjegli smrzavanje. Ovo uključuje snižavanje tačke smrzavanja tkiva putem kontrolisane dehidracije i smanjenja dostupnosti vode za formiranje leda. Na primjer, kod biljaka poput *Ranunculus glacialis*, cvjetovi mogu izdržati temperature do -22 °C bez oštećenja zahvaljujući superhlađenju i ograničavanju formiranja leda. Anatomija cvjetova i njihove stabljike često uključuje strukturne barijere koje sprečavaju širenje leda iz vegetativnih dijelova prema osjetljivim cvjetnim organima. Kod biljaka poput *Anemone nemorosa* i *Muscari* sp., prisustvo ovih barijera omogućava da cvjetovi ostanu superohlađeni, čak i kada vegetativni dijelovi dožive smrzavanje. Oblik i struktura cvjetova također igraju ulogu u smanjenju gubitka topline. Na primjer, gusto raspoređeni listići ili providne brakteje mogu poslužiti kao



Slika 2.4 Efekti niskih temperatura na biljke i njihove adaptacije

fizička izolacija, smanjujući gubitak toplote tokom noći. Cvjetovi s tamnijim centrima, poput nekih vrsta iz porodice Asteraceae, akumuliraju više toplote tokom dana, čime smanjuju vjerovatnoću smrzavanja tokom noći.

Višegodišnje i divlje biljke koje naseljavaju hladnije regije, poput bora (*Pinus* spp.) i smreke (*Picea* spp.), pokazuju izuzetnu otpornost na hlađenje. Njihove morfološke i fiziološke adaptacije, poput zbijanja tkiva i promjena u sastavu membranskih lipida, omogućavaju im da prežive čak i ekstremne uslove niskih temperatura.

Hlađenje predstavlja značajan izazov za biljke, naročito u kontekstu klimatskih promjena koje povećavaju učestalost i intenzitet temperaturnih oscilacija. Razumijevanje vremenskih i ekoloških uslova koji dovode do hlađenja, kao i adaptaciji različitih biljnih vrsta, ključno je za očuvanje prinosa i otpornosti biljaka u promjenjivim klimatskim uslovima.

2.2.1.1 Percepcija hlađenja

Biljke percipiraju stres izazvan hlađenjem putem različitih mehanizama, od promjena u membranama do intracelularnih molekularnih odgovora, kako slijedi:

- **Membrane kao primarni receptori hladnoće** – membranski lipidi i proteini su osjetljivi na promjene temperature. Pri niskim temperaturama, fluidnost membrana se smanjuje, što se smatra ključnim signalom za početak odgovora na hlađenje. Smanjenje fluidnosti membrane može dovesti do aktivacije specifičnih membranskih proteina koji pokreću kaskadne signalne procese;
- **Promjene u nivou citosolnog Ca^{2+}** – hlađenje izaziva nagli porast citosolnog Ca^{2+} , koji djeluje kao sekundarni glasnik u ćelijama biljaka. Kalcij se oslobađa iz unutrašnjih skladišta i kroz plazmamembranu prolazi u citoplazmu. Ove promjene prepoznaju kalmodulin-vezujući proteini i CDPK, koji pokreću niz adaptivnih odgovora;

- *Receptori temperature na molekularnom nivou* – nedavna istraživanja ukazuju na ulogu membranskih proteina i termoreceptora koji detektuju promjene temperature. Proteini poput phyB, koji primarno reaguje na svjetlosne signale, također može reagovati na promjene temperature i regulisati ekspresiju gena uključenih u odgovore na hlađenje.

Niska temperatura primarno pogađa plazmamembranu, smanjujući njihovu fluidnost. Ovo fizičko oštećenje aktivira signalne kaskade uključujući porast nivoa citosolnog Ca^{2+} , koji djeluje kao sekundarni signal. Kalcij aktivira kalmodulin-vezujuće proteine i CDPK, koje moduliraju ekspresiju gena povezanih s adaptacijom na hladnoću.

Jedan od najvažnijih signalnih puteva u odgovoru na hlađenje je ICE-CBF-COR signalni put. ICE1 (Inducer of CBF Expression 1) je transkripcijski faktor koji reguliše ekspresiju gena CBF (C-repeat Binding Factor). Ovi geni, zauzvrat, aktiviraju COR (Cold-Regulated) gene koji kodiraju proteine za stabilizaciju membrana i zaštitu od smrzavanja.

2.2.1.2 Adaptacije na niske temperature

Biljke su razvile niz složenih adaptivnih mehanizama kako bi se nosile s niskim temperaturama, uključujući fiziološke, molekularne i biohemijske promjene. Niske temperature mogu uzrokovati fiziološke poremećaje poput smanjene fotosinteze, oštećenja membrana, akumulacije ROS-a i inhibicije enzimskih aktivnosti.

Fiziološke adaptacije obuhvataju promjene na nivou membrana. Niska temperatura

uzrokuje promjene u lipidnom sastavu membrana. Biljke povećavaju sadržaj nezasićenih masnih kiselina kako bi očuvale fluidnost i funkcionalnost membrana. Melatonin, prirodni bio-stimulant, dodatno stabilizuje membrane smanjujući lipidnu peroksidaciju i akumulaciju malondialdehida (MDA). Dodatno hladni stres smanjuje efikasnost fotosistema II (PSII) i RuBisCO aktivnosti, ključne za fiksaciju ugljen-dioksida.



Biohemijske adaptacije na niske temperature usmjerene su na:

- *Neutralizaciju ROS-a* – ROS su nusprodukti hladnog stresa i uzrokuju oksidativna oštećenja. Biljke aktiviraju antioksidativne enzime poput superoksid dismutaze (SOD), katalaze (CAT) i peroksidaze (POD) kako bi uklonile višak ROS-a;
- *Akumulaciju osmoprotektanata* – osmoprotektanti poput prolina, glicin betaina i šećera akumuliraju se u ćelijama, stabilizuju membrane i održavaju osmotski balans.

Pored navedenog i fitohormoni predstavljaju jednu od komponenti koji učestvuju u adaptaciji na hladni stres. Hladni stres izaziva povećanje nivoa abscisinske kiseline (ABA), što dovodi do zatvaranja stoma i smanjene fotosinteze.

Biljke prilagođavaju svoju gensku ekspresiju aktivacijom gena odgovornih za sintezu zaštitnih proteina, kao što su COR proteini, i enzima za uklanjanje ROS-a. Biljke koje rastu pri niskim temperaturama razvile su širok spektar morfoloških adaptacija kako bi preživjele i funkcionisale u ekstremnim klimatskim uslovima. Ove adaptacije uključuju promjene u strukturi listova, stabljike i korijena, kao i specijalizovane

mehanizme zaštite reproduktivnih organa. Ovakve promjene nisu samo pasivni odgovori na stresne uslove, već evolutivne strategije koje omogućavaju biljkama da smanje oštećenja izazvana hladnoćom, zadrže toplotu i optimizuju svoje resurse.



Promjene u listovima: u hladnim uslovima, listovi biljaka postaju deblji zbog formiranja slojeva ćelija bogatih parenhimom i zbog zadebljanja kutikule. Debela kutikula smanjuje transpiraciju, čuvajući vlagu, dok zadebljanje parenhima pomaže u zaštiti fotosintetskih struktura od direktnog smrzavanja. Ove promjene također pružaju mehaničku zaštitu od hladnih vjetrova i abrazije ledom ili snijegom. Kod biljaka izloženih hladnoći, broj stoma na listovima je često smanjen kako bi se smanjila transpiracija. Stome su često koncentrisane na donjoj strani lista, gdje su zaštićene od direktne izloženosti hladnoći. U nekim slučajevima, stomatalne ćelije su okružene dodatnim slojevima ćelija koje pružaju fizičku i termičku zaštitu.

Promjene u korijenskom sistemu: u hladnim područjima, površinski slojevi tla često ostaju smrznuti veći dio godine, dok su dublji slojevi tla topliji i sadrže više vlage. Biljke razvijaju dublje korijenje kako bi apsorbivale vodu i nutrijente iz ovih slojeva. Ovo omogućava kontinuitet u opskrbi čak i tokom perioda kada su površinski slojevi tla zamrznuti. Kod biljaka izloženih periodičnom smrzavanju i odmrzavanju tla, korijeni se šire horizontalno u površinskim slojevima kako bi se povećala apsorpcija nutrijenata koji postaju privremeno dostupni tokom odmrzavanja. Vršni meristemi korijena štite se dodatnim slojevima specijalizovanih ćelija koje smanjuju gubitak vode i štite tkivo od mehaničkih oštećenja izazvanih smrzavanjem tla.

Promjene na stabljikama: biljke koje rastu u hladnim područjima često imaju nizak i zbijen rast kako bi zadržale toplotu i smanjile izloženost hladnim vjetrovima. Kompaktan rast pomaže biljkama da apsorbuju toplotu koja se reflektuje od tla, a gusti raspored listova i grana dodatno smanjuje gubitak toplote. Mnoge biljke prilagođene hladnoći razvijaju rizome ili gomolje koji se nalaze ispod površine tla. Ove strukture služe kao skladišta energije i nutrijenata, čime omogućavaju biljkama da prežive zimu i da brzo nastave rast u proljeće.

Promjene površinske strukture i zaštita: površine listova i stabljika biljaka prilagođenih hladnoći često su prekrivene gustim slojem dlačica. Ove dlačice reflektuju svjetlost, čime smanjuju gubitak toplote, a istovremeno stvaraju mikroskopski sloj zraka koji djeluje kao izolator. Dlačice također smanjuju transpiraciju blokirajući protok zraka blizu površine biljke. Površine biljaka često su prekrivene debelim slojem voska koji odbija vodu, smanjuje transpiraciju i štiti od abrazije ledom ili snijegom.

Tokom hladne aklimatizacije dolazi do povećanja sadržaja β -1,4-galaktana, neutralne bočne grane pektinskog rhamnogalakturonana I (RG-I), u ćelijskim zidovima. Akumulacija galaktana smanjuje rastegljivost i povećava krutost ćelijskog zida. Ovo povećanje je povezano s povećanjem otpornosti biljaka na smrzavanje jer mutanti koji ne akumuliraju galaktan pokazuju smanjenu toleranciju na smrzavanje. Ove promjene doprinose zaštiti ćelijskog sadržaja od fizičkih oštećenja izazvanih formiranjem leda u apoplastu (Slika 2.5). Pektinski galaktan pomaže u održavanju tečnog stanja vode unutar ćelijskog zida na niskim temperaturama,

čime se smanjuje propagacija leda unutar ćelije i posljedično oštećenje.

Promjene reproduktivnih organa: Cvjetni pupoljci kod mnogih biljaka razvijaju dodatne slojeve zaštitnih tkiva, uključujući vosak i guste ćelijske slojeve, kako bi se smanjilo njihovo izlaganje ekstremnim temperaturama. Ove zaštitne strukture sprečavaju smrzavanje osjetljivih tkiva.

2.2.1.3 Promjena sastava membrane kao adaptacija na niske temperature

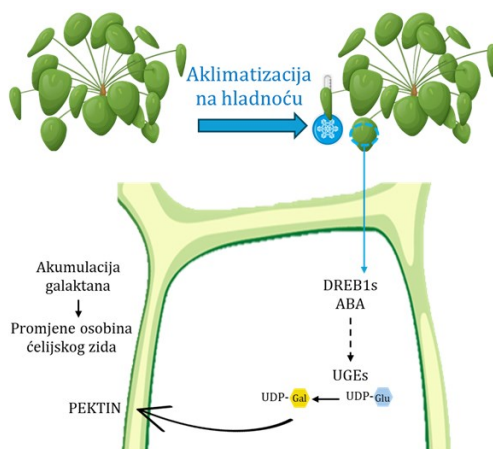
Fluidnost membrane je ključni faktor za normalno funkcionisanje biljnih ćelija, jer utiče na transport molekula, aktivnost membranskih proteina i signalizaciju. Niske temperature smanjuju fluidnost membrana, uzrokujući rigidnost lipidnog dvosloja, što može ozbiljno poremetiti ćelijske procese. Biljke su razvile mehanizme za promjenu sastava membranskih lipida kako bi održale odgovarajuću fluidnost na niskim temperaturama. Jedna od najvažnijih adaptacija na niske temperature je promjena u sastavu masnih kiselina u membranskim lipidima.

Povećanje udjela nezasićenih masnih kiselina: biljke povećavaju sadržaj nezasićenih masnih kiselina u fosfolipidnom dvosloju membrane, što smanjuje tačku smrzavanja lipida i povećava fluidnost membrane. Ovo omogućava membrani da ostane funkcionalna pri nižim temperaturama. Pri niskim temperaturama dolazi do povećanja proizvodnje specijalizovanih lipida koji stabilizuju membrane. Povećava se koncentracija **galaktolipida** i **sulfolipida** koji se nalaze u hloroplastnim membranama i stabilizuju se fotosintetski procesi pri niskim

temperaturama. Povećava se koncentracija sterola poput **stigmasterola** i **sitosterola**, koji smanjuju rigidnost lipidnog dvosloja i povećavaju njegovu otpornost na hladnoću.

Desaturacija masnih kiselina: aktivacija enzima, poput Δ -9-desaturaza, omogućava konverziju zasićenih masnih kiselina u nezasićene, povećavajući fluidnost membrane. Ova promjena postiže se aktivacijom enzima odgovornih za modifikaciju masnih kiselina poput **desaturaza masnih kiselina**, enzima koji uvode dvostruke veze u lance masnih kiselina, povećavajući njihov nivo nezasićenosti. Aktivacija gena za Δ -9-desaturazu povećava sintezu oleinske kiseline, ključne nezasićene masne kiseline u biljkama.

Promjena u polarnoj glavi lipida: biljke mogu mijenjati tipove polarnih glava fosfolipida, što utiče na fleksibilnost membrane i interakcije lipida. Hidrofilne glave fosfolipida direktno utiču na interakcije između lipida i proteina u membrani, kao i na stabilnost lipidnog dvosloja. Pri hladnoći, biljke



Slika 2.5 Sinteza UDP galaktana iz UDP glukoze i depozicija pektinskog galaktana u ćelijske zidove pri niskim temperaturama

povećavaju sadržaj **fosfatidilserina** (PS) i **fosfatidilinozitola** (PI), koji nose negativan naboj. Ovi fosfolipidi omogućavaju bolje vezivanje proteina osjetljivih na hladnoću, poput antifriz proteina i proteina signalnih kaskada, čime pomažu u adaptaciji na stres.

Fosfatidilholin (PC) ima veću krutost zbog svoje cilindrične strukture, i stabilizuje membrane. Pri hladnoći, biljke često povećavaju udio PC-a kako bi osigurale otpornost membrane na deformacije izazvane smrzavanjem.

Fosfatidiletanolamin (PE) ima konusni oblik, što doprinosi fleksibilnosti membrane. Pri nižim temperaturama, biljke smanjuju sadržaj PE-a u odnosu na PC kako bi održale strukturalnu stabilnost lipidnog dvosloja.

Druge modifikacije lipida - Pri hladnoći smanjena fluidnost membrane može otežati interakcije hidrofilnih glava fosfolipida s molekulama vode što biljke mogu spriječiti dodavanjem šećera na glave fosfolipida. Glikolipidi, poput monogalaktosil-diacylglicerola (MGDG) i digalaktosil-diacylglicerola (DGDG), povećavaju interakciju membrane s vodom, čime stabilizuju lipidni dvosloj. Ovi lipidi se posebno nalaze u membranama hloroplasta i igraju ključnu ulogu u održavanju fotosintetskih procesa pri hladnoći.

Fosfatidna kiselina (PA) je ključni lipid koji djeluje kao signalna molekula i stabilizator membrane. PA se ponaša kao signalni lipid koji aktivira proteine uključene u odgovore na stres. Njena struktura omogućava čvrsto vezivanje proteina i formiranje specifičnih lipidno-proteinskih domena, čime se poboljšava otpornost membrane na deformacije izazvane hladnoćom. PA je anjonski fosfolipid koji nosi negativan naboj na svojoj hidrofilnoj glavi, što joj omogućava

interakciju s proteinima i drugim lipidima. Zahvaljujući svojoj konusnoj strukturi, PA doprinosi zakrivljenju membrana, što je važno za procese poput vezikularnog transporta i fuzije membrana. Pri niskim temperaturama, povećanje sadržaja PA stabilizuje membranu smanjenjem rigidnosti i olakšavanjem adaptacije lipidnog dvosloja. PA signalizira ekspresiju gena povezanih s antifriz proteinima, koji sprečavaju formiranje leda u ćelijama i inicira sintezu lipida s visokim sadržajem nezasićenih masnih kiselina, što doprinosi fluidnosti membrane pri niskim temperaturama.

2.2.2 Adaptacije biljaka na smrzavanje

Smrzavanje je jedan od najtežih oblika abiotskog stresa koji biljke mogu doživjeti, jer temperature ispod 0 °C uzrokuju formiranje leda unutar i izvan ćelija. Ovo izaziva mehanička i fiziološka oštećenja, uključujući dehidraciju ćelija, gubitak integriteta membrane i prekid osnovnih metaboličkih procesa. Biljke su razvile složene mehanizme za percepciju smrzavanja i adaptaciju kako bi smanjile oštećenja i osigurale preživljavanje.

2.2.2.1 Percepcija smrzavanja

Smrzavanje obično počinje u apoplastu, gdje se voda kristalizuje u led. Formiranje leda uzrokuje povlačenje vode iz citoplazme zbog osmoze, što vodi do dehidracije ćelija. Ovo smanjenje volumena ćelije prepoznaju mehanički osjetljivi proteini u plazmatskoj membrani, koji pokreću signalne kaskade za adaptaciju. Smrzavanje započinje formiranjem ledenih kristala u apoplastu



(vanćelijski prostor). Ovo uzrokuje povlačenje vode iz ćelija usljed osmotskog gradijenta, što smanjuje turgor i povećava koncentraciju topivih čestica unutar ćelija (Slika 2.6). Ovo povlačenje izaziva stres u plazmatskoj membrani i detektuje se kroz mehanički osjetljive proteine u membranama.

Biljke primarno prepoznaju niske temperature kroz promjene u fluidnosti membrana. Kada temperatura padne ispod tačke smrzavanja, lipidni dvosloj plazmatske membrane postaje rigidniji, što uzrokuje promjene u funkciji membranskih proteina i signalizaciji. Ove promjene aktiviraju specifične proteine senzore koji pokreću kaskade odgovora na stres izazvan smrzavanjem.

Pad temperature i formiranje leda aktiviraju kalcijске kanale u membranama, što dovodi do povećanja koncentracije citosolnog Ca^{2+} . Kalcij djeluje kao ključni sekundarni signal koji inicira niz reakcija unutar ćelije:

- *aktivacija kalmodulin-vezujućih proteina (CaM);*
- *aktivacija kalcij-ovisnih protein kinaza (CDPKs).*

Kalcij se oslobađa iz intracelularnih skladišta

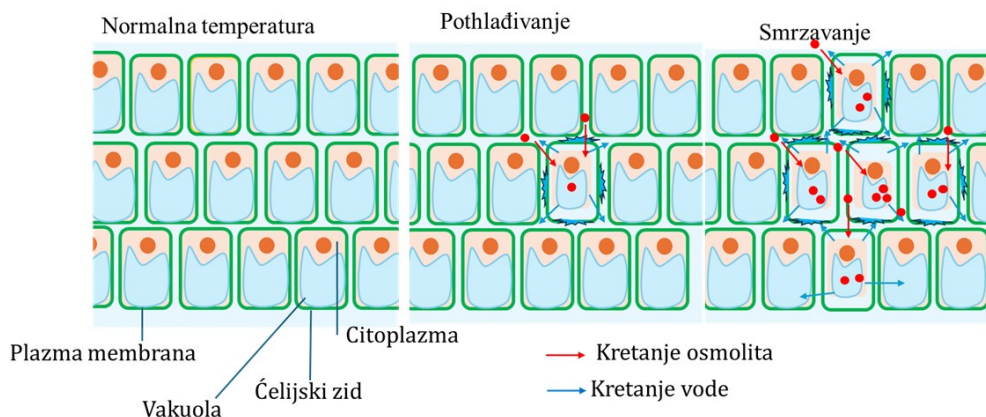
poput vakuole i endoplazmatskog retikuluma ili ulazi iz vanćelijskog prostora kroz specifične kalcijске kanale u plazmatskoj membrani. Ovi proteini fosforilišu ciljne proteine koji učestvuju u genskoj regulaciji i adaptaciji na stres izazvan smrzavanjem.

Tokom smrzavanja, disbalans između proizvodnje i eliminacije ROS-a (kao što su superoksidni radikali i hidrogen peroksid) rezultira povećanjem oksidativnog stresa. Međutim, ROS također djeluju kao signalne molekule koje aktiviraju transkripcijske faktore uključene u odgovore na smrzavanje:

- ROS aktiviraju MAPK signalne puteve koji dalje regulišu gensku ekspresiju
- smanjenje ROS-a nakon inicijalnog signalnog odgovora postiže se aktivacijom antioksidativnih enzima poput SOD i CAT.

ICE1 (Inducer of CBF Expression 1) je centralni regulator odgovora biljaka na niske temperature. Kada temperatura padne ispod tačke smrzavanja, ICE1 se aktivira i vezuje za promotorske regione gena koji kodiraju CBF (C-repeat Binding Factor) proteine.

CBF/DREB geni - CBF geni regulišu ekspresiju niza gena poznatih kao COR geni (Slika 2.7), koji kodiraju proteine i



Slika 2.6 Proces smrzavanja ćelija

metaboličke enzime odgovorne za:

- stabilizaciju ćelijskih membrana;
- akumulaciju osmoprotektanta poput prolina i šećera;
- smanjenje osmotskog stresa izazvanog smržavanjem.



DREB (Dehydration-Responsive Element-Binding) geni, poznati i kao CBF (C-repeat Binding Factor) geni, ključni su molekularni faktori koji regulišu adaptivne odgovore biljaka na hladnoću i smržavanje. Ovi geni kodiraju transkripcijske faktore koji kontrolišu ekspresiju gena odgovornih za zaštitu biljaka od abiotskog stresa, uključujući niske temperature, dehidraciju i osmotski stres. DREB/CBF geni su esencijalni za modulaciju fizioloških, biokemijskih i molekularnih adaptacija koje povećavaju otpornost biljaka na hladnoću.

DREB geni kodiraju transkripcijske faktore koji pripadaju AP2/ERF (Apetala2/Ethylene-Responsive Factor) porodici. Ovi proteini imaju karakterističnu AP2/ERF domenu koja se specifično veže za cis-regulatorni element

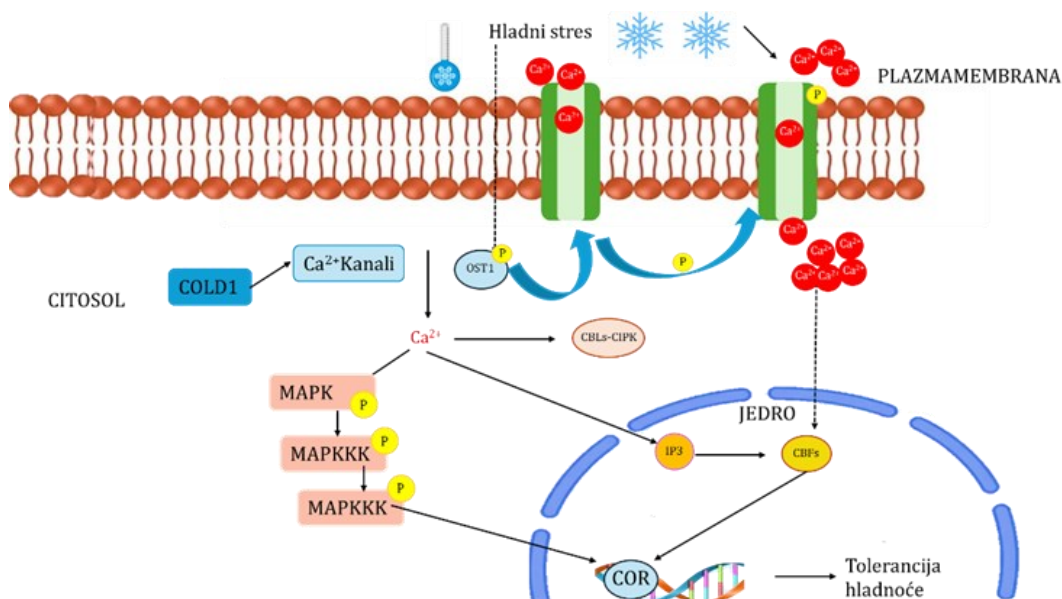
poznat kao DRE/CRT (eng. Dehydration-Responsive Element/C-repeat).

DRE/CRT element obuhvata sekvencu u promotorskim regijama ciljnih gena (5'-TACCGACAT-3'), koja omogućava DREB proteinima da regulišu ekspresiju gena u odgovoru na stres. DREB proteini imaju domenu za vezivanje DNK i transkripcijsku aktivaciju koja omogućava njihovu interakciju s genomima.

DREB/CBF proteini aktiviraju ekspresiju COR gena. Ovi geni kodiraju proteine koji stabilizuju membrane, enzime i druge strukture ćelija tokom smržavanja:

- **LEA proteini** (Late Embryogenesis Abundant): štite membrane i proteine od oštećenja izazvanih dehidracijom;
- **Proteini za metabolizam osmoprotektanta**: povećavaju sintezu prolina, trehaloze i saharoze, koji smanjuju osmotski stres i sprečavaju kristalizaciju leda.

DREB geni regulišu enzime uključene u sintezu nezasićenih masnih kiselina, čime



Slika 2.7 Modeli percepcije i transdukcije signala hladnoće preko kalcija

održavaju fluidnost membrana na niskim temperaturama. Ovo smanjuje rizik od pucanja membrana usljed smrzavanja. DREB geni posreduju u ekspresiji antioksidativnih enzima, uključujući SOD, CAT i glutathion peroksidazu, koji neutralizuju ROS i smanjuju oksidativni stres izazvan hladnoćom.

DREB/CBF geni su podijeljeni u različite potfamilije prema specifičnosti odgovora:

- **DREB1/CBF1, 2, 3:** Aktiviraju se u odgovoru na hladnoću i smrzavanje.
- **DREB2:** Uključeni u odgovore na sušu i toplinski stres.

Iako različiti članovi familije DREB/CBF gena prepoznaju slične promotorske elemente, njihova aktivacija je precizno regulisana prostorno i vremenski, što omogućava specifične adaptivne odgovore na različite vrste stresa. Razumijevanje funkcije DREB gena omogućilo je genetske modifikacije usjeva kako bi se povećala njihova otpornost na hladnoću. Prekomjerna ekspresija DREB/CBF gena u modelnim biljkama i usjevima, poput riže i pšenice, rezultirala je većom tolerancijom na smrzavanje, sušu i osmotski stres.

2.2.2.2 Adaptacije biljaka na smrzavanje

Smrzavanje predstavlja ozbiljan stres za biljke jer niske temperature uzrokuju formiranje leda, dehidraciju ćelija, mehanička oštećenja membrana i poremećaje metaboličkih procesa. Kako bi preživjele, biljke su razvile brojne adaptacije koje uključuju morfološke, fiziološke, biohemijske i molekularne promjene. Ove adaptacije omogućavaju biljkama da smanje štete izazvane ledom, očuvaju ćelijsku

funkcionalnost i prilagode svoj metabolizam nepovoljnim uslovima kroz adaptacije (morfološke, fiziološke, biohemijske, molekularne i dr.).

Morfološke adaptacije: adaptacije na smrzavanje obuhvataju promjene na morfološkom, fiziološkom, biohemijskom i molekularnom nivou. Biljke adaptirane na hladne uslove često razvijaju zbijena tkiva i dodatne zaštitne slojeve na organima kako bi smanjile izloženost niskim temperaturama:

- deblja kutikula i voštani slojevi štite listove i stabljike od isparavanja i fizičkog oštećenja izazvanog ledom;
- zaštitne ljuske na pupoljcima: pupoljci mnogih biljaka prekriveni su gustim slojevima tkiva (zaštitnim ljuskama) kako bi se spriječilo smrzavanje unutrašnjih organa.

Kompaktan rast omogućava biljkama da smanje izloženost hladnim vjetrovima i koriste toplotu reflektovanu s tla. Ova adaptacija je posebno izražena kod biljaka koje rastu u arktičkim i planinskim regijama. Primjer: *Leontopodium alpinum* ima zbijen rast blizu tla kako bi zaštitio svoje osjetljive organe od smrzavanja.

Fiziološke adaptacije: jedan od ključnih mehanizama odbrane biljaka od smrzavanja je izbjegavanje formiranja leda unutar ćelija. Kada temperatura padne ispod 0 °C, voda iz ćelija prelazi u apoplast (vanćelijski prostor), gdje formira led. Ovo povlačenje vode uzrokuje dehidraciju ćelija, ali sprečava fizičko oštećenje citoplazme. Biljke podstiču ovaj proces regulisanjem osmotskog potencijala. Akumulacija osmoprotektanta, poput prolina i saharoze, smanjuje potencijal smrzavanja u citoplazmi.

Biljke smanjuju transpiraciju zatvaranjem stoma kako bi očuvale vlagu i spriječile



dotatnu dehidraciju tokom smrzavanja. Ovaj proces je regulisan signalnim putevima koji uključuju hormone poput abscisinske kiseline (ABA).

Biohemijske adaptacije: Osmoprotektanti, poput prolina, glicin betaina, trehaloze i saharoze, stabilizuju ćelijske membrane i proteine, smanjuju osmotski stres i sprečavaju kristalizaciju leda unutar ćelija. Ovi spojevi pomažu biljkama da zadrže funkcionalnost ćelija tokom perioda smrzavanja.

Niske temperature povećavaju produkciju ROS-a, što može uzrokovati oksidativni stres i oštećenje ćelijskih komponenti. Biljke aktiviraju antioksidativne enzime poput SOD, CAT i GPX kako bi uklonile višak ROS-a i smanjile oksidativna oštećenja. Biljke povećavaju sadržaj nezasićenih masnih kiselina u membranama, čime održavaju fluidnost membrana pri niskim temperaturama i sprečavaju njihovo pucanje usljed formiranja leda.

Molekularne adaptacije: COR proteini stabilizuju membrane, sprečavaju peroksidaciju lipida i omogućavaju metabolizam osmoprotektanta. Njihova ekspresija je regulisana putem DREB/CBF transkripcijskih faktora, koji su aktivirani pri smrzavanju. ICE1 transkripcijski faktor inicira ekspresiju CBF/DREB gena, koji dalje regulišu niz gena odgovornih za sintezu osmoprotektanta, zaštitnih proteina i antioksidanasa. Ovo je ključni signalni put u odgovoru biljaka na smrzavanje. Abscisinska kiselina ima centralnu ulogu u odgovoru biljaka na smrzavanje. Ona pokreće ekspresiju gena uključenih u adaptaciju, kao što su COR geni, i reguliše zatvaranje stoma. Hormoni poput etilena i salicilne kiseline dodatno moduliraju signalne puteve i jačaju

otpornost na hladnoću.

Posebne strategije za toleranciju smrzavanja: Neke biljke imaju sposobnost da spriječe nukleaciju leda unutar svojih tkiva, što omogućava da voda ostane u tekućem stanju i na temperaturama ispod 0 °C. Ovo se postiže inhibicijom nukleacije pomoću specifičnih proteina (Slika 2.8).

Superhlađenje je mehanizam kojim biljke sprečavaju formiranje leda u svojim ćelijama, čak i pri temperaturama ispod tačke smrzavanja vode. Ovaj fenomen omogućava vodi u biljnim tkivima da ostane u tekućem stanju pri temperaturama nižim od 0 °C, čime se sprečavaju oštećenja izazvana stvaranjem leda. Superhlađenje je ključna strategija za biljke koje rastu u hladnim klimama, posebno u područjima sa čestim mrazovima. Superhlađenje se zasniva na nekoliko fizioloških i molekularnih mehanizama koji smanjuju vjerovatnoću nukleacije leda i njegovog širenja unutar biljnih tkiva:

1) Izbjegavanje nukleacije leda – nukleacija leda započinje kada se molekule vode organizuju u strukturu koja omogućava formiranje kristala. Biljke sprečavaju ovu nukleaciju na dva načina:

- **Fizičkim barijerama:** ćelijski zidovi i kutikula djeluju kao prepreke koje smanjuju prodor vode i vanjskih nukleatora leda (npr., čestice prašine, bakterije);
- **Hemijskom kontrolom:** proizvodnja molekula koje smanjuju površinsku energiju vode i otežavaju nukleaciju;

2) Prisutnost anti-nukleacijskih proteina – biljke proizvode specifične anti-nukleacijske proteine (antifriz proteini; Slika 2.8) koji sprečavaju agregaciju molekula vode i stvaranje leda. Ovi proteini se često



lokaliziraju u apoplastu, gdje formiranje leda obično započinje;

3) Izolacija vode u zatvorenim prostorima

- superhlađenje se često dešava u apoplastu i vakuolama, gdje biljke održavaju visok osmotski pritisak akumulacijom osmoprotektanta poput prolina i šećera. Ove molekule snižavaju tačku smrzavanja vode i stabilizuju ćelijsku strukturu.

Nekoliko faktora utiče na superhlađenje:

- **Temperatura** – superhlađenje je ograničeno na specifičan temperaturni raspon. Kod mnogih biljaka, ovaj raspon je između $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ i $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$, zavisno od vrste biljke i njenih adaptacija;
- **Prisutnost nukleatora leda** – vanjski nukleatori, poput bakterija (npr., *Pseudomonas syringae*) ili prašine, mogu smanjiti efikasnost superhlađenja jer indukuju nukleaciju leda. Biljke prilagođene superhlađenju često imaju sposobnost da uklone ili neutrališu ove nukleatore;
- **Vrsta biljke** – biljke iz arktičkih i visokoplaninskih područja razvile su sofisticirane mehanizme superhlađenja kako bi izdržale ekstremne hladnoće. Primjeri uključuju vrste kao što su arktički sljez (*Dryas octopetala*) i brojne vrste trava iz tundre dok druge vrste nemaju tu mogućnost.

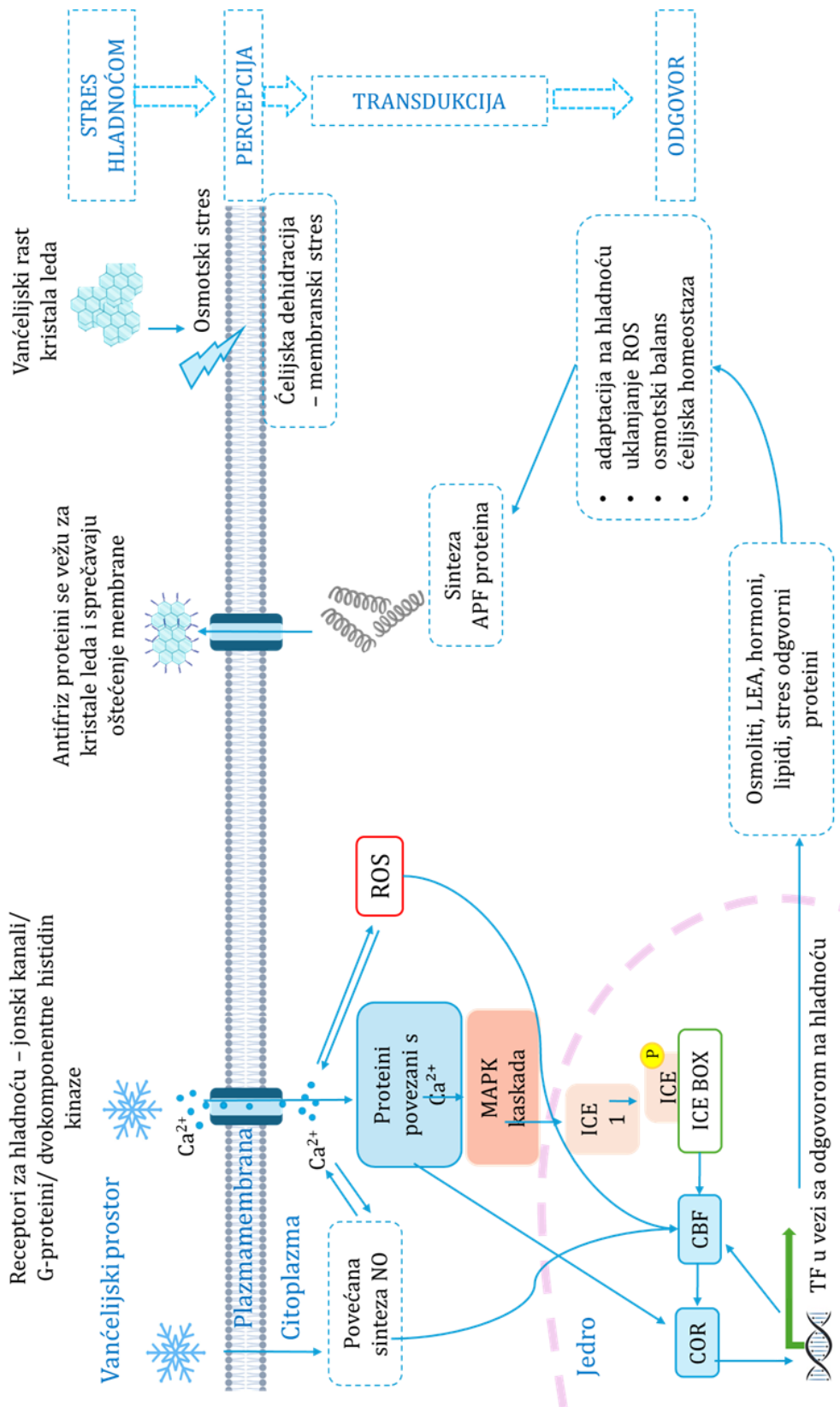
Prednost superhlađenja ćelija leže u tome da se onemogućava pucanje plazmamembrane i ćelijskih organela usljed stvaranja leda. Superhlađenje smanjuje ove rizike održavanjem vode u tekućem stanju. Kada voda ne prelazi u led, osmotski balans unutar ćelija ostaje stabilan, što omogućava normalno funkcionisanje ćelijskih procesa. Superhlađenje zahtijeva manje metaboličke energije u poređenju s drugim strategijama odbrane, poput sinteze zaštitnih proteina ili antioksidanasa.

Iako je superhlađenje efikasna strategija, ima svoja ograničenja:

1. **Rizik od eksplozivne nukleacije:** ako temperatura padne ispod kritične tačke, superohlađena voda može iznenada formirati led, uzrokujući ozbiljna oštećenja;
2. **Zavisnost od uslova životne sredine:** prisustvo vanjskih nukleatora ili ekstremno niske temperature mogu smanjiti efikasnost superhlađenja.

Kod biljaka koje ne mogu izbjeći formiranje leda, fokus je na kontrolisanju njegovog širenja i smanjenju oštećenja. To se postiže akumulacijom zaštitnih molekula i prilagođavanjem ćelijskih struktura kako bi se smanjila fizička šteta izazvana ledom.





Slika 2.8 Percepcija hladnoće i signalnih puteva posredovanih Ca^{2+} za prenos signala i odgovore na hladnoću kod biljaka.

ROS: reaktivne vrste kisika; NO: oksid azota; MAPK: kinaze aktivirane mitogenim signalima; CBF: faktori koji se vežu za C-povratni element; ICE: induktor ekspresije CBF-a; COR: geni odgovorni za reakciju na hladnoću; APF: proteini protiv smrzavanja

Sažetak – adaptacije biljaka na promjene temperature

Biljke se suočavaju s temperaturnim stresom koji se dijeli na dvije glavne kategorije: visokotemperaturni stres i niskotemperaturni stres. Obje vrste stresa izazivaju fiziološke, biohemijske i molekularne promjene koje mogu ozbiljno narušiti normalne funkcije biljaka.

Visokotemperaturni stres

Percepcija i odgovori biljaka – povišene temperature uzrokuju denaturaciju proteina, destabilizaciju ćelijskih membrana i povećanu produkciju reaktivnih vrsta kisika (ROS). Biljke percipiraju toplinski stres putem termoreceptora u membranama, koji detektuju promjene fluidnosti lipida i aktiviraju signalne kaskade, uključujući mitogen-aktivirane protein kinaze (MAPK). Ove kaskade pokreću ekspresiju gena za proteine toplinskog šoka (HSP), koji stabilizuju i popravljaju oštećene proteine.

Adaptacije na visoke temperature – biljke razvijaju fiziološke i morfološke strategije poput redukcije površine listova radi smanjenja transpiracije. Povećanja gustoće trihoma koji reflektuju svjetlost i smanjuju temperaturu površine listova. Debelog voštanog sloja na kutikuli za zadržavanje vode. Razvoja dubljih korijena za apsorpciju vode iz dubljih slojeva tla. Specifične adaptacije, poput CAM fotosinteze, omogućavaju biljkama da otvaraju stome noću i smanje gubitak vode tokom dana.

Niskotemperaturni stres

Percepcija i odgovori biljaka – hladnoća uključuje hlađenje (0-15 °C) i smrzavanje (<0 °C). Smrzavanje uzrokuje formiranje leda u apoplastu, što rezultira dehidracijom ćelija i mehaničkim oštećenjima. Biljke detektuju niske temperature promjenama u membranskoj fluidnosti, povećanjem citosolnog Ca^{2+} i aktivacijom ICE-CBF-COR signalnog puta. Ovaj signalni put reguliše ekspresiju gena za proteine regulisane hladnoćom (COR), koji stabilizuju membrane, omogućavaju sintezu osmoprotektanta i povećavaju toleranciju na smrzavanje.

Adaptacije na hladnoću – biljke koriste niz adaptacija, uključujući (1) superhlađenje, koje omogućava vodi da ostane u tekućem stanju pri temperaturama ispod 0°C, (2) akumulaciju osmoprotektanta (prolin, saharoza) koji stabilizuju ćelije i sprečavaju kristalizaciju leda, (3) povećanje udjela nezasićenih masnih kiselina u membranama za očuvanje njihove fluidnosti, (4) debelu kutikulu i voštani sloj za smanjenje transpiracije, (5) morfološke adaptacije uključuju zbijanje tkiva, smanjenje površine listova i kompaktan rast, čime se smanjuje izloženost hladnim uslovima.

Adaptacije biljaka na temperaturni stres im omogućavaju preživljavanje u ekstremnim uslovima. Različite strategije, od zaštite proteina toplinskim šokom do superhlađenja i osmoprotekcije, omogućavaju biljkama da minimiziraju oštećenja i očuvaju funkcionalnost. Ova saznanja pružaju osnovu za razvoj otpornijih usjeva i ekološki održivih poljoprivrednih praksi u uslovima klimatskih promjena.

Biljke razvijaju niz adaptacija kako bi preživjele promjene u količini vlage, uključujući uslove manjka vlage (suša) i viška vlage (plavljenje). Ove adaptacije obuhvataju morfo-anatomske, fiziološke, biokemijske i molekularne promjene. Suša i salinitet tla su međusobno povezani jer ograničavaju dostupnost vode i hranjivih tvari, pa će biti obrađeni zajedno. Također, visoka insolacija često prati sušu, a prilagodbe na ove stresove su međusobno povezane.

3.1 Biljne adaptacije na manjak vlage (sušu) i salinitet

Suša i salinitet tla su dva ključna ekološka faktora koja značajno utiču na rast i razvoj biljaka. Oba faktora uzrokuju abiotički stres, koji može smanjiti produktivnost biljaka, pa čak i uzrokovati smrt u ekstremnim slučajevima. Razumijevanje kako biljke odgovaraju na ove stresove ključno je za poljoprivrednu proizvodnju i očuvanje ekosistema, posebno u kontekstu klimatskih promjena.

3.1.1 Adaptacije biljaka na sušu

Sušu definišemo kao smanjen pristup vodi u tlu, što može trajati od nekoliko sedmica do nekoliko godina. Može biti uzrokovana različitim faktorima kao što su: manjkom padavina, povećanim isparavanjem,

nepravilnim upravljanjem vodom i promjenama u upijanju vode u tlu (npr. fiziološka suša). Suša uzrokuje značajne poremećaje u fiziološkim i biokemijskim procesima biljaka, što može rezultirati smanjenjem prinosa i kvaliteta usjeva. Biljke su razvile niz strategija kako bi se prilagodile suši, uključujući morfološke, fiziološke i molekularne mehanizme, koji im omogućavaju da prežive i nastave funkcionisati u uslovima ograničene dostupnosti vode (Slika 3.1).

Smanjena dostupnost vode u tlu direktno utiče na sposobnost biljaka da održavaju ćelijski turgor, što je ključno za procese poput ćelijske diobe i elongacije. Nedostatak vode može uzrokovati gubitak turgora u ćelijama lista, što dovodi do smanjenja fotosintetske aktivnosti, rasta i ukupne biomase biljke. Osim toga, suša povećava rizik od prekida hidrauličkog pritiska u ksilemskim sudovima, što može rezultirati kavitacijom i prekidom transporta vode u biljci. Nedostatak vode remeti ravnotežu između apsorpcije svjetlosti i fotosintetske aktivnosti, što dovodi do prekomjerne proizvodnje ROS-a. ROS uzrokuje oksidativna oštećenja proteina, lipida i DNK, dodatno pogoršavajući stanje biljke pod stresom.

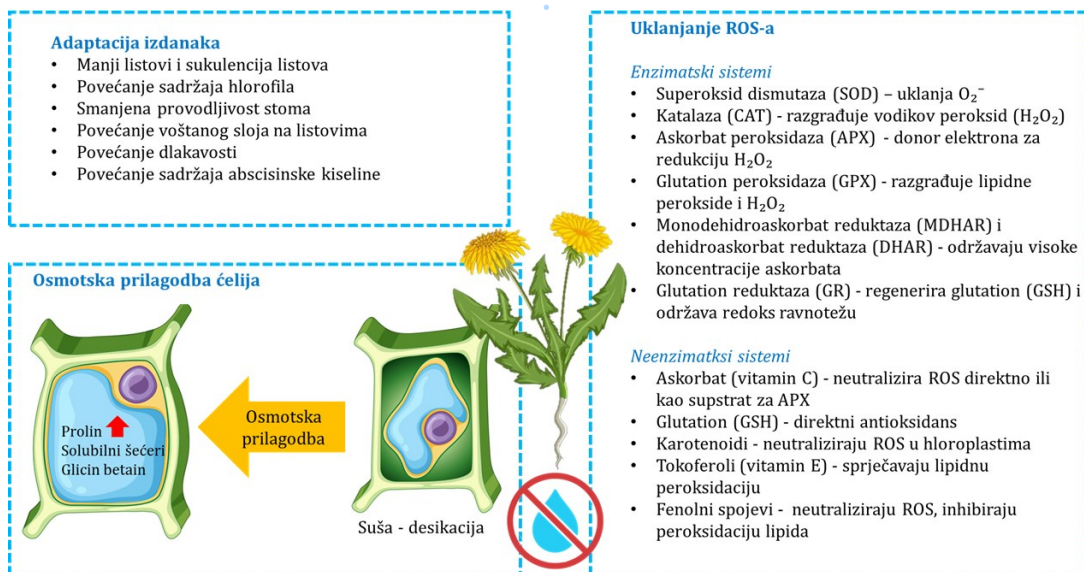
Nedostatak vode također ograničava mobilnost hranjivih tvari u tlu, smanjujući njihovu dostupnost korijenu. Osim toga, niže stope transpiracije dodatno smanjuju kapacitet biljke da apsorbira ključne

elemente poput azota (N), fosfora (P) i kalija (K), što negativno utiče na metaboličke procese. Kako bi preživjele sušu, biljke su razvile različite strategije, koje uključuju:

- **Morfološke adaptacije:** biljke često smanjuju površinu lista ili razvijaju manje listove kako bi smanjile transpiraciju. Neki listovi razvijaju voskaste slojeve ili dlakavost kako bi smanjili gubitak vode isparavanjem. Korijenski sistem postaje dublji i razgranatiji, što omogućava biljkama da dosegnu vodu iz dubljih slojeva tla;
- **Fiziološke adaptacije:** biljke smanjuju gubitak vode zatvaranjem stoma. Ovaj proces je često regulisan povećanjem koncentracije hormona abscisinske kiseline (ABA), koji kontrolira otvaranje i zatvaranje stoma. Osmotsko prilagođavanje omogućava biljkama da održavaju ćelijski turgor. To se postiže nakupljanjem osmolita poput prolina, glicin betaina i šećera, koji pomažu u zadržavanju vode unutar ćelija;



- **Biohemijske i molekularne adaptacije:** aktivacija antioksidativnih enzima, poput superoksid dismutaze (SOD), katalaze (CAT) i askorbat peroksidaze (APX), pomaže u neutralizaciji ROS-a i zaštiti biljnih ćelija od oksidativnog stresa. Promjene u ekspresiji gena omogućavaju biljkama da proizvode proteine koji su specifično dizajnirani za preživljavanje suše. To uključuje proteine povezane s kasnom embriogenezom (Late Embryogenesis Abundant - LEA) i akvaporine, koji poboljšavaju transport vode unutar biljke;
- **Strategije izbjegavanja i tolerancije:** neke biljke koriste strategiju "bijega od suše," pri čemu brzo završavaju svoj životni ciklus prije nego što nastupe sušni uslovi. Druge biljke razvijaju strategije tolerancije, uključujući otpornost na dehidraciju putem osmotskog prilagođavanja i održavanja elastičnosti ćelijskih zidova.



Slika 3.1 Prikaz adaptacija biljaka na sušu

3.1.1.1. Osmotsko prilagođavanje biljaka

Osmotsko prilagođavanje je ključni mehanizam kojim biljke prilagođavaju svoj osmotski potencijal kako bi zadržale vodu i održale metaboličke funkcije u uslovima suše. Ovaj proces omogućava biljkama da prežive i nastave rast čak i kada su izložene smanjenoj dostupnosti vode. Osmotsko prilagođavanje uključuje akumulaciju osmolitika - malih, osmotski aktivnih molekula - u ćelijama biljaka. Te molekule smanjuju osmotski potencijal ćelija, omogućavajući apsorpciju vode iz tla i sprečavajući gubitak vode iz biljnih tkiva.

Glavna funkcija osmotskog prilagođavanja jeste omogućavanje biljkama da zadrže napetost ćelijskih zidova, što je ključno za rast i funkcionalnost ćelija. Pri suši aktiviraju se geni povezani s biosintezom osmolitika, uključujući *P5CS* (za sintezu prolina) i *BADH* (za sintezu glicin betaina), pri čemu Ca^{2+} i ROS signalizacija koordiniraju osmotske odgovore na nivou ćelija. Osmolitici stabiliziraju proteine, DNK i ćelijske membrane, smanjujući oštećenja uzrokovana sušom. Tipovi osmolita koje biljka nakuplja mogu biti različiti (Slika 3.2), neki od njih su:

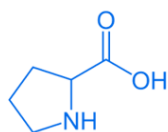
- **Aminokiseline:** prolin je najčešći osmolit koji se akumulira tokom suše. Pomaže u održavanju osmotskog potencijala i smanjuje oksidativni stres,

- **Šećeri:** saharoza, trehaloza i rafinoza stabiliziraju ćelijske membrane i djeluju kao izvori energije,
- **Polioili:** manitol i sorbitol pomažu u zadržavanju vode unutar ćelija
- **Glicin betain:** stabilizira strukture proteina i enzima, čuvajući njihove funkcije.

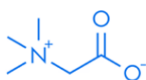
Osmotsko prilagođavanje omogućava biljkama da apsorbiraju vodu čak i iz tla s niskim potencijalom vode. Osmotski balans omogućava otvaranje stoma i apsorpciju CO_2 potrebnog za fotosintezu.

Osmoliti (osmoprotektanti) su male molekule koje biljke proizvode i akumuliraju kao dio adaptivnog odgovora na stresne uslove poput suše i saliniteta. Njihova sinteza i akumulacija uključuje kompleksne metaboličke procese koji omogućavaju biljkama da izbjegnu dehidraciju, zaštite biomolekule i stabiliziraju metaboličke procese te pomažu im u osmotskoj regulaciji, stabilizaciji biomolekula i neutralizaciji štetnog ROS-a. Osmoliti obuhvataju širok spektar spojeva poput prolina, glicin betaina, trehaloze, GABA-e, šećera i šećernih alkohola (Slika 3.3).

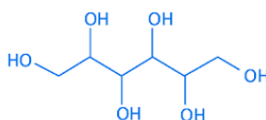
Prolin je aminokiselina koja igra ključnu ulogu u adaptaciji biljaka na osmotski stres, uključujući uslove suše. Tokom suše, biljke akumuliraju prolin u visokim koncentracijama, čime osiguravaju zaštitu ćelija, održavanje osmotskog potencijala i



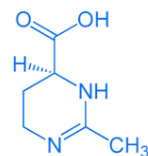
Prolin



Glicin betain



Manitol



Ektoin

Slika 3.2 Strukturne formule molekula predstavnika osmoprotektanata

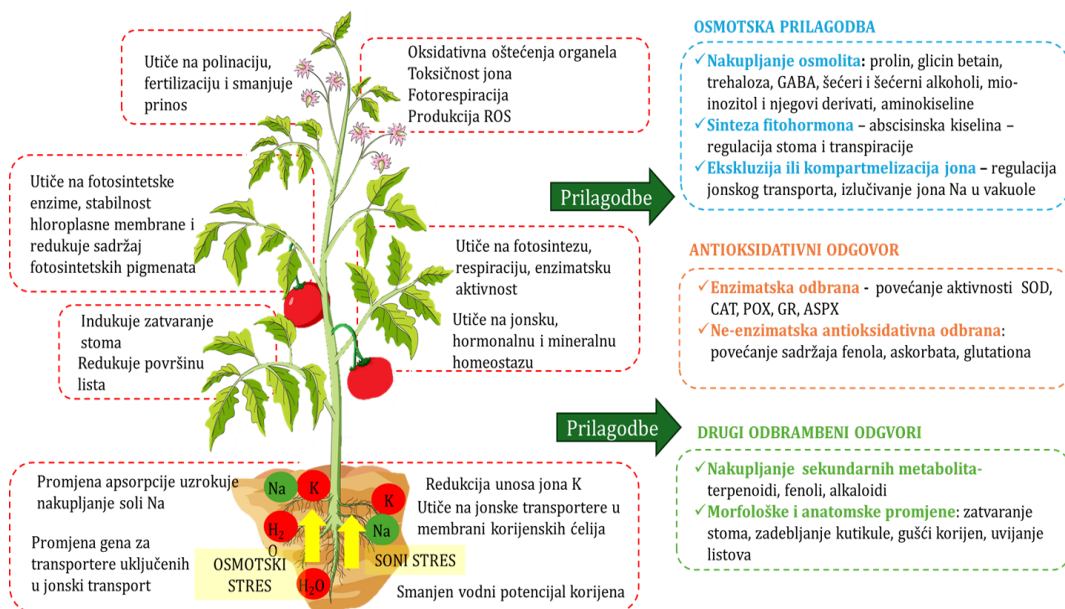
smanjenje oksidativnog stresa. Njegova multifunkcionalna uloga čini ga jednim od najvažnijih osmolita u biljnom odgovoru na stres.

Sintetizira se iz glutamata putem enzima P5C sintaze (P5CS), koji konvertira glutamat u Δ^1 -pirolin-5-karboksilat (P5C). P5C se zatim reducira u prolin pomoću P5C reduktaze (P5CR), koristeći NADPH. Ovaj proces je pojačan tokom suše, zahvaljujući aktivaciji gena odgovornih za sintezu prolina (P5CS). Alternativno, prolin se može sintetizirati iz ornitina putem ornitin- δ -aminotransferaze (OAT), iako je ovaj put manje zastupljen. Aktivnost prolinske dehidrogenaze (ProDH), enzima koji razgrađuje prolin, se smanjuje tokom stresa, čime se osigurava njegovo nakupljanje u ćelijama.

Prolin stabilizira strukturu proteina, DNK i ćelijskih membrana, sprečavajući njihovu denaturaciju uzrokovanu osmotskim i oksidativnim stresom. Vezuje se za proteine i lipide, štiteći ih od oštećenja izazvanih ROS.

Prolin zamjenjuje molekule vode oko proteina i nukleinskih kiselina, čime sprečava destabilizaciju makromolekula tokom dehidracije. Prolin smanjuje stvaranje ROS kroz dva mehanizma: direktna neutralizacija ROS-a i indirektno, kroz regeneraciju redoks sistema ($\text{NADP}^+/\text{NADPH}$) u hloroplastima i mitohondrijama. Dodatno tokom sinteze prolina, NADPH/H^+ se oksidira u NADP^+ u hloroplastima, što pomaže u smanjenju ROS-a akumuliranih zbog viška elektrona. Degradacijom prolina u mitohondrijama, NAD^+ se redukuje u NADH/H^+ , čime se osigurava energija potrebna za regeneraciju ćelija nakon stresa.

Glicin betain nastaje iz holina kroz dvostepeni proces: (1) holin se oksidira u betain aldehid pomoću enzima holin monooksigenaze (CMO); (2) betain aldehid se oksidira u glicin betain pomoću betain aldehid dehidrogenaze (BADH). Nakuplja se u hloroplastima i štiti fotosintetski aparat od oštećenja. Učestvuje u stabilizaciji membrana i enzima, te neutrališe ROS.



Slika 3.3 Efekti suše i saliniteta na procese u biljkama i njihov odgovor

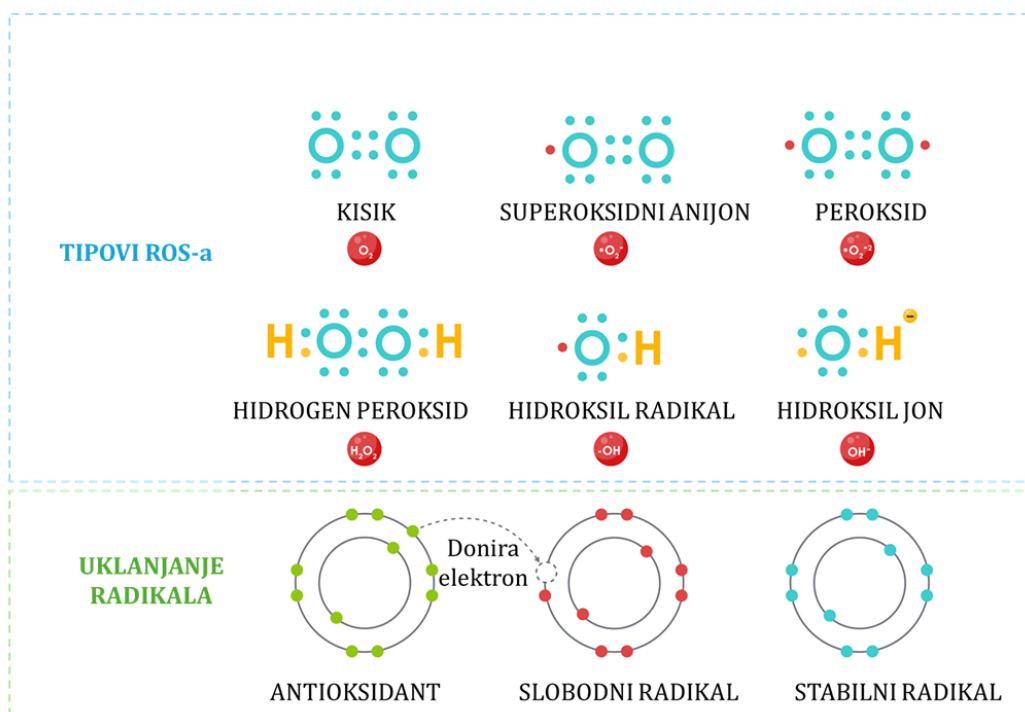
Trehaloza se sintetizira u dva koraka: (1) UDP-glukoza i glukoza-6-fosfat se konvertiraju u trehaloza-6-fosfat pomoću enzima trehaloza-6-fosfat sintaze (TPS); (2) trehaloza-6-fosfat se defosforilira u trehalozu pomoću trehaloza-6-fosfat fosfataze (TPP). Nakuplja se u citoplazmi, štiteći membrane i proteine od oštećenja izazvanih dehidracijom. Učestvuje u stabilizaciji membrana i signalizaciji.

GABA (gama-aminobuterna kiselina) nastaje konverzijom glutamata u GABA pomoću glutamat dekarboksilaze (GAD), koja se aktivira povišenjem koncentracije Ca^{2+} u citoplazmi pod stresom. Nakuplja se u citoplazmi, stabilizirajući osmotski balans i metabolizam azota te učestvuje u osmotskoj regulaciji, stabilizaciji pH i detoksifikaciji ROS-a.

Šećeri i šećerni alkoholi: najčešći primjeri šećera i šećernih alkohola koji učestvuju u osmotskoj adaptaciji biljaka jesu saharoza,

manitol i sorbitol. Saharoza nastaje spajanjem fruktoza-6-fosfata i UDP-glukoze pomoću saharoza sintaze, dok manitol i sorbitol se sintetiziraju iz fruktoze i glukoze putem enzima manitol dehidrogenaze i aldol-reduktaze. Nakupljaju se u vakuoli i citoplazmi, smanjujući osmotski potencijal ćelije te na taj način učestvuju u osmotskoj adaptaciji biljke.

Mio-inozitol i derivati: mio-inozitol se sintetizira iz glukoza-6-fosfata pomoću inozitol-1-fosfat sintaze, a zatim metilira u pinitol i ononitol pomoću inozitol-O-metiltransferaze. Nakupljaju se u citoplazmi i djeluju kao antioksidansi vršeći detoksifikaciju ROS-a i osmotsku adaptaciju.



Slika 3.4 Tipovi ROS-a i mehanizam njihovog uklanjanja antioksidansima

3.1.1.2 Antiokisadativni odgovor na sušu

Biljke suočene sa sušom često doživljavaju povećanu akumulaciju ROS-a, poput superoksidnog radikala ($O_2^{\cdot-}$), vodikovog peroksida (H_2O_2) i hidroksilnog radikala ($OH^{\cdot}$) (Slika 3.4). Ove molekule, iako su dio normalnog metabolizma, tokom suše postaju toksične i izazivaju oksidativni stres, koji može oštetiti proteine, lipide, DNK i druge važne biomolekule.



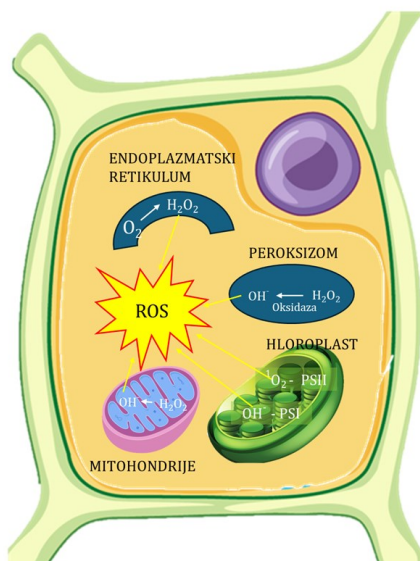
ROS obuhvata molekule djelimično redukovanog ili aktiviranog molekularnog kisika (O_2) ili primarne ili nusproizvode molekula koje sadrže O_2 a pokazuju veću aktivnost od atmosferskog O_2 (Slika 3.4). Najčešći ROS u biljkama jesu H_2O_2 , $O_2^{\cdot-}$, $^{\cdot}OH$ i 1O_2 . Biljne ćelije mogu proizvoditi i slobodni radikali ROS i neradikalni ROS. Među njima, $O_2^{\cdot-}$, $^{\cdot}OH$, alkoksilni radikal ($RO^{\cdot}$) i peroksilni radikal ($ROO^{\cdot}$) su slobodni radikali, dok su H_2O_2 i 1O_2 neradikalni. Neki drugi neradikalni ROS, poput hipohlorne kiseline ($HOCl$) i pobuđenih karbonatnih spojeva (RO^*), također su prisutni u biljkama. Osim toga, neki kiseli spojevi (hipohlorna kiselina, $HOCl$; hipoiodna kiselina, HOI ; i hipobromna kiselina, $HOBr$) te neki radikalni spojevi poput karbonatnog radikala ($CO_3^{\cdot-}$) također su uključeni u ROS. Osim toga, peroksilni radikal ($LOO^{\cdot}$), alkoksilni radikal ($LO^{\cdot}$), hidroperoksilni radikal ($HO_2^{\cdot}$), peroksinitrit ($HNO_3^{\cdot-}$), ozon (O_3) i triklorometil-peroksilni radikal ($Cl_3COO^{\cdot}$) takođe se mogu pronaći u biološkim sistemima.

U stresnim uslovima, povećanje koncentracije ROS-a ovisi o njihovom metabolizmu unutar subćelijskih odjeljaka (kompartmenata) i transformaciji iz jednog

oblika u drugi, što varira ovisno o tipu ROS-a, ćelijskom kompartmentu (Slika 3.5), pa čak i vrsti ćelije.

Hloroplasti su glavni izvori ROS-a u biljkama, gdje njihovo stvaranje može biti direktno i indirektno ovisno o interakciji hlorofila i svjetlosti. U fotosistemima PSI i PSII, interakcije unutar lanca prenosa elektrona dovode do stvaranja ROS-a. U PSI, Mehler-ova reakcija proizvodi superoksid ($O_2^{\cdot-}$), koji se pomoću enzima superoksid dismutaze (SOD) pretvara u vodikov peroksid (H_2O_2). U prisustvu metalnih jona poput Fe^{2+} , H_2O_2 se dalje transformira u visoko reaktivne hidroksilne radikale ($HO^{\cdot}$). Stresni uslovi, poput smanjene koncentracije CO_2 zbog zatvaranja stoma, dodatno povećavaju produkciju ROS-a u hloroplastima.

Peroksisomi predstavljaju važne centre za proizvodnju ROS-a, posebno tokom abiotskog stresa kada dolazi do povećanja fotorespiracije. Ključni enzim, glikolat oksidaza (GOX), proizvodi H_2O_2 tokom oksidacije glikolata. Superoksid ($O_2^{\cdot-}$) se



Slika 3.5 Glavna mjesta stvaranja ROS-a u biljnoj ćeliji

takođe stvara u matriksu peroksizoma putem aktivnosti ksantin oksidaze (XOD) i NADPH oksidaze na membrani. Ovi superoksidi se zatim dismutiraju u H_2O_2 pomoću različitih oblika SOD enzima, uključujući Cu-Zn-SOD i Mn-SOD. Osim fotorespiracije, procesi poput β -oksidacije masnih kiselina i aktivnosti flavin oksidaze takođe doprinose produkciji H_2O_2 u peroksizomima.

Mitochondrije su glavni izvori ROS-a u nezelenim biljnim organima, poput korijena. Tokom prenosa elektrona kroz mitohondrijalni lanac prenosa elektrona (ETC), mali dio elektrona (0,2-2%) curi i reducira kisik (O_2) u superoksid ($O_2^{\bullet-}$). Glavni izvori ROS-a u ETC-u su kompleksi I i III, gdje curenje elektrona postaje izraženije pod stresnim uslovima. Superoksid se dalje pretvara u vodikov peroksid (H_2O_2) aktivnošću enzima poput Mn-SOD i Cu-Zn-SOD. Ova akumulacija ROS-a u mitohondrijama doprinosi oksidativnom stresu, ali takođe djeluje kao signal za adaptaciju biljaka.

Ćelijski zid biljaka, kompleksna struktura sastavljena od polisaharida, fenolnih spojeva i proteina, takođe je mjesto aktivne proizvodnje ROS-a. Pod stresnim uslovima, ROS u kombinaciji sa peroksidazama kataliziraju polimerizaciju glikoproteina i fenolnih spojeva, čineći ćelijski zid rigidnijim. Peroksidaze vezane za ćelijski zid proizvode H_2O_2 koristeći NADH, dok diaminske oksidaze proizvode ROS reduciranjem diamina ili poliamina. Dodatni izvor ROS-a u ćelijskom zidu je hidroperoksidacija polinezasićenih masnih kiselina (PUFA), koja se odvija pod uticajem lipoksigenaze (LOX).

Plazma membrana je još jedan značajan izvor ROS-a, gdje NADPH oksidaza katalizira

prenos elektrona iz NADPH u citoplazmi na O_2 , što rezultira stvaranjem superoksida ($O_2^{\bullet-}$). Ovaj superoksid se pretvara u H_2O_2 . Aktivnost kinonske reduktaze dodatno doprinosi generaciji ROS-a u plazma membrani. Osim organela, ROS se proizvodi i u glioksizomima, endoplazmatskom retikulumu te u citoplazmi. U endoplazmatskom retikulumu, citohrom P450 generira $O_2^{\bullet-}$ kao nusproizvod tokom reakcija sa organskim supstratima.



Glioksizomi proizvode $O_2^{\bullet-}$ i H_2O_2 tokom oksidacije masnih kiselina aktivnostima enzima poput GOX i urat oksidaze. U citoplazmi, ksantin oksidaza (XOD) i aldehid oksidaza (AO) doprinose stvaranju ROS-a, posebno pod stresnim uslovima.

Kako bi se zaštitile od tih oštećenja, biljke aktiviraju sofisticirane antioksidativne mehanizme, koji uključuju enzimske i neenzimatske komponente.

Antioksidativni odgovor biljaka uključuje enzimske komponente kao što su:

- **Superoksid dismutaza (SOD)** - pretvara superoksidni radikal ($O_2^{\bullet-}$) u vodikov peroksid (H_2O_2) i molekularni kisik (O_2). Aktivna je u citoplazmi, hloroplastima, mitohondrijama i peroksizomima. SOD je prva linija odbrane protiv ROS-a jer uklanjanja najreaktivniji oblik ROS-a ($O_2^{\bullet-}$), čime sprečava lančane reakcije oksidativnog oštećenja;
- **Katalaza (CAT)** - razgrađuje vodikov peroksid (H_2O_2) u vodu (H_2O) i kisik (O_2), smanjujući toksičnost H_2O_2 . Prvenstveno se nalazi u peroksizomima. Učinkovita je u uklanjanju visokih koncentracija H_2O_2 koje nastaju tokom stresa;
- **Askorbat peroksidaza (APX)** - koristi askorbat (vitamin C) kao donor elektrona za redukciju H_2O_2 u vodu. Prisutan je u

organelama kao što su: kloroplasti, mitohondrije, peroksizomi i citoplazma. Ključan je za zaštitu fotosintetskog aparata i mitohondrijskih membrana;

- **Glutation peroksidazu (GPX)** - GPX razgrađuje lipidne perokside i H_2O_2 , koristeći glutation kao donor elektrona. Štiti lipide ćelijskih membrana od peroksidacije;
- **Monodehidroaskorbat reduktazu (MDHAR) i dehidroaskorbat reduktazu (DHAR)** - ovi enzimi regeneriraju askorbat iz njegovih oksidiranih oblika, omogućavajući kontinuiranu antioksidativnu zaštitu. Održavaju visoke koncentracije askorbata potrebne za neutralizaciju ROS-a;
- **Glutation reduktazu (GR)** - GR regenerira glutation (GSH) iz njegovog oksidiranog oblika (GSSG) uz pomoć NADPH. Održava redoks ravnotežu unutar ćelija.

Neenzimatske komponente antioksidativnog odgovora uključuju:

- **Askorbat (vitamin C)** - neutralizira ROS direktno ili kao supstrat za APX. Stabilizira membrane i enzime. Prisutan je u citoplazmi, kloroplastima i mitohondrijama i ključan je za zaštitu fotosintetskog aparata;
- **Glutation (GSH)** - djeluje kao direktni antioksidans, neutralizirajući ROS, te služi kao donor elektrona za GPX i regeneraciju askorbata. Održava redoks balans u ćelijama;
- **Karotenoide** - neutraliziraju ROS u kloroplastima i sprečavaju oksidaciju lipida. Štite fotosisteme od oštećenja svjetlom induciranim stresom;
- **Tokoferole (vitamin E)** - sprečavaju lipidnu peroksidaciju u ćelijskim membranama. Održavaju fluidnost i integritet membrana;

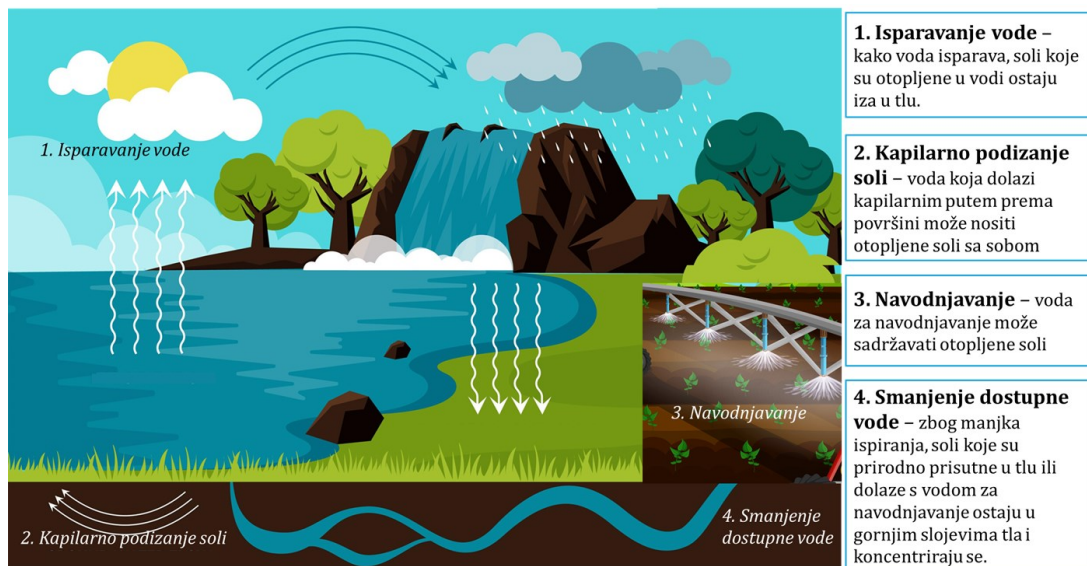
- **Fenolne spojeve** - neutraliziraju ROS, inhibiraju peroksidaciju lipida i sprečavaju oksidativno oštećenje proteina, a neki od primjera su flavonoidi, lignini i tanini.
- Antioksidativni mehanizmi su ključni za toleranciju suše jer štite biljke od oksidativnih oštećenja uzrokovanih povećanom proizvodnjom ROS-a. Integracija enzimatskih i neenzimatskih komponenti omogućava biljkama da održavaju ćelijsku ravnotežu i funkcionalnost čak i u uslovima ekstremnog stresa. Razumijevanje ovih mehanizama otvara put za razvoj otpornijih usjeva u uslovima klimatskih promjena.

3.1.2 Adaptacije biljaka na salinitet

Salinitet tla odnosi se na prisutnost visokih koncentracija soli u tlu, koje mogu biti rezultat prirodnih procesa ili ljudskih aktivnosti, kao što je navodnjavanje slanom vodom. Zaslanjivanje tla uslijed suše je kompleksan proces koji uključuje nekoliko ključnih faktora (Slika 3.6):

- **Smanjenje dostupne vode** – tokom suše, količina dostupne vode u tlu se smanjuje zbog manjka padavina. Kada kiša ne pada dovoljno često ili u dovoljnim količinama, voda ne može isprati soli iz gornjih slojeva tla u dublje slojeve ili dalje u podzemne vode. Zbog manjka ispiranja, soli, koje su prirodno prisutne u tlu ili dolaze s vodom za navodnjavanje, ostaju u gornjim slojevima tla i koncentrišu se;
- **Isparavanje vode** – sušna razdoblja karakterišu visoke temperature i niska relativna vlažnost zraka, što povećava isparavanje vode iz tla. Kako voda isparava, soli koje su otopljene u vodi





Slika 3.6 Proces zaslanjivanja tla usljed suše

ostaju u tlu. Ovaj proces se naziva evaporativno podizanje soli. Tokom vremena, koncentracija soli u površinskom sloju tla raste;

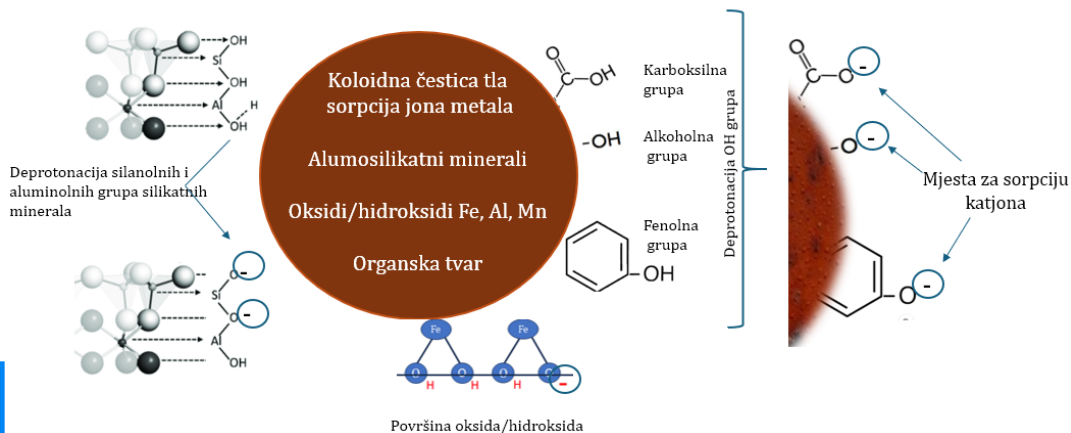
- **Navodnjavanje** – u sušnim područjima, poljoprivrednici često koriste navodnjavanje kako bi nadomjestili manjak prirodnih padavina. Međutim, voda za navodnjavanje može sadržavati otopljene soli. Također, prekomjerno navodnjavanje može podići nivo podzemnih voda, koje također mogu biti slane. Kada se navodnjavanje ne provodi pravilno voda isparava, a soli iz vode ostaju u tlu. Ovaj proces može dovesti do sekundarne salinizacije, gdje se soli nakupljaju u površinskim slojevima tla.
- **Kapilarno podizanje soli** – u sušnim uslovima, voda iz dubljih slojeva tla može kapilarno migrirati prema površini. Ovo se događa kada površinski slojevi tla izgube vodu isparavanjem, stvarajući kapilarne sile koje povlače vodu iz dubljih slojeva. Voda koja dolazi kapilarnim putem prema površini može nositi otopljene soli sa sobom. Kada ta

voda ispari na površini tla, soli ostaju, povećavajući salinitet površinskog sloja tla.

3.1.2.1 Salinitet i vodni kapacitet tla

Uloga i funkcije tla počevši od primarne produkcije organske tvari, preko ekološko-regulatorne pa do uloge tla kao izvora sirovina usko su povezane sa kvalitetom tla. Kvalitet tla može se definisati kroz vrijednosti fizičkih, hemijskih i bioloških parametara koji su odgovorni za odvijanje svih procesa u ovom dinamičnom, biološki aktivnom, polidisperznom sistemu.

Jedan od parametara kvaliteta tla jeste sadržaj u vodi topivih soli natrija (Na), kalija (K), magnezija (Mg) i kalcija (Ca) odnosno baznih katjona koji su neophodni za rast i razvoj biljaka. Katjoni ovih alkalnih i zemnoalkalnih metala prisutni su u rastvoru tla u formi hidratiranih jona ali i u čvrstoj fazi tla kroz procese sorpcije na mineralima glina, organskoj tvari u tlu ili oksidima/hidroksidima željeza (Fe) i mangana (Mn).



Slika 3.7 Sorpcija jona metala na čestice tla

Salinitet tla, koji se odnosi na ukupnu koncentraciju rastvorenih soli, direktno utiče na kvalitet tla i njegovu sposobnost da podrži biljni život. Najvažniji parametar koji određuje sadržaj ovih jona u rastvoru tla je pH vrijednost (Slika 3.8), jer ona utiče na procese adsorpcije i desorpcije jona metala sa čvrstih čestica tla, kao i na procese taloženja i rastvaranja. Visok salinitet može negativno uticati na ove procese, smanjujući dostupnost hranljivih tvari i time ograničavajući rast biljaka (Slika 3.7).

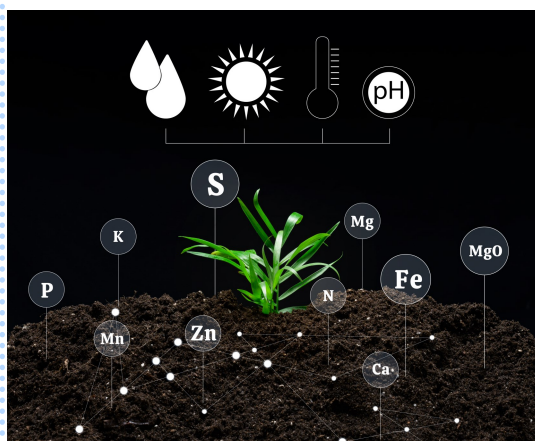
Standardna metoda određivanja saliniteta tla zasniva se na mjerenju električne provodljivosti (Electrical Conductivity, EC) u vodenom ekstraktu tla (odnos čvrsto/tečno je 1:5). Rezultati mjerenja izražavaju se u jedinicama dS/m i odnose se na temperaturu rastvora od 25 °C. Na osnovu vrijednosti EC tla se svrstavaju u kategorije po salinitetu kako je navedeno u tabeli 3.1.

Optimalne vrijednosti EC za većinu tala manje su od 4 dS/m. Provodljivost rastvora od 4 dS/m odgovara jonskoj sili rastvora od 59 mol/m³ što predstavlja 10% od vrijednosti saliniteta morske vode. U kontekstu proizvodne uloge tla ova vrijednost je dovoljno visoka da u ovakvim

uslovima mogu opstati poljoprivredne kulture koje su tolerantne na povišen sadržaj soli.

Uzimajući u obzir i druge jone koji doprinose provodljivosti, u većini slučajeva u rastvoru tla su pored Na⁺, K⁺, Ca²⁺ i Mg²⁺ prisutni i hloridni joni (Cl⁻), sulfatni joni (SO₄²⁻), hidrogenkarbonatni joni (HCO₃⁻), i nitratni joni (NO₃⁻). Pored geohemijskih procesa trošenja silikatnih minerala tla, najčešći izvori soli u tlu su atmosferska depozicija, voda za navodnjavanje i primjena gnojiva.

U aridnim područjima, gdje evaporacija premašuje količinu padavina, akumulacija



Slika 3.8 Minerali u tlu i faktori koji utiču na njihovu dostupnost

Tabela 3.1 Kategorizacija tala prema salinitetu

EC (dS/m)	Kategorija tla
0-2	neslana
2-4	vrlo malo slana
4-8	blago slana
8-16	umjereno slana
> 16	jako slana

rastvorenih soli je najvažniji faktor u formiranju slanih tala. U humidnim područjima, rastvorene soli se mogu prenositi kroz profil tla procjednim vodama i dospjeti u podzemne vode. Salinitet tla utiče na fizičko-hemijske osobine tla, a time i na disbalans nutrijenata u tlu odnosno na redukciju rasta biljaka koje žive na takvim tlima. Istraživanja su pokazala da akumulacija soli u zoni korijena uzrokuje stres kod biljaka usljed povećanja osmotskog pritiska u rastvoru tla i visokih koncentracija metala koje mogu djelovati toksično na biljku.

Porast vrijednosti EC u tlu uglavnom je praćen sniženjem pH vrijednosti, a u kiseloj sredini izražena je rastvorljivost mnogih spojeva čime je povećana i biodostupnost metala biljkama. Redukcija pH vrijednosti tla za svega 0,3 jedinice može uzrokovati porast akumulacije potencijalno toksičnog metala kadmija (Cd) i do 60% što je potvrđeno kod vodenog špinata.

Salinitet tla jedan je od najvećih globalnih izazova sa negativnim uticajem na poljoprivrednu proizvodnju. Prema dostupnim informacijama, oko 33% poljoprivrednog tla u svijetu koje se navodnjava ima izražen problem saliniteta i očekuje se da će ovaj procenat rasti tokom narednih godina uzimajući u obzir sve izraženije klimatske promjene.

Efekat staklene bašte, porast temperature zraka, smanjenje relativne vlažnosti i intenzivnije padavine pokazatelji su klimatskih promjena koje imaju značajan uticaj na brzinu razvoja saliniteta tla. Usljed jakih kiša kao i tokom velikih poplava dolazi do prezasićenosti tla vodom odnosno do narušavanja vodnog kapaciteta tla. Suvišak vode u tlu može imati negativne posljedice na samo tlo kao i na rast i razvoj biljaka.

U takvim tlima preovladavaju anaerobni uslovi u kojima dolazi do problema u opskrbi biljaka kisikom, narušava se struktura tla, smanjena je izmjena gasova u tlu odnosno tla postaju hladnija. Navedene promjene uzrokuju narušavanje dinamičke ravnoteže između čvrste, tečne i gasovite faze u tlu što se uz izmjenu mikrobiološke aktivnosti može negativno odraziti na kvalitet tla i njegovu plodnost.

Voda u tlu može biti hemijski vezana, higroskopna, kapilarna, gravitacijska i u obliku vodene pare. Biljkama je dostupna uglavnom samo kapilarna voda. Sadržaj vode u tlu utiče, između ostalog, na dostupnost nutijenata biljkama kao i na aeraciju tla. S tim u vezi, nedostatak vode je faktor stresa koji negativno utiče na rast, razvoj i prinos biljaka. Posljedice klimatskih promjena, ekstremne vremenske prilike i duži periodi suše, dodatno naglašavaju ozbiljnost nedostatka vode u tlu odnosno biljkama.

Prema sadašnjim procjenama, svake godine se gubi oko 1,5 miliona hektara tla zbog problema sa salinitetom. Ukoliko se zaslanjivanje tala nastavi ovim tempom oko 50% obradivog tla biće izgubljeno do sredine 21. vijeka.



3.1.2.2 Adaptacije biljaka na salinitet

Soli u tlu mogu inhibirati rast biljaka iz dva razloga. Prvi razlog je da smanjuju sposobnost biljke da preuzme vodu, a to smanjuje brzinu rasta - osmotski učinak. Drugi razlog je da ulazak velikih količina soli u transpiracijski sistem dovodi do oštećenja ćelija u listovima. To se naziva so-specifični učinak ili učinak usljed viška jona.



Štetni efekat se dakle opaža na nivou cijele biljke kao odumiranje biljaka ili smanjenje produktivnosti. Soni stres utiče na sve glavne procese kao što su klijanje, rast, fotosintetski pigmenti i fotosinteza, odnos vode, neravnotežu nutrijenata, oksidativni stres i prinos sjemena. Osim navedenih štetnih efekata može doprinijeti i specifičnoj toksičnosti jona na biljke. Biljke pod stresom saliniteta proizvode različite reaktivne vrste kisika koje uzrokuju oksidativna oštećenja lipida, proteina i nukleinskih kiselina. Glavni mehanizmi biljaka za uklanjanje ROS-a uključuju: superoksid dismutazu, askorbat peroksidazu, katalazu i GSH reduktazu. ROS čistači mogu povećati otpornost biljke na stres saliniteta. Tolerancija soli je sposobnost biljaka da rastu i završe svoj životni ciklus na supstratu koji sadrži visoke koncentracije topive soli. Biljke koje mogu preživjeti pri visokim koncentracijama soli u rizosferi i dobro rastu nazivaju se halofite, dok biljke koje ne tolerišu soli se nazivaju glikofite. Potrebno je razlikovati još i termin glikofite koji se odnosi na biljke koje rastu na glinovitim tlima.

Glikofite - su biljke koje rastu u sredinama sa visokim sadržajem gline. Tlo bogato glinom karakteriše sposobnost zadržavanja velikih količina vode, ali može imati i visoke koncentracije soli i biti teško za prodiranje korijena zbog svoje zbijenosti. Da bi

preživjele u ovim uslovima, glikofite razvijaju specifične adaptacije:

- **Duboko korjenje:** ove biljke razvijaju duboke korijenske sisteme kako bi došle do podzemnih voda koje nisu dostupne na površini. Korjenje je često snažno i sposobno da probije kroz zbijene glinene slojeve;
- **Efikasna transpiracija:** adaptacije na nivou stoma omogućavaju preciznu kontrolu gubitka vode kroz transpiraciju, smanjujući gubitak vode u sušnim periodima;
- **Struktura korijena:** korjenje je često specijalizovano za kretanje kroz teške i zbijene glinene slojeve, što može uključivati snažne, razgranate korijene koji mogu prodirati kroz tvrdo tlo;
- **Zadržavanje vode:** zbog sposobnosti gline da zadrži vodu, glikofite često razvijaju sposobnost skladištenja vode u svojim tkivima;
- **Tolerancija na sol:** ako je tlo bogato solima, glikofite mogu razviti određene mehanizme tolerancije na sol, iako to nije njihova primarna adaptacija.

Iako specifični primjeri glikofita nisu često navedeni u literaturi kao takvi, mnoge biljke koje rastu u tlima sa visokim sadržajem gline i razvijaju ove adaptacije mogu se smatrati glikofitima. Na primjer, neke vrste drveća i grmlja koje rastu u riječnim dolinama ili područjima sa sezonskim poplavama mogu pokazivati ove karakteristike.

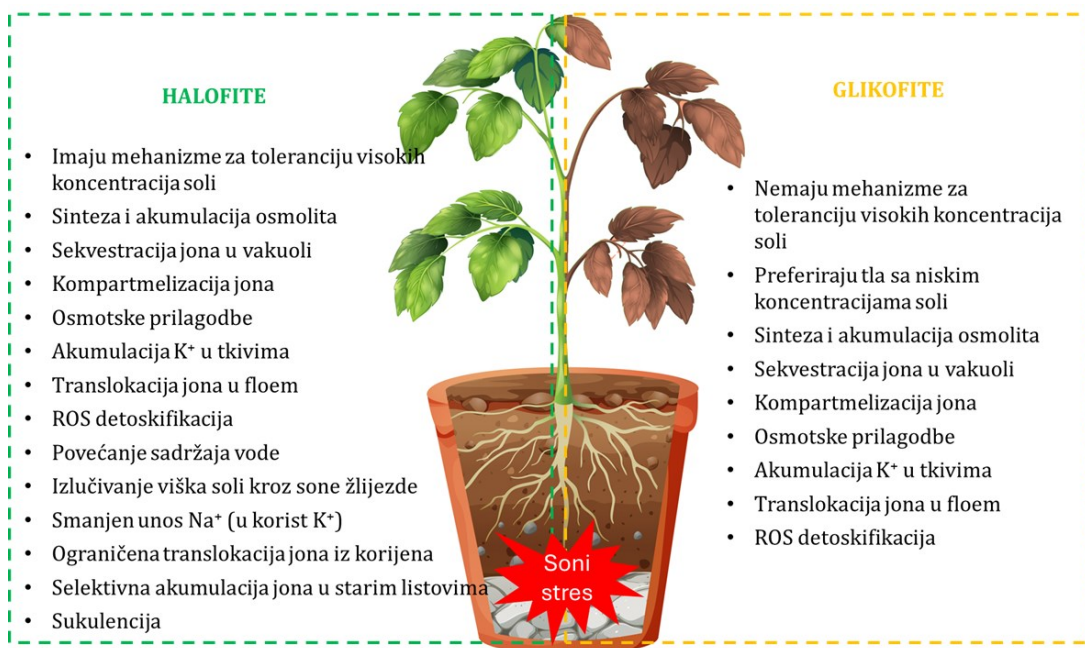
Glikofite su biljke koje rastu na tlima sa niskim koncentracijama soli. Za razliku od halofita, koje su prilagođene životu u slanim uslovima, glikofite ne podnose visoke koncentracije soli u tlu (Slika 3.9; Tabela 3.2) i obično se nalaze u staništima sa svježom vodom ili u područjima s niskom slanosti.

tla. Glikofite nemaju mehanizme za toleranciju visokih koncentracija soli, stoga preferiraju tla s niskom slanošću. Zbog niske koncentracije soli, glikofite mogu lakše održavati vodni status i turgor, što je važno za njihovu fiziologiju i rast. Njihovi metabolički procesi, uključujući fotosintezu i respiraciju, optimizirani su za uslove niskog saliniteta. Često rastu u vlažnim područjima, uz rijeke, jezera, močvare i druga mjesta sa svježom vodom. Glikofite su značajne u poljoprivredi jer mnoge kulturne biljke spadaju u ovu kategoriju kao što su: pšenica (*Triticum* spp.), kukuruz (*Zea mays*), soja (*Glycine max*), grašak (*Pisum sativum*), riža (*Oryza sativa*).

Halofite obično nastanjuju slane močvare, obale mora, slane ravnice i pustinje. Halofite koriste različite fiziološke i biohemijske mehanizme za eliminaciju viška soli i preživljavanje u slanim uslovima (Slika 3.9; Tabela 3.2). Ovi mehanizmi uključuju aktivno izlučivanje soli kroz žljezde, skladištenje soli u vakuolama i selektivno

uzimanje jona. Razumijevanje ovih adaptacija može pružiti uvid u biotehnološke pristupe za razvoj biljaka koje mogu rasti u slanim uslovima, što je od značaja za poljoprivredu u područjima sa visokim salinitetom tla. Podjela halofita prema načinu adaptacije na višak soli obuhvata četiri grupe:

- **Obligatne halofite** (stroge halofite): ove biljke mogu preživjeti samo u slanim uslovima. Primjeri uključuju vrste roda *Salicornia* i *Suaeda*;
- **Fakultativne halofite**: ove biljke mogu rasti i u slanim i u neslanim sredinama. Primjeri uključuju vrste roda *Atriplex*;
- **Halofite akumulatori**: biljke koje skladište sol u svojim tkivima, često u vakuolama. Primjeri uključuju vrste roda *Spartina*;
- **Halofite ekskluderi** (izlučujuće halofite): biljke koje aktivno izlučuju sol kroz specijalizovane žljezde ili strukture na površini listova (vrste roda *Avicennia*).



Slika 3.9 Prikaz odgovora glikofita i halofita na soli stres

Tabela 3.2 Usporedni prikaz karakteristika gliofita, glikofita i halofita

Karakteristika	Gliofiti	Halofiti	Glikofiti
Stanište	Slana tla ili voda	Slana tla ili voda	Tla sa niskom koncentracijom soli
 Adaptacije	Skladištenje vode u ćelijama i listovima	Izlučivanje soli kroz sone žljezde	Nema specijalizovanih mehanizama za izlučivanje soli
	Transpiracija kroz kutikularne pore	Skladištenje soli u vakuolama	Održavanje osmotskog balansa
	Duboki korijenski sistemi	Selektivna apsorpcija jona	Standardna struktura korijena
	Niska propusnost soli	Tolerancija na so u ćelijskoj membrani	
Fiziologija	Osjetljivi na sušenje	Otporni na sušenje	Osjetljivi na visok nivo soli u tlu
	Niska stopa transpiracije	Visoka stopa transpiracije	Standardna stopa transpiracije
	Niska tolerancija na so u ćelijskoj membrani	Visoka tolerancija na so u ćelijskoj membrani	Niska tolerancija na so u ćelijskoj membrani
Primjeri	Mahovine	Šume mangrova	Pšenica (<i>Triticum</i> spp.)
	Lišaji	Slanuša	Kukuruz (<i>Zea mays</i>)
	Paprati	Tamaris	Soja (<i>Glycine max</i>)
	Neke vrste trava	Salicornia sp.	Grašak (<i>Pisum sativum</i>)
Rasprostranjenost	Vlažna tla	Slana tla i voda	Vlažna područja sa niskom salinitetom
	Šume, močvare, livade	Obalna područja, estuariji, slana jezera	Riječna korita, jezera, močvare, i druga mjesta sa svježom vodom

3.1.2.3 Adaptacije biljaka na kombinovani stres saliniteta i suše

Detekcija saliniteta u biljkama je složen proces koji uključuje nekoliko fizioloških i molekularnih mehanizama. Biljke detektuju i reaguju na visok nivo soli kroz seriju signala i adaptacija koje uključuju promjene na nivou ćelija, tkiva i cjelokupne biljke.

S obzirom da je korijen prvi na „udaru“ pri

povišenom salinitetu, korijenske ćelije imaju različite senzore i receptore koji omogućavaju detekciju saliniteta. Jon-transportni proteini koji se nalaze u membrani korijenskih ćelija kao što su HKT (High-affinity K⁺ Transporter) i NHX (Na⁺/H⁺ Exchanger), igraju ključnu ulogu u detekciji i transportu jona Na⁺ i K⁺. Kada se koncentracija Na⁺ poveća, ovi transporteri šalju signal o prisustvu soli. Visoke

koncentracije soli mogu promijeniti membranski potencijal ćelija korijena, što služi kao signal za detekciju saliniteta. Promjene u membranskom potencijalu mogu aktivirati različite jonske kanale i pumpe, koje pomažu u regulaciji unosa i izbacivanja jona kako bi se održao osmotski balans.

Visok nivo saliniteta u tlu uzrokuje osmotski stres što dovodi do gubitka vode iz ćelija korijena i ove promjene u turgoru ćelije detektuju turgor senzori – mehanosenzitivni kanali (osjetljivi na mehaničko širenje ili skupljanje membrane) u ćelijskoj membrani koji detektuju skupljanje membrane usljed gubitka turgora i pokreću odgovor na stres.

Onog momenta kada biljka detektuje visok nivo soli, pokreće se niz signalnih puteva koji uključuju različite signalne molekule i proteine:

- **Kalcijevi signalni putevi:** povećanje saliniteta često izaziva priliv Ca^{2+} jona u ćelije. Kalcij djeluje kao sekundarni glasnik u mnogim signalnim putevima i aktivira različite odgovore na stres;
- **Hormonski odgovori:** fitohormoni kao što su abscisinska kiselina (ABA) igraju ključnu ulogu u odgovoru na stres izazvan salinitetom. Povećanje nivoa soli može stimulirati sintezu ABA, koja zatim reguliše ekspresiju gena povezanih sa stresom;
- **Transkripcijski faktori:** specifični transkripcioni faktori, kao što su DREB (Dehydration-Responsive Element-Binding) i HSF (Heat Shock Factors), mogu biti aktivirani u prisustvu visokog nivoa soli. Ovi faktori regulišu ekspresiju gena koji omogućavaju biljci da se prilagodi stresu;
- **Proizvodnja osmolita:** geni koji kodiraju sintezu osmolita, kao što su prolin i

glicin betain (Slika 3.7), se aktiviraju. Ovi osmoliti pomažu u održavanju osmotskog balansa u ćelijama.

Salinitet i suša izazivaju slične osmotske i fiziološke stresove u biljkama, što dovodi do sličnih adaptivnih odgovora (Tabela 3.3). Biljke koriste niz fizioloških, molekularnih i strukturalnih adaptacija kako bi se nosile sa ovim stresovima, uključujući proizvodnju osmoprotektanata (osmolita), regulaciju stoma, razvoj dubokog korijenja, hormonske odgovore i aktivaciju antioksidativnih sistema (detaljnije pojašnjeno u poglavlju osmotska adaptacija na sušu). Razumijevanje ovih adaptacija može pomoći u razvoju biljaka otpornijih na sušu i salinitet, što je od vitalnog značaja za poljoprivredu u promjenjivim klimatskim uslovima.

Kao što je spomenuto, u slanom tlu, visoke koncentracije Na^+ jona dovode do inhibicije rasta biljaka, pa čak i do smrti biljke. Samim tim mehanizmi tolerancije saliniteta uključuju sekvencijalnu Na^+ i Cl^- u vakuolama ćelija, blokiranje Na^+ ulaska u ćeliju, isključenje Na^+ iz toka transpiracije i neke druge načine koji pomažu u toleranciji saliniteta. Konkretnije, ti mehanizmi su mnogobrojni i uključuju razne jonske pumpe, kalcij, SOS puteve, abscisinsku kiselinu (ABA), faktore transkripcije, protein kinaze aktivirane mitogenom, glicin betain, prolin, reaktivne vrste kisika, itd.

Kod biljaka tretiranih solju su otkrivene i promjene na nivou nekoliko enzima uključenih u metabolizam fitohormona. To se posebno odnosi na enzime za biosintezu JA, biosintezu giberelina (GA), biosintezu etilena i biosintezu ABA. Intenzivnija biosinteza ABA pronađena u *Thellungiella salsuginea* korespondira sa povećanim nivoima ABA



Tabela 3.3 Prikaz mehanizma adaptacije na višak soli te fiziološki i biohemijski procesi adaptacije

Mehanizam	Opis	Fiziološki procesi	Biohemijski procesi
 Izlučivanje soli kroz žljezde	Biljke sa sonim žljezdama, kao što su neke vrste u ekosistemima mangrova, aktivno izlučuju so na površinu listova.	Sone žljezde funkcionišu putem aktivnog transporta jona, koristeći energiju (ATP) za transport soli iz ćelija u žljezde, a zatim na površinu lista.	Aktivacija ATP-aza (enzima koji koriste ATP za transport jona) omogućava transport Na^+ iz citoplazme u sone žljezde. Sinteza specifičnih proteina transportera koji pomažu u selektivnom prenosu jona.
Skladištenje soli u vakuolama	Biljke, kao što su vrste roda <i>Salicornia</i> , skladište so u velikim vakuolama unutar svojih ćelija.	Vakuole služe kao "deponije" za višak soli, izolirajući ih od citoplazme i drugih osjetljivih dijelova ćelije. Ovaj mehanizam omogućava biljci da održava osmotski balans bez oštećenja ćelijskih funkcija.	Upotreba tonoplast ATP-aza i H^+ -pirofosfataza (H^+ -PPaza) - enzima za aktivni transport jona u vakuolu. Sinteza osmolita poput betaina, prolina i drugih spojeva koji pomažu u održavanju osmotskog pritiska unutar ćelija.
Izbegavanje apsorpcije soli	Neke halofite, kao što su vrste roda <i>Atriplex</i> , selektivno apsorbuju korisne jone dok minimiziraju apsorpciju natrija.	Korjenov sistem ovih biljaka često ima specijalizovane strukture koje filtriraju jone prije nego što uđu u ksilemski tok.	Sinteza specifičnih transportera koji selektivno prenose korisne jone dok isključuju natrij. Regulacija ekspresije gena povezanih sa transportom jona kao odgovor na promjene u salinitetu tla.

uočenim u biljkama tretiranim solju. Pojačana indukcija etilenskog receptora ETR1 nađena je kod obične pšenice pod salinitetom. Aktivacija biosinteze JA u *A. thaliana* tretiranoj solju ukazuje na povećanu relativnu količinu signalizacije izazvane JA pod stresom soli.

Osim tolerancije, biljke stvaraju i otpornost ka salinitetu. U tom aspektu su važni endogeni regulatori rasta kao što je ABA, JA i SA. Salicilna kiselina ima višestruke učinke: izaziva promjene u permeabilnosti biljnih

membrana, mijenja transmembranski električni potencijal te tako utiče na kretanje jona, poboljšava privikavanje na stres od soli isključivanjem jona i/ili razdvajanjem, osmotskim prilagođavanjem, smanjenjem peroksidacije lipida i regulacijom oksidativnog sistema.

Pored sposobnosti izlučivanja soli, djelovanja antioksidanasa i drugih mehanizama adaptacije na povišen salinitet, biljke mogu vršiti selektivnu apsorpciju jona, što im omogućava bolju osmoregulaciju i

akomodaciju strukture ćelija. Također, mogu ostvariti simbiozu s mikroorganizmima koji poboljšavaju njihovu otpornost na so ili razviti snažniji korijenski sistem koji doseže područja tla s manjom koncentracijom soli. Korijen biljaka ima izuzetnu sposobnost da kontroliše svoje koncentracije Na^+ i Cl^- , koje se ne povećavaju proporcionalno vanjskoj koncentraciji, ali je važno napomenuti da je taj kapacitet regulacije ograničen.

Na molekularnom nivou važno se spomenuti i akvaporine – proteine koji imaju centralnu ulogu u odnosima s vodom u biljkama. Oni posreduju u regulaciji transporta vode u korijenu kao odgovor na razne stimulanse iz sredine. Olakšavaju transport vode kroz unutrašnje tkivo lista tokom transpiracije i u tkivima koja se šire.

Poznato je i da biljke prilagođene uslovima sa povišenim salinitetom, često imaju male listove ili sukulente koji pomažu u smanjenju površine za isparavanje i gubitka vode.

U konačnici, različite vrste biljaka prilagođavaju na različite načine ovisno o vrsti soli, intenzitetu saliniteta i drugim uslovima sredine. Biljke su dakle razvile niz mehanizama da prežive u ekstremnim slanim uslovima i osiguraju svoju stabilnost i produktivnost.

3.2 Biljne adaptacije na višak vlage

Biljke koje rastu u uslovima sa viškom vode, kao što su *waterlogging* (zasićenje tla vodom – preplavljivanje), poplave (eng. *flooding*) i vodene sredine, razvile su specifične adaptacije kako bi preživjele i napredovale.

3.2.1 Adaptacije na preplavljivanje i plavljenje tla



Preplavljivanje tla i potapanje (plavljenje) abiotski su stresovi koji utiču na sastav vrsta i produktivnost u brojnim biljnim zajednicama širom svijeta. Rast i razvoj velike većine vaskularnih biljnih vrsta otežan je plavljenjem tla, a posebno potpunim potapanjem, što može dovesti do smrti. Glavno ograničenje koje proizlazi iz viška vode je neadekvatna opskrba kisikom uronjenih tkiva. Difuzija kisika kroz vodu je 10.000 puta sporija nego u zraku.

Waterlogging je stanje tla u kojem su pore tla zasićene vodom, što smanjuje dostupnost kisika za korijenje biljaka. Ovo stanje može nastati zbog prekomjernih padavina, loše drenaže, visoke podzemne vode ili prekomjernog navodnjavanja. Zasićenost tla vodom sprečava normalnu razmjenu gasova između korijenja i atmosfere, što može dovesti do anaerobnih uslova i smanjenja rasta biljaka.

Poplava je stanje kada voda pokriva površinu tla, često usljed prirodnih događaja kao što su obimne padavine, poplave rijeka, visoke plime ili ljudske aktivnosti kao što su oštećenja brana ili nepravilno upravljanje vodnim resursima.

Poplave mogu biti kratkotrajne ili

dugotrajne, a u zavisnosti od trajanja i dubine vode, mogu imati različite efekte na biljke, uključujući smanjenje količine kisika dostupnog korjenima, mehanička oštećenja biljaka i povećanje toksičnosti tla (Slika 3.10).

U uslovima *waterlogging*-a, smanjuje se količina kisika u tlu, što dovodi do njegovog nedostatka na dva načina:

- **Hipoksija** – kada je tlo zasićeno vodom, smanjuje se dostupnost kisika jer voda ispunjava pore tla, sprečavajući difuziju kisika. Hipoksija prisiljava biljke da pređu sa aerobne respiracije na manje efikasne anaerobne procese, poput fermentacije, koja proizvodi manje energije i dovodi do nakupljanja toksičnih metabolita;
- **Anoksija** – produžena hipoksija može dovesti do anoksije (potpunog nedostatka kisika). U anoksičnim uslovima, normalni respiratorni procesi su ozbiljno poremećeni, što dovodi do akumulacije ROS-a zbog poremećaja u radu mitohondrija i drugih ćelijskih organela.

Kada biljke pređu na anaerobnu respiraciju, koja proizvodi manje energije, dolazi do akumulacije toksičnih metabolita poput etanola, mliječne kiseline i aldehida, što može dovesti do oštećenja tkiva i ćelijske smrti. Biljke zatvaraju stome kako bi smanjile gubitak vode i spriječile ulazak dodatne vode, što smanjuje fotosintezu i dovodi do smanjenog rasta i proizvodnje biomase.

Oksidativni stres pri *waterlogging*-u nastaje usljed kombinacije hipoksije, disfunkcije mitohondrija, aktivacije NADPH-oksidaza i poremećaja fotosinteze, pri čemu se nakuplja ROS kao što su H_2O_2 , O_2^- i OH^- . Ovi faktori

dovode do povećane proizvodnje ROS-a, koje mogu izazvati ozbiljna oštećenja ćelijskih komponenti kao što su lipidi, proteini i DNK. Razumijevanje ovih mehanizama je ključno za razvijanje strategija za povećanje tolerancije biljaka na *waterlogging*.

Biljke koje su izložene *waterlogging*-u razvile su čitav niz adaptacija obuhvatajući razvijanje specijaliziranih tkiva poput aerenhima, pneumatofora, kao i niz biohemijskih i fizioloških adaptacija.

Preplavlivanje rizosfere i djelomično plavljenje nadzemnih dijelova biljke dovodi do postupne hipoksije (manjak kisika), a potpuno potapanje dovodi do anoksije (potpuni nedostatak kisika); zatim, ponovno uspostavljanje normalne dostupnosti kisika tokom ispuštanja iz vode uzrokuje postanoksični oksidativni stres. Budući da su fotosintetski organizmi koji proizvode kisik, biljke su obavezni aerobi koji se za svoj metabolizam i preživljavanje oslanjaju na molekularni kisik. Međutim, vrlo često se nalaze u nedostatku kisika koji se dešava u vodenim i močvarnim staništima i često u suhom tlu, uključujući poljoprivredna, hortikultura i industrijska područja. Dostupnost kisika utiče na razmnožavanje biljnih vrsta u prirodnim i poljoprivrednim ekosistemima i ima ozbiljan ekonomski učinak. Gubici prinosa zbog nedostatka kisika mogu doseći i do 50%. Nedostatak kisika obično nastaje zbog viška vode tokom sezonskih ili višegodišnjih poplava te nakon obilnih kiša. Nedostatak molekularnog kisika dovodi do inhibicije aerobnog disanja, što u konačnici rezultira energetske gladovanjem. Nakon nametanja anaerobnog stanja, nivo ATP-a u ćeliji se iscrpljuje unutar 1-2 minute.

Kako bi se osigurao ATP za ćelijski metabolizam, glikoliza prelazi u



fermentaciju. Stimuliše se mliječna fermentacija i nedostatak ATP-a za pokretanje transportnih ATP-aza odgovornih za zakiseljavanje citosola. Alkoholna fermentacija stvara toksični intermedijer (octeni aldehid) i krajnje produkte (etanol) koji zajedno s acidozom izazivaju samotrovanje biljke u slučaju nedostatka kisika. U prirodnim staništima poplava dovodi do niskog redoks potencijala tla i proizvodnje redukujućih spojeva uključujući Fe^{2+} , Mn^{2+} , hidrogen sulfid (H_2S), nitritni jon (NO_2^-) zajedno s produktima metabolizma ugljika (C) kao što su metan, etan, etilen, acetilen, octena i maslačna kiselina itd. Međutim, ponovna uspostava normalnih uslova pokreće oksidaciju ovih spojeva i sintezu reaktivnih kisikovih, azotovih, karbonilnih i sumpornih vrsta što rezultira postanoksičnim ozljedama. Kod biljaka u uslovima ograničene aeracije korijenje je skraćeno, zadebljano i ne formira dovoljan broj korijenovih dlačica.

Brojne močvarne vrste vrlo su produktivne u oblastima sklonim poplavama. To se postiže kombinacijom životnih karakteristika i određenih ključnih fizioloških adaptacija i privikavanja kao što je fizički „bijeg“ iz potopljene životne sredine, izbjegavanje nedostatka kisika kroz učinkovitu unutrašnju aeraciju, toleranciju na anoksiju i sposobnost sprečavanja ili popravka oksidativnog oštećenja tokom ponovne aeracije.

Povećana vlaga usljed plavljenja tla je složen stres koji nameće nekoliko često istovremenih izazova za normalno funkcionisanje biljaka. Kada se plavljenje proširi na potapanje izdanaka, fotosinteza postaje ozbiljno ograničena nedostatkom vanjskog ugljen dioksida i zasjenjivanjem. Nadalje, potpuno potapanje može ometati

cvjetanje i oprašivanje koje je neophodno za završetak reproduktivnog ciklusa. U mnogim vodenim vrstama, ovi iscrpljujući učinci su nadvladani stimulacijom izduživanja izdanaka kao i stvaranjem aerenhima i adventivnog korijenja.

3.2.1.1 Morfološki i anatomski odgovor biljaka na stres od plavljenja



Općenito, stres od plavljenja pokreće adaptivne promjene u korijenju i izdancima biljaka na morfolškoj razini, kao što je stvaranje adventivnog korijenja (AR) te rast izdanaka koji može biti inhibiran ili ubrzan.

Adventivno korijenje, kao tipično svojstvo biljaka koje se privikavaju na stres zbog nakupljanja vode, može olakšati unos vode i hranjivih tvari, kao i učinkovitiji transport plina. Adventivno korijenje se može razviti iz nekih nekorijenskih tkiva biljaka tokom normalnog razvoja ili pod stimulacijom vanjskih stresova, uključujući poplave, nedostatak hranjivih tvari, teške metale i ozljede. Stvaranje adventivnih korijena uglavnom regulišu etilen i auksin kod biljaka koje su pod stresom plavljenja.

Poplave često dovode do nedostatka kisika u tlu i korijenju biljaka, što značajno ograničava metaboličke aktivnosti za preživljavanje i razvoj biljaka. Stoga se stvara aerenhim i barijera za radijalni gubitak kisika (Slika 3.10) iz izdanaka i korijena (ROL, *Radial Oxygen Loss /ROL/ barrier*). Aerenhim ne samo da postoji u mnogim biljkama konstitutivno, već se induktivno formira stresom iz životne sredine, kao što je stres od poplave. Nastaje u korijenju i izdancima i sastoji se od ćelija sa tankim ćelijskim zidovima ispunjenih zrakom koji olakšavaju difuziju kisika. Ovaj tip tkiva daje

biljkama međusobno povezanu mrežu međućelijskih prostora ispunjenih plinom koji dopuštaju relativno nesmetanu unutrašnju difuziju ili maseni tok kisika (*mass flow of oxygen*) i drugih plinova niz gradijente koncentracije ili pritiska. Aerenhim povećava otpornost biljke na stres od plavljenja poboljšavajući učinkovitost prenosa kisika od izdanka do vrha korijena, a njegovo se formiranje uglavnom oslanja na etilen i ROS signalizaciju.

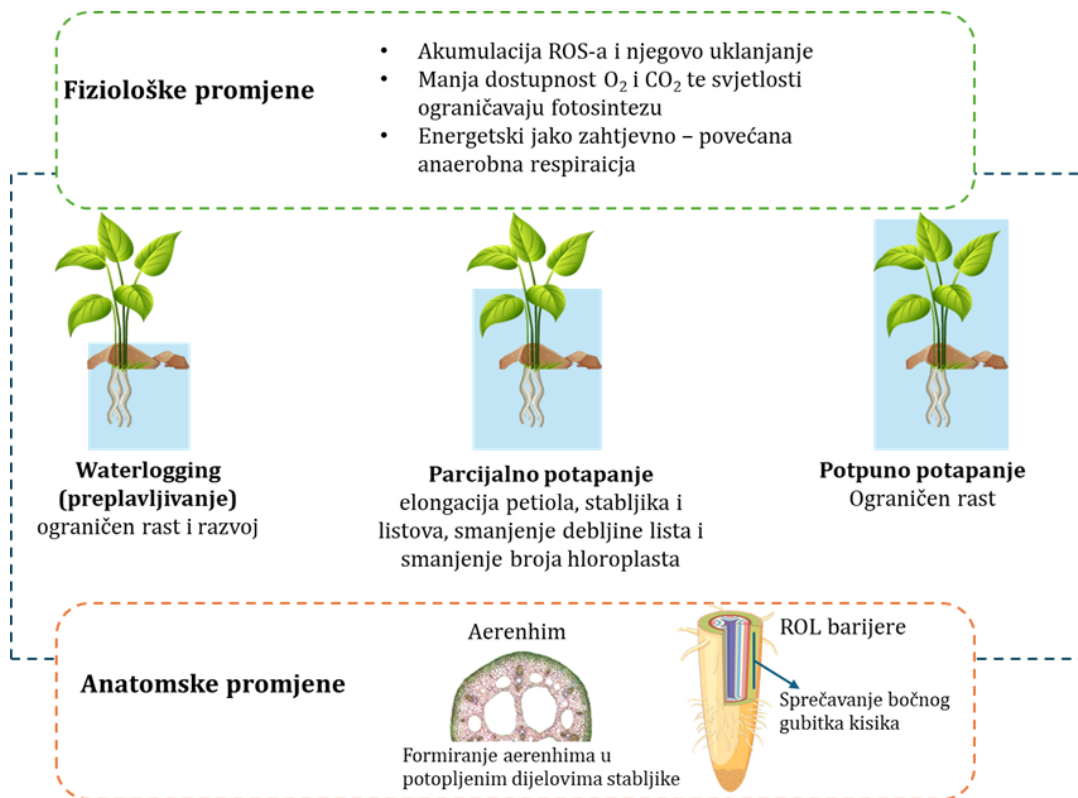


Osim za aerenhim, učinkovitost prenosa kisika od izdanka do vrha korijena ovisi o drugom ključnom faktoru, formiranju ROL barijera. ROL barijere obično se stvaraju u korijenju biljaka otpornih na vlaženje i mogu smanjiti istjecanje kisika tokom njegovog transporta od vrha izdanka do vrha korijena i istovremeno spriječiti ulazak fitotoksina u tlo. ROL barijere mogu biti formirane konstitutivno ili inducirane određenim

uslovima, kao što je stres od poplave. Mnoge močvarne vrste, kao što su *Oryza sativa*, *Juncus effusus*, *Phragmites australis* i *Glyceria maxima*, stvaraju ROL barijere u korijenju.

3.2.1.2 Fiziološki odgovor biljaka na stres od plavljenja

Stres od poplava dovodi do nakupljanja štetnih tvari u biljkama, kao što su reaktivne vrste kisika (ROS) i malondialdehid (MDA). S druge strane, biljke aktiviraju unutrašnje mehanizme zaštite za uklanjanje ovih komponenti, kao što je proizvodnja prolina, glutationa i aktivacija antioksidativnih enzima (Slika 3.10). ROS su toksični nusproizvodi oksidativnog metabolizma, kao što su O_2^- , H_2O_2 , $OH^\cdot$ i 1O_2 . ROS također funkcioniraju kao signalna molekula koja



Slika 3.10 Razlika između preplavljivanja tla i poplave/potapanja

reguliše razvoj biljaka pod uticajem životne sredine.

Potapanje može dovesti do smanjenja sadržaja H_2O_2 u listovima bermudske trave *Cynodon dactylon*, dok je sadržaj O_2^- pokazao neznatnu promjenu. Nasuprot tome, druga studija je pokazala da O_2^- i koncentracija H_2O_2 u zoni izduživanja i zreloj zoni korijena ječma se povećala pod stresom izazvanim plavljenjem. Uz to, sadržaj MDA u listovima bermudske trave porastao je nakon tri tjedna potapanja, a aktivnosti katalaze (CAT), glutation reduktaze (GR) i peroksidaze (POD) pokazale su uzlazni trend s produženjem vremena. Dodatno pod potpunim stresom potapanja, nedostatak ugljičnog dioksida i svjetla smanjuje stopu fotosinteze.

3.2.1.3 Regulatorni mehanizmi fitohormona u odgovoru biljaka na stres od plavljenja

Fitohormoni igraju ključnu ulogu u regulaciji rasta biljaka i mogu integrisati višestruke puteve prenosa signala pod uticajem životne sredine. Utvrđeno je da su neki fitohormoni uključeni u adaptaciju biljaka na stres uzrokovan poplavama, kao što je etilen, giberelin i auksin (Tabela 3.4).

Etilen je fitohormon u obliku plina te teško izlazi iz biljaka u uslovima poplave, što dovodi do njegove brze akumulacije unutar biljke. Povećanje sadržaja etilena potiče stvaranje adventivnog korijenja i aerenhima u biljkama kada su izložene stresu od poplave. Plavljenje pokreće ekspresiju transkripcijskog faktora SPEEDY HYPONASTIC GROWTH, koji zatim aktivira ekspresiju *ACC OXIDASE5* i *ASC* gena, direktno ili indirektno, što dovodi do

povećane biosinteze etilena. Osim toga, *Ethylene Responsive Factor* (ERF) transkripcijski faktori regulisani su etilenom, a egzogeni etilen značajno potiče transkripciju ERF-ova u *Arabidopsis* sp. i *Glicine max*. Dva faktora transkripcije WRKY33 i WRKY12 su uključena u adaptaciju biljaka iz roda *Arabidopsis* na stres pri potapanju. WRKY33 u interakciji s WRKY12 sudjeluje u odgovoru na hipoksiju aktiviranjem ekspresije RAP2.2 člana ERF-VII. Osim toga, prekomjerna ekspresija WRKY33 ili WRKY12 kod biljaka iz roda *Arabidopsis* povećava otpornost na hipoksiju. Ukratko, etilen kao glavni regulator stimuliše nastanak adventivnog korijenja, aerenhima, hiponastije i elongacije izdanaka.

Auksin djeluje kao opći koordinator rasta i razvoja biljaka te učestvuje u procesima prilagođavanja biljnih vrsta izloženih stresu zbog nakupljanja vode. Povećana sinteza auksina indukuje diobe u apikalnom meristemu korijena rezultirajući stvaranjem primordija adventivnog korijenja. OsPIN1 je polarni transporter auksina iz riže i igra važnu ulogu u formiranju adventivnih korijena ovisnih o auksinu; gubitak funkcije OsPIN1 je potisnula razvoj adventivnog korijenja. Dokazano je da tri gena iz porodice *AUXIN RESPONSE FACTOR* (ARF) kooperativno regulišu inicijaciju adventivnog korijenja kod vrsta roda *Arabidopsis*. ARF6 i ARF8 su pozitivni regulatori, dok je ARF17 negativno regulisao stvaranje adventivnog korijenja. Tri auksin inducirana gena iz porodice Gretchen Hagen3 (GH3) (GH3.3, GH3.5 i GH3.6) su neophodna za inicijaciju adventivnog korijenja u hipokotilu biljaka iz roda *Arabidopsis*. Kod biljaka je ovaj protein Gretchen GH3 (GH3) uključen u konjugaciju slobodnog auksina (IAA) i aminokiselina, čime se kontroliše homeostaza auksina.



Tabela 3.4 Pregled uloge hormona u regulaciji odgovora na potapanje

Hormon	Akumulacija	Efekti	Molekularni mehanizmi
Etilen	Brzo se akumulira u biljkama u uslovima poplave	Razvoj adventivnog korijenja Formiranje aerenhima Hiponastični rast, Izduživanje izdanaka	Aktivira transkripcijske faktore poput SPEEDY HYPONASTIC GROWTH, WRKY33 i WRKY12, Povećava ekspresiju gena poput ACC OXIDASE5, ASC.
 Auksin	Povećan sadržaj u uslovima poplave	Razvoj adventivnog korijenja Auksin aktivira apikalne meristeme korijena za pokretanje rasta korijena Gravitropizam korijena	Transporteri auksina: OsPIN1 Transkripcijski faktori: AUXIN RESPONSE FACTOR (ARF) Geni iz porodice GH3
Giberelini (GA)	Igraju ključnu ulogu u raznim aspektima razvoja biljaka	Izduživanje internodija Metabolizam ugljikohidrata Izduživanje izdanaka	GA receptori: GID1 Regulatorni geni: ACE1 (akcelerator) i DEC1 (decelerator) Signalni proteini: SLR1 i SLRL1 djeluju kao represori signalizacije GA kod riže.
Ostali fitohormoni	Citokinini (CK) i Abscisinska kiselina (ABA)	Uključeni su u odgovor biljaka na stres, uključujući toleranciju na poplave	
	Salicilna kiselina (SA)	Učestvuje u otpornosti biljaka na potapanje regulacijom formiranja aerenhima ili razvoja adventivnog korijenja	
	Brasinosteroidi (BR)	Mogu uticati na GA signalizaciju i regulisati izduživanje izdanaka	

Mnoga istraživanja su pokazale da signal auksina sudjeluje u adaptaciji biljaka na stres od plavljenja uglavnom kroz regulaciju stvaranja adventivnog korijenja.

Giberelini, klasa hormona rasta biljaka, igraju ključnu ulogu u različitim aspektima razvoja biljaka. Također je utvrđeno da

giberelini djeluju u adaptaciji biljaka na stres od plavljenja. Slender Rice-1 (SLR1) i SLR1 Like-1 (SLRL1) su represori signalizacije GA u riži. GID1 (*GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1*) je topivi GA receptor i reguliše GA signale te tako utiče na toleranciju potapanja kontrolisanjem potrošnje ugljikohidrata. Dva gena, "akcelerator" ACE1 i "decelerator"

DEC1, antagonistički regulišu produženje internodija zajedno s GA; ACE1, kao protein s nepoznatom funkcijom, uticao je na produženje internodija zajedno s GA, dok je DEC1, kao faktor transkripcije cinkovog prsta, imao suprotnu funkciju koja je ograničavala produženje internodija; ova su dva gena zajedno bila uključena u adaptaciju dubokovodne riže na stres potapanja.

GA uglavnom funkcioniše u adaptaciji biljaka na stres od potapanja kroz modulaciju metabolizma ugljikohidrata i regulaciju produženja internodija (ili drugih organa). Zapravo, u većini slučajeva, GA posreduje u otpornosti biljaka na poplave zajedno s etilenom.

Dokazano je da citokinin i abscisinska kiselina (ABA) imaju ulogu u biljkama protiv stresa uzrokovanog poplavama. Salicilna kiselina (SA) također sudjeluje u otpornosti biljaka na plavljenje. Sadržaj SA u linijama soje otpornim na natapanje značajno se povećao nakon natapanja od 5 ili 10 dana u usporedbi s uslovima bez natapanja, dok sadržaj SA u osjetljivim linijama nije pokazao značajnu promjenu, što implicira da SA posreduje u otpornosti soje na natapanje regulacijom stvaranja aerenhima ili adventivnog korijenja. Za još jedan fitohormon brasinosteroid (BR) dokazano je da može uticati na GA signalizaciju interakcijom sa Sub1A i regulisati izduživanje izdanaka za preživljavanje u uslovima potapanja.

Zapravo, različiti fitohormoni djeluju kooperativno kao odgovor na stres od potapanja. Na primjer, faktor odgovora etilena Sub1A u riži potisnuo je GA signal kako bi spriječio izduživanje izdanaka i potrošnju ugljikohidrata pri potpunom potopljenju. Međutim, usljed djelomičnog potapanja, nakupljanje etilena pridonijelo je

ekspresiji SK1 i SK2, što je olakšalo produženje internodija regulisanjem biosinteze GA ili prenosa GA signala.

3.2.2 Adaptacije biljaka na život u vodenim sredinama

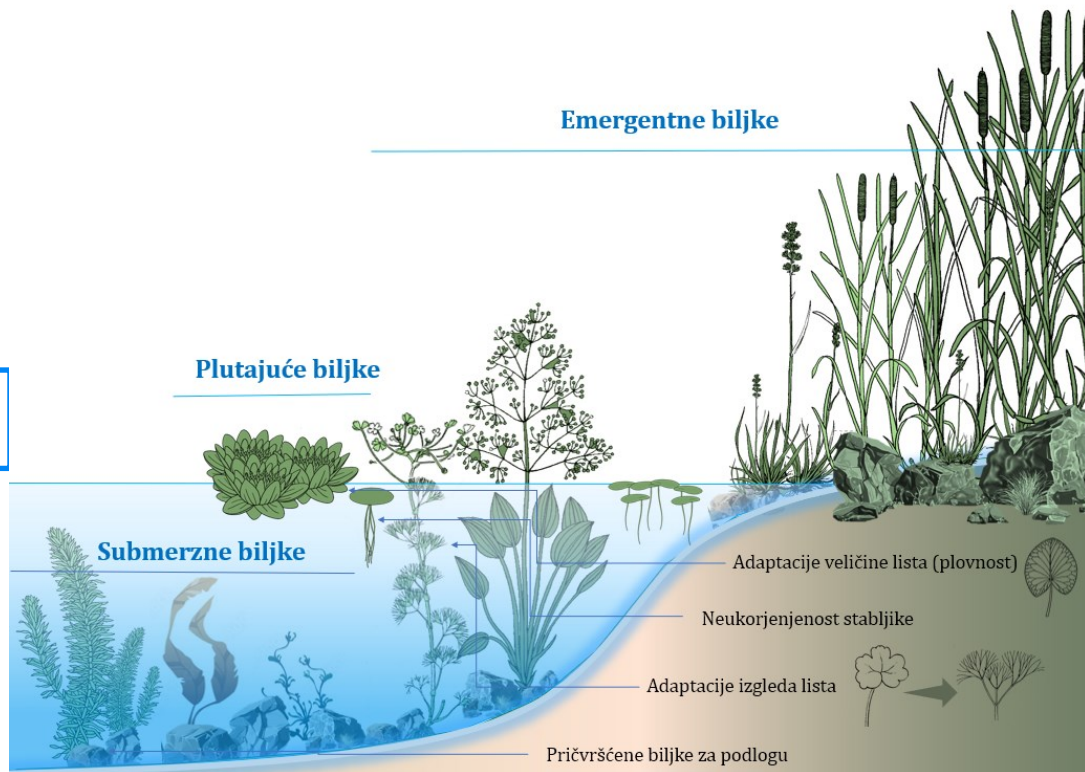
Vodene biljke (hidrofite) naseljavaju širok spektar staništa od slatkovodnih močvara i rijeka do jezerskih i morskih ekosistema. Njihova ekologija i adaptacije odražavaju specifične uslove tih staništa, uključujući potopljenost, hipoksiju, promjene saliniteta i mehaničke sile uzrokovane strujanjem vode. Ove biljke igraju ključnu ulogu u stabilizaciji sedimenta, pročišćavanju vode, pružanju staništa za razne organizme i regulaciji hranjivih tvari u vodenim ekosistemima.

Vodene biljke, prema stepenu potopljenosti, možemo podijeliti na (Slika 3.11):

- **Submerzne** - potopljene biljke (npr. *Ceratophyllum* i *Vallisneria*) koje u potpunosti rastu pod vodom;
- **Emergentne** - izronjene biljke (npr. *Typha angustifolia*, *Phragmites australis*) koje imaju korijenje pod vodom, ali stabljike i listovi izranjaju iznad površine;
- **Plutajuće biljke** (npr. *Eichhornia crassipes*) koje slobodno plutaju na vodi.

Submerzne (submergentne) biljke rastu potpuno ispod površine vode. One su često važne za ekosisteme vodenih sredina jer pružaju stanište za ribe i druge vodene organizme, stabilizuju sediment i poboljšavaju kvalitetu vode. Neke od najčešće poznatih submerznih biljaka uključuju rodove vrsta: *Elodea* (vodena kuga), *Hydrilla*, *Vallisneria* (trakasta trava), *Myriophyllum* (krocanj), *Ceratophyllum* (vodena rogoza).





Slika 3.11 Tipovi vodenih biljaka

Morfološke adaptacije uključuju formiranje aerenhima, tankih izduženih listova te često nemaju kutikulu (ili je jako tanka). S fiziološke strane ove biljke mogu fotosintetizirati pod vodom koristeći male količine dostupnog CO_2 zahvaljujući tankim listovima i visokoj gustoći kloroplasta na površini listova. S obzirom na pritisak vode, nemaju potrebu za jakim potpornim tkivima poput lignina, što omogućava fleksibilnost i smanjenje troškova energije.

Aerenhim je specijalizirano tkivo ispunjeno zračnim prostorima koje omogućava difuziju gasova unutar biljke, posebno prenos kisika. Postoje dva glavna tipa aerenhima:

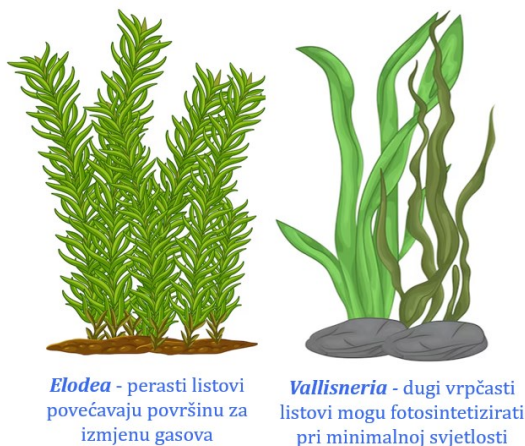
- **Lizigeni aerenhim:** nastaje propadanjem ćelija kroz proces programirane ćelijske smrti (apoptoza). Na primjer, etilen, biljni hormon, indukuje smrt ćelija u korijenju u uslovima hipoksije,

ostavljajući šupljine koje omogućavaju kretanje kisika;

- **Šizogeni aerenhim:** nastaje odvajanjem ćelija tokom razvoja tkiva, stvarajući prostore ispunjene zrakom bez razaranja ćelijskih struktura.

Submerzne biljke imaju tanke listove sa smanjenom kutikulom i redistribucijom kloroplasta prema površini listova, čime se maksimizira fotosintetska aktivnost u uslovima niske svjetlosti (Slika 3.12). Podvodna fotosinteza koristi manje koncentracije CO_2 , smanjujući ovisnost o atmosferskim izvorima gasa. Submerzne biljke igraju ključnu ulogu u održavanju ravnoteže ekosistema vodenih tijela pružajući hranu i sklonište za različite vrste te pomažući u procesima fotosinteze i proizvodnji kisika.

Emergentne biljke imaju korijenje u vodi,



Slika 3.12 Primjeri submerznih biljaka i njihovih adaptacija

dok stabljike i listovi izranjaju iznad površine. Ove biljke često naseljavaju plitke vode i močvare te su izložene različitim ekološkim stresovima poput promjene nivoa vode i mehaničkih sila strujanja. U skladu sa tim, razvile su niz morfoloških adaptacija poput debljih listova i kutikula na dijelovima biljke van vode, u svrhu zaštite od isušivanja.

Imaju lignificirane stabljike koje osiguravaju mehaničku stabilnost u uslovima vjetra i strujanja vode, a neke vrste, poput *Typha angustifolia* i *Zizania latifolia*, formiraju guste grupe kako bi smanjile otpor vode i spriječila fizička oštećenja.

Emergentne biljke koriste aerenhim za prenos kisika (Slika 3.13) iz dijelova biljke van vode ka korijenu koji je potopljen te korijeni ovih biljaka mogu preživjeti razdoblja bez kisika putem anaerobnih metaboličkih procesa.



Plutajuće biljke žive na površini vode ili neposredno ispod nje. Mogu biti slobodno plutajuće ili korijenima povezane s podlogom, pa ih dijelimo na:

- **Slobodno plutajuće** – nemaju kontakt s dnom (npr. *Eichhornia crassipes*, *Lemna* spp.);
- **Plutajuće s korijenjem u sedimentu** – korijenje je fiksirano na dnu, dok listovi



Typha ima velike šuplje stabljike za prenos kisika



Phragmites ima lignificirane stabljike za stabilnost i otpornost na strujanje vode

Slika 3.13 Primjeri emergentnih biljaka i njihovih adaptacija

plutaju na površini (npr. *Nymphaea* spp., *Victoria amazonica*).

Ove biljke igraju ključnu ekološku ulogu u regulaciji ekosistema, poput pročišćavanja vode, pružanja staništa za mnoge organizme i kontrole kvaliteta vode.

Ove biljke posjeduju niz morfoloških prilagodbi koje im omogućavaju plutanje, uključujući razvoj specijaliziranog tkiva - aerenhima. Ovo tkivo ispunjeno je zračnim



prostorima, što im osigurava plutavost i stabilnost na vodi (Slika 3.14). Korijenje kod slobodno plutajućih biljaka je fino i vlaknasto, služi za apsorpciju hranjivih tvari direktno iz vode. Kod biljaka poput lopoča, korijenje je debelo i služi za sidrenje u sedimentu dok listovi i cvjetovi ostaju na površini vode.

Njihovi listovi su široki i ravni čime povećavaju površinu dostupnu za



Eichhornia crassipes - napuhane peteljke bogate aerenhimom omogućavaju plutanje



Ravni listovi i voštana prevlaka - onemogućavaju zadržavanje vode na listovima i lakše plutanje



Lemna - fino i vlaknasto korijenje za apsorpciju hranjivih tvari direktno iz vode



Slika 3.14 Primjeri plutajućih biljaka i njihove adaptacije

fotosintezu i apsorpciju svjetlosti, a listovi plutaju na površini vode zahvaljujući voštanom sloju koji smanjuje zadržavanje vode na samim listovima. Budući da su listovi u kontaktu s atmosferom, stome su smještene na gornjoj strani radi olakšavanja razmjene gasova. Velika gustoća hloroplasta u listovima optimizira efikasnost fotosinteze te se fotosinteza može odvijati i pri nižoj koncentraciji CO₂ zahvaljujući visokoj učinkovitosti listova. Kod plutajućih biljaka koje naseljavaju brakične vode poput vrste *Nymphaea tetragona* ograničava se unos natrija te održavaju homeostazu kalija kako bi smanjile toksičnost soli. Višak natrija mogu nakupljati u peteljka i listovima.

S ekološke strane, plutajuće biljke imaju ulogu u regulisanju temperature vode i smanjenju isparavanja, što je ključno za ekosisteme sa sezonskim fluktuacijama temperature (npr. lopoči). Biljke poput *Eichhornia crassipes* učinkovito apsorbiraju višak hranjivih tvari iz vode, čime smanjuju eutrofikaciju. Listovi plutajućih biljaka služe kao supstrat za mikroorganizme i kao hrana za vodene beskičmenjake.

Posebnu grupu biljaka prilagođenih na život potopljenog korijena u brakičnim i slanim vodama čine mangrove. **Mangrove** su skupina drvenastih biljaka i grmlja koje rastu u području pod uticajem plime i oseke, tropskih i suptropskih obala. One se nalaze u regijama gdje se slana morska voda miješa sa slatkovodnim tokovima, uključujući ušća rijeka, obalne lagune i estuarije. Mangrove su specifične po svojim adaptacijama za preživljavanje u ekstremno stresnim uslovima, uključujući visok salinitet, periodične poplave i nisku dostupnost kisika u sedimentima.

Najveće mangrovske šume nalaze se u Aziji, Africi i Južnoj Americi, uključujući poznata

staništa poput Sundarbana (Bangladeš i Indija) i amazonskog priobalnog područja. Glavni rodovi uključuju *Rhizophora*, *Avicennia*, *Sonneratia* i *Bruguiera*, s vrstama koje su specifično prilagođene lokalnim uslovima. Njihov ekološki značaj ogleda se u tome što korijenski sistemi mangrova sprečavaju eroziju i smanjuju štetu od poplava i olujnih udara. Ove šume pružaju stanište za razne morske vrste, uključujući ribe, rakove i ptice. Mangrove su značajni depoi ugljika, koji pomažu u ublažavanju klimatskih promjena.



S obzirom da mangrove rastu u ekstremnim uslovima na granici između kopna i mora, suočavaju se s visokim salinitetom, čestim poplavama i niskim nivoima kisika u tlu. Da bi preživjele u ovim uslovima, vrste biljaka u mangrovama razvile su niz adaptacija koje uključuju jedinstvene morfološke, anatomske i fiziološke strategije.

Adaptacije korijenskog sistema – jedna od najprepoznatljivijih karakteristika mangrova su njihovi kompleksni korijenski sistemi. Ovi korijeni pružaju stabilnost u mekanim sedimentima, omogućavaju razmjenu gasova i regulaciju soli. Postoji nekoliko tipova korijena prilagođenih različitim uslovima staništa, a to mogu biti:

- **Prop korijeni** - stupasto ili kolumnarno korijenje je korijenje koje izrasta iz horizontalnih grana stabla. Ovo korijenje često podsjeća na duge stupove koji se vertikalno pružaju prema tlu. Pruža stabilnost biljci u muljevitom tlu koje je sklono eroziji. Ovo korijenje može zamijeniti glavno stablo biljke kada stari prop korijeni postanu dovoljno debeli i snažni.
- **Stilt korijeni** - pretstavlja potporno korijenje koje izrasta iz bazalnog čvora glavne stabljike biljke i raste koso ili

horizontalno iznad tla. Karakteristično je za vrste mangrova poput *Rhizophora* spp. (crvene mangrove). Ovo korijenje izrasta iz stabla i grana, šireći se prema dole kako bi se sidrilo u mekanim i muljevitim sedimentima. Stilt korijenje ima izuzetno čvrstu strukturu i djeluje kao "nosač" koji stabilizuje biljku u uslovima visokih plima, jakih vjetrova i erozije tla.



- **Pneumatofore** su vertikalni izraštaji iz korijena prisutni kod vrsta poput *Avicennia* spp., vertikalno rastu iz tla i djeluju kao respiratorni organi. Na njihovoj površini nalaze se lenticule, male porozne strukture koje omogućavaju unos kisika u anaerobnom okruženju. Pneumatofore su opremljene aerenhimom, koji omogućava transport kisika iz atmosferskih dijelova biljke do korijenja. Ovaj sistem pomaže u izbjegavanju hipoksičnih uslova i omogućava biljkama da prežive čak i kada su potpuno poplavljene.

Regulacija soli - vrste biljaka u mangrovama su halofite koje su razvile specijalizirane mehanizme da bi upravljale viškom soli. Kod mnogih vrsta, uključujući *Avicennia* spp., višak soli se aktivno izbacuje kroz sone žlijezde na površini listova. Ove žlijezde osiguravaju da koncentracija soli unutar biljke ostane na nivou koji nije toksičan. Sone žlijezde su specijalizirane strukture na listovima nekih biljaka, uključujući mnoge vrste ekosistema mangrova, koje omogućavaju aktivno izlučivanje viška soli iz biljke. Ove žlijezde su ključna adaptacija koja omogućava biljkama u ekosistemima mangrova preživljavanje u staništima visokog saliniteta, gdje su izložene stresu zbog viška Na^+ i Cl^- jona u vodi i tlu. Solne žlijezde se nalaze na epidermisu (površinskom sloju) listova, najčešće na

donjoj strani, iako se mogu javiti i na gornjoj strani kod određenih vrsta. Sastoje se od specijaliziranih sekretornih ćelija koje su povezane s provodnim tkivima biljke (ksilem i floem). Solne žlijezde, poput onih kod *Avicennia* spp., su višćelijske, obično sastavljene od 6 do 14 ćelija, a uključuju bazalne ćelije odgovorne za prikupljanje soli iz provodnih tkiva biljke i sekretorne ćelije koje aktivno transportuju soli na površinu lista. Mehanizam ekskrecije soli preko listova započinje ulaskom soli u biljku iz tla i transportom kroz ksilem ka listovima. Ovaj transport prati transpiracija, što povećava koncentraciju soli u listovima. Sekretorne ćelije koriste energiju iz ATP-a za prebacivanje Na^+ i Cl^- jona iz ćelija na površinu lista. Taj proces uključuje aktivan transport jona kroz membranske proteine, koji djeluju kao pumpe. Nakon izbacivanja, so se nakuplja u obliku kristala na površini lista, a ti kristali se uklanjaju kišom ili vjetrom, čime se smanjuje opterećenje biljke. Eliminacija viška soli omogućava biljkama da apsorbuju vodu iz tla s visokim salinitetom bez rizika od osmotskog šoka ili dehidracije.

Osim aktivnog izlučivanja soli, korijeni mangrova imaju sposobnost isključivanja soli pri unosu vode. Ovaj proces se odvija na membranama korijenskih ćelija koje djeluju kao barijere, omogućavajući unos vode, ali sprečavajući ulazak Na^+ jona. Nadalje, mangrove akumuliraju osmolite poput prolina i šećera u ćelijama, čime povećavaju osmotski potencijal i sprečavaju dehidraciju u uslovima sonog stresa.

Adaptacije na poplave i hipoksiju - anaerobni uslovi u sedimentima gdje vrste u mangrovama rastu, predstavljaju još jedan izazov. Kako bi se nosile s nedostatkom kisika, vrste biljaka u ekosistemima mangrova su razvile adaptacije koje

uključuju lenticеле i aerenhim. Lenticеле su male pore na korijenju i stabljikama koje omogućavaju unos kisika iz atmosfere. Ove pore su često praćene razvojem slojeva tkiva koji sprečavaju prodor vode, osiguravajući da kisik može nesmetano prolaziti do unutrašnjih tkiva, ali sprečavaju gubitak vode. Aerenhim, specijalizirano tkivo bogato zračnim prostorima, čini veliki dio volumena korijena. Ovaj sistem omogućava kisiku da se difuzno kreće iz atmosferskih dijelova biljke do podzemnih korijena. Kod nekih vrsta, kisik se može ispuštati u okolni sediment, smanjujući toksičnost anaerobnih uslova i potičući mikrobiološku aktivnost u tlu.

Pneumatofore su specijalizirane strukture kod određenih vrsta mangrova, poput *Avicennia* spp. i *Sonneratia* spp., koje omogućavaju biljkama da prežive u anaerobnim uslovima tla. Pneumatofore su vertikalni korijeni koji izrastaju iz horizontalnih korijena zakopanih u tlu. Izgledaju poput malih stubova ili konusa, a njihova visina obično varira od nekoliko centimetara do jednog metra, ovisno o vrsti i uslovima staništa (Slika 3.15).

Lenticеле su često smještene iznad nivoa tla kako bi izbjegle začepjenje muljem ili vodom tokom plime. Tokom oseke, pneumatofore su izložene zraku, što omogućava da kisik ulazi kroz lenticеле. Kisik se iz atmosfere difuzno kreće kroz aerenhim do podzemnih korijena. Ovaj sistem omogućava aerobnu respiraciju u korijenju, čak i kada je tlo zasićeno vodom i bez kisika. Dio kisika prenesenog kroz pneumatofore difuzno izlazi u okolni sediment kroz korijenski sistem. Ovaj proces smanjuje anaerobne uslove u sedimentu, omogućavajući korisnim mikroorganizmima da razgrađuju organske tvari i smanjuju toksične spojeve. Pneumatofore također omogućavaju izbacivanje gasova poput CO₂ i

metana, koji nastaju anaerobnom razgradnjom u sedimentima.

Morfološke i anatomske adaptacije - listovi kod vrsta u mangrovama su još jedna adaptacija njihovoj ekstremnoj životnoj sredini. Obično su mali, kožasti i prekriveni debelim voštanim slojem kako bi se smanjio gubitak vode transpiracijom. Mnogi listovi imaju i duboke stome koje dodatno smanjuju gubitak vode. Kod nekih vrsta, poput *Rhizophora* spp., listovi su također u stanju skladištiti višak soli u vakuolama kako bi smanjili njezin uticaj na vitalne funkcije ćelije.



Strategije reprodukcije - vrste biljaka u ekosistemima mangrova su razvile jedinstvenu reproduktivnu strategiju poznatu kao viviparija. Kod ove strategije, sjeme klija dok je još uvijek pričvršćeno za matičnu biljku, formirajući sadnicu koja je spremna za rast čim padne u tlo. Ova adaptacija osigurava visoku stopu preživljavanja u nestabilnim uslovima, gdje se klasično sjeme možda ne bi moglo uspješno ukorijeniti. Umjesto da sjeme padne na tlo ili vodu, ono klija dok je još uvijek pričvršćeno za plod na biljci. Ovo omogućava klijancu da se razvija u relativno stabilnim uslovima, zaštićen od stresa iz životne sredine. Klijanac raste iz sjemena i razvija osnovne strukture: primarni korijen, izdanke i listove (formiranje propagule). Kada propagula dostigne odgovarajuću veličinu i težinu, odvaja se s matične biljke i pada u okolnu vodu ili sediment. U vodi propagula pluta zahvaljujući svojim prilagodljivim fiziološkim svojstvima. Propagula se može usidriti u sediment čim pronađe pogodno stanište. Razvoj korijenskog sistema omogućava brzo uspostavljanje biljke u novoj životnoj sredini.



Stilt korijeni – potporno korijenje



Prop korijeni – stupasto zračno korijenje



Pneumatofore – vertikalni izraštaji iz korijena

Slika 3.15 Prikaz različitih adaptacija korijena mangrova

Rhizophora spp. (crvene mangrove): kod ove vrste propagule su velike i cilindrične koje padaju u vodu i plutaju dok ne pronađu odgovarajući sediment za ukorjenjivanje. Ove propagule mogu preživjeti u vodi i do nekoliko mjeseci, čime se osigurava širenje vrste na širokom području.

Avicennia spp. (crne mangrove): iako pokazuje oblik pseudoviviparije, kod ove vrste sjeme počinje klijati unutar ploda, ali ne razvija potpunu propagulu dok se plod ne odvoji od biljke. Klijanci se brzo razvijaju nakon što padnu na tlo. *Bruguiera* spp.:

propagule su kraće i deblje, a ukorjenjivanje se često događa odmah nakon pada, posebno u muljevitim sedimentima. Mangrove su ključni ekosistemi smješteni na granici između kopna i mora, igrajući vitalnu ulogu u očuvanju ekološke ravnoteže i pružanju ekosistemskih usluga. Stabiliziraju obale, smanjujući eroziju i štiteći obalna područja od olujnih udara i poplava. Njihov kompleksan korijenski sistem pruža stanište za razne vrste riba, rakova i ptica. Osim toga, djeluju kao značajni depoi ugljika, pohranjujući velike količine ugljika u svom tlu i vegetaciji, čime doprinose ublažavanju

Sažetak – adaptacije biljaka na promjene vlage

Biljke su razvile širok spektar adaptacija kako bi preživjele u uslovima promjenjive dostupnosti vlage, uključujući nedostatak vode (sušu), višak vode (poplave i preplavljivanje), ali i život u potpuno vodenim sredinama. Ovi stresovi, pogoršani klimatskim promjenama, uzrokuju značajne fiziološke, morfološke i molekularne promjene, dok adaptacije omogućavaju biljkama da prebrode nepovoljne uslove i održe vitalne funkcije.

Adaptacije biljaka na manjak vlage (sušu) uključuju morfološke strategije, poput smanjenja površine listova, razvoja voskastih slojeva ili dlakavosti. Korijenski sistem biljaka postaje dublji i razgranatiji, omogućavajući dosezanje podzemnih voda. Fiziološki odgovori obuhvataju zatvaranje stoma, regulisano hormonima poput abscisinske kiseline (ABA). Osmotsko prilagođavanje omogućava biljkama da zadrže vodu kroz akumulaciju osmolita poput prolina, glicin betaina i šećera. Biohemijski i molekularni odgovori uključuju aktivaciju antioksidativnih enzima (SOD, CAT, APX) za neutralizaciju reaktivnih vrsta kisika (ROS), kao i promjene u ekspresiji gena koji omogućavaju sintezu proteina specifičnih za otpornost na sušu, poput LEA proteina i akvaporina.

Adaptacije biljaka na višak vlage (poplave i preplavljivanje) omogućavaju preživljavanje u uslovima hipoksije ili anoksije. Biljke razvijaju aerenhim, specijalizirano tkivo koje omogućava unutrašnju difuziju kisika kroz međucelijske prostore. Adventivni korijeni olakšavaju apsorpciju hranjivih tvari, dok barijere za radialni gubitak kisika (ROL) smanjuju difuziju kisika iz korijena u sediment. Fitohormoni, poput etilena, potiču elongaciju izdanaka i stvaranje adventivnih korijena, omogućavajući biljkama da se prilagode preplavljivanju. Uz fiziološke odgovore, biohemijski mehanizmi uključuju povećanu aktivnost antioksidativnih enzima kako bi se smanjila oksidativna oštećenja nakon reoksigenacije tkiva.

Adaptacije biljaka na život u vodi karakteristične su za hidrofitne vrste, uključujući submerzne, emergentne i plutajuće biljke. Submerzne biljke, poput vrsta iz roda *Eelodea* i *Vallisneria*, razvile su tanke listove s visokom gustoćom hloroplasta, omogućavajući efikasnu fotosintezu u uslovima smanjene svjetlosti. Emergentne biljke, poput trske (*Phragmites australis*), koriste aerenhim za transport kisika do korijena. Plutajuće biljke, poput lopoča (*Nymphaea* spp.), imaju široke listove s voštanim slojem koji smanjuje apsorpciju vode i omogućavaju plutanje, dok njihovi korijeni apsorbiraju hranjive tvari direktno iz vode. Adaptacije mangrova na ekstremne uslove uključuju adaptacije na visok salinitet, periodične poplave i hipoksiju tla. Biljne vrste u ekosistemima mangrova aktivno izlučuju višak soli putem specijalizovanih žlijezda na listovima ili skladište sol u vakuolama kako bi smanjile osmotski stres. Listovi mangrova imaju voštani sloj i duboke stome koje smanjuju gubitak vode transpiracijom. Njihova strategija reprodukcije, viviparija, omogućava klijanje sjemena dok je još na matičnoj biljci, povećavajući šanse za ukorjenjivanje sadnica u nestabilnim obalnim sedimentima.

Biljke stupaju u interakciju s mineralima u tlu putem svojih korijenskih sistema. Ovi procesi su ključni za rast i razvoj biljaka jer im omogućavaju da dobiju esencijalne hranljive tvari. Korijeni biljaka su glavna tačka kontakta sa tlom i korijenske dlačice povećavaju površinu za apsorpciju. Transport mineralnih jona se odvija putem procesa aktivnog transporta i difuzije. Aktivni transport zahtijeva energiju (ATP) za pomjeranje jona protiv koncentracionog gradijenta, dok difuzija koristi gradijent koncentracije da joni pređu iz tla u korijen.

4.1 Apsorpcija mineralnih jona iz tla putem korijena

Apsorpcija mineralnih jona iz tla ključan je proces za rast i razvoj biljaka. Biljke apsorbiraju razne mineralne jone iz tla kroz korijenje, a ovi joni se zatim koriste u mnogim biološkim procesima, uključujući fotosintezu, sintezu proteina i izgradnju ćelijskih zidova. Postoji nekoliko mehanizama koji su uključeni u apsorpciju mineralnih jona iz tla.

Pasivna apsorpcija: ovaj mehanizam ne zahtijeva potrošnju energije od strane biljke. Mineralni joni se kreću iz područja visoke koncentracije u područje niske koncentracije kroz polupropusne membrane ćelija korijena. Pasivna apsorpcija ovisi o gradijentu koncentracije između tla i ćelija korijena. Primjeri pasivne apsorpcije

uključuju apsorpciju NO_3^- i fosfata i to u formi dihidrogen fosfatnog jona (H_2PO_4^-). Pasivna apsorpcija se može odvijati na dva načina:

- **Koncentracioni gradijent:** mineralni joni se kreću iz područja visoke koncentracije u tlu prema područjima niske koncentracije unutar korijena. Ovaj proces ne zahtijeva energiju jer se joni kreću duž koncentracionog gradijenta;
- **Olakšana difuzija:** određeni transportni proteini u membrani korijenovih ćelija omogućavaju prolaz specifičnih jona kroz membranu. Ovi proteini su specifični za određene jone, što omogućava selektivnu apsorpciju.

Aktivna apsorpcija: ovaj mehanizam zahtijeva potrošnju energije od strane biljke u obliku ATP-a. Mineralni joni se aktivno transportuju protiv gradijenta koncentracije, od područja niske koncentracije u područje visoke koncentracije. Aktivna apsorpcija koristi se za apsorpciju mineralnih jona koji su u niskoj koncentraciji u tlu ili koji su prisutni u negativnom naboju. Primjeri aktivne apsorpcije uključuju apsorpciju K^+ i Ca^{2+} jona. Dva mehanizma aktivne apsorpcije minerala se mogu javljati:

- **Protonske pumpe** koje generišu gradijent – proton pumpe koriste energiju (ATP) za izbacivanje protona (H^+) iz ćelija korijena, stvarajući elektrohemijski gradijent. Ovaj gradijent pomaže u pokretanju drugih transportnih mehanizama, poput simporta i antiporta;

Simport i antiport:

- **simport:** transportni protein koji omogućava ulazak jona u ćeliju zajedno s protonima. Na primjer, NO_3^- mogu ući u ćeliju zajedno s H^+ jonima;
- **antiport:** transportni protein koji omogućava zamjenu jednog jona za drugi. Na primjer, unos K^+ može biti povezan s izbacivanjem H^+ jona.

Faktori sredine imaju značajnu ulogu u apsorpciji mineralnih jona, a neki od značajnijih efekata sredine kao i neki drugi efekti su:

- **pH tla** utiče na dostupnost mineralnih jona u tlu. Većina mineralnih jona je dostupnija biljkama u neutralnom pH rasponu (pH 6,0-7,0);
- **Temperatura** utiče na brzinu hemijskih reakcija i stoga utiče na brzinu apsorpcije mineralnih jona. Više temperature obično poboljšavaju apsorpciju;
- **Vlažnost tla** utiče na dostupnost mineralnih jona i na brzinu difuzije jona kroz korijenje. Optimalna vlažnost tla za apsorpciju mineralnih jona obično je oko 50% kapaciteta polja;
- **Različite vrste biljaka** imaju različite sposobnosti apsorpcije mineralnih jona;
- **Anatomija korijena:** struktura i fiziologija korijenskog sistema mogu uticati na apsorpciju mineralnih jona;
- **Fiziološko stanje biljke:** faktori poput rasta, razvoja i stresa mogu uticati na apsorpciju mineralnih jona.

Nakon apsorpcije, minerali se transportuju kroz biljku putem ksilema, provodnog tkiva koje prenosi vodu i rastvorene minerale iz korijena prema listovima i drugim dijelovima biljke. Proces transpiracije stvara potisak koji vuče vodu i minerale kroz ksilem. Floem

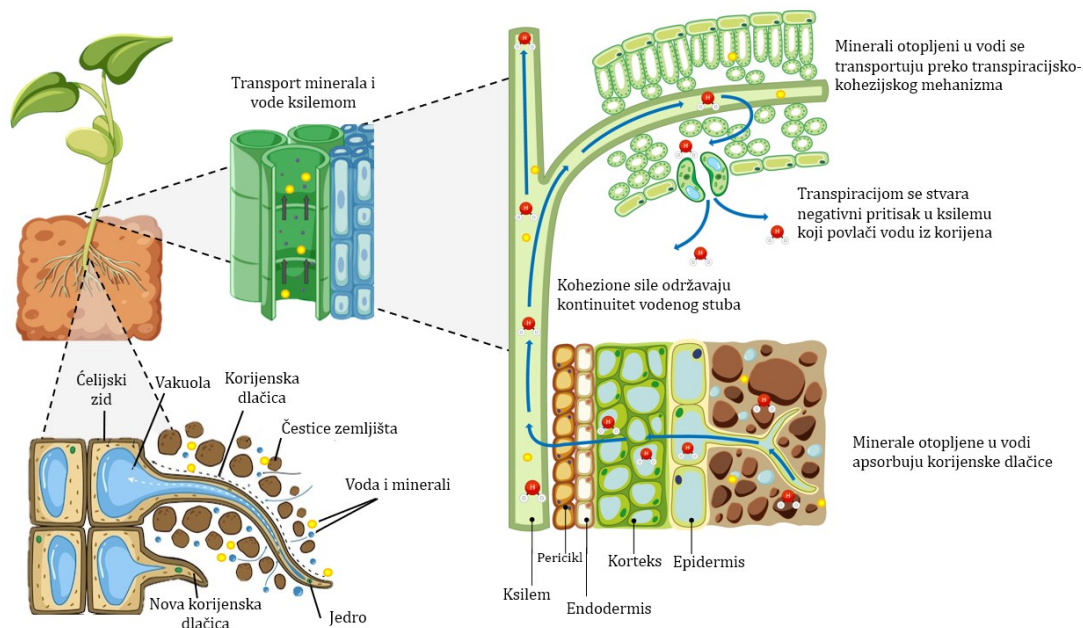
prenosi proizvode fotosinteze, kao i neke minerale unutar biljke. Biljke mogu reciklirati minerale iz starijih listova i tkiva prema novim rastućim dijelovima. Usvajanje minerala u biljkama, pomoću sila kohezije i transpiracije, temelji se na procesu koji omogućava kretanje vode i otopljenih hranjivih tvari (uključujući minerale) kroz ksilem i često se naziva transpiracijsko-kohezijski mehanizam.

Transpiracija je proces gubitka vode u obliku vodene pare kroz stome na listovima. Ovaj proces stvara negativni pritisak u ksilemu, koji omogućava usisavanje vode iz korijena prema listovima. Kako voda isparava iz mezofila u listovima, dolazi do povlačenja vode prema gore. Kohezija je svojstvo molekula vode da se međusobno privlače putem vodikovih veza. Ove veze omogućavaju kontinuirani stub vode unutar ksilema, sprečavajući njegovo prekidanje uslijed povlačenja izazvanog transpiracijom. Adhezija, ili privlačenje molekula vode prema zidovima ksilema, dodatno stabilizira stub vode. Molekule vode prijanjaju na unutrašnju površinu ksilemskih ćelija, pomažući pri održavanju kretanja vode (Slika 4.1). Najvažniji minerali za biljke mogu se podijeliti u dvije skupine makroelemente i mikroelemente.

Makroelementi - su hranjive tvari koje biljke trebaju u relativno velikim količinama. Oni su ključni za osnovne fiziološke i metaboličke procese u biljci, uključujući rast, fotosintezu i sintezu proteina, a uključuju (Slika 4.2):

- **Azot:** važan sintezu aminokiselina, nukleinskih kiselina i klorofila. Nedostatak može dovesti do zaostajanja u rastu, žutila listova i smanjene plodnosti;





Slika 4.1 Prikaz transpiracijsko-kohezijskog mehanizma usvajanja minerala

- **Fosfor:** važan je za formiranje ćelijskih membrana, skladištenje energije i fotosintezu. Nedostatak P može dovesti do slabijeg rasta, slabo razvijenih korijena i ljubičastih listova;
 - **Kalij:** potreban je za aktiviranje enzima, regulaciju vodnog balansa i transport ugljikohidrata. Nedostatak K može dovesti do slabljenja stabiljike, uvijanja listova i smanjene otpornosti na bolesti;
 - **Kalcij:** važan je za izgradnju ćelijskog zida, aktiviranje enzima i signalizaciju u biljkama. Nedostatak Ca može dovesti do slabljenja ćelijskog zida, ometanog rasta korijena i oštećenja ploda;
 - **Magnezij:** središnji je atom u molekuli hlorofila i potreban je za fotosintezu. Nedostatak Mg može dovesti do hloroze listova, slabljenja fotosinteze i smanjenog rasta.
- Mikroelementi** – su hranjive tvari koje biljke trebaju u malim količinama, ali su jednako važne za njihov pravilan rast i razvoj. Oni djeluju kao sastavni dijelovi enzima te obuhvataju (Tabela 4.1):
- **Bor:** važan je za transport ugljikohidrata, rast ćelijskog zida i reprodukciju. Nedostatak B može dovesti do ometanog rasta, slabo razvijenih plodova i neplodnosti;
 - **Hlor:** potreban je za fotosintezu, osmozu i otpornost na bolesti. Nedostatak Cl može dovesti do slabljenja fotosinteze, uvijanja listova i smanjene otpornosti na bolesti;
 - **Mangan:** važan je za aktiviranje enzima, fotosintezu i otpornost na bolesti. Nedostatak dovodi do hloroze listova, usporenog rasta i smanjene otpornosti na bolesti;
 - **Bakar:** potreban je za fotosintezu, disanje i metabolizam ugljikohidrata. Nedostatak Cu može dovesti do hloroze listova, usporenog rasta i ometanog razvoja ploda;
 - **Cink:** važan je za aktiviranje enzima, sintezu biljnih hormona i otpornost na bolesti. Nedostatak Zn može dovesti do hloroze listova, slabljenog rasta i

N Nedostatak: smanjen rast, žućkasti listovi, smanjena plodnost. Apsorpcijska forma: nitrati jon (NO_3^-), amonijak (NH_4^+). Prilagodbe: - povećanje efikasnosti korištenja nitrogena: biljke recikliraju nitrogen iz starijih tkiva. - simbiotske veze sa nitrogen-fiksirajućim bakterijama (npr. rizobije). Primjeri prilagodbi: <i>Pisum sativum</i>: reciklira nitrogen iz starijih listova za rast novih listova i cvjetova. <i>Vicia faba</i>: formira čvoriće sa rizobijama za fiksaciju atmosferskog nitrogena.	K Nedostatak: slabljenje stabljike, uvijanje listova, smanjena otpornost na bolesti. Apsorpcijska forma: kalijev jon (K^+). Prilagodbe: - povećanje osjetljivosti na kalij: povećan broj transportera kalija u korijenskim ćelijama. - unutrašnja redistribucija: efikasnija upotreba i preraspodjela kalija unutar biljke. Primjeri prilagodbi: <i>Helianthus annuus</i>: ima visoku koncentraciju transportera kalija. <i>Citrus sinensis</i>: reciklira kalij iz starijih listova za rast novih.
 P Nedostatak: zaustavljen rast, slabo razvijeni korijeni, ljubičasto lišće. Apsorpcijska forma: fosfatni jon (H_2PO_4^-, HPO_4^{2-}). Prilagodbe: - izlučivanje organskih kiselina: rastvaranje fosfata u tlu za bolju dostupnost. - povećana aktivnost mikorize: korištenje mikoriznih gljiva za apsorpciju fosfora. Primjeri prilagodbi: <i>Triticum aestivum</i>: luči limunsku kiselinu za rastvaranje fosfata. <i>Zea mays</i>: formira simbiozu s mikoriznim gljivama (<i>Glomus spp.</i>).	Ca Nedostatak: slabljenje ćelijskog zida, ometani rast korijena, oštećenje ploda. Apsorpcijska forma: Kalcijev jon (Ca^{2+}). Prilagodbe: - održavanje ćelijskog zida: sinteza molekula za stabilizaciju ćelijskih zidova. - transport kalcija: poboljšani transport i skladištenje kalcija unutar biljke. Primjeri prilagodbi: <i>Pisum sativum</i>: sintetizira kalcij-vezujuće proteine za stabilizaciju ćelijskih zidova. <i>Citrus sinensis</i>: ima efikasan sistem transporta kalcija unutar biljke.
Mg Nedostatak: hloroza listova, slabljenje fotosinteze, smanjen rast. Apsorpcijska forma: magnezijev jon (Mg^{2+}). Prilagodbe: - sinteza hlorofila: efikasno korištenje magnezija za sintezu hlorofila. - redistribucija magnezija: efikasnija preraspodjela magnezija iz starijih listova. Primjeri prilagodbi: <i>Solanum tuberosum</i>: održava fotosintetski kapacitet u uvjetima nedostatka magnezija. <i>Citrus sinensis</i>: reciklira magnezij iz starijih listova za rast novih.	S Nedostatak: smanjen rast, žućkasti listovi, smanjena plodnost. Apsorpcijska forma: sulfatni jon (SO_4^{2-}). Prilagodbe: - sinteza sumpornih aminokiselina: poboljšana sinteza i recikliranje sumpornih spojeva. Primjeri prilagodbi: - biljke generalno poboljšavaju sintezu proteina bogatih sumporom za adaptaciju.

Slika 4.2 Prikaz simptoma nedostataka makroelemenata i adaptaciji biljaka

ometanog razvoja ploda;

- Molibden:** potreban je za fiksaciju azota kod mahunarki i metabolizam nitrata. Nedostatak Mo može dovesti do usporenog rasta i žućkastih listova kod mahunarki.

Pored mikro i makroelemenata biljke koriste i neke elemente u tragovima, poput kobalta

(Co), nikla (Ni), vanadija (V) i silicija (Si). Potreba biljaka za elementima u tragovima može varirati ovisno o vrsti biljke, fazi rasta i uslovima sredine.

4.2 Dinamika ugljika i nutrijenata

Primarni makronutrijenti u biljnoj ishrani su N, P i K dok se u sekundarne makronutrijene ubrajaju Mg, Ca i S. Usvajanje nutrijenata iz tla putem korijena biljke zavisi od brojnih faktora kao što su: fizičko-hemijske osobine tla, mikrobna aktivnost u tlu, genetske, morfološke i fiziološke osobine same biljke itd. Nutrijenti u tlu su prisutni u različitim i promjenljivim oblicima koji određuju njihovu dostupnost biljkama pa tako razlikujemo mobilne i rezervne oblike nutrijenata.

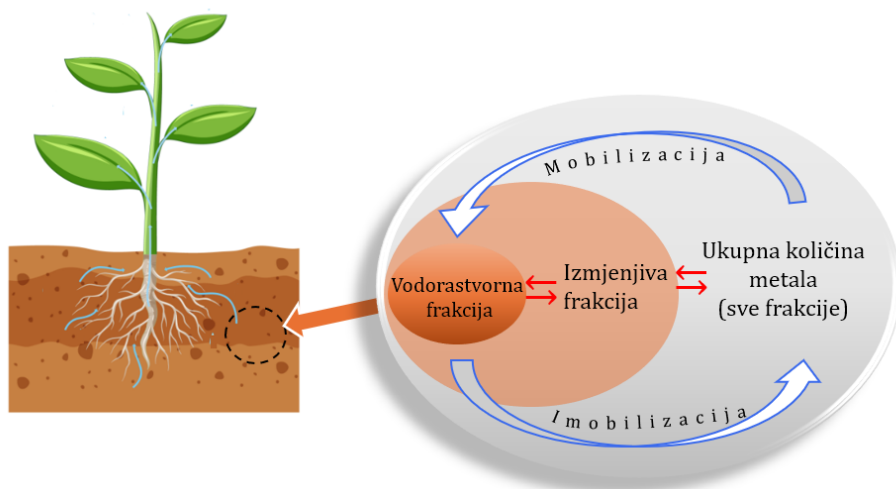
Mobilni oblici jesu one forme elementa koje su vezane na površinu čvrste faze tla slabim elektrostatskim silama i kao takve mogu stupiti u reakcije izmjene sa jonima iz rastvora tla kao i vodorastvorne forme koje ujedno predstavljaju i najmobilniji oblik nutrijenta.

U rezervne oblike ubrajaju se one forme elementa koje su hemijskim vezama vezane u čvrstoj fazi tla, ne usvajaju se u takvom

obliku i njihova rastvorljivost u vodi je slaba i spora. Izmjene pojavnih oblika nutrijenata u tlu definišu njihovu dinamiku koja podrazumijeva najčešće tri procesa: mobilizaciju, imobilizaciju i fiksaciju. Do promjene u dinamici nutrijenata uglavnom dolazi zbog promjene koncentracije jona u tečnoj fazi odnosno rastvoru tla. Biogeochemijski ciklus nutrijenata u tlu uključuje još i komponente unosa i gubitka hranljivih tvari iz tla, što je shematski predstavljeno na slici 4.3.

Obzirom da je dinamika nutrijenata povezana, između ostalog, sa rastvorom tla korisno je spomenuti procese hidratacije i hidrolize: svaki jon je u vodenom rastvoru okružen slojem molekula vode koje su vezane za jon jon-dipolnom kao i kovalentnom vezom. Taj proces vezanja vode na jone naziva se hidratacija. Svaki jon je u vodenom rastvoru hidratiziran, a stepen hidratacije zavisi od veličine jona i njegovog naboja.

Što je jon manji i njegov naboj veći to je jače hidratiziran. Zbog toga su katjoni jače hidratizirani od anjona. Hidratacija može biti



Slika 4.3 Podjela i odnos količine i oblika nutrijenata u tlu prema njihovoj bioraspoloživosti

Tabela 4.1 Simptomi nedostatka i značaj mikroelemenata za biljke

Mineral	Značaj	Simptomi nedostatka	Apsorpcijska forma
Bor (B)	Transport ugljikohidrata, rast čelijskog zida i reprodukcija	Slabljenje rasta, ometani razvoj ploda, neplodnost	Borna kiselina (H_3BO_3)
Hlor (Cl)	Fotosinteza, osmoza i otpornost na bolesti	Slabljenje fotosinteze, uvijanje listova, smanjena otpornost na bolesti	Hloridni jon (Cl^-)
Mangan (Mn)	Aktiviranje enzima, fotosinteza i otpornost na bolesti	Hloroza listova, oslabljen rast, smanjena otpornost na bolesti	Mangan (II) jon (Mn^{2+})
Bakar (Cu)	Fotosinteza, disanje i metabolizam ugljikohidrata	Hloroza listova, oslabljen rast, ometani razvoj ploda	Bakreni jon (Cu^{2+})
Cink (Zn)	Aktiviranje enzima, sinteza biljnih hormona i otpornost na bolesti	Hloroza listova, slabljen rast, ometani razvoj ploda	Cinkov jon (Zn^{2+})
Molibden (Mo)	Fiksacija azota kod mahunarki i metabolizam nitrata	Slabljen rast, žučkasti listovi kod mahunarki	Molibdatni jon (MoO_4^{2-})



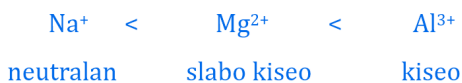
toliko jaka da joni pri ugrađivanju u kristalnu rešetku ulaze kao akvakompleksni joni pri čemu nastaju hidrati. Tako se ugrađuju u kristalnu rešetku modre galice akvakompleksni joni $\text{Cu}(\text{H}_2\text{O})_4^{2+}$ i $(\text{SO}_4) \cdot (\text{H}_2\text{O})^{2-}$ i nastaje bakar(II) sulfat pentahidrat formule $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$.

Hidratisani katjoni, pogotovo viševalentni, u vodenom rastvoru se ponašaju kao kiseline i otpuštaju vodikove jone (H^+ , tj. hidratizirani proton, hidronijum jon H_3O^+):



Hidratizirani aluminijev jon je toliko jaka kiselina da reaguje protolitički i sa vrlo jakim bazom kakva je voda. Zbog toga rastvori aluminijevih soli reaguju kiselo (hidroliza). Protolitičke reakcije metalnih katjona sa vodom (hidroliza) zavise od naboja i veličine katjona. Metalni joni jače

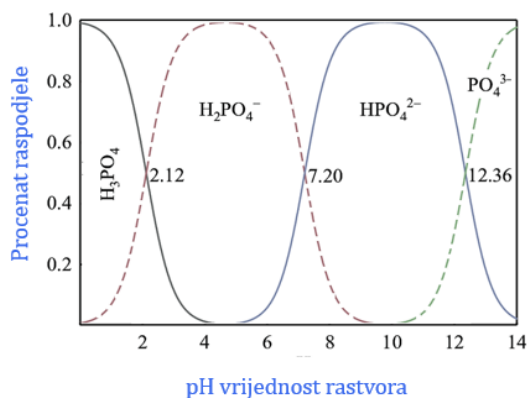
hidroliziraju (djeluju kao jače kiseline) što im je naboj veći i radijus manji. Tako npr., zbog porasta naboja katjona kiselost raste u nizu:



Hidratisani katjoni alkalnih metala (Li^+ , Na^+ , K^+) nemaju kisele osobine i njihovi vodeni rastvori su neutralni.

4.2.1 Dinamika fosfora u tlu

Jedna od glavnih uloga fosfora u tlu je skladištenje i prenos energije. Visoko energentske fosfatne veze u molekulama kao što su adenzin trifosfat (ATP) i adenzin difosfat (ADP) pokretači su gotovo svih biokemijskih reakcija u biljkama. Fosfor je također i dio važnih strukturnih komponenti



Slika 4.4 Raspodjela fosfatnih oblika u zavisnosti od pH rastvora

kao što su nukleinske kiseline, fosfolipidi i koenzimi. Fosfor u tlu potiče iz procesa trošenja matičnih stijena, prvenstveno apatita. Organske forme fosfora u tlu uglavnom su povezane sa fitinskom kiselinom. Što se tiče oblika koje biljke mogu usvojiti putem korijena to su anorganske forme fosfora i to $H_2PO_4^-$ i HPO_4^{2-} .

Obzirom da se radi o anjonima poliprotone kiseline, raspodjela pojedinih fosfatnih oblika jako je zavisna od pH rastvora, što je predstavljeno na slici 4.4. Iz navedenog je vidljivo da u kiselj sredini, do pH 5, u rastvoru preovladavaju samo oblici H_3PO_4 (fosfatna kiselina) i $H_2PO_4^-$, dok su u baznoj sredini, pH > 9, prisutni HPO_4^{2-} (hidrogen fosfatni joni) i PO_4^{3-} (fosfatni joni). Oblici fosfora dostupni biljkama za usvajanje preovladavaju u području pH od približno 5 do 9. Iz ovoga je jasno da na pojavne oblike fosfora koji su biopristupačni veliki uticaj ima pH rastvora. Također, iz dijagrama je vidljivo da pri jednom datom pH, u rastvoru su prisutna dva fosfatna oblika, odnosno svaki od ovih parova predstavljaju puferski sistem.

Primarna forma ortofosfata dominira u tlima sa pH nižim od 7,2. Međutim, ukoliko je pH

niža od 4 može doći do smanjenja sadržaja biopristupačnog fosfora usljed taloženja u formi Al-fosfata jer je koncentracija hidratisanog jona Al u kiselim tlima povećana. Fosfor se iz rastvora tla može gubiti taloženjem u obliku teško rastvornih fosfata Ca i Mg što se dešava u alkalnoj sredini.

Pored toga, sorpcija fosfata na čvrstoj fazi tla je mehanizam koji je odgovoran za smanjenje biodostupne količine fosfora. Obzirom da su ortofosfati anjoni, adsorpcija se ostvaruje na površini oksida/hidroksida Fe i aluminija (Al). Za fosfatni anjon je karakteristična specifična adsorpcija pri čemu je jon hemijski vezan na površinu čvrste faze i kao takav nije podložan izmjeni sa jonima iz rastvora tla. Specifična adsorpcija je minimalno reverzna i uglavnom rezultira gubitkom jona iz rastvora tla, a time i značajnom redukcijom bioraspoloživosti jona.

Zbog izražene adsorpcije i taloženja u formi malo rastvornih fosfata, gubici fosfora ispiranjem iz tla su minimalni osim kod pjeskovitih tala u kojima je sadržaj koloidne frakcije kao nosioca sorpcionih procesa nizak.

Mikrobne aktivnosti u rizosferi mogu poboljšati dostupnost fosfora rastvaranjem Fe- i Al-vezanog fosfora kompleksiranjem ili helatiranjem. Korijen biljke može putem izlučivanja organskih kiselina doprinijeti povećanju sadržaja bioraspoloživog fosfora rastvaranjem hidroksiapatita.



4.2.2 Dinamika kalija u tlu

Za razliku od većine nutrijenata, K nije dio strukturnih komponenti, ali ima važnu ulogu u procesima koji su vitalni za rast biljke kao što su aktivacija enzima, transport šećera i bilans vode. Kalij se u tlu javlja u tečnoj fazi, zatim kao izmjenljivi, fiksirani i u sastavu primarnih minerala.

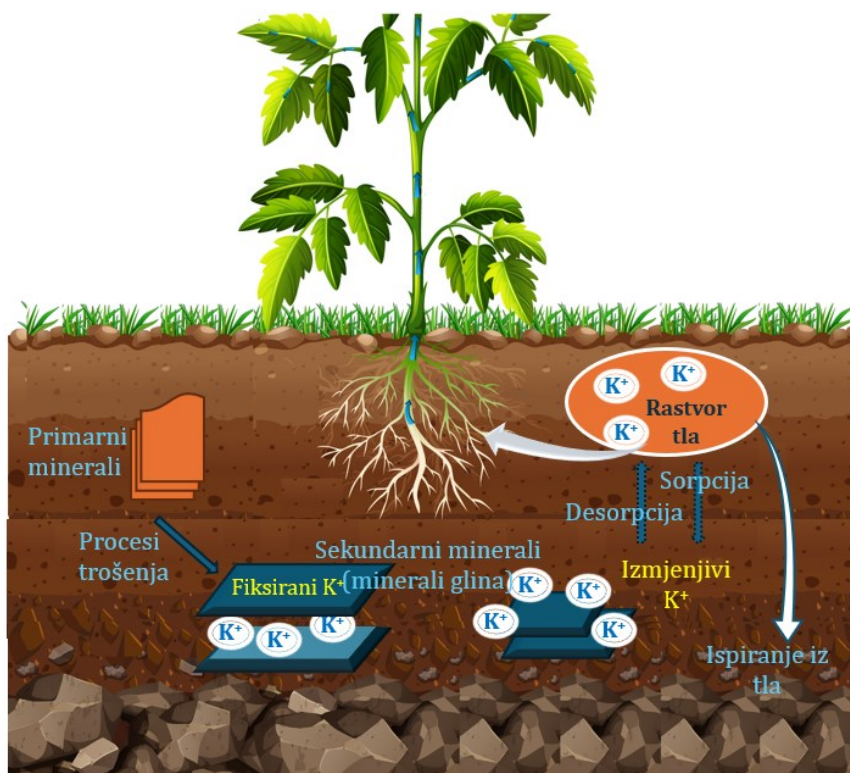
Biljke usvajaju K isključivo u formi K^+ jona koji je i jedini oblik kalija u rastvoru tla. Kada se u rastvoru tla snizi koncentracija K^+ jona, usljed usvajanja putem korijena, dolazi do njegove desorpcije sa mjesta izmjene na čvrstoj fazi tla. Isto tako, ako koncentracija K^+ jona u rastvoru tla prevaziđe onu na mjestima izmjene, dolazi do sorpcije ovog jona na površini čvrste faze tla.

Ova ravnoteža između izmjenljivog i kalija prisutnog u rastvoru tla osigurava stalan

fond biodostupnog kalija u tlu. Vezivanje K u strukturi minerala glina, prvenstveno liskuna i feldspata, naziva se fiksacija K u tlu. Oslobođanje K iz ovih minerala je suviše sporo da bi se zadovoljile potrebe biljaka za ovim nutrijentom.

Intenzitet fiksacije K zavisi od sastava minerala glina u tlu jer npr. kaolinit i hlorit nemaju mogućnost fiksacije, dok je ona kod vermikulita značajno izražena zbog drugačijeg rasporeda Si-tetraedara i Al-oktaedara u strukturi minerala.

Gubici K ispiranjem iz tla su minimalni u slučaju visokog kapaciteta jonske izmjene u tlu odnosno u tlima sa visokim sadržajem minerala glina (Slika 4.5).



Slika 4.5 Prikaz dinamike kalija u tlu

4.2.3 Dinamika azota u tlu

Ukupni azot (N) u tlu čine organski i anorganski oblici pri čemu se više od 90% ovog nutrijenta nalazi u sastavu organske tvari. Međutim, organske forme N biljke ne mogu direktno koristiti nego predstavljaju rezervni oblik ovog nutrijenta. Novija istraživanja su pokazala da biljke putem korijena mogu usvajati prostije organske spojeve kao što su asparagin i urea, ali te količine nemaju velik značaj u ukupnoj ishrani biljaka azotom.

U biogeohemijski ciklus N u tlu, pored organskih formi, uključeno je još šest oblika azota i to: atmosferski N_2 , amonij jon NH_4^+ , amonijak NH_3 , nitratni oblik NO_3^- , nitritni oblik NO_2^- i gasoviti oksidi NO i NO_2 . Od ukupno sedam formi N u tlu biljkama su za usvajanje putem korijena dostupne samo dvije anorganske forme i to NH_4^+ i NO_3^- .

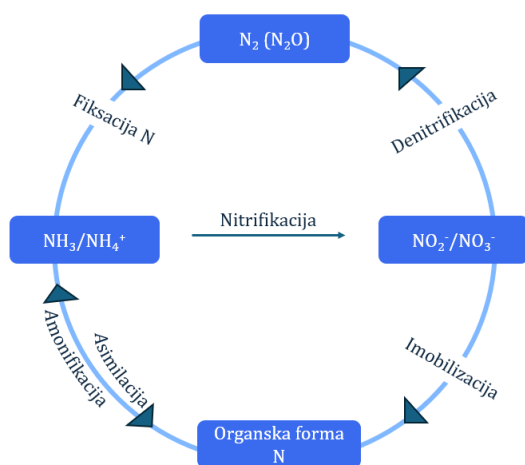
Dinamika N u tlu započinje fiksacijom atmosferskog azota. Biološka fiksacija N je proces u kojem određene vrste mikroorganizama vezuju atmosferski N_2 i prevode ga u oblike koje biljke mogu koristiti (Slika 4.6). Biološka fiksacija N uglavnom se

vezuje za heterotrofne bakterije, fotoautotrofne i simbiotske bakterije.

Mineralizacija organskih formi N u tlu započinje procesom koji se naziva aminizacija pri čemu djelovanjem mikroorganizama dolazi do razlaganja složenih organskih spojeva do jednostavnijih oblika – aminokiselina, amida i amina. Zatim slijedi proces amonifikacije gdje se iz oslobođenih aminokiselina, djelovanjem enzima dezaminaza, izdvaja amonijak. Ovaj proces jako zavisi od odnosa C/N u organskoj tvari. Sljedeća faza u mineralizaciji je nitrifikacija tj. oksidacija amonijaka prvo do nitrita a zatim do nitrata. Navedeni procesi jako zavise od uslova koji vladaju u tlu kao što su: temperatura, pH vrijednost, vlažnost i aeriranost tla.

Biljkama pristupačna amonijačna forma N, usljed pozitivnog naboja, može biti vezana na površini minerala glina dok manji dio može biti prisutan u rastvoru tla. S druge strane, nitratni oblik azota je uglavnom prisutan u rastvoru tla, ne podliježe specifičnoj sorpciji i ubraja se u najmobilnije forme nutrijenata u tlu. Gubici azota iz tla uglavnom se vezuju za ispiranje nitrata iz tla zatim prevođenje amonijačnog N u gasoviti amonijak kao i denitrifikaciju.

Uslovi koji pogoduju volatilizaciji amonijaka su alkalna tla, nizak puferski kapacitet, topli i vlažni uslovi u tlu. Tla u kojima vladaju anaerobni uslovi (nizak sadržaj kisika) podložna su denitrifikaciji odnosno redukciji nitrata i nitrita do molekularnog N ili N_2O koji se u gasovitom obliku gube iz tla.



Slika 4.6 Prikaz ciklusa azota



4.2.4 Dinamika ugljika u tlu

Ugljik je, po zastupljenosti, jedan od glavnih elemenata u tlu i sastavni je dio biljnog i životinjskog svijeta. U obliku elementarnih tvari, u prirodi se manje količine ugljika javljaju kao alotropske modifikacije: dijamant i grafit dok je većina C u spojevima i to najčešće u formi CO_2 , ugljične kiseline (H_2CO_3) i njene soli te kao ugljen monoksid (CO).



Tlo i biljke imaju ulogu prirodnih regulatora atmosferskog CO_2 koji se pohranjuje u biljkama kroz proces fotosinteze, a sintetizirana organska tvar služi kao hrana biljkama i životinjama koje svoj životni ciklus završe u tlu. U tlu, ugljik podliježe biološkim i hemijskim transformacijama putem kojih se oslobađa u atmosferu, biosferu i hidrosferu.

Dvije osnovne skladišne komponente ugljika u tlu jesu neraspadnuta organska tvar i humus. Sadržaj C koji je pohranjen u tlu je do tri puta veći od sadržaja ugljika u formi CO_2 u atmosferi. U odnosu na većinu gasova, CO_2 je dosta rastvorljiv u vodi pri čemu vodeni rastvor djeluje kiselo zbog formiranja ugljične kiseline:



Nastala ugljična kiselina disocira na H^+ , HCO_3^- i CO_3^{2-} jone. Zbog navedenog, prisustvo CO_2 u tlu djeluje dvojako na procese koji se odvijaju u sistemu tlo-biljka: H^+ joni nastali disocijacijom ugljične kiseline snižavaju okolnu pH vrijednost (porast rastvorljivosti metala) dok anjoni ove kiseline mogu sa jonima metala graditi soli: hidrogenkarbonate i karbonate čime je smanjena mobilnost ovih metala zbog prevođenja u čvrste forme nedostupne biljkama za usvajanje.

Razgradnjom biljaka, životinja i mikroba nastaje organska tvar tla koja je osnovni izvor organskih formi ugljika. Najznačajnije anorganske forme C u tlu su karbonati i to kalcit (CaCO_3) i dolomit (MgCO_3) koji se nalaze u čvrstoj fazi tla. Formiranje kalcita u tlu favorizovano je u rizosferi gdje bakterije i gljivice posreduju taloženju kalcita kroz izlučivanje Ca^{2+} kao i putem porasta pH vrijednosti u rastvoru tla ($\text{pH} > 7,2$) koja je indukovana enzimatski kataliziranom redukcijom nitrata, Mn, Fe i sulfata.

Kod većine tala, mikrobna degradacija organske tvari i humusa je proces putem kojeg C dospijeva u tečnu fazu tj. rastvor tla kao anorganski jon podložan za usvajanje putem korijena biljke ili gubitku iz tla kroz procese emisije, erozije ili ispiranja.

Mineralizacijom humusa u aerobnim uslovima, C prelazi u oksianjon CO_3^{2-} koji kao negativno nabijeni jon ima tendenciju da se vezuje na površinu čvrste faze tla kao i da se taloži sa jonima metala u formi karbonata (smanjena dostupnost metala za usvajanje). Osim u čvrstoj fazi tla, C je prisutan i u rastvoru tla kao i u gasovitoj fazi.

Gasovita faza tla (zrak tla) obično je istog sastava kao i fluidna smjesa atmosferskog zraka. Usljed biološke aktivnosti u tlu, procentualna zastupljenost komponenti zraka tla može se razlikovati od atmosferskog. Sadržaj CO_2 u zraku tla je oko 3-30 mL/L s tim da ova vrijednost može iznositi i do 100 mL/L u blizini samog korijena biljke. Poređenja radi, sadržaj CO_2 u 1 L suhog atmosferskog zraka iznosi 0,33 mL. Povišene koncentracije CO_2 u tlu u odnosu na atmosferu imaju važan uticaj na kiselost tla i hemizam karbonata u tlu.

Biogeochemija humusa kao najvećeg repozitorija C na planeti, od velike je

važnosti za ciklus ugljika. U sastavu humusa nalaze se biomolekule i huminske supstance. Komponente humusa koje su sintetizovane za održavanje životnog ciklusa biomase tla su biomolekule.

U biomolekule se ubrajaju organske kiseline među kojima su najviše zastupljene alifatske: acetatna, mravlja, oksalna, tartaratna i citratna kiselina. Ove kiseline sadrže karboksilnu grupu ($-\text{COOH}$) koja pri uobičajenim pH vrijednostima tla disocira uz oslobađanje protona i može biti uzrok rastvaranja minerala tla.

S druge strane, karboksilat jon (COO^-) kao anjon može formirati rastvorne komplekse sa katjonima metala koji se oslobode rastvaranjem minerala. Ove kiseline imaju kratko vrijeme boravka u tlu, ali se kontinuirano proizvode životnim ciklusom mikroorganizama i biljaka.

U eksudatima korijena biljaka upravo su ove kiseline identificirane: mravlja kiselina u eksudatima korijena kukuruza, acetatna u eksudatima korijena trava i ljekovitog bilja, tartaratna kiselina u eksudatima žitarica. Pored alifatskih, u biomolekule humusa ubrajaju se aminokiseline i ugljikohidrati.

Humus tla sadrži, pored biomolekula, približno 40-60% huminskih supstanci u koje spadaju humin, huminske i fulvo kiseline. Prosječan hemijski sastav huminskih i fulvo kiselina dat je u tabeli 4.2. Huminske supstance se razlikuju od biomolekula prisutnih u humusu po tome što su, između ostalog, postojane u životnoj sredini odnosno dugo vremena se zadržavaju u tlu.

Iz podataka u tabeli 4.2. može se zaključiti da je veći sadržaj C i N, ali manji sadržaj O po jedinici mase u huminskim nego u fulvo kiselinama. Prema tome, molarni odnosi H:C

Tabela 4.2 Prosječan sastav (g/kg) huminskih i fulvo kiselina tla

Supstanca	C	H	N	S	O
Huminske kiseline	554	48	36	8	360
Fulvo kiseline	453	50	26	13	462

i O:C su veći kod fulvo kiselina nego što je to slučaj kod huminskih koje su više aromatskog karaktera i manje polarne. Fulvo kiseline zbog svoje polarne prirode čine rastvornu frakciju huminskih supstanci u kiselim i alkalnim sredinama.

Na dinamiku organske tvari tla odnosno ugljika u tlu utiču, između ostalog, sljedeći faktori:

- *Osobine tla, posebno pH vrijednost* – umjereno alkalna sredina pogoduje dekompoziciji organske tvari;
- *Klimatski uslovi* – područja sa niskim temperaturama i značajnim količinama padavina imaju i veći sadržaj organske tvari;
- *Antropogeni faktori* – intenzivna kultivacija smanjuje količinu organske tvari u tlu;
- *površinska oticanja (protok vode, kiše, snijega kroz tlo)* – uzrokuju gubitak ugljika iz tla što se može povezati sa karakteristikama organske tvari tla kao što je rastvorljivost.

Organska tvar u tlu zastupljena je svega 5-10% u čvrstoj fazi tla, ali je njena uloga u procesima koji se odvijaju u tlu i u sistemu tlo-biljka veoma značajna.

Imajući u vidu brojne spojeve i forme u kojima se ugljik javlja u tlu, sadržaj organske tvari odnosno humusa u tlu pokazatelj je kvaliteta tla i parametar koji se analizira kod procjene plodnosti tla zbog toga što ima



ulogu u promjeni teksture i strukture tla, utiče na rastvorljivost minerala tla, omogućava formiranje spojeva u kojima su nutrijenti više dostupni biljkama za usvajanje, izvor je energije za rast i razvoj mikroorganizama, poboljšava vodno-zračni režim tla, učestvuje u sorpciji jona i drugim procesima.

4.3 Biljne adaptacije na mineralni stres



Biljke su često suočene s nepovoljnim uslovima tla koji ograničavaju dostupnost mineralnih hranjivih tvari, što uzrokuje stres i utiče na njihov rast, razvoj i produktivnost. Ovi uslovi uključuju nisku dostupnost esencijalnih minerala, toksičnost teških metala, salinitet tla, alkalnost, kiselost, zasićenost vodom te sušu.

Mehanizmi adaptacije biljaka na mineralni stres obuhvataju fiziološke, anatomske, biohemijske i molekularne odgovore, koji omogućavaju biljkama da prežive i optimiziraju unos i iskorištavanje hranjivih tvari čak i u ekstremnim uslovima.

4.3.1 Adaptacije biljaka na manjak minerala

Nepovoljni uslovi tla često ograničavaju dostupnost esencijalnih hranjivih tvari ili dovode do akumulacije toksičnih spojeva. Na primjer, kisela tla uzrokuju toksičnost aluminija i mangana, dok alkalna tla smanjuju dostupnost Fe, B i Zn. Preplavljena tla ograničavaju kisik, uzrokujući anaerobne uslove i toksičnost Fe i Mn.

U slanim tlima, visoka koncentracija Na^+ i Cl^-

jona narušava osmotski balans i uzrokuje toksičnost ovih jona. Ovi stresovi ne samo da usporavaju rast i razvoj biljaka već mogu i dovesti do njihove potpune propasti, ako adaptacijski mehanizmi zakažu.

Biljke koriste sofisticirane mehanizme za detekciju i signalizaciju nedostatka minerala kako bi pravovremeno aktivirale odgovarajuće adaptivne odgovore. Ovi mehanizmi uključuju senzore u korijenskom sistemu, promjene u metabolizmu i signalne puteve koji regulišu ekspresiju gena uključenih u adaptaciju. Biljke koriste niz mehanizama za prepoznavanje promjena u dostupnosti minerala u tlu.

Ovaj proces počinje u korijenskom sistemu, gdje se informacije o dostupnosti hranjivih tvari prikupljaju putem specijalizovanih receptora smještenih na membranama korijenskih ćelija. Ti receptori funkcionišu kao molekularni senzori koji detektuju koncentraciju specifičnih jona i prenose informacije o njihovom nedostatku ili višku do ćelija u ostatku biljke.

Jedan od ključnih primjera detekcije nedostatka minerala je funkcionisanje fosfatnih receptora u korijenu biljaka. Fosfor, kao esencijalni mineral za sintezu nukleinskih kiselina, proteina i fosfolipida, često je ograničen u tlu zbog njegove niske rastvorljivosti. Kada korijenski receptori detektuju smanjenje koncentracije fosfata, aktiviraju signalne puteve koji povećavaju ekspresiju fosfatnih transportera na ćelijskim membranama. Ovi transporteri omogućavaju bolji unos fosfata čak i pri niskim koncentracijama.

Sličan princip važi i za nitratne receptore, poput NRT1.1, koji imaju dvostruku funkciju kao transporteri i receptori. Kada je dostupnost nitrata smanjena, ovi proteini

iniciraju signalne puteve koji omogućavaju adaptaciju biljke nedostatku azota. Nakon detekcije manjka minerala, biljka koristi kompleksne signalne mreže kako bi koordinisala odgovore na ćelijskom, tkivnom i organizacijskom nivou. Jedna od ključnih signalnih molekula je kalcij.

Povećanje intracelularne koncentracije Ca^{2+} jona djeluje kao signal za aktivaciju transkripcijskih faktora koji regulišu ekspresiju gena povezanih sa stresom.

Osim kalcija, biljke koriste hormone poput abscisinske kiseline (ABA) i etilena za signalizaciju mineralnog stresa. Na primjer, pod stresom nedostatka fosfora, ABA ne samo da koordinira ekspresiju gena, već također utiče na zatvaranje stoma, čime se smanjuje gubitak vode i energija preusmjerava ka rastu korijena.

4.3.1.1 Percepcija i adaptacije biljaka na nedostatak fosfora

Fosfor, kao osnovni gradivni element nukleinskih kiselina, fosfolipida i ATP-a, često je limitirajući faktor rasta zbog njegove niske rastvorljivosti u tlu. Percepcija nedostatka P u biljci pokreće složene signalne mreže koje omogućavaju adaptaciju ovom stresu.

Biljke detektuju koncentraciju fosfata (Pi) u tlu pomoću specifičnih senzora u korijenu. Kada koncentracija fosfata padne, aktivira se transkripcijski faktor *PHR1*, koji reguliše ekspresiju gena povezanih s unosom fosfata, mobilizacijom hranjivih tvari i modifikacijom korijena. Ovi geni kodiraju fosfatne transportere visokog afiniteta, poput *PHT1*, koji omogućavaju unos fosfora čak i pri niskim koncentracijama. Osim toga, biljke aktiviraju signalne molekule poput etilena i

kalcija, koje koordiniraju odgovor na stres.

Adaptacije na nedostatak fosfora uključuju:

- **Izlučivanje organskih kiselina:** biljke poput pšenice (*Triticum aestivum*) izlučuju limunsku i oksalnu kiselinu u rizosferu. Ove kiseline rastvaraju fosfate vezane za minerale u tlu, čineći ih dostupnijima;
- **Simbioza s mikoriznim gljivama:** gljive iz roda *Glomus* formiraju veze s korijenom biljaka, produžujući hife duboko u tlo i omogućavajući apsorpciju fosfora iz teško dostupnih mikro-nalazišta;
- **Razvoj korijenskih dlaka i "klaster" korijena:** usljed nedostatka fosfora, biljke povećavaju gustoću korijenskih dlaka i formiraju "klaster" korijene, što povećava površinu za apsorpciju fosfora;
- **Unutrašnja mobilizacija fosfora:** fosfor se reciklira iz starijih listova i preusmjerava prema rastnim zonama. Ovaj proces uključuje razgradnju nukleinskih kiselina i fosfolipida.



4.3.1.2 Percepcija i adaptacije biljaka na nedostatak azota

Azot je ključni element za sintezu proteina, nukleinskih kiselina i hlorofila. Njegov nedostatak utiče na rast, fotosintezu i metabolizam biljaka, zahtijevajući efikasan odgovor.

Biljke detektuju dostupnost N kroz koncentraciju NO_3^- jona u tlu. Proteini poput *NRT1.1* djeluju kao senzori i transporteri nitrata. Kada se nivo nitrata smanji, aktivira se signalni put koji uključuje kalcij-ovisne protein kinaze (CDPK) i transkripcijske faktore poput *NLP7*.

Ovi faktori aktiviraju gene za nitrate

transportere i enzime za asimilaciju azota, poput nitrat-reduktaze (NR) i glutamin-sintetaze (GS).

Adaptacije na nedostatak azota su:

- *Povećanje aktivnosti nitratnih transportera*: ekspresija transportera poput NRT1.1 i NRT2.1 povećava unos nitrata iz tla;
- *Recikliranje azota iz starijih tkiva*: proteini u starijim listovima razgrađuju se na aminokiseline koje se transportuju prema zonama rasta;
- *Formiranje simbiotskih čvorića*: mahunarke, poput graha (*Pisum sativum*), formiraju nodulaciju u korijenu gdje rizobije fiksiraju atmosferski azot, čineći ga dostupnim za biljku;
- *Promjene u fotosintetskom metabolizmu*: nedostatak N potiče sintezu antocijana, koji štite biljku od oksidativnog stresa.



4.3.1.3 Percepcija i adaptacije biljaka na nedostatak kalija

Kalij je ključan za osmoregulaciju, fotosintezu i aktivaciju enzima. Njegov nedostatak uzrokuje poremećaje u turgoru ćelija, smanjenje fotosintetske aktivnosti i povećanje osjetljivosti na stres.

Nedostatak K detektuje se putem senzora u korijenu koji aktiviraju kalcij-ovisne protein kinaze (CBL-CIPK kompleks). Ove kinaze regulišu aktivnost transportera K, poput AKT1 kanala, koji omogućavaju unos K u ćelije.

Signalizacija također uključuje produkciju reaktivnih vrsta kisika (ROS), koje djeluju kao sekundarni signal za aktivaciju gena povezanih s transportom kalija.

Adaptacije na nedostatak kalija su:

- *Povećanje aktivnosti transportera kalija*: biljke povećavaju ekspresiju AKT1 transportera, omogućavajući unos K iz tla čak i pri niskim koncentracijama;
- *Redistribucija kalija*: K se mobilizira iz starijih listova prema mladim, aktivno rastućim tkivima kako bi se održali vitalni procesi;
- *Sinteza osmoprotektanta*: osmoprotektanti poput prolina i šećera pomažu u održavanju osmotskog balansa u uslovima nedostatka K;
- *Kompromisi s natrijem*: u nekim vrstama biljaka, natrij djelomično zamjenjuje K u enzimskim i osmotskim funkcijama.

4.3.1.4 Percepcija i adaptacije biljaka na nedostatak željeza

Željezo je prisutno u tlu u različitim oblicima, pri čemu je biodostupnost Fe^{3+} značajno smanjena u alkalnim uslovima zbog formiranja netopivih hidroksida. U kiselim tlima, rastvoreni oblici Fe mogu doseći toksične koncentracije, što dovodi do oksidativnog stresa.

Željezo je esencijalni mikronutrijent za biljke jer je ključno za procese poput fotosinteze, respiracije i sinteze hlorofila. Uprkos svojoj važnosti, biodostupnost Fe u tlu često je ograničena, posebno u alkalnim i kalcijem bogatim tlima. Ovo stanje može dovesti do hloroze listova i smanjenja rasta biljaka. Kako bi se nosile s ovim izazovom, biljke su razvile sofisticirane mehanizme percepcije i usvajanja Fe.

Željezo je prisutno u tlu u dva oksidaciona stanja: fer (Fe^{2+}) i feri (Fe^{3+}). Dostupnost ovih oblika značajno zavisi od pH tla i redoks

potencijala. U alkalnim uslovima ($\text{pH} > 7$), Fe^{3+} formira netopive okside i hidrokside ($\text{Fe}(\text{OH})_3$), što smanjuje biodostupnost željeza za biljke. Ovo je glavni uzrok deficijencije željeza u poljoprivrednim tlima. U kiselim uslovima ($\text{pH} < 6$), Fe^{2+} je rastvorljiviji i biodostupniji. Međutim, u jako kiselim uslovima, prisustvo toksičnih metala poput aluminija (Al^{3+}) može dodatno otežati apsorpciju željeza. U anaerobnim uslovima (npr. poplavljena tla), Fe^{2+} postaje dominantan oblik, dok u oksidativnim uslovima Fe^{3+} dominira.

Biljke prepoznaju manjak željeza kroz promjene u koncentraciji Fe^{3+} i Fe^{2+} u tlu te kroz posredne efekte, poput smanjenja sinteze hlorofila. Osim toga, smanjenje metabolizma željeza uzrokuje aktivaciju gena povezanih s apsorpcijom željeza. Aktivacija gena FIT (FER-LIKE IRON DEFICIENCY-INDUCED TRANSCRIPTION FACTOR) pokreće ekspresiju proteina uključenih u transport željeza.

Povećanje nivoa etilena i reaktivnih vrsta kisika (ROS) djeluje kao signal za stres

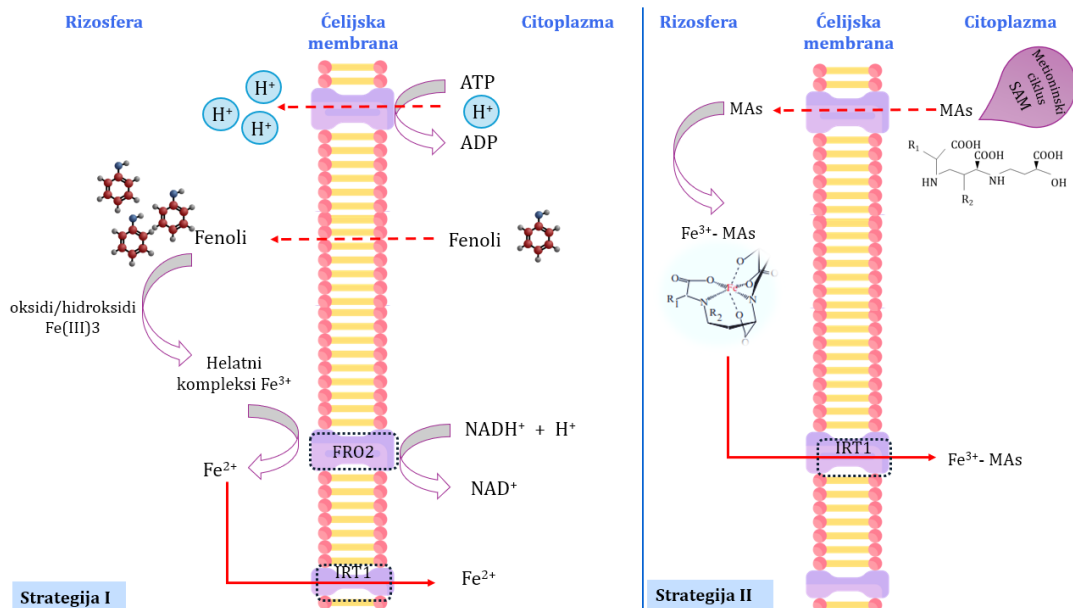
manjka željeza. Fitohormoni poput auksina i citokinina moduliraju rast korijena i povećavaju kapacitet apsorpcije željeza.

Mehanizmi usvajanja željeza kod biljaka - Biljke koriste dvije glavne strategije za apsorpciju Fe, ovisno o njihovoj taksonomskoj grupi (Slika 4.7):

(1) Strategija I (Reduktivna apsorpcija) - u slučaju da biljka primjenjuje strategiju I za usvajanje Fe korijeni biljaka luče protonske H^+ pumpe (ATPaze), koje zakiseljavaju rizosferu i povećavaju rastvorljivost Fe^{3+} . FERRIC REDUCTION OXIDASE 2 (FRO2) smanjuje Fe^{3+} u Fe^{2+} , oblik koji biljka može direktno apsorbirati.

(2) Proteinski transporteri kao što je IRT1 (IRON-REGULATED TRANSPORTER 1) omogućavaju unos Fe^{2+} u korijenske ćelije. Biljke luče organske kiseline poput citrata i malata kako bi vezale Fe^{3+} i olakšale njegovo usvajanje

(3) Strategija II (Sideroforna apsorpcija) - ova strategija je karakteristična za porodicu trava (Poaceae), uključujući rižu, kukuruz i pšenicu. Fitosiderofori su



Slika 4.7 Prikaz strategija usvajanja željeza kod biljaka

niskomolekulski helatori koji biljke sintetiziraju iz metionina. Ovi spojevi vežu Fe^{3+} i stvaraju stabilne komplekse. Specifični transporteri, poput YELLOW STRIPE 1 (YS1), omogućavaju unos Fe^{3+} u korijenske ćelije.

Adaptacije biljaka na manjak željeza – biljke prilagođavaju korijenski sistem i metaboličke procese kako bi povećale efikasnost apsorpcije željeza. Pri manjku Fe biljke povećavaju broj lateralnih korijena i korijenskih dlaka čime se povećava površina za apsorpciju željeza.



Dodatno lučenje sluzi i organske tvari olakšava helaciju Fe^{3+} . Biljke recikliraju Fe iz starijih listova prema novim rastnim zonama. Proteini poput FERRITINA, skladište željezo unutar ćelija i oslobađaju ga kada je potrebno. Biljke povećavaju aktivnost antioksidativnih enzima kako bi minimizirale štetne efekte ROS-a izazvanih manjkom Fe.

Percepcija i adaptacije biljaka na mineralni stres oslanjaju se na integraciju molekularnih, fizioloških i biohemijских procesa. Ove strategije omogućavaju biljkama da prežive u uslovima siromašnog tla, a njihovo razumijevanje ključno je za unaprijeđenje otpornosti usjeva i održivu poljoprivredu. Ovo znanje također pruža osnovu za genetsku selekciju biljnih vrsta prilagođenih ekstremnim uslovima tla, što je neophodno u svjetlu globalnih klimatskih promjena.

4.3.2 Adaptacije biljaka na povišene koncentracije minerala

Biljke koje rastu na tlima bogatim mineralima često su izložene povišenim koncentracijama elemenata kao što su kadmij (Cd), arsen (As), olovo (Pb), cink (Zn) i aluminij (Al), a koje mogu djelovati toksično na biljku. Toksičnost se manifestira oštećenjem ćelijskih struktura, smanjenjem rasta i produktivnosti, te poremećajem metaboličkih procesa. Uprkos ovim izazovima, biljke su razvile različite adaptacije kako bi preživjele u ovim ekstremnim uslovima. Ove adaptacije uključuju molekularne, fiziološke, biohemijske i morfološke mehanizme.

Biljke detektuju višak minerala kroz specifične signalne mreže koje počinju percepcijom povećane koncentracije u tlu. Transportni proteini poput ZIP i NRAMP porodica igraju ključnu ulogu u apsorpciji jona. Ovi proteini omogućavaju ulazak jona poput Zn^{2+} , Fe^{2+} i Cd^{2+} u ćelije korijena.

U slučaju viška, signalni putevi pokreću promjene u ekspresiji gena koji kodiraju proteine za transport, sekvestraciju i detoksifikaciju metala.

Reaktivne vrste kisika (ROS), koje se generišu usljed stresa, djeluju kao sekundarni signali, pokrećući kaskadu odgovora uključujući aktivaciju transkripcijskih faktora kao što su ZAT i HSF. Ovi faktori induciraju ekspresiju gena odgovornih za detoksifikaciju i skladištenje metala u ćelijskim organelama poput vakuola.

Generalno, biljke se adaptiraju na povišene koncentracije minerala kroz nekoliko

Tabela 4.3 Primjeri biljaka koje mogu služiti kao indikatorske vrste

Tip biljke	Vrsta	Koristi se za detekciju
Mahovine	<i>Hypnum cupressiforme</i>	Olovo (Pb) i kadmij (Cd)
	<i>Sphagnum</i> spp.	Kisele kiše i teški metali
Papрати	<i>Pteris vittata</i>	Arsen (As)
Drvenaste biljke	<i>Betula</i> spp. (Breza)	Cink (Zn) i kadmij (Cd)
Trave	<i>Festuca rubra</i>	Bakar (Cu)

mehanizama. Jedan od primarnih mehanizama adaptacije je sekvestracija toksičnih metala u vakuolama, gdje oni postaju manje dostupni za interakciju sa citosolnim komponentama. Ovaj proces uključuje sintezu metalotioneina i fitohelatina.

Metalotioneini su mali proteini bogati cisteinom koji formiraju komplekse sa metalima poput Cd^{2+} , dok fitohelatini djeluju kao helatori, vežući toksične jone i omogućavajući njihovu detoksifikaciju.

Osim toga, biljke povećavaju aktivnost antioksidativnih enzima kao što su superoksid-dismutaza (SOD), katalaza (CAT) i glutation-peroksidaza kako bi neutralisale ROS generisane tokom stresa.

Adaptacije na molekularnom nivou uključuju promjene u ekspresiji gena uključenih u transport i detoksifikaciju metala. Primjeri uključuju povećanu ekspresiju gena koji kodiraju ZIP transportere za selektivnu apsorpciju esencijalnih minerala poput Zn^{2+} i smanjenje apsorpcije toksičnih metala poput Cd^{2+} . Geni koji kodiraju ATP-binding cassette (ABC) transportere omogućavaju izbacivanje viška metala iz ćelija ili njihovo transportovanje u vakuole.

Biljke koje rastu na tlima bogatim toksičnim metalima često pokazuju morfološke promjene kao što su smanjena površina lista, razvoj aerenhima i povećana gustoća

trihoma. Aerenhim olakšava transport kisika do korijena u anaerobnim uslovima bogatim metalima. Pored toga, biljke smanjuju transpiraciju zatvaranjem stoma, čime se ograničava unos metala iz tla. Razvoj dubljih korijena omogućava biljkama da izbjegnu površinske slojeve tla bogate toksičnim metalima.



4.3.2.1 Mehanizmi tolerancije teških metala

U pogledu stepena adaptacije na povišene koncentracije teških metala, biljke mogu biti klasifikovane u:

- Indikatorske vrste;
- Ekskluderske vrste;
- Akumulatorske vrste;
- Hiperakumulatorske vrste.

Indikatorske vrste su vrste koje pokazuju jasne i prepoznatljive reakcije na prisutnost teških metala u svojoj životnoj sredini, često pri niskim koncentracijama. Ove vrste biljaka koriste se za detekciju i monitoring zagađenja teškim metalima u tlu ili vodi (Tabela 4.3) a moraju posjedovati određene karakteristike:

- **Osetljivost na teške metale:** indikatorske vrste su visoko osetljive na prisutnost teških metala, što znači da će brzo pokazati simptome toksičnosti čak i pri relativno niskim koncentracijama

zagađivača;

- **Specifičnost:** ove vrste često pokazuju specifične reakcije na određene teške metale, omogućavajući identifikaciju specifičnih zagađivača u životnoj sredini;
- **Brza reakcija:** promjene u fiziologiji, morfologiji ili biohemiji biljke dešavaju se brzo nakon izlaganja teškim metalima, što omogućava pravovremeno otkrivanje zagađenja;
- **Kvalitet identifikacije i uzorkovanja:** indikatorske vrste su često lako prepoznatljive i uzorkovanje je jednostavno, što olakšava njihovu upotrebu u terenskim istraživanjima.



Indikatorske vrste biljaka igraju ključnu ulogu u detekciji i monitoringu zagađenja teškim metalima. Njihova visoka osjetljivost, specifičnost reakcija i brza promjena fizioloških, morfoloških i biohemijskih karakteristika čine ih idealnim alatima za ocjenu ekološkog stanja i identifikaciju zagađenja. Korištenje indikatorskih vrsta može pomoći u uspostavljanju adekvatnih regulatornih mjera i strategija za zaštitu i obnovu zagađenih područja, čime se doprinosi očuvanju ekosistema i zaštiti zdravlja ljudi.

Ekskluderske vrste – ekskluderi su biljke koje sprečavaju ulazak teških metala u svoje tkivo ili ih izbacuju iz svog korijena prije nego što dospiju u nadzemne dijelove biljke.

Ove biljke obično imaju sljedeće karakteristike:

- **Nizak nivo teških metala u tkivima:** ove biljke održavaju niske nivoe teških metala u svojim nadzemnim dijelovima, čak i kada su izložene visokim koncentracijama u tlu;
- **Efikasni mehanizmi isključivanja:** koriste različite mehanizme za sprečavanje unosa teških metala ili njihovo izbacivanje iz korijena.

Održavanje niskog sadržaja teških metala u tkivima ovih biljaka zasnivaju se na sprečavanju unosa kroz regulaciju transportera na membrani i modifikacije unutar ćelijskog zida kako bi se spriječio ulazak teških metala. Putem aktivnog transporta ove biljke mogu vraćati teške metale iz korijena nazad u tlo i dodatno smanjiti unos metala.

Prva linija „odbrane“ od teških metala jeste korijen, pa biljke kao što su ekskluderi, mogu razviti različite adaptacije korijena kao odgovor na povećanu količinu teških metala u staništu. Korijenska barijera je jedan od ključnih mehanizama kojim biljke štite svoje nadzemne dijelove od toksičnih efekata teških metala prisutnih u tlu. Ova barijera funkcioniše na više načina, uključujući fizičke, hemijske i biohemijske mehanizme koje zajedno smanjuju unos teških metala u ćelije korijena i njihovu translokaciju ka

Tabela 4.4 Primjer akumulatorskih i hiperakumulatorskih vrsta biljaka

Akumulatori	
<i>Brassica juncea</i> (Indijska gorušica)	Efikasno akumulira olovo (Pb) i hrom (Cr).
<i>Thlaspi caerulescens</i> (Alpska sporišnica)	Akumulacija cinka (Zn) i kadmija (Cd)
Hiperakumulatori	
<i>Alyssum murale</i>	Hiperakumulator nikla (Ni)
<i>Pteris vittata</i> (Kineska paprat)	Hiperakumulator arsena (As)
<i>Silene sendtneri</i>	Hiperakumulator Cd

nadzemnim dijelovima biljke.

Akumulatorske vrste – su biljke koje mogu apsorbirati i akumulirati visoke koncentracije teških metala u svojim tkivima bez pokazivanja toksičnih simptoma, a obično ih karakteriše:

- **Visoka akumulacija teških metala:** ove biljke akumuliraju teške metale u nadzemnim dijelovima, često u koncentracijama višim od onih u tlu;
- **Tolerancija na teške metale:** akumulatori pokazuju toleranciju na teške metale bez značajnih toksičnih efekata na samu biljku.

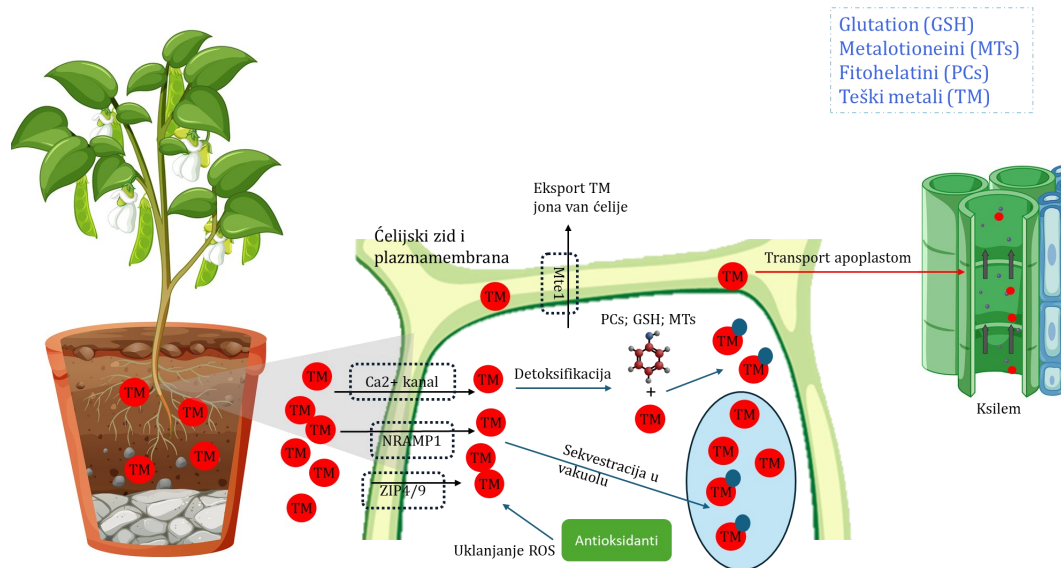
Ove vrste se mogu koristiti za čišćenje zagađenog tla putem fitoekstrakcije, gdje biljke uklanjaju teške metale iz tla kroz apsorpciju putem korijena i translokaciju teških metala u nadzemne dijelove biljke (Tabela 4.4). Dodatno ove vrste u ekosistemima pomažu u stabilizaciji teških metala u ekosistemu, smanjujući njihovu bioraspoloživost i štetne efekte.

Hiperakumulatorske vrste su biljke koje mogu akumulirati teške metale u ekstremno

visokim koncentracijama, mnogo većim od onih u okolnom tlu, bez pokazivanja toksičnih simptoma. Hiperakumulatorske vrste karakteriše ekstremna akumulacija metala u nadzemnim dijelovima biljke iznad 1000 ppm za nikel (Ni), kadmij (Cd), ili cink (Zn) bez znakova toksičnosti. Slično kao i akumulatorke vrste, hiperakumulatori su idealni za fitoekstrakciju visoko zagađenih tala (Tabela 4.4), jer mogu ukloniti velike količine teških metala. Također, doprinose bioraznovrsnosti i pomažu u očuvanju ekosistema stabilizacijom teških metala.

Korijen je primarna barijera za unos metala i sjedište helacije ili metaboličke transformacije. Mehanizmi tolerancije i detoksifikacije teških metala u korijenu obuhvataju nekoliko mehanizama (Slika 4.8):

- **Imobilizacija u rizosferi** - korijeni biljaka luče organske kiseline (poput citratne i malatne kiseline) koje vezuju metale u tlu i smanjuju njihovu mobilnost. Mikorize i rizobakterije u rizosferi dodatno pomažu u sekvstraciji metala i ograničavaju njihov ulazak u biljke;



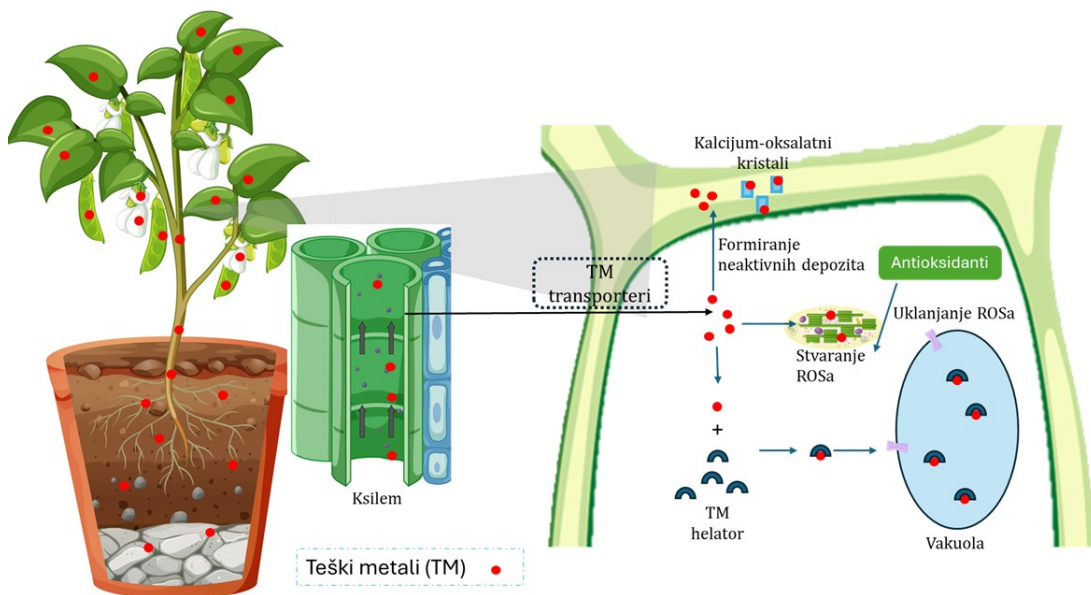
Slika 4.8 Mehanizmi detoksifikacije u korijenu biljaka

- **Selekcija jona kroz membranske transportere** - specifični transporteri, kao što su ZIP, HMA i YSL kontroliraju unos metala u korijenske ćelije. Metali poput kadmija (Cd) i olova (Pb) se često filtriraju ili preusmeravaju ka skladišnim lokacijama unutar ćelije;
- **Helacija i sekvestracija** – metali koji uđu u korijenske ćelije se vežu za molekule kao što su: fitohelatini (peptidi koji se sintetiziraju u prisustvu teških metala i formiraju komplekse s njima) i metalotioneini (proteini bogati cisteinom koji vežu metale i skladište ih u citoplazmi ili vakuolama).
- **Sekvestracija u vakuolama** – metali se transportuju u vakuole pomoću transportera (poput tonoplastnih proteina) i tamo se skladište kako bi se smanjila njihova toksičnost;
- **Antioksidativni odgovor** – prisutnost metala često izaziva oksidativni stres stvaranjem reaktivnih kiseoničnih vrsta (ROS). Antioksidativni enzimi kao što su SOD, CAT i GPX neutraliziraju ROS i

sprečavaju oštećenje ćelijskih struktura.

Listovi pretežno služe za sekvestraciju metala i zaštitu fotosintetskog aparata putem antioksidativnih sistema i skladištenja u vakuolama (Slika 4.9). Mehanizmi detoksifikacije u nadzemnim dijelovima obuhvataju slične mehanizme, ali isto tako i neke mehanizme specifične za određene biljne organe, kao što su:

- **Translokacija metala kroz ksilem** – nakon apsorpcije u korijenu, metali se transportuju kroz ksilem u obliku kelatnih kompleksa sa organskim molekulama (npr. citrat, malat). Specifični transportni proteini olakšavaju ovaj proces;
- **Sekvestracija u listovima** – u nadzemnim dijelovima, metali se skladište u vakuolama ćelija lista kako bi se smanjila njihova slobodna koncentracija u citoplazmi. Organske kiseline, poput oksalne i limunske kiseline, keliraju metale u vakuolama i time sprečavaju njihovu interakciju sa osjetljivim ćelijskim komponentama;
- **Formiranje neaktivnih depozita** – metali se



Slika 4.9 Mehanizmi detoksifikacije u listovima biljaka

ponekad talože u ćelijskim zidovima i međućelijskom prostoru, čime se smanjuje njihova mobilnost i reaktivnost. Kalcij-oksalatni kristali u listovima često služe kao depoziti za metale kao što su Pb i Cd;

- **Antioksidativni mehanizmi u listovima** – prisustvo metala može oštetiti hloroplaste i ometati fotosintezu. Antioksidativni enzimi (SOD, CAT) i neenzimski antioksidanti (glutation, askorbinska kiselina) neutralizuju ROS izazvan metalima i štite fotosintetski aparat;
- **Interakcije sa sekundarnim metabolitima** – sekundarni metaboliti, poput flavonoida i fenola, često imaju antioksidativna svojstva i vezuju metale, smanjujući njihovu toksičnost.

Heliranje teških metala - heliranje teških metala unutar biljnih ćelija može se odvijati preko različitih helirajućih molekula, a generalno ih možemo svrstati u fitohelatine i metalotoneine. Pored ove dvije skupine postoji čitav niz drugih metabolita koji mogu funkcionisati kao helatori teških metala poput aminokiselina i fenolnih komponenti.

Fitohelatini (PCs) su mali, cisteinom bogati, peptidi koji imaju ključnu ulogu u detoksifikaciji teških metala u biljnim ćelijama. Oni se sintetišu kao odgovor na prisustvo teških metala i formiraju stabilne komplekse s tim metalima, čime se smanjuje njihova toksičnost. Fitohelatini se sintetišu iz glutaciona. Enzim fitohelatin sintetaza (PCS) se aktivira u prisustvu teških metala kao što su kadmij i živa (Hg). PCS katalizira dodavanje glutaciona na postojeći glutation ili već postojeći fitohelatin, produžujući lanac i stvarajući fitohelatine. Fitohelatini vežu teške metale putem njihovih tiolnih (-SH) grupa, formirajući stabilne metal-fitohelatin

komplekse. Cisteinske tiolne grupe (-SH) u fitohelatinima su ključne za vezivanje teških metala. Teški metali kao što su Cd^{2+} , Pb^{2+} , i Hg^{2+} formiraju koordinacione veze sa tiolnim grupama, stvarajući stabilne komplekse. Vezivanje metala za fitohelatine smanjuje reaktivnost i toksičnost metala, omogućavajući biljkama da prežive u uslovima visokih koncentracija teških metala. Kompleksi metal-fitohelatin se transportuju do vakuola putem specifičnih transportera kao što su ABC transporteri. Unutar vakuola, kompleksi ostaju stabilni, smanjujući toksičnost metala u citoplazmi. Stabilnost kompleksa unutar vakuola je osigurana njihovim vezanjem za organske kiseline, sulfate i druge molekule. Vakuolarna sekvestracija omogućava biljci da skladišti velike količine teških metala bez oštećenja vitalnih ćelijskih funkcija (Tabela 4.5).

Vezivanjem teških metala i smanjenjem njihovih reaktivnih svojstava, fitohelatini smanjuju oksidativni stres i oštećenje ćelijskih struktura. Sprečavanje interakcije teških metala sa enzimima i drugim proteinima pomaže u održavanju njihove funkcije i stabilnosti.

Metalotioneini (MTs) su cisteinom bogati proteini koji igraju ključnu ulogu u detoksifikaciji teških metala i održavanju homeostaze esencijalnih metala u biljnim ćelijama. Ovi proteini vežu teške metale putem tiolnih (-SH) grupa cisteina, čime se smanjuje njihova toksičnost. Geni koji kodiraju metalotioneine (MT geni) su konzervirani i prisutni u različitim organizmima uključujući biljke, životinje i mikroorganizme. Ekspresija MT gena se povećava u prisustvu teških metala, kao i usljed oksidativnog stresa, hormona (kao što je etilen) i drugih faktora stresa.



Tabela 4.5 Primjer helatora, metala koje heliraju i vrsta biljaka kod kojih se javljaju

Helirajući agens	Helirani Metal(i)	Vrsta biljaka
Fitohelatini (PCs)	Cd^{2+} , Pb^{2+} , Hg^{2+}	<i>Thlaspi caerulescens</i>
Metalotioneini (MTs)	Cd^{2+} , Cu^{2+} , Zn^{2+} , Hg^{2+} ,	<i>Arabidopsis thaliana</i>
Glutation (GSH)	Cd^{2+} , Pb^{2+} , Hg^{2+} ,	<i>Ceratophyllum demersum</i>
Fenoli	Cu^{2+} , Pb^{2+} , Cd^{2+}	<i>Brassica juncea</i>
Flavonoidi	Cu^{2+} , Fe^{3+} , Al^{3+}	<i>Glycine max</i>
Histidin	Zn^{2+} , Cu^{2+}	<i>Arabidopsis thaliana</i>
Cistein	Cd^{2+} , Hg^{2+}	<i>Brassica napus</i>

Metalotioneini su bogati cisteinom, koji čini do 30% ukupnih aminokiselina u proteinu. Cisteinske tiolne (-SH) grupe su ključne za vezivanje teških metala i formiranje stabilnih koordinacionih kompleksa. MTs održavaju homeostazu esencijalnih metala kao što su Zn^{2+} Cu^{2+} unutar ćelije. Vezivanje i sekvestracija toksičnih teških metala kao što su joni: Cd^{2+} , Pb^{2+} i Hg^{2+} , čime se smanjuje njihova reaktivnost i toksičnost.

Cisteinske tiolne grupe direktno vežu metalne jone putem koordinacionih veza. Metalotioneini formiraju stabilne komplekse sa metalnim jonima, pri čemu jedan metalni jon može biti vezan za nekoliko tiolnih grupa. Kompleksi metal-MT se mogu transportovati do vakuola putem specifičnih vakuolarnih transportera. Unutar vakuola, metalni joni vezani za MTs su izolovani, smanjujući njihovu toksičnost u citoplazmi. Neki metal-MT kompleksi se mogu sekvestrirati u endoplazmatski retikulum ili Golgi aparat, gdje se dalje obrađuju ili skladište.

Aminokiseline - igraju ključnu ulogu u heliranju teških metala u biljnim ćelijama, što doprinosi detoksifikaciji i zaštiti ćelija od toksičnih efekata ovih metala. Iako aminokiseline poput prolina i histidina nisu specifični helatori kao što su fitohelatini i metalotioneini, one ipak imaju značajnu ulogu u vezivanju metala i smanjenju njihove

toksičnosti, a neke od njih su:

- **cistein** sadrži tiolnu grupu koja može formirati stabilne komplekse sa teškim metalima poput Cd i Hg. Cisteinske tiolne grupe su ključne za funkciju metalotioneina i fitohelatina u vezivanju i detoksifikaciji teških metala;
- **histidin** ima imidazolni prsten koji može koordinirati sa metalnim jonima, omogućavajući vezivanje metala kao što su Zn i Cu. Histidinski ostaci u proteinima mogu stabilizovati metalne jone, smanjujući njihovu reaktivnost;
- **prolin**, iako nije primarni helator teških metala, može igrati ulogu u smanjenju oksidativnog stresa izazvanog prisustvom teških metala. Prolin štiti proteine od denaturacije pod stresom, uključujući stres izazvan teškim metalima.

Sekundarni metaboliti - uključujući fenole, flavonoide i alkaloida, igraju značajnu ulogu u biljnim odgovorima na stres izazvan teškim metalima. Ovi metaboliti ne samo da pomažu u direktnoj detoksifikaciji i sekvestraciji teških metala već i štite biljke od oksidativnog stresa.

Fenoli i flavonoidi sadrže više hidroksilnih grupa koje mogu formirati koordinacione veze sa metalnim jonima. Aromatski prstenovi u fenolima omogućavaju



stabilizaciju metalnih jona putem π -elektronske interakcije. Fenoli i flavonoidi vežu teške metale (kao što su Cd, Cu i Pb) putem svojih hidroksilnih grupa, formirajući stabilne komplekse. Pojedini fenoli i flavonoidi imaju različit afinitet za vezivanje specifičnih metala, što može doprinijeti specifičnoj detoksifikaciji metala.

Specifični transporteri mogu prepoznati i transportovati fenol-metal komplekse u vakuole, gdje su metali izolovani i detoksifikovani. Unutar vakuole, fenol-metal kompleksi ostaju stabilni, sprečavajući njihovu interakciju sa vitalnim ćelijskim komponentama.

Kisela sredina vakuola pomaže u stabilizaciji fenol-metal kompleksa, smanjujući njihovu reaktivnost i toksičnost. Fenoli mogu raditi zajedno sa fitohelatinima i metalotioneinima, pojačavajući ukupnu sposobnost biljke za vezivanje i sekvstraciju teških metala. Dok fitohelatini i metalotioneini direktno vezuju metale, fenoli mogu dodatno neutralizovati ROS i stabilizovati metale putem helacije.

4.3.2.2 Percepcija i adaptacije biljaka na povišene koncentracije kadmija

Kadmij dospijeva u tlo putem industrijskog otpada, rudarstva, spaljivanja fosilnih goriva, te primjenom fosfatnih gnojiva i kanalizacijskog mulja u poljoprivredi. Njegova mobilnost u tlu olakšava apsorpciju korijenjem biljaka, čime se povećava rizik od toksičnosti.

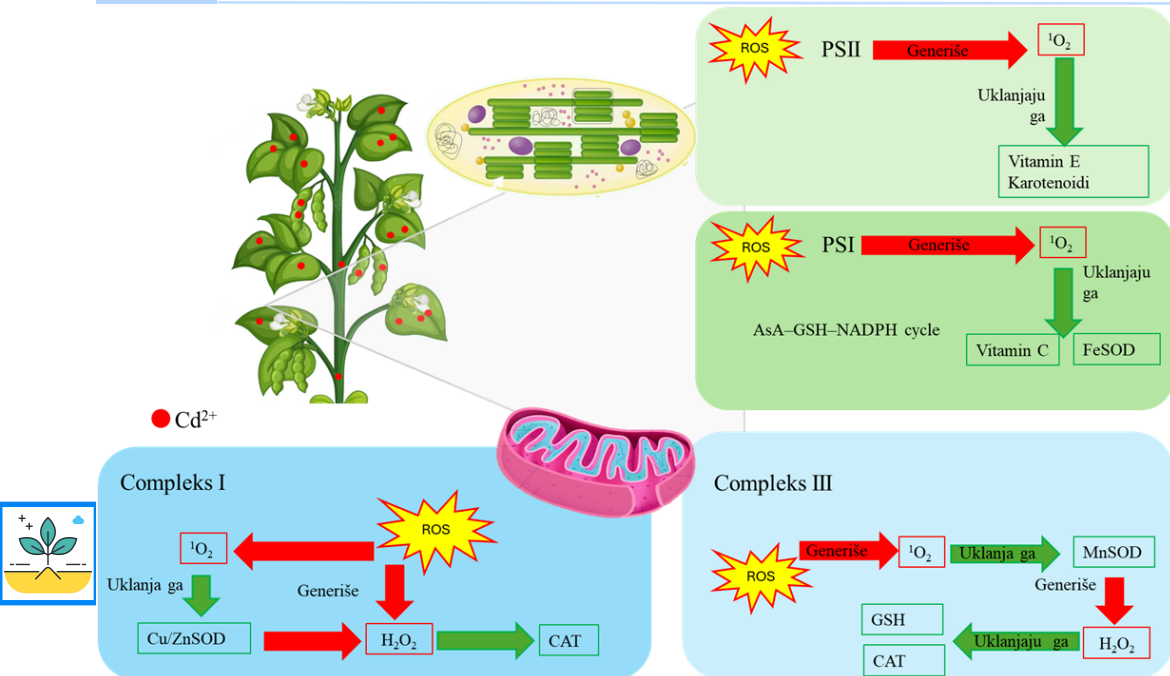
Biljke detektuju prisutnost Cd kroz poremećaje u homeostazi drugih jona, poput Zn^{2+} i Fe^{2+} , budući da Cd^{2+} koristi iste transportere za ulazak u ćelije. ZIP (ZRT/IRT-like protein) i NRAMP (natural resistance-associated macrophage protein) transporteri

posreduju u apsorpciji kadmija. Njegov ulazak uzrokuje povećanje reaktivnih vrsta kisika (ROS), koje djeluju kao signalne molekule za aktivaciju odgovora na stres.

Korijen je prvi organ koji je u kontaktu sa povišenim koncentracijama minerala. Kadmij je izuzetno toksičan za biljke jer koristi iste transportne puteve kao esencijalni metali poput cinka i željeza. Njegova prisutnost u tlu pokreće niz odbrambenih odgovora u korijenu. Korijen se može boriti sa viškom kadmija preko nekoliko adaptivnih strategija:

- **Izlučivanje organskih kiselina** - biljke poput kukuruza (*Zea mays*) i suncokreta (*Helianthus annuus*) luče limunsku i oksalnu kiselinu iz korijena kako bi smanjile mobilnost Cd u rizosferi. Ove kiseline heliraju Cd, stvarajući komplekse koji se ne mogu apsorbirati u korijen;
 - **Sekvestracija u ćelijskim zidovima** - ćelijski zidovi korijenskih ćelija sadrže pektine koji vežu kadmij. Ovo djeluje kao fizička barijera koja sprečava ulazak Cd u citoplazmu, čime se smanjuje njegova toksičnost;
 - **Suberinizacija endoderma** - korijeni biljaka pod stresom Cd povećavaju sintezu suberina u ćelijama endoderma. Ova nepropusna barijera ograničava transloaciju Cd prema ksilemu i njegov transport do nadzemnih dijelova biljke.
- Jednom kad Cd dospije u izdanak pokreće se drugi niz adaptivnih strategija koje se bore sa viškom kadmija i njegovom toksičnošću:
- **Sekvestracija u vakuolama** - Cd se veže za fitohelatine i metalotioneine - proteine bogate cisteinom - koji omogućavaju skladištenje Cd u vakuolama. Ova strategija osigurava da kadmij ne interferira s metaboličkim procesima.





Slika 4.10 Aktivacija antioksidativnog sistema pri toksičnim nivoima kadmija

- **Redistribucija unutar listova** - stariji listovi preuzimaju Cd kako bi zaštitili mlađe, aktivno rastuće listove i fotosintetski aktivna tkiva;
- **Aktivacija antioksidativnih sistema** - Cd izaziva oksidativni stres, a biljke povećavaju aktivnost SOD, CAT i APX kako bi neutralizirale ROS (Slika 4.10).

4.3.2.3 Adaptacije biljaka na povišene koncentracije aluminija

Adaptacije biljaka na višak Al^{3+} jona u tlu uključuju niz fizioloških, biohemijskih i morfoloških strategija kako bi smanjile toksičnost i održale svoje funkcije. Toksičnost aluminija obično se javlja u kiselim tlima (pH ispod 5), gdje je Al^{3+} dominantan i vrlo toksičan oblik aluminija. Jedna od osnovnih strategija jeste izlučivanje organskih kiselina, uključujući malat, citrat i oksalat, u rizosferu. Ove kiseline imaju

ključnu ulogu u detoksifikaciji aluminija. Biljke ih izlučuju u rizosferu, gdje se Al^{3+} joni vežu za ove kiseline formirajući netoksične helate poput Al-citrata i Al-malata.

Ovi kompleksi su stabilni i sprečavaju aluminij da toksično djeluje na ćelijske komponente poput plazma membrane ili transportnih proteina. Organske kiseline se sintetiziraju u mitohondrijama i transportuju do vrhova korijena, gdje dolazi do maksimalne sekrecije u tlo. Ekspresija specifičnih gena uključenih u sintezu i sekreciju organskih kiselina (npr. ALMT gen za malat i MATE gen za citrat) povećava se u prisustvu aluminija. Ovi geni osiguravaju efikasnu sekreciju organskih kiselina i posljedičnu detoksifikaciju aluminija u rizosferu.

Ekkluzija (isključivanje aluminija) podrazumijeva fiziološki mehanizam smanjenja unosa aluminija u korijen. Ovo se ostvaruje smanjenjem propusnosti plazma membrane za Al^{3+} i povećanjem izlučivanja

protona, što može povećati lokalni pH i time smanjiti topljivost aluminijske. Kasparijeve trake u endodermisu mogu sprečavati translokaciju aluminijske prema provodnim tkivima, čime se ograničava njegova toksičnost u nadzemnim dijelovima biljke.

Aluminij može biti vezan i u ćelijskim zidovima korijena gdje se kompleksira sa polisaharidima poput pektina, smanjujući njegovu mobilnost i ulazak u citoplazmu. Aluminij se veže za karboksilne grupe pektina, što smanjuje njegovu mobilnost i sprečava ulazak u citoplazmu. Modifikacija ćelijskih zidova može uključivati povećanu sintezu pektina sa specifičnim vezujućim mjestima za aluminij, čime se dodatno smanjuje njegova biodostupnost. Fenolni spojevi, poput katehola, također mogu helirati aluminij u rizosferi, smanjujući njegovu biodostupnost.

Jednom kada uđe u nadzemni dio biljke Al se može vezati za organske kiseline kao što su citrat i malat, čime se osigurava njegova netoksična distribucija i sprečavanje interakcije s kritičnim molekulama poput DNK ili proteina. Kompleksi Al i organskih kiselina transportuju se u vakuole pomoću specifičnih tonoplastnih transportera. Ovo skladištenje je posebno važno jer izolira aluminij od osjetljivih organela, poput mitohondrija i hloroplasta.

Aluminij može izazvati oksidativni stres stimulacijom proizvodnje ROS. Biljke povećavaju sintezu antioksidativnih enzima poput: SOD (koja neutralizira superoksidne radikale), CAT i APX (koje uklanjaju vodikov peroksid, H_2O_2). Ovi enzimi sprečavaju oksidativna oštećenja lipida, proteina i DNK izazvana aluminijem.

Biljke mogu povećati sintezu toplinskih šok proteina (HSP), antioksidativnih enzima

(poput katalaze i superoksid-dismutaze) i metalotioneina koji djeluju kao zaštitni mehanizmi za smanjenje oštećenja izazvanih aluminijem.

Aluminij često ometa funkciju kalcija tako što kompetitivno inhibira njegove transportne puteve. Biljke detoksificiraju aluminij kroz mehanizme koji uključuju povećanu proizvodnju kalcijevih transportera i stabilizaciju ćelijskih membrana. Joni Al^{3+} i Ca^{2+} su sličnog jonskog radijusa što omogućava aluminiju da oponaša kalcij u vezivanju za iste biološke ciljne molekule. Ova sličnost omogućava aluminiju da zamijeni kalcij na ključnim veznim mjestima, poput membranskih proteina ili pektinskih polimera u ćelijskim zidovima, što narušava homeostazu kalcija.

Toksičnost aluminijske prema kalciju počinje na nivou korijena. Aluminij se veže za plazma membranu ćelija korijena i ometa funkciju kalcijevih kanala, smanjujući ulaz Ca^{2+} jona. Ovo uzrokuje smanjenu koncentraciju kalcija u apoplastu i citoplazmi, što ometa ćelijsku signalizaciju i stabilnost membrana. Takav proces dovodi do oslabljenog rasta i smanjene sposobnosti transporta hranjivih tvari u nadzemne dijelove biljke.

U ćelijskim zidovima korijena, aluminij se veže za karboksilne grupe pektina, zauzimajući mjesta koja bi normalno vezala kalcij. Ovo rezultira rigidnošću ćelijskog zida, smanjujući njegovu fleksibilnost i inhibirajući elongaciju korijena. Ova rigidnost može dovesti do pucanja ćelijskih zidova usljed mehaničkog stresa i ometanja rasta korijena. Aluminij ometa funkciju transportnih proteina za kalcij na plazma membrani i tonoplastu (npr. Ca^{2+} -ATPaze i antiporteri). Ometanjem ovih transportnih puteva, aluminij smanjuje transport kalcija iz



korijena u nadzemne dijelove biljke, što utiče na regulaciju metaboličkih procesa u listovima i stabljikama.

Biljke nastoje očuvati kalcij i minimizirati njegov gubitak usljed interakcije s aluminijem kroz izlučivanje organskih kiselina koje vežu aluminij u rizosferi, smanjujući njegovu biodostupnost i sprečavajući njegov ulazak u ćelije; povećanjem koncentracije kalcija u rizosferi pomoću sekrecije Ca^{2+} , što može djelovati kao "tampon" za aluminij; indukcijom transportera kalcija kako bi se nadoknadila smanjena apsorpcija.



4.3.2.4 Adaptacije biljaka na povišene koncentracije olova

Biljke koje su izložene povišenim koncentracijama Pb razvijaju niz adaptivnih mehanizama za detoksifikaciju i toleranciju na ovaj teški metal. Olovo je izuzetno toksično za biljke jer nema poznatu biološku funkciju, a njegovo prisustvo remeti brojne fiziološke i biohemijske procese.

Olovo se veže za komponente ćelijskih zidova, poput pektina, čime se sprečava njegov ulazak u citoplazmu. Na taj način ćelijski zidovi korijena služe kao fizička barijera koja apsorbira olovo. Pri povišenim koncentracijama olova može doći do zadebljanja ćelijskih zidova što povećava njihov kapacitet da vežu olovo i smanjuje njegovu mobilnost. Biljke smanjuju aktivnost transportera na plazma membrani ćelija korijena, posebno onih koji prenose druge katjone poput Ca^{2+} ili Fe^{2+} , koji mogu poslužiti kao ulazne tačke za Pb^{2+} .

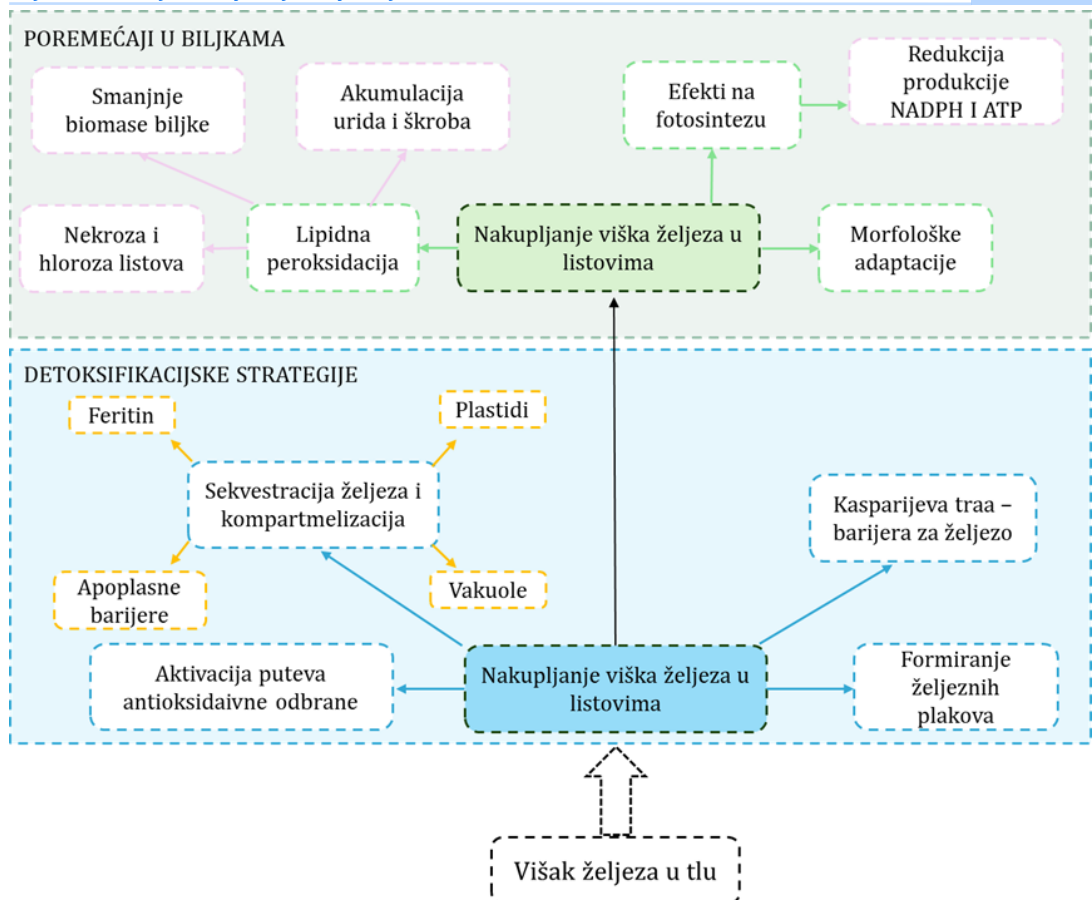
Olovo koje uđe u ćeliju biva vezano organskim molekulama kao što su fitohelatini, glutation (GSH) i organske

kiseline. Ovi ligandi formiraju stabilne komplekse s olovom, što smanjuje njegovu toksičnost i sprečava interakciju s vitalnim ćelijskim strukturama. Fitohelatini, bogati tiolnim (-SH) grupama, specifično vežu olovo i omogućavaju njegovo skladištenje u vakuolama.

Kompleksi Pb-ligand se transportuju u vakuole, gdje su izolovani od citoplazmatskih i nuklearnih komponenti. Tonoplastni transporteri, poput ATP-pumpi i proton-antiportera, igraju ključnu ulogu u ovom procesu. Biljke povećavaju unos esencijalnih katjona poput Ca^{2+} , Mg^{2+} i Zn^{2+} , koji mogu kompetitivno inhibirati vezivanje olova za mjesta transporta ili uloge u fiziološkim procesima. Na taj način se smanjuje toksičnost olova jer ono postaje relativno manje dostupno. Neke biljke izlučuju organske kiseline ili flavonoide u rizosferu, čime heliraju Pb^{2+} u tlu i sprečavaju njegov ulazak u korijen.

Simbioza sa mikroorganizmima u rizosferi (poput mikoriza ili bakterija) može povećati toleranciju biljaka na olovo. Mikroorganizmi pomažu helaciju i imobilizaciju olova u tlu. Povišene koncentracije olova često ometaju fotosintetičke procese. Biljke povećavaju sintezu antioksidanata kako bi zaštitile fotosisteme (PSI i PSII) od oksidativnih oštećenja.

Hiperakumulatori metala, poput biljaka roda *Brassica* ili *Thlaspi*, mogu tolerisati visoke koncentracije olova zahvaljujući specifičnim mehanizmima: visoka efikasnost heliranja olova; veća aktivnost vakuolarnog skladištenja i pojačano izlučivanje helirajućih molekula u rizosferu.



Slika 4.11 Mehanizmi detoksifikacije i odgovor biljaka na povećane količine željeza u tlu

4.3.2.5 Adaptacije biljaka na povišene koncentracije željeza

Biljke koje su izložene višku Fe razvijaju složene mehanizme tolerancije i detoksifikacije kako bi spriječile oksidativni stres i oštećenje ćelijskih struktura. Željezo je esencijalni mikronutrijent, ali u visokim koncentracijama može biti toksično zbog generisanja ROS-a. Pri detekciji visokih koncentracija željeza u tlu biljke smanjuju ekspresiju gena za transportere željeza (npr. IRT1) kako bi ograničile njegov unos kroz korijen. Na površini korijena formiraju se željezni oksidi i hidroksidi (željezna placa) koji vezuju višak Fe^{2+} u rizosferi i smanjuju njegovu dostupnost za unos.

Željezo se može vezati za komponente ćelijskog zida, poput pektina i hemiceluloze. Ovo smanjuje njegovu mobilnost i ulazak u ćelije. Apoplastične barijere, poput Kasparijevih traka, ograničavaju kretanje željeza prema provodnim tkivima.

Željezo se transportuje u ksilemu kao Fe^{3+} -citrati ili Fe^{3+} -malati, a u floemu kao Fe^{2+} -nikotianamini. Aktivno se kontroliše količina željeza koja se transportuje u nadzemne organe, čime se izbjegava toksičnost u listovima.

Unutar ćelija željezo mogu helirati različite molekule poput fitohelatina, nikotianamina (NA), citrata i malata. Kompleksi Fe-helator transportuju se u vakuole za sigurno skladištenje. Specifični transporteri (npr.

VIT1) omogućavaju unos Fe^{2+} i Fe^{3+} u vakuolu, gdje se željezo skladišti kao netoksični kompleks. Unutar vakuola željezo može formirati depozite u obliku netoksičnih mineralnih kristala. Feritin je protein koji skladišti željezo i smanjuje njegovu slobodnu koncentraciju u citoplazmi (Slika 4.11). Može vezati do 4500 atoma željeza po molekuli, čime efikasno sprečava oksidativni stres. Feritin je najaktivniji u kloroplastima i mitohondrijama, gdje je oksidativni stres najizraženiji.



Višak željeza može generisati ROS putem Fentonove reakcije:



Usljed stvaranja ROS-a biljke pojačavaju aktivnost antioksidativnih enzima: SOD (neutrališe superoksidne radikale), CAT (razgrađuje vodikov peroksid u vodu i kisik), APX (uklanja H_2O_2 u kloroplastima).

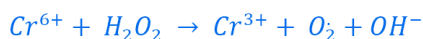
4.3.2.6 Adaptacije biljaka na povišene koncentracije hroma

Hrom (Cr) je teški metal koji se nalazi u prirodi u različitim oksidacijskim stanjima, od kojih su najzastupljeniji šestovalentni (Cr^{6+}) i trovalentni (Cr^{3+}). Dok je Cr^{3+} relativno manje toksičan i stabilan, Cr^{6+} je visoko mobilan, toksičan i reaktivniji. U biljnom okruženju, hrom predstavlja ozbiljan izazov zbog svoje sposobnosti da uzrokuje oksidativni stres i naruši ključne metaboličke procese.

Cr^{3+} (trovalentni hrom) - stabilniji oblik, manje mobilan i manje toksičan. Može da se taloži u tlu i na površini ćelijskih zidova, smanjujući svoju biodostupnost.

Cr^{6+} (šestovalentni hrom) - visoko oksidativan, mobilan i lako prodire u ćelije

putem transportera za sulfate ili fosfate. Toksičniji je od Cr^{3+} jer generiše ROS. Cr^{6+} uzrokuje proizvodnju ROS putem Fentonove reakcije:



Ovo dovodi do peroksidacije lipida, oksidacije proteina i oštećenja DNK, te nastali ROS povećava permeabilnost membrane.

Kao odgovor na ROS biljke kroz neenzimatske antioksidante poput askorbinske kiseline i tokoferola aktiviraju SOD (neutrališe O_2^-), CAT (neutrališe H_2O_2) i APX (uklanja perokside u kloroplastima i mitohondrijama). Hrom ometa transport elektrona u fotosistemima (PSI i PSII). Smanjuje koncentraciju klorofila i efikasnost fiksacije ugljen-dioksida.

Hrom se uglavnom akumulira u korijenima, dok je translokacija u nadzemne organe ograničena. Vezuje se za ćelijske zidove i vakuole korijena, što smanjuje njegovu mobilnost. Javlja se smanjena elongacija korijena usljed akumulacije Cr u ćelijskim zidovima.

Jedan od osnovnih mehanizama tolerancije hroma jeste redukcija Cr^{6+} u Cr^{3+} . Reduktaze na plazma membrani korijena smanjuju Cr^{6+} do manje toksičnog Cr^{3+} . Glutation (GSH) i askorbat takođe učestvuju u redukciji. Pored enzimatske reakcije Cr se može redukovati pomoću organskih kiselina. Organske kiseline iz rizosfere (npr. citrat) doprinose transformaciji Cr^{6+} u Cr^{3+} . Dodatno biljke mogu smanjiti ekspresiju transportera za sulfate i fosfate, koji omogućavaju ulaz Cr^{6+} u ćeliju te aktivirati transportne sisteme za detoksifikaciju i eksport Cr iz ćelije.

Kada dospije u ćeliju Cr se helira sa glutationom, fitohelatinima i organskim

kiselinama stvarajuće netoksične spojeve. Kompleksi Cr^{3+} -ligand transportuju se u vakuole pomoću tonoplastnih transportera. Cr se vezuje za karboksilne grupe pektina u ćelijskim zidovima, što ograničava njegovu biodostupnost i mobilnost. Biljke koje tolerišu Cr mogu se koristiti u fitoremedijaciji tla kontaminiranih hromom.

4.3.2.7 Adaptacije biljaka na povišene koncentracije nikla

Nikl je teški metal koji je, za razliku od mnogih drugih, esencijalan u vrlo niskim koncentracijama za određene biljne funkcije, posebno u metabolizmu ureje kod biljaka. Međutim, u višim koncentracijama, nikl postaje toksičan i ometa ključne fiziološke i biohemijske procese. Njegova prisutnost u tlu često je rezultat industrijskih aktivnosti, rudarstva i zagađenja otpadom.

Nikl interferira sa funkcijama enzima vezanih za Zn i Mg zamjenjujući te esencijalne metale na enzimima. Blokira ureazu, ključni enzim za metabolizam ureje, što ometa nitratni metabolizam, te smanjuje koncentraciju hlorofila, inhibira funkciju fotosistema II (PSII) i narušava efikasnost prenosa elektrona i generiše ROS. Usled toksičnosti Ni javlja se oštećenje listova, uključujući nekrozu, hloroze i smanjenje površine lista.

Nikl se prvenstveno akumulira u korijenu, dok je translokacija u nadzemne dijelove ograničena. Akumulacija nikla u korijenu uzrokuje skraćivanje i inhibiciju elongacije korijena. Visoke koncentracije Ni ometaju unos ključnih hranjivih tvari poput kalcija (Ca) i kalija (K). Kod hiperakumulatora, nikl se može taložiti u listovima ili epidermalnim tkivima.

Biljke koje su razvile toleranciju na Ni imaju mogućnost heliranja Ni kroz vezanje za glutation, fitohelatine i metalotioneine u citoplazmi stvarajući netoksične komplekse. Ni-ligand se transportuju u vakuole pomoću tonoplastnih transportera, čime se Ni izoluje od ključnih ćelijskih komponenti. Citrati i malati heliraju nikl u citoplazmi i omogućavaju njegovo skladištenje ili transport. Pored vakuole Ni se može vezati za komponente ćelijskih zidova, poput pektina, čime se smanjuje njegova mobilnost i toksičnost. Ćelijski zidovi djeluju kao pasivna barijera za akumulaciju metala. Ekspresija gena za transportere nikla, poput ZIP transportera, reguliše unos i distribuciju nikla. Hiperakumulatorske vrste, poput *Alyssum murale*, koriste se za uklanjanje nikla iz kontaminiranih tla. Ove biljke mogu tolerisati visoke koncentracije nikla ($>10.000 \mu\text{g/g}$ suhe mase) i akumulirati ga u svojim tkivima.



Remedijacija tla zagađenog teškim metalima postala je ključni ekološki i poljoprivredni prioritet zbog štetnih efekata ovih zagađivača na zdravlje ljudi, biljaka i ekosistema. Teški metali, poput kadmija, olova, nikla i hroma, mogu ostati u tlu decenijama, akumulirajući se u prehrambenom lancu i ugrožavajući biodiverzitet. Tradicionalne metode remedijacije, poput hemijskih tretmana ili fizičkog uklanjanja zagađenog tla, često su skupe i destruktivne za ekosistem. Nasuprot tome, fitoremedijacija – koristeći biljke za uklanjanje, stabilizaciju ili detoksifikaciju metala iz tla – nudi održivo, ekonomično i ekološki prihvatljivo rješenje.

Hiperakumulatorske biljke, poput *Alyssum murale* za nikl i *Brassica juncea* za kadmij i olovo, apsorbuju metale kroz korijenje, skladište ih u nadzemnim dijelovima i

omogućavaju njihovo uklanjanje kroz žetvu. Osim uklanjanja, biljke se mogu koristiti za stabilizaciju metala u tlu smanjenjem njihove biodostupnosti, što minimizira rizik od daljnje kontaminacije.

Kombinacija fitoremedijacije s biološkim aditivima, poput mikroorganizama ili helirajućih spojeva, dodatno povećava efikasnost ovog pristupa, čineći ga ključnom strategijom za obnovu zagađenog tla.



4.3.3 Fitoremedijacija

Fitoremedijacija je proces kojim biljke uklanjaju, stabilizuju ili smanjuju zagađivače, uključujući teške metale, iz tla, vode i zraka. Ova tehnologija se koristi zbog svoje ekološke prihvatljivosti i održivosti, a mehanizmi su klasifikovani na osnovu različitih procesa koji uključuju apsorpciju, transformaciju ili stabilizaciju zagađivača.

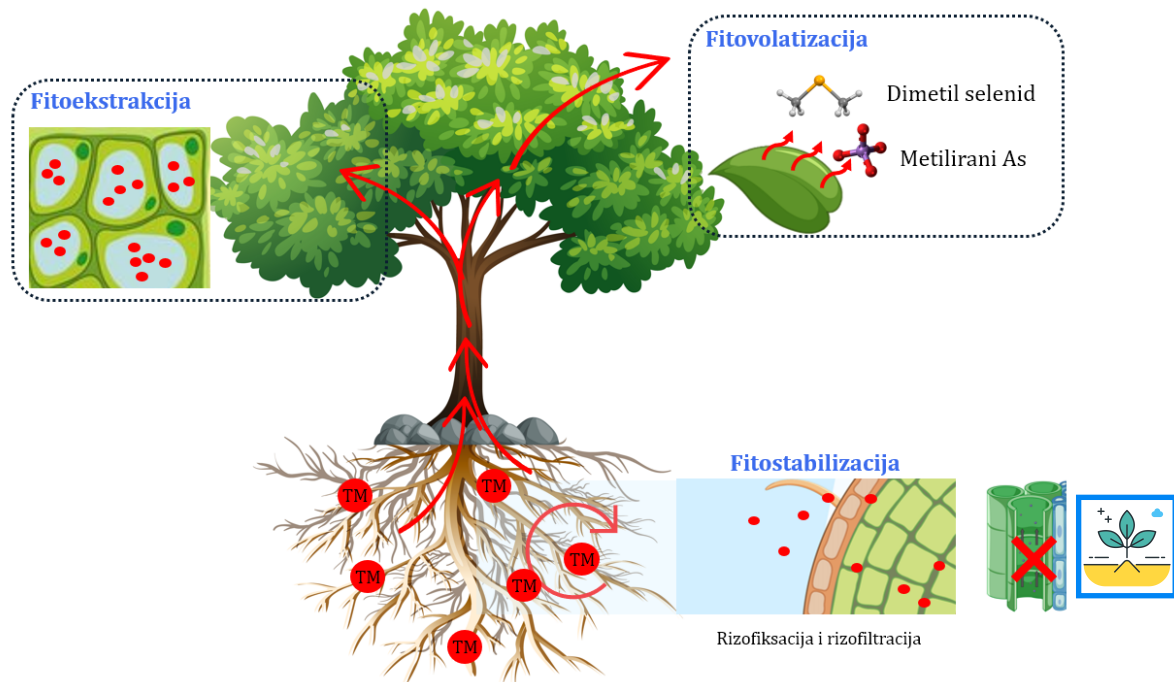
Fitostabilizacija je proces kojim biljke stabiliziraju teške metale u tlu ili ih vezuju u rizosferi, čime se smanjuje njihova mobilnost, bioraspoloživost i toksičnost (Slika 4.12). Ovaj mehanizam ne uklanja metale iz tla, već ih stabilizira, sprečavajući njihovu migraciju u podzemne vode ili biljnu biomateriju. Čelijski zidovi korijenskih ćelija bogati su polisaharidima i pektinima koji vežu pozitivno naelektrisane metalne jone poput kadmija i olova. Organske kiseline, poput citratne, oksalne i malatne, koje luče korijeni, heliraju metale i smanjuju njihovu mobilnost. Nadalje biljni enzimi, zajedno s mikroorganizmima u rizosferi, mogu promijeniti oksidaciono stanje metala (npr. od Fe^{2+} u Fe^{3+}), čime se smanjuje njihova topljivost i bioraspoloživost.

Fitostabilizacijom metala se sprečava migracija teških metala u podzemne vode, te

je ova metoda pogodna za jako zagađena tla gdje bi druge metode bile neefikasne. Glavno ograničenje ove metode je da ne uklanja metale iz tla, već ih stabilizira. Potreban je kontinuirani monitoring kako bi se osigurala stabilnost metala u tlu. Fitostabilizacija je posebno korisna za područja s visokim koncentracijama metala, jer osigurava zaštitu životne sredine bez potrebe za uklanjanjem biljaka ili kontaminiranog tla.

Fitoekstrakcija je proces kojim biljke apsorbiraju teške metale iz tla kroz korijenje i translociraju ih u nadzemne dijelove, poput listova i stabala, gdje se akumuliraju (Slika 4.12). Ovaj mehanizam omogućava fizičko uklanjanje metala iz tla prikupljanjem biomase biljaka bogate metalima. Apsorpcija metala ide preko korijena putem korijenskih transportera specifičnih za metale, poput ZIP i NRAMP proteina. Metali se transportuju iz korijena u nadzemne dijelove biljke putem ksilema, vezani za organske kiseline poput citrata, malata i histidina. Skladište se u vakuolama nadzemnih dijelova biljke uz pomoć fitohelatina i metalotioneina, čime se smanjuje njihova toksičnost. Biljke poput *Thlaspi caerulescens*, *Brassica juncea* i *Pteris vittata* mogu akumulirati velike količine metala/metaloida poput cinka, kadmija, nikla i arsena. Brzorastuće biljke s velikom biomasom, poput vrbe (*Salix* spp.) i topole (*Populus* spp.), često se koriste za fitoekstrakciju.

Prednost ove metode leži u tome što može efikasno ukloniti metale iz tla, te nadzemni dijelovi se mogu reciklirati za dobivanje metala (fitorudarstvo). Ekološki je prihvatljiva i održiva metoda za čišćenje tla. Glavni nedostatak leži u sporosti metode zbog ograničenog rasta biljaka, te zavisi od bioraspoloživosti metala u tlu i biljke. Fitoekstrakcija predstavlja održivu strategiju



Slika 4.12 Pregled različitih mehanizama fitoremedijacije

za uklanjanje metala iz tla, ali zahtijeva pravilnu selekciju biljaka i dugoročno planiranje kako bi se maksimizirala njena efikasnost.

Fitovolatilizacija podrazumijeva eliminaciju metala iz tla kroz usvajanje od strane biljke te otpuštanje istih u atmosferu volatilacijom (otparavanjem) (Slika 4.12). Enzimi uključeni u metabolizam sumpora transformiraju anorganski selen (Se) u dimetil selenid (DMS), koji je manje toksičan i otparljiv (volatilan, hlapljiv).

Arsen se može transformirati u metilovane spojeve koji se lako otparavaju. Gasoviti spojevi poput dimetil selenida $((\text{CH}_3)_2\text{Se})$ ili elementalne žive oslobađaju se iz listova

biljke u atmosferu. Ova metoda je jako pogodna za uklanjanje metala iz vode te može smanjiti koncentraciju metala bez fizičkog uklanjanja biljaka, a može se koristiti za remedijaciju specifičnih metala i metaloida. Glavno ograničenje jeste upravo to što se mogu eliminirati samo hlapljivi spojevi te predstavlja potencijalno rizik za zagađenje zraka ako se ne kontroliše emisija gasova.

Fitovolatilizacija je inovativna metoda za remedijaciju tla i vode, posebno pogodna za zagađenje metalima poput selen, arsena i žive. Međutim, njena primjena zahtijeva precizno planiranje kako bi se osigurala sigurnost i efikasnost procesa.

Sažetak – biljne interakcije sa mineralima u tlu

Biljke uspostavljaju kompleksne interakcije s mineralima u tlu putem korijenskih sistema, osiguravajući unos esencijalnih hranljivih tvari potrebnih za rast i razvoj. Apsorpcija minerala odvija se putem pasivnih i aktivnih mehanizama. Pasivna apsorpcija koristi koncentracijski gradijent za kretanje jona kroz ćelijske membrane, dok aktivni transport zahtijeva energiju u obliku ATP-a za premještanje jona protiv koncentracionog gradijenta. Protonske pumpe, simport i antiport mehanizmi omogućavaju selektivnu apsorpciju jona poput nitrata, kalija i kalcija. Efikasnost ovih procesa zavisi od faktora poput pH tla, temperature, vlažnosti i fiziološkog stanja biljke.

Makroelementi (N, P, K, Ca, Mg, S) su potrebni u većim količinama i ključni su za osnovne procese kao što su fotosinteza i sinteza proteina. Mikroelementi (Fe, Mn, Zn, Cu, B, Mo, Cl) su potrebni u tragovima, ali imaju esencijalne uloge u enzimskim reakcijama i fiziološkim procesima. Nedostatak bilo kojeg elementa može uzrokovati specifične simptome, poput hloroze, smanjenog rasta ili deformacija listova.

Biljke se prilagođavaju nedostatku minerala povećanjem apsorpcije kroz specifične transportere, lučenjem organskih kiselina koje rastvaraju vezane hranjive tvari u tlu, te simbiozom s mikoriznim gljivama. Ovi mehanizmi omogućavaju bolji pristup fosforu, azotu i drugim esencijalnim elementima. Pri viškovima ili toksičnosti minerala, biljke koriste mehanizme detoksifikacije, uključujući sekvestraciju metala u vakuolama pomoću helatora poput fitohelatina i metalotioneina. Aktivacija antioksidativnih sistema smanjuje oksidativni stres izazvan ROS-om, dok organski helatori poput citrata i malata pomažu u neutralisanju viška metala.

Kod viška željeza, biljke smanjuju unos putem regulacije transportera poput IRT1 i skladište željezo u vakuolama uz pomoć feritina, čime se smanjuje njegova mobilnost i reaktivnost. Višak kadmija se neutralizuje vezivanjem za fitohelatine i metalotioneine, koji formiraju stabilne komplekse i omogućavaju njihov transport u vakuole. Sličan mehanizam koriste biljke za Ni i Pb, pri čemu se ovi metali često vezuju za organske kiseline poput citrata i malata, koje olakšavaju njihovo skladištenje ili sekvestraciju u ćelijskim zidovima. Toksični aluminij (Al) u kiselim tlima se detoksifikuje lučenjem organskih kiselina, poput malata i citrata, u rizosferu, čime se formiraju netoksični kompleksi aluminija.

Za rješavanje problema zagađenja tla teškim metalima, biljke koriste fitoremedijaciju. Fitoelekstrakcija uključuje akumulaciju metala u nadzemnim dijelovima biljke, koji se kasnije uklanjaju žetvom. Fitostabilizacija stabilizuje metale u tlu, smanjujući njihovu mobilnost, dok fitovolatizacija pretvara metale u volatilne spojeve koji se oslobađaju u atmosferu. Hiperakumulatorske vrste, poput *Thlaspi caerulescens* i *Alyssum murale*, imaju ključnu ulogu u ovim procesima jer mogu tolerisati i akumulirati visoke koncentracije metala. Biljne interakcije i adaptacije na mineralne promjene ključne su za održivu poljoprivredu i očuvanje ekosistema. Razumijevanje ovih procesa omogućava razvoj strategija za povećanje otpornosti usjeva na stres i ekološku obnovu zagađenih tla, što je posebno važno u svjetlu globalnih klimatskih promjena.

Biljke su nepokretni organizmi koji tokom evolucije razvijaju sofisticirane mehanizme percepcije i odgovora na raznovrsne mehaničke stimuluse iz sredine. Ovi stimuli mogu biti prirodni, poput vjetrova, kiše i gravitacije ili rezultat interakcije s drugim organizmima, uključujući dodir predatora, insekata ili čak drugih biljaka. Mehaničke stimulacije uključuju fizičke sile poput pritiska, dodira, savijanja, vibracija i zvuka te predstavljaju informacije za prilagođavanje biljnog rasta, razvoja i odgovora na stres, osiguravajući preživljavanje i reprodukciju u promjenjivim uslovima.

Biljke su osjetljive na širok spektar mehaničkih stimulusa koji potiču iz sredine ili unutar same biljke kao što su:

- **Dodir i pritisak (tigmotropizam i tigmonastije)** - biljke prepoznaju direktan kontakt ili pritisak koji dolazi od susjednih biljaka, predatora, insekata, životinja ili fizičkih objekata;
- **Vibracije i zvuk** - biljke detektuju niske frekvencije zvuka (npr. 100–300 Hz) i vibracije koje se šire kroz tlo ili zrak;
- **Gravitacija (gravitotropizam)** - detekcija gravitacione sile koja djeluje na ćelijska tkiva;
- **Mehanička napetost i deformacija (tigmomorfogeneza)** - detekcija promjena u napetosti ćelijskog zida ili deformacije membrana npr. promjene u strukturi stabljika usljed djelovanja vjetrova, težine kiše ili snijega.

Mehanoreceptori su specijalizirani proteini ili molekularne strukture u biljkama koje detektuju mehaničke podražaje i pretvaraju ih u biohemijske signale. Ova sposobnost percepcije je ključna za adaptaciju biljaka na abiotičke i biotičke faktore, omogućavajući im preživljavanje i optimalan razvoj. Prema strukturi možemo ih klasifikovati na: mehanosenzitivne jonske kanale, receptore slične kinazama i kanale aktivirane rastezanjem (*Stretch-Activated Channels*).

Mehanosenzitivni jonski kanali (MS kanali) su proteinski kompleksi smješteni u plazma membrani ili membranama organela te detektuju fizičke sile poput napetosti, pritiska i deformacija. Otvaraju se ili zatvaraju kao odgovor na promjene u membranskoj napetosti, omogućavajući prolaz jona i drugih molekula.

Obuhvataju tri glavna tipa mehanoreceptora:

- **MSL (*Mechanosensitive Channel of Small Conductance*)**: prisutan u plastidima i plazma membrani. Detektuje osmotski pritisak i pomaže u regulaciji volumena ćelija. Važan za zaštitu biljaka od osmotskog šoka;
- **MCA (*Mid1-Complementing Activity*)**: uključen u percepciju naprezanja u ćelijskom zidu. Pomaže u regulaciji kalcijevih fluksa tokom mehaničkih stimulacija;
- **Piezo proteini**: ovi kanali omogućavaju percepciju direktnog dodira i pritiska. Brzo reaguju na promjene u membranskoj

napetosti, pokrećući lokalne odgovore na mehanički stres.

Receptori slični kinazama (Receptor-Like Kinases, RLK) su membranski proteini koji prepoznaju promjene u ćelijskom zidu ili vanćelijskoj matrici. Ovi proteini prenose signale u unutrašnjost ćelije putem fosforilacije, aktivirajući signalne kaskade. Obuhvataju tri tipa, do sad identifikovanih, RLK sa mehanoreceptorskom funkcijom:

- **FERONIA** (*FER*): važan za očuvanje integriteta ćelijskog zida i odgovor na mehaničke stresove. Detektuje promjene u pektinskim komponentama ćelijskog zida. Reguliše balans između rasta i stresa, posebno tokom interakcija s mikroorganizmima;
- **WAK** (*Wall-Associated Kinase*): vezan za ćelijski zid i osjetljiv na promjene u njegovoj strukturi. Detektuje pektine koji su oslobođeni tokom mehaničkog stresa ili oštećenja tkiva;
- **CrRLK1L** (*Catharanthus roseus RLK1-Like*): ključan za regulaciju ćelijskog rasta i odgovore na mehaničke sile u mladim biljnim tkivima.

Kanali aktivirani rastezanjem (*Stretch-Activated Channels* - SACs) - SAC kanali su proteinski kanali koji detektuju promjene u napetosti membrana. Aktiviraju se kada membrana doživi fizičko istežanje ili deformaciju. Otvaraju se brzo kao odgovor na mehaničke sile. Omogućavaju protok K^+ , Cl^- i Ca^{2+} jona, koji djeluju kao signalne molekule. Uključeni su u signalizaciju tokom kavitacije u ksilemu i regulaciju osmotskog balansa. Pomažu u adaptaciji biljaka na promjene volumena ćelija usljed osmotskog stresa ili mehaničkog oštećenja.

Mehanička interakcija sa citoskeletom - Citoskelet biljke, koji se sastoji od aktinskih

filamenata i mikrotubula, povezan je s mehanoreceptorima što omogućava detekciju promjena u ćelijskom zidu i membrani. Te strukture imaju značajne uloge:

- **Aktinski filamenti**: prenose mehaničke informacije iz ćelijskog zida ka unutrašnjosti ćelije. Sudjeluju u regulaciji ćelijskog oblika i kretanja organela;
- **Mikrotubule**: reorganiziraju se kao odgovor na mehaničke stimuluse, poput gravitacije ili pritiska. Važni za polarni rast ćelija.

Omogućavaju signalizaciju povezanu s rastom, gravitropizmom i adaptacijom na mehaničke stresove.

5.1 Adaptacija biljaka na dodir

Dodir ili mehanički stres izazvan kontaktom, izaziva specifične odgovore kod biljaka, uključujući promjene u rastu, razvoju i metabolizmu. Percepcija dodira uključuje detekciju mehaničkih promjena putem mehanoreceptora, signalnu transdukciju i aktivaciju odgovarajućih adaptivnih mehanizama.

Percepcija dodira započinje detekcijom fizičkih promjena u ćelijskom zidu i membranama putem mehanoreceptora. Mehanosenzitivni kanali igraju ključnu ulogu u ovom procesu. Smješteni u plazma membrani, ovi kanali reaguju na mehanički stres poput pritiska ili deformacija izazvanih kontaktom. Otvaranjem kanala, omogućava se ulaz Ca^{2+} i drugih jona u ćeliju, što pokreće signalne kaskade. Na primjer, MCA (*Mid1-Complementing Activity*) kanali detektuju naprezanje u ćelijskom zidu, dok MSL



(*Mechanosensitive Channel of Small Conductance*) kanali regulišu osmotski pritisak i reaguju na mehaničke sile u plastidima i membranama.

Pored MS kanala, receptori slični kinazama (Receptor-Like Kinases - RLK), poput FERONIN-a (FER), imaju ključnu ulogu u percepciji dodira. FER detektuje promjene u integritetu ćelijskog zida izazvane fizičkim kontaktom. Ove promjene aktiviraju signalne puteve koji uključuju kalcij kao sekundarni glasnik, zajedno s reaktivnim vrstama kisika (ROS), koje djeluju kao signalne molekule. Također, deformacija ćelijskog zida usljed dodira oslobađa pektine i hemicelulozu, što dodatno doprinosi signalizaciji unutar ćelije.

Citoskelet, sačinjen od aktinskih filamenata i mikrotubula, ključan je za percepciju dodira jer prenosi mehaničke informacije iz ćelijskog zida u unutrašnjost ćelije. Promjene u organizaciji citoskeleta omogućavaju ćeliji da prilagodi svoj oblik i funkciju u skladu sa stimulusom. Signalni putevi koji slijede nakon percepcije dodira uključuju brzo povećanje koncentracije intracelularnog kalcija, koji djeluje kao okidač za niz biohemijskih i fizioloških odgovora. Na primjer, biljke poput vinove loze (*Vitis vinifera*) savijaju svoje izdanke prema potpornim strukturama, što omogućava efikasnije penjanje.

Dodir, također, može izazvati dramatične odgovore, poput zatvaranja listova kod osjetljive mimoze (*Mimosa pudica*), gdje se promjena turgora ćelija dešava u milisekundama.

Dodir stimuliše povećanu proizvodnju etilena, hormona koji smanjuje elongacijski rast i promoviše zadebljanje stabljike. Etilen smanjuje rast biljke po dužini i povećava rast u širinu, što biljku čini stabilnijom i

otpornijom na mehaničke stresove poput vjetra. Dodir može izazvati redistribuciju auksina, posebno indol-3-sirćetne kiseline (IAA), što utiče na diferencijaciju i rast ćelija. Pomaže u regulaciji rasta korijena i nadzemnih dijelova biljke. Dodir može povećati nivo jasmonata, hormona uključenog u odgovor na stres i oštećenje tkiva. Jasmonati promovišu sintezu proteina i metabolita koji pomažu u zaštiti biljke.

Biljke koje su izložene dodiru, naročito repetitivnom dodiru (biljke pored staza i sl.) imaju promjene u svojoj morfologiji. Biljke izložene dodiru često pokazuju smanjen elongacijski rast stabljike. Ova adaptacija pomaže u smanjenju rizika od oštećenja usljed fizičkih stresova i poboljšava stabilnost biljke. Dodir stimuliše zadebljanje stabljike, čineći biljku robusnijom. Povećava otpornost biljke na mehaničke stresove kao što su vjetar i težina plodova. Dodir može uzrokovati razvoj manjih i debljih listova što povećava otpornost na oštećenja i smanjuje transpiraciju, što je korisno u stresnim uslovima. Dodir može stimulirati razgranatost korijenovog sistema čime se povećava stabilnost biljke i njena sposobnost za upijanje vode i hranljivih tvari.

Pored morfoloških promjena biljke pokazuju i promjene u sintezi različitih molekula. Dodir povećava sintezu tanina, lignina i fenolnih spojeva koji povećavaju čvrstoću tkiva i pružaju hemijsku zaštitu protiv herbivora i patogena. U pogledu molekularne osnove utvrđeno je da dodir aktivira gene koji kodiraju proteine uključene u strukturne promjene ćelija, kao što su aktin i mikrotubuli. Ovi proteini pomažu u stabilizaciji ćelijske strukture i omogućavaju prilagođavanje mehaničkom stresu. Percepcija dodira zasniva se na promjeni akcionog potencijala te aktiviranju MAPK



kinaznih kaskada i promjenama u ekspresiji gena koji su odgovorni na promjene unutar same biljke koje nastaju kao rezultat dodira.

Biljke pokazuju različite vidove odgovora na dodir, koji obuhvataju fiziološke, biohemijske i morfološke promjene. Ovi odgovori su prilagođeni specifičnoj vrsti dodira i često imaju adaptivnu ulogu u biljnim interakcijama sa sredinom i drugim organizmima. Glavni vidovi odgovora na dodir uključuju:

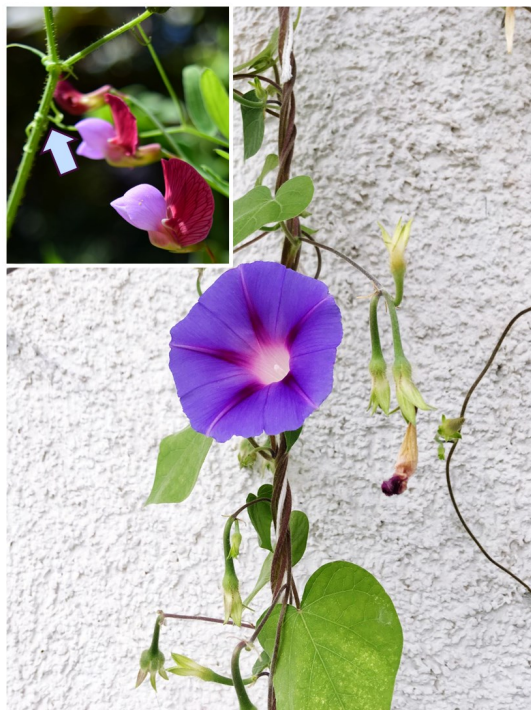
- **Tigmotropizam** – usmjereni rast biljaka kao odgovor na dodir ili kontakt s čvrstom površinom;
- **Tigmonastije** – brzi pokreti biljaka kao odgovor na dodir, nezavisno od smjera stimulansa;
- **Tigmomorfogeneza** – promjene u rastu i morfologiji biljke kao odgovor na ponovljeni dodir ili mehanički stres.

Tigmotropizam je usmjereni rast biljaka kao odgovor na dodir ili fizički kontakt s čvrstom površinom (Slika 5.1). Ovaj fenomen omogućava biljkama da se prilagode svom fizičkom okruženju i optimiziraju rast prema potpornim strukturama ili izbjegnu prepreke. Tigmotropizam je posebno izražen kod biljaka penjačica i biljaka koje koriste potpore za rast, poput vinove loze (*Vitis vinifera*) i graška (*Pisum sativum*).

Percepcija dodira kroz tigmotropizam počinje sa kontaktom biljke sa čvrstom podlogom što izaziva deformaciju ćelijskog zida. Ova deformacija detektuje se specijaliziranim strukturama u plazma membrani, uključujući mehanosenzitivne kanale (MCA i MSL). MS kanali se otvaraju kao odgovor na pritisak ili napetost u ćelijskom zidu, omogućavajući ulaz Ca^{2+} i drugih jona u ćeliju. Pored MS signala reaguju i RLK tačnije FER koji detektuje

promjene u integritetu ćelijskog zida. Ovaj receptor prenosi informacije o dodiru aktiviranjem signalnih puteva vezanih za Ca i ROS. Nadalje se deformacija ćelijskog zida prenosi na citoskeletne elemente, poput aktinskih filamenata i mikrotubula, koji igraju ključnu ulogu u percepciji i prenosu signala dodira.

Ulaz kalcija u ćeliju djeluje kao sekundarni glasnik, aktivirajući signalne kaskade. Povećana koncentracija Ca^{2+} pokreće reorganizaciju citoskeleta i promjene u ćelijskom rastu. Indukcija stvaranja ROS-a usljed dodira, također, djeluje kao signal za adaptaciju biljke na dodir. Neravnomjerna distribucija auksina na različitim stranama izbojka uzrokuje elongaciju ćelija na strani suprotnoj od kontakta, što vodi ka savijanju prema potpori. Etilen se također proizvodi kao odgovor na mehanički stres i može modulirati rast biljke.



Slika 5.1 Tigmotropizam vitice (*Vicia sp.*) i stabljike (*Ipomoea sp.*)

Kao posljedica aktiviranih mehanizama pri kontaktu sa čvrstom podlogom dolazi do neravnomjerne elongacije ćelije, pri čemu se ćelije na strani suprotnoj od dodira produžuju brže, što uzrokuje savijanje biljke prema površini. Kod biljaka penjačica, poput graška (*Pisum sativum*), vitice se formiraju kako bi se omotale oko potpore, stabilizirajući biljku. Korijenje biljaka, također, koristi tigmotropizam za navigaciju kroz tlo. Korijeni izbjegavaju čvrste objekte i preusmjeravaju rast prema područjima manjeg otpora.

Tigmonastije predstavljaju brze, neselektivne pokrete biljnih organa kao odgovor na dodir ili mehanički stimulus. Za razliku od tigmotropizma, koji je usmjereni rast biljaka prema izvoru stimulusa, tigmonastije su rezultat promjena u turgoru ćelija i nezavisne su od smjera stimulusa. Ovi pokreti omogućavaju biljkama da se brzo prilagode, zaštite ili iskoriste prilike u svom okruženju. Biljke detektuju dodir putem mehanoreceptora smještenih u ćelijskim zidovima i membranama (MCA kanali, FER RLK te tenzija ćelijskog zida).

Dodir pokreće složene signalne puteve koji vode do brzih fizioloških i mehaničkih promjena. Mehanička stimulacija otvara kalcijске kanale, povećavajući koncentraciju Ca^{2+} u citosolu što dovodi do skoka u njegovoj koncentraciji. Kalcij aktivira proteine poput kalmodulina, koji prenose signale i pokreću fiziološke promjene. ROS djeluju kao sekundarni signali, modulirajući transkripciju gena i aktivnost enzima. Povećava se produkcija etilena nakon dodira, što modulira brzinu i intenzitet odgovora. Auksin pomaže u regulaciji dugoročnih adaptacija nakon početnog odgovora.

Dodir izaziva brzu promjenu turgora u specijaliziranim ćelijama, poput pulvinarnog

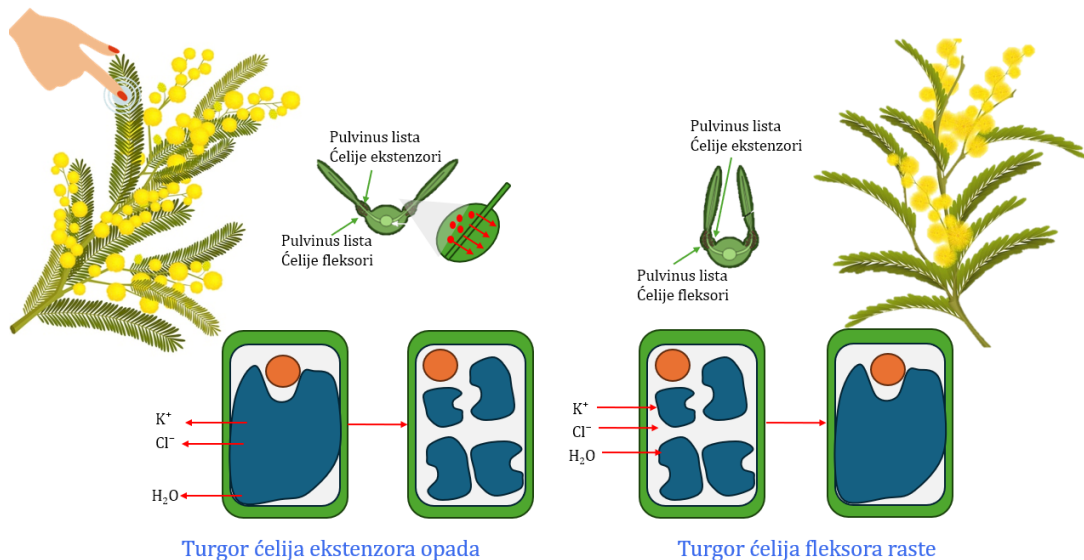
tkiva, što rezultira pokretom. Joni K^+ , Cl^- i vode prelaze iz ćelija pod uticajem signala pri čemu ćelije gube ili stiču turgor, uzrokujući savijanje ili zatvaranje organa. Na primjer, kod vrste *Mimosa pudica* dodir pokreće brzu depolarizaciju ćelijske membrane, uzrokujući izlazak K^+ i vode iz pulvinarnog tkiva. Rezultat je zatvaranje listova u manje od jedne sekunde (Slika 5.2). Kod vrste *Dionaea muscipula* (venerina muholovka) dodir aktivira mehanosenzitivne receptore u čekinjama na unutrašnjoj strani zamke. Signalizacija putem Ca i ROS-a uzrokuje brzo zatvaranje zamke unutar 100–300 ms.

Brzi odgovori omogućavaju biljkama adaptaciju na prolazne fizičke stimuluse, poput kiše ili dodira drugih organizama. Zatvaranje listova ili savijanje smanjuje mogućnost oštećenja od herbivora. Kod biljaka mesožderki, tigmonastije omogućavaju brzo hvatanje plijena.

Mimosa pudica, poznata kao osjetljiva mimoza, pokazuje fascinantnu sposobnost brzog zatvaranja listova kao odgovor na dodir. Ovaj brzi pokret je primjer tigmonastije i odražava složene mehanizme percepcije, signalizacije i fiziološkog odgovora na mehaničke stimuluse. Zatvaranje listova kod mimoze je evolutivna adaptacija koja omogućava biljci da se zaštiti od predatora, minimizira fizička oštećenja i prilagodi stresnim uslovima sredine.

Proces započinje percepcijom dodira putem MS receptora smještenih u ćelijskim zidovima i membranama listova i stabljika. Ovi proteini se aktiviraju deformacijom ćelijskog zida uzrokovanom fizičkim kontaktom. Otvaranjem kanala omogućava se ulaz Ca^{2+} jona u ćelije, što pokreće niz signalnih kaskada. Pored MS kanala, RLK, poput FER, detektuju promjene u strukturi





Slika 5.2 Prikaz tigmonastičkog pokreta lista mimoze

ćelijskog zida i povezuju mehaničke stimuluse s unutrašnjim signalima ćelije.

Nakon percepcije dodira, aktivira se složeni signalni sistem koji uključuje električne, kalcijske i hormonalne signale. Dodir izaziva generaciju akcionog potencijala, električnog impulsa koji se brzo širi kroz biljku. Depolarizacija plazma membrane prenosi signal prema specijaliziranim ćelijama u pulvinarnom tkivu – zadebljanju na peteljka listova koje reguliše njihov pokret. Ulazak kalcija u ove ćelije dodatno pojačava signal, dok proizvodnja ROS-a i fitohormona, poput etilena i ABA, moduliraju intenzitet odgovora.

Ključna fiziološka promjena koja omogućava zatvaranje listova je gubitak turgora u ćelijama pulvinarnog tkiva. Kao odgovor na signal, K⁺ i Cl⁻ joni izlaze iz ćelija kroz jonske kanale, povlačeći za sobom vodu zbog osmotskog gradijenta. Gubitak vode uzrokuje smanjenje turgora u ćelijama na donjoj strani pulvina, dok ćelije na suprotnoj strani ostaju turgidne. Ova asimetrija u turgoru uzrokuje savijanje peteljke i zatvaranje listova u manje

od jedne sekunde. Nakon što opasnost prođe, ćelije postupno obnavljaju turgor, vraćajući listove u prvobitni položaj.

5.2 Adaptacija biljaka na vjetar

Kopnene biljke su se prilagodile za preživljavanje u različitim vjetrovitim klimatskim uslovima, a to uključuje promjene u hemijskom sastavu, fizičkoj strukturi i morfologiji na svim razinama od ćelije do cijele biljke. Gotovo sve kopnene biljke moraju uskladiti pet ključnih funkcija: fotosintezu, transport vode, rast, razmnožavanje i mehaničku stabilnost. Ova stabilnost im omogućava da izdrže statičke sile i dinamička opterećenja tokom cijelog životnog vijeka. Jedan od glavnih izvora mehaničkog opterećenja biljaka je vjetar, koji zauzvrat ima veliki uticaj na rast, morfologiju, fiziologiju i ekologiju biljaka. Pod jakim vjetrovima biljke se mogu preorijentisati, rekonfigurirati svoje krošnje ili odbaciti iglice, listove i grane kako bi

smanjile otpor. Žitarice i drugi usjevi često se mogu oporaviti nakon oštećenja vjetrom, ako postoji dovoljan pristup vodi i hranjivim tvarima.

Vjetar također može uzrokovati kidanje listova kod mnogih vrsta, što može dovesti do privremenog povećanja gubitka vode, a osim toga savijanje listova kod trava može oštetiti kutikulu i dovesti do ozbiljnog gubitka vode, pa čak i venuća i smrti. Šteta od vjetra može imati veliki ekonomski uticaj na usjeve, šume i gradsko drveće. Vjetar je, također, veliki problem u mnogim biljnim ekosistemima i može igrati ključnu ulogu u regeneraciji biljaka i promjeni stadija sukcesije. Iako se odgovori biljaka na vjetar proučavaju više od dvije decenije, njihovi temeljni mehanizmi su još uvijek slabo shvaćeni. To je zato što su sami odgovori biljaka na mehaničko kretanje komplikovani i također zato što vjetar ne povlači samo mehaničke učinke, već i promjene u izmjeni plinova i toplote u listovima. Izloženost vjetru jako varira s vremenom i geografskim prostorom, ovisno o meteorologiji i lokalnoj topografiji i ovisi o tome raste li biljka izolirano ili unutar krošnje.

Odavno je poznato da se rast biljaka, razvoj i rezultirajuća raspodjela asimilata prilagođava kao odgovor na opterećenje vjetrom. To ima duboke posljedice na oblik i veličinu stabljika, grana i korijena kao i na biomehanička svojstva njihovih konstitutivnih tkiva. Izložene biljke obično su manje i kompaktnije s većim radijalnim rastom od zaštićenih biljaka. Biljke izložene jakim vjetrovima, također, mogu razviti smanjeni broj manjih listova koji se drže na tanjim i fleksibilnijim peteljka. Ovaj odgovor naziva se tigmomorfogeneza.

Tigmomorfogeneza je adaptivni odgovor biljaka na ponavljani mehanički stres, poput dodira, vjetra, kiše ili fizičkih prepreka. Za razliku od tigmotropizma i tigmonastija, tigmomorfogeneza ne uključuje usmjerene pokrete, već dugoročne promjene u rastu i razvoju biljaka. Ove promjene omogućavaju biljkama da se prilagode fizičkim izazovima sredine, osiguravajući veću stabilnost i otpornost.

Biljke detektuju mehaničke stimuluse putem specijaliziranih receptora i molekularnih mehanizama kao što su MS kanali (MCA i MSL) smješteni u plazma membrani koji se otvaraju kao odgovor na napetost izazvanu mehaničkim silama, omogućavajući ulaz Ca^{2+} u citoplazmu. FER RPK detektuje promjene u integritetu ćelijskog zida izazvane mehaničkim stresom, te povezuju deformaciju ćelijskog zida s unutrašnjom signalizacijom u ćeliji.

Percepcija mehaničkog stresa aktivira složene signalne puteve koji vode do promjena u rastu i razvoju. Ulaz Ca^{2+} u ćelije djeluje kao ključni signal za aktivaciju molekularnih odgovora.

Kalcij se veže za proteine poput kalmodulina, što pokreće promjene u ćelijskoj signalizaciji. Mehanički stres povećava proizvodnju ROS-a, koji djeluju kao sekundarne signalne molekule i aktiviraju odbrambene mehanizme. Povećava se proizvodnja etilena, što inhibira elongaciju ćelija i doprinosi debljanju stabljike. Redistribucija auksina može modulirati rast biljaka kao odgovor na mehanički stres. Povećava otpornost biljaka na stres uzrokovan sušom ili mehaničkim izazovima.

Biljke izložene mehaničkom stresu razvijaju deblje i kraće stabljike, što povećava



stabilnost i otpornost na vjetar. Smanjena je elongacija internodija i povećava se čvrstoća stabljike. Mehanički stres inducira sintezu lignina, koji jača ćelijske zidove i povećava otpornost biljke na fizičke sile. Listovi postaju manji i deblji, što smanjuje isparavanje vode i povećava otpornost na fizičke izazove. Korijenje izloženo mehaničkom stresu razvija jače i deblje strukture kako bi povećalo sidrenje biljke u tlu. Biljke usmjeravaju resurse prema jačanju strukture, što često rezultira smanjenim ukupnim rastom u visinu.

Biljke koje rastu u vjetrovitim područjima, poput trava i žitarica, razvijaju deblje stabljike kako bi izdržale pritisak vjetra. Eksperimentalna stimulacija dodira kod biljaka poput paradajza (*Solanum lycopersicum*) uzrokuje skraćivanje stabljika i povećanje njihove debljine.



5.2.1 Tigmmorfogeneza stabljike

Tigmmorfogeneza različito utiče na biljne vrste, a podražaji na dodir mogu potaknuti različite reakcije u nadzemnim organima biljke, tj. listovima kod biljaka mesožderki, modificiranim listovima/stabljičici kod biljaka penjačica, cvjetovima kod nekih vrsta gdje je moguće samooprašivanje itd. Najpoznatija ilustracija je tigmmorfogenetski odgovor vrste *Mimosa pudica*, koja se također naziva "ne diraj me". Posredovanjem motornog organa nazvanog pulvinus, listići biljke brzo se savijaju kao odgovor na egzogeni mehanički stres, koristeći brzi električni signal na velikoj udaljenosti i protok kalcija.

Kao odgovor na mehaničke podražaje poput vjetra ili dodira, stabljike prolaze kroz fiziološke i razvojne promjene koje

povećavaju otpornost na naknadni mehanički stres. Općenito, biljke koje se uzgajaju u vjetrovitom okruženju su niže, zdepastije i često imaju promijenjenu fleksibilnost. Kod zeljastih vrsta smatra se da je glavni odgovor uticaja vjetra na unutrašnju strukturu povećana lignifikacija ćelijskog zida biljke. Lignin može povećati stabilnost ćelijskog zida i poboljšati snagu matičnih ćelija, pružajući mehaničku potporu cijeloj biljci i ćelijama. Lignifikacija ćelijskog zida čini stabljiku tvrdom i čvrstom te povećava njezinu fizičku snagu. Celuloza također ima pozitivan učinak na čvrstoću savijanja i krutost biljnih stabljika. Veće nakupljanje celuloze u stabljici riže povećava otpornost stabljike na vjetar.

Kod biljaka *Arabidopsis* dokazano je da stimulacija vjetrom proporcionalno utiče na stupanj grananja i bazalnu proizvodnju plodova. Otkriće TCH gena kod *Arabidopsis* izazvalo je interes za tigmmorfogenetske molekularne mehanizme. Geni *Arabidopsis* TCH otkriveni su kao posljedica njihove pojačane ekspresije kao odgovor na naizgled bezazlene podražaje kao što je dodir. TCH proteini uključuju npr. kalmodulin, kalmodulin srodne proteine i ksiloglukan endotransglikozilazu. Analiza ekspresije i lokalizacije nakupljanja proteina pokazuju da TCH proteini djeluju na procese širenje ćelija i tkiva pod mehaničkim opterećenjem. Pretpostavka je da bi TCH proteini mogli sarađivati u biogenezi ćelijskog zida. Neki od TCH gena dodatno su povezani s jasmonatnom signalizacijom.

Višegodišnji habitus povezan je sa širokim spektrom morfoloških i fizioloških svojstava koja su uslovljena većim rasponom faktora životne sredine i sezonskih variranja s kojima se ove biljke susreću u poređenju s njihovim jednogodišnjim srodnicima. Kod

stabljike višegodišnjih drvenastih biljaka, mehanički stres je izazvao smanjenje rastezanja uz povećanje radijalne debljine, odnosno smanjenu visinu i povećani promjer, što je imalo vidljiv i izravan uticaj na prinos/proizvodnju biomase.

Cilj tigmomorfogenetskog odgovora drvenastih biljaka je nevertikalna preorijentacija osi, koja se postiže stvaranjem reakcijskog drveta (RW) na tačkama gdje sila (kompresija ili napetost) može gurnuti stabljiku prema njenom izvornom položaju. Taj se odgovor događa zbog heterogene aktivnosti kambijalne regije, a uglavnom uključuje sekundarni ksilem, koji osigurava mehaničku potporu i provođenje vode i hranjivih tvari na velike udaljenosti.

Drvo je prirodno sastavljeno od celuloznih mikrofibrila smještenih u hemicelulozi i ligninskom matriksu koji, pod opterećenjem i tokom vremena, pokazuju anatomske i hemijske deformacije. Mehanički stres se također smatra neophodnim za diferencijaciju ćelija ksilema, ali tačan mehanizam njegovog uticaja nije jasan.

Kod vrste *Liquidambar styraciflua* izložene vjetru smanjeni su dužina i promjer ksilemskih elemenata i dužina drvenih vlakana kako bi stabljika ojačala. Nakon što je stabljika savijena, asimetrični odgovor se pokazuje kao formiranje **reakcijskog drveta** i **suprotnog drveta** (Opposite wood (OW)).

Položaj i karakteristike reakcijskog drveta razlikuju se između golosjemenjača i skrivenosjemenjača, te **kompresijskog drveta** (Compression wood CW; Slika 5.3) i **tenzionog drveta** (Tension wood (TW)). Varijacije u CW i TW pojavljuju se zbog karakteristika kao što su starost vrste, uslovi



Slika 5.3 Kompresijsko stablo bijelog bora

životne sredine, vrste stresa i težine kompresije.

Međutim, oba koriste slične osnovne mehanizme za osjećanje podražaja stresa i tigmomorfogenetskog odgovora koji se razlikuju u strukturnom i mehaničkom kontekstu.

Kompresijsko drvo kod golosjemenjača formira se na donjoj strani nagnutih stabljika ili grana, karakterisano je visokim sadržajem lignina i niskim sadržajem celuloze zbog stvaranja sile pritiska koja gura stabljiku prema gore.

Tenziono drvo kod dikotiledonih skrivenosjemenjača formira se na gornjoj strani nagnutih stabljika ili grana i karakteriše ga nizak sadržaj lignina i visok sastav celuloze. Njegova glavna anatomska karakteristika su G-vlakna, koja su ksilemska vlakna s manjim radijalnim promjerom i celulozom kao glavnom komponentom.



Uloga fitohormona u tigmomorfogenetskom odgovoru i njihova uključenost u stvaranje kompresijskog drveta i tenzionog drveta priznata je i proučavana, ali rezultati i zaključci nisu dosljedni i teško ih je usporediti između ova dva tipa drveta. To nije samo zbog opće uključenosti fitohormona u mnoge aspekte razvoja biljaka, već i zbog kombinovanog učinka koji hormoni imaju međusobno i s drugim dijelovima mehanizma regulacije stresa. Uočeno je da stvaranje kompresijskog drveta uglavnom uključuje auksin i etilen zajedno sa smanjenim endogenim citokininima i apcisinom kiselinom.



U formiranju tenzionog drveta dokazana je uloga etilena dok je auksin uključen u nastajanje reakcijskog drveta. Često se na visokoplaninskim područjima usljed pritisaka izazvanih vjetrovima javlja patuljasti rast drvenastih vrsta (Slika 5.4).

5.2.2 Tigmomorfogeneza korijena

Odgovor korijena na opterećenje vjetrom proučavan je mnogo manje jer je komplikovaniji od odgovora biljnih organa iznad tla. Odgovori korijena su pod uticajem:

- a) *cjelokupne morfologije korijenskog sistema*, koja diktira kako se naprezanja raspoređuju duž pojedinačnih korijena;
- b) *morfologije i apsolutne veličine nadzemnih dijelova biljke*, koji određuju kako se mehaničke sile prenose na korijenski sistem;
- c) *tla i vremenskih uslova*, koji utiču na sposobnost korijena da učvrsti biljke za podlogu;
- d) *veličine i trajanja dinamičkih sila* koje djeluju na listove i stabljike;
- e) općenito, *prepreke na koje nailazi korijenje* tokom prodiranja u tlo uvijek uzrokuju tigmomorfogenezu.



Slika 5.4 Patuljasti rast bukve (*Fagus sylvatica*) u visokoplaninskom pojasu

Uticaj mehaničkih podražaja na primarne korijene inducira promjene u smjeru rasta koji mogu promijeniti položaj bočnog korjenja (LR). Kaskada događaja koji dovode do stvaranja bočnog korjenja iz pericikličnih ćelija ksilema dobro je proučena kod biljaka iz roda *Arabidopsis*, za koji se pokazalo da je usko povezana s akumulacijom auksina.

5.2.3 Percepcija zvuka

Biljke, iako nepokretni organizmi, razvile su nevjerovatne sposobnosti percepcije i reakcije na zvuk, što otkriva novu dimenziju njihovog ponašanja i interakcije s sredinom. Zvuk igra ključnu ulogu u biljkama kroz različite mehanizme, uključujući emisiju i percepciju zvuka, što značajno doprinosi njihovoj adaptaciji, komunikaciji i preživljavanju. Zvuk, definisan kao mehanička vibracija koja se širi kroz medije poput zraka, vode ili čvrstih tvari, ima značajnu ulogu u biljnom razvoju i preživljavanju.

Biljke mogu emitirati ultrazvučne vibracije koje su rezultat različitih fizioloških procesa. Na primjer, proces kavitacije u ksilemu, gdje mjehurići zraka eksplodiraju pod naponom izazvanim transpiracijom, generira zvuk u frekvencijskom opsegu od 20 do 100 kHz. Pored toga, mladi korijeni kukuruza proizvode zvuke, dok alge tokom fotosinteze emitiraju zvukove u opsegu 2–20 kHz zbog oslobađanja kisika.

Iako biljke nemaju specijalizirane organe za sluh poput životinja, istraživanja pokazuju da mogu reagovati na zvučne podražaje putem biohemijskih i fizioloških promjena. One koriste mehanosenzitivne kanale i osjetljive mehanizme u membranama da bi detektovale zvuk. Eksperimenti pokazuju da

korijeni biljaka poput *Pisum sativum* reaguju na zvuk tekuće vode, usmjeravajući rast prema izvoru čak i u odsustvu vode. Također, cvjetovi nekih biljaka, poput primule, reaguju na zvuk zujanja pčela tako što povećavaju koncentraciju šećera u nektaru, čime privlače oprašivače.

Zvuk je mehanička vibracija koja se prenosi kroz medij (zrak, voda ili tlo) u obliku talasa. Biljke detektuju ove vibracije kroz svoje strukture, gdje su mehanosenzitivni kanali i specifične mehaničke deformacije ključne za percepciju.

Zvuk izaziva vibracije koje stvaraju mehaničku tenziju na ćelijskim membranama. To aktivira mehanosenzitivne kanale, posebno kalcijske kanale, što dovodi do ulaska Ca^{2+} jona u citoplazmu.

Kao reakcija na percepciju zvuka dolazi do povećane intracelularne koncentracije kalcija koji inicira kaskadu signalnih puteva. Kalcij funkcioniše kao sekundarni glasnik, aktivirajući proteine i enzime uključene u adaptivni odgovor.

Zvuk može imati različite efekte na biljne procese kao što su:

- **Poboljšanje efikasnosti fotosinteze** - eksperimenti su pokazali da određene frekvencije zvuka povećavaju apsorpciju svjetlosti i stimuliraju fotonski transport u hloroplastima. Vibracije povećavaju fluidnost stroma i ubrzavaju protonske pumpne aktivnosti u tilakoidnim membranama. Aktivnost ATP-sintaze raste, što rezultira povećanom proizvodnjom ATP-a, neophodnog za fotosintetski ciklus;
- **Regulacija rasta i elongacija ćelija** - zvuk izaziva povećanje protoplazmične struje i bržu redistribuciju hranjivih tvari, posebno u meristemskim zonama. To



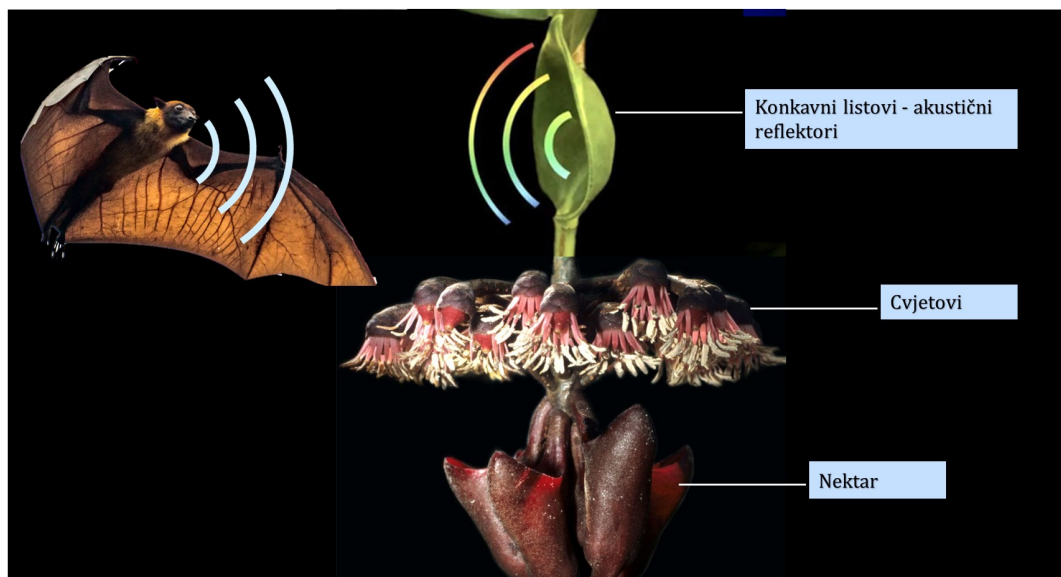
vodi bržem širenju ćelija i većoj sintezi proteina potrebnih za rast. Aktivacija enzima pektin-metilesteraze u ćelijskim zidovima povećava njihovu fleksibilnost. Pojačano oslobađanje auksina doprinosi sintezi ekspanzina, proteina ključnih za širenje ćelijskog zida;

- **Proizvodnja sekundarnih metabolita** - zvuk potiče transkripciju gena koji kodiraju enzime za biosintezu sekundarnih metabolita, kao što su flavonoidi i terpenoidi. Fenolni spojevi i flavonoidi djeluju kao antioksidansi te služe kao hemijska odbrana od herbivora i patogena;
- **Aktivacija ćelijskog stresa i otpornosti** - zvuk niskih frekvencija može inducirati signalizaciju hormona stresa, poput jasmonične kiseline i salicilne kiseline. Aktiviraju se geni koji kodiraju patogenezu PR-proteina, te se aktivira sinteza antimikrobnih peptida i proteina otpornih na patogene. Zvuk može povećati aktivnost H^+ -ATPaze, što rezultuje povećanom apsorpcijom

hranjivih tvari i održavanjem osmotske ravnoteže u korijenu. Sintaza citokinina i giberelina pod uticajem zvučnih vibracija povećava brzinu mitoze i diferencijacije tkiva. Zvučne vibracije stimulišu transkripciju gena uključenih u otpornost na sušu, ekstremne temperature i salinitet.

Ekološki značaj percepcije zvuka kod biljaka je izuzetno širok i uključuje adaptaciju biljaka na uslove životne sredine, međusobnu interakciju s drugim organizmima i doprinos stabilnosti ekosistema. Biljke imaju sposobnost prepoznavanja zvukova koje proizvode herbivori, poput gusjenica tokom žvakanja listova. Ovaj fenomen omogućava biljkama da aktiviraju odbrambene mehanizme prije nego što šteta postane značajna.

Zvukovi koje proizvode herbivori dok žvaču listove (npr. vibracije uzrokovane žvakanjem gusjenica) mogu biti prepoznati od strane biljaka. Ovo omogućava biljkama da aktiviraju odbrambene mehanizme čak i prije nego što budu fizički oštećene. Kada



Slika 5.5 Prikaz funkcije akustičnih osobina biljaka u oprašivanju

Arabidopsis thaliana osjeti vibracije povezane sa žvakanjem gusjenica, povećava ekspresiju gena koji kodiraju odbrambene spojeve, poput glukozinolata i tanina. Ovo smanjuje atraktivnost listova za herbivore i povećava otpornost na daljnje napade.

Biljke mogu reagovati na zvukove koje proizvode oprašivači (npr. zvuk krila pčela) prilagođavajući svoje fiziološke procese kako bi povećale privlačnost. Kada cvijet prepozna frekvenciju vibracija krila pčela (oko 200 Hz), povećava koncentraciju šećera u nektaru u roku od nekoliko minuta. Povećana koncentracija šećera čini nektar atraktivnijim za pčele, što povećava šanse za uspješno oprašivanje.

Marcgravia evenia, biljka porijeklom iz tropskih šuma Kube, evoluirala je specifične anatomske adaptacije koje povećavaju efikasnost šišmiša u pronalaženju biljke

koristeći eholokaciju. Biljka razvija konkavne, reflektivne listove smještene iznad cvjetova. Ovi listovi imaju ključne osobine koje optimiziraju odbijanje zvučnih talasa šišmiša. Konkavni listovi djeluju kao akustični reflektori koji fokusiraju i pojačavaju eholokacijske signale šišmiša, čineći biljku lako prepoznatljivom u gustim šumama. Ovi listovi odbijaju zvuk pod širokim uglovima, što omogućava šišmišima da precizno lociraju biljku iz različitih pravaca. Akustičke osobine biljke značajno skraćuju vrijeme potrebno šišmišima da pronađu cvjetove bogate nektarom, što povećava energetske efikasnost oprašivača. Ova adaptacija osigurava uspješnije oprašivanje jer šišmiši preferiraju biljke koje mogu brzo i lako locirati (Slika 5.5).



Sažetak - biljni odgovor na mehaničke podražaje

Biljke koriste različite mehanizme za percepciju i odgovore na mehaničke podražaje, uključujući tigmotropizam, tigmonastije, tigmomorfogenezu i percepciju zvuka. Ovi procesi omogućavaju biljkama adaptaciju na fizičke faktore i povećavaju njihovu otpornost u različitim uslovima.

Biljke imaju sposobnost da percipiraju i odgovaraju na tigmotropizam – usmjereni rast kao odgovor na fizički kontakt ili dodir. Ovaj fenomen omogućava biljkama da prepoznaju fizičke barijere i usmjere rast prema potpornim strukturama ili izbjegnu prepreke. Tigmotropizam se često javlja kod biljaka penjačica poput graška (*Pisum sativum*) i vinove loze (*Vitis vinifera*). Percepcija tigmotropizma započinje mehaničkom stimulacijom na ćelijskom zidu koja izaziva deformaciju membrane. Mehanosenzitivni jonski kanali (poput MCA i MSL) detektuju ovu deformaciju i omogućavaju priliv Ca^{2+} jona u ćeliju, što aktivira signalne kaskade uključujući reaktivne vrste kisika (ROS) i hormonske puteve.

Za razliku od tigmotropizma, tigmonastije predstavljaju brze i reverzibilne pokrete biljnih organa, koji nisu usmjereni prema izvoru podražaja. Ove reakcije omogućavaju biljkama da se brzo prilagode prolaznim mehaničkim podražajima, poput kiše ili dodira predatora. Primjeri uključuju zatvaranje listova kod *Mimosa pudica*, koje se odvija u milisekundama nakon dodira, i brzo zatvaranje zamke kod venerine muholovke (*Dionaea muscipula*). Ovi pokreti su rezultat promjena turgora u specijaliziranim ćelijama, potaknutih signalnim kaskadama koje uključuju kalcij i reaktivne vrste kisika (ROS).

Tigmomorfogeneza, s druge strane, podrazumijeva dugotrajne promjene u rastu i morfologiji biljaka usljed ponovljenih mehaničkih podražaja, poput vjetra ili dodira. Ove promjene uključuju povećanje debljine stabljike, smanjenje elongacije i povećanu proizvodnju lignina i celuloze, čime biljke postaju otpornije na fizičke stresove. Kod drvenastih biljaka, mehanički stres može dovesti do razvoja reakcijskog drveta, adaptacije koja pomaže biljkama da zadrže stabilnost u nepovoljnim uslovima.

Biljke, također, imaju sposobnost percepcije zvuka, što dodaje novu dimenziju njihovoj interakciji s sredinom. Zvuk je mehanička vibracija koja se širi kroz medije poput zraka, vode ili tla, a biljke ga detektuju putem mehanosenzitivnih kanala i osjetljivih struktura. Proces kavitacije u ksilemu, oslobađanje kisika tokom fotosinteze i zvuci mladih korijena predstavljaju primjere emisije zvuka u biljkama. Percepcija zvuka, kao što je detekcija vibracija vode od strane korijena *Pisum sativum* ili zvuka krila pčela kod cvjetova primule, izaziva fiziološke promjene poput povećane koncentracije šećera u nektaru ili promjene smjera rasta.

Ovi mehanizmi, bilo da se radi o usmjerenom rastu, brzim pokretima, strukturnim promjenama ili percepciji zvuka, omogućavaju biljkama da odgovore na fizičke i zvučne izazove iz sredine, čineći ih otpornijim i efikasnijim u korištenju resursa za preživljavanje i reprodukciju.

DIO II

BILJNE INTERAKCIJE I ŽIVOTNE ADAPTACIJE



U okviru određenog biotopa (staništa), živi organizmi su pod direktnim uticajem abiotičkih faktora. Pored postojećih fizičko-hemijskih faktora životne sredine, organizmi stvaraju i međusobne odnose koje čine dio njihovog staništa i biocenoze koji predstavljaju **biotičke faktore**. Ovi faktori mogu biti raznovrsni te se njihovo djelovanje može odraziti na rast, ishranu, reprodukciju, rasprostranjenje biljaka itd. Ovakvi odnosi su izuzetno složeni za proučavanje i dio su borbe za opstanak, tj. za obezbjeđivanje resursa: hrane; potomstva; životnog prostora; zaštite od neprijatelja i sl.

Generalno se odnosi između živih organizama (biotičke interakcije) mogu podijeliti na **interspecijske** (odnosi između različitih vrsta) i **intraspecijske** (odnosi između jedinki iste vrste).

Koakcije su uzajamni odnosi među biljkama koji se ostvaruju u prirodnim uslovima, isključivo unutar biljnih zajednica. Složenost ovih odnosa proizlazi iz činjenice da biljke mogu međusobno uticati putem direktnih interakcija ili kroz promjene fizičkih i hemijskih uslova sredine. Koakcije obuhvataju različite kategorije uzajamnih odnosa ostvarenih između članova jedne životne zajednice poput mutualizma, kompeticije, amensalizma, protokooperacije, parazitizma, komensalizma i predatorstva. Uzajamni uticaji biljaka mogu se podijeliti u dvije osnovne skupine:

(1) Posredne koakcije podrazumijevaju indirektne uticaje, pri čemu biljke svojim

životnim procesima mijenjaju ili troše faktore spoljašnje sredine (poput svjetlosti, vlage ili hranljivih tvari), što onda utiče na druge biljke u njihovoj sredini. Posredne koakcije obuhvataju odnose **kompeticije vrsta**. Do kompetitorskih ili konkurentskih odnosa među biljkama dolazi kada biljke koje žive zajedno i zauzimaju sličan položaj unutar zajednice ne mogu dobiti dovoljnu količinu resursa potrebnih za svoj normalan razvoj (voda, mineralne soli, svjetlost itd.).

(2) Neposredne koakcije su međusobni odnosi među biljkama u kojima one direktno utiču jedna na drugu. U nekim slučajevima, ovi uticaji mogu biti kontakti, što znači da se ostvaruju neposrednim dodiranjem između dvije biljke ili mogu biti neposredne koakcije. Neposredne koakcije obuhvataju nekoliko različitih odnosa kao što su: **simbioza**, **parazitizam**, **epifitizam**, biohemijski uticaji poput **alelopatija**, fiziološki uticaji koju podrazumijevaju međusobno djelovanje na nivoima metabolizma te mehaničke uticaje kao fizički pritisak ili oštećenje biljke uzrokovano blizinom druge biljke.

Tokom koakcija biljaka i drugih organizama može doći do manjih ili većih promjena u ekosistemu. Te promjene se mogu odraziti na opšti izgled ekosistema, tip i karakteristike tla, strukturu vegetacijskog prekrivača itd. Specifični biotički simbiotski odnosi veoma povoljni za biljke, nastaju zbog toga što pojedini organizmi koji potiču iz različitih ekoloških i sistematskih grupa,

pozitivno djeluju na biljke, njihovo širenje i opstanak. Tome naročito doprinose odnosi koji potpomažu procese oprašivanja, rasijavanja sjemena i plodova.

Prema krajnjim efektima na jedinke i njihov način života može se razlikovati nekoliko tipova odnosa sa simbiotiskim ili antagonističkim oblikom življenja (Tabela 6.1). Interakcije sa ishodom $+/0$ (**komensalizam**) i $0/-$ (**amensalizam**) su uobičajene u ekologiji i važne su za mnoge populacije, ali se ne razmatraju često u eksperimentalnim i teorijskim studijama zbog odsustva međusobne dinamike između dvije vrste. U okviru biotičkih faktora pored uzajamne interakcije mikroorganizama, biljaka, životinja u novije vrijeme posebna pažnja se posvećuje uticajima čovjeka na žive organizme. Ti odnosi se posmatraju u okviru posebne grupe koja se naziva **antropogeni faktori**.

Uvažavajući kompleksnost, raznovrsnost biotičkih odnosa, njihove krajnje efekte na vrste i podjele postoji nekoliko zajedničkih osobina koje se mogu primjeniti u njihovoj kategorizaciji, a to su:

- *jednostrani ili uzajamni*;
- *obligatni (obavezujući) ili fakultativni*

(*neobavezni*);

- *štetni, neutralni ili korisni*;
- *neposredni ili posredni* (sa ili bez fizičkog kontakta).

6.1. Pozitivne, negativne i neutralne biljne interakcije

6.1.1. Simbiotiski odnosi: mutualizam, komensalizam, parazitizam

Simbioza se odnosi na bliske pozitivne interakcije između različitih vrsta, ali koje žive u zajednicama. Ovaj termin se često izjednačuje sa mutualizmom ili uzajamnom interakcijom. Simbioza se najčešće posmatra kao oblik zajedničkog života dva ili više organizama. U širem smislu, obuhvata tri kategorije intimnijih odnosa između organizama, a to su: **mutualizam**, **komensalizam** i **parazitizam** (Slika 6.1), dok u užem smislu simbioza označava zajednički život dvaju organizama, u kojemu svaki od njih ima neku korist.

Tabela 6.1. Tipovi interakcija između vrsta i karakter odnosa

Tip interakcije		Efekti na vrstu A	Efekti na vrstu B
Simbioza	Mutualizam	+	+
	Komensalizam (epifite itd.)	+	0
	Parazitizam (antibioza, alelopatije i antagonizam)	+	-
	Predatorstvo	+	-
	Neutralizam	0	0
	Amensalizam	-	0
	Kompeticija	-	-



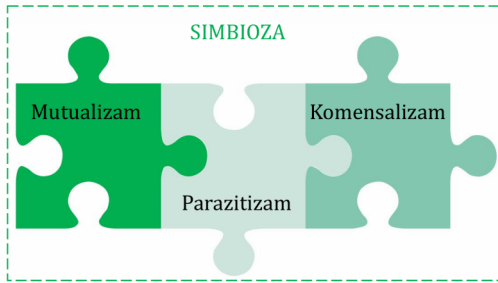
Pozitivno djelovanje



Negativno djelovanje



Neutralno djelovanje



Slika 6.1. Tipovi simbiotskih odnosa

Primjeri simbioze u živom svijetu su veoma česti, kao npr. simbiotne jednoćelijske alge sa zelenim (*Zoochlorella* sp.) ili mrkim pigmentom (*Zooxantella* sp.) susreću se kod većeg broja slatkovodnih i morskih životinja (grupe protozoa, Annelida, Ascidia, pa čak i jaja vodozemaca). U ovom odnosu domaćin koristi ugljikohidrate i kisik koji proizvode alge fotosintezom, dok alge uzimaju CO₂ i azotove ekskrate od domaćina.

Veoma značajan je simbiotski odnos biljaka iz skupine mahunarki (*Trifolium*, *Phaseolus* itd.) i bakterija (*Rhizobium radicola* i *R. leguminosorum*). Ove bakterije u korijenima mahunarki sposobne su da fiksiraju atmosferski azot kojim se koristi biljka domaćin zahvaljujući posebnim strukturama – kvržicama ili nodulama. Zauzvrat bakterije koriste ugljikohidrate domaćina za svoje proteinske sinteze čime oba organizma imaju korist od ovog odnosa.

6.1.1.1. Mutualizam

Mutualizam predstavlja recipročan i obligatan odnos između jedinki dviju vrsta, čiji je efekat uvijek pozitivan za oba partnera, te oba imaju korist. On predstavlja uobičajnu interakciju u prirodi koja može uticati na više populacija, distribuciju vrsta, raznolikost zajednica i ekosisteme.

Razlikuju se dva oblika mutualizma, a to su:

obligatni i fakultativni. Ako organizmi mogu živjeti odvojeno, ali ostvaruju veliku korist mutualističkim odnosom onda se radi o **fakultativnom mutualizmu**. Ukoliko je uzajaman odnos između različitih vrsta neophodan za njihov rast i razvoj i opstanak, onda se govori o **obligatnom mutualizmu**.

Najintimniji oblik mutualizma predstavlja grupa **lišajeva** koji su uvijek asocijacija između gljive i jednoćelijske alge. Odnos je blizak do te mjere da se čitava grupa smatra kao zasebna taksonomska jedinica. Također veoma bitan mutualistički odnos je zabilježen i među višim biljkama i gljivama poznat kao **mikorize**.

Razlikujemo **egzotrofnu** (micelijum gljive obavija korjenove domaćina) i **endotrofnu** mikorizu (micelijum živi u unutrašnjosti tkiva korijena). Kod endotrofne mikorize hife gljive prodiru u ćelije korijena biljke gdje se hrane ugljikohidratima. Sa druge strane ćelije korijena biljke, asimiliraju dio hifa, te se biljka na taj način snabdijeva azotom s obzirom da gljive asimiliraju organske tvari iz tla. Uzajamna adaptiranost gljiva i viših biljaka u slučaju **endotrofne mikorize** je u tolikoj mjeri razvijena da biljke ne mogu rasti bez gljiva, niti gljive bez njih.

Kod **egzotrofne mikorize** gljive se koriste supstancama korijena, dok korijen uz prisustvo hifa povećava mogućnost asimilacije vode i hranjivih tvari iz tla. Procjenjuje se da oko 5.000-6.000 vrsta gljiva iz grupe Basidiomyceta i Ascomyceta formiraju ektomikorizu na korijenju drveća.

Mutualizam kao ekološka interakcija prisutna je i kod bakterija. To je naročito značajno za one skupine koje stimuliraju rast biljaka i imaju veliki biološki i poljoprivredni interes još od 1888. godine, kada je Martinus

Willem Beijerinck izolirao bakterije iz kvržica (nodula) na korijenu graška i utvrdio da su one odgovorne za proces fiksacije azota. U posljednje vrijeme istraživanja su se fokusirala na identifikaciju blagotvornog djelovanja bakterija na biljke sa ciljem iskorištavanja ovih prednosti za produktivnost biljaka.

Mutualizam, kao vid asocijacije uključuje bliske veze između bakterija i biljke, koje se često nazivaju simbioza u užem smislu, a bakterijski mutualist se često naziva simbiont. Ovi mutualisti uključuju neke mikroorganizme od kojih biljka ima korist, kao što su mutualisti koji fiksiraju azot. Neki mikroorganizmi indirektno pomažu biljci tako što proizvode fitohormone koji blagotvorno mijenjaju fiziologiju biljke i na taj način smanjuju negativne efekte patogena.

II

U okviru biljnih zajednica česta je pojava **kooperativnih interakcija** između biljaka, koje ne predstavljaju konkurentne odnose, nego čak pospješuju rast i razvoj drugih biljnih vrsta naročito njihovih klijanaca i sjemena. Ova pojava je značajna u sredinama sa visokim temperaturama, gdje krupnije biljke štite manje i osjetljivije.

6.1.1.2.1 Primjeri mutualističkih odnosa

Primjeri lišaja kao mutualizma i simbioze

Javljaju se u dva tipa a to su npr. kod galertastog lišaja *Collema* sp., kod kojeg hife gljive prodiru u ovoj *Nostoc* sp. kolonije. Drugi slučaj je kod nitastog lišaja *Ephebe* sp., gdje gljiva obavija pojedine niti alge kao tanak ovoj. U ovoj simbiozi gljiva sprječava isušivanje alge te je opskrbljuje sa vodom i

mineralnim tvarima, dok autotrofna alga pruža gljivama produkte asimilacije (ugljikohidrati). Ovakav oblik odnosa se još naziva **formativna simbioza**, jer rezultira novim oblikom organizma – lišaj. Novi organizam zahvaljujući udruženim osobinama alge i gljive, podnosi mnogo teže i nepovoljnije uslove životne sredine, poput golih stijena, siromašnih staništa, te kao pionirska vrsta naseljava prostor koji je oskudan sa hranjivim tvarima.

Alge koje najčešće ulaze u simbiotske odnose sa gljivama su jednoćelijske ili nitaste modrozeleno alge npr. *Nostoc* sp., *Chroococcus* sp., zelene alge *Cystococcus* sp., *Trentepohlia* sp.. Od gljiva simbiotske odnose grade mješinarke (*Ascomycetes*), dok su stapičarke (*Basidiomycetes*) rijetke u ovakvim odnosima. Interesantno je da se oba simbionta iz ove interakcije (alge i gljive) nakon izolacije, mogu samostalno kultivirati. Međutim, simbiotske gljive kao samostalni organizmi mnogo slabije uspijevaju, jer su izgubile prvobitnu sposobnost samostalnog života. Samim tim ih u prirodi ne nalazimo osim u simbiozi sa algama.

Veoma značajan primjer mutualističkog odnosa u ekosistemima srećemo kod bakterija koje imaju sposobnost fiksiranja azota i korijenja viših biljaka najčešće mahunarki. Većina biljaka i životinja, danas, ne posjeduje sposobnost fiksiranja atmosferskog azota što predstavlja jednu od vodećih zagonetki u procesu evolucije, budući da je azot jedan od ograničavajućih elemenata opskrbe u staništima. Međutim, sposobnost fiksiranja azota je široko rasprostranjena među eubakterijama („prave“ bakterije) i arhejama (arhebakterije). Mnoge od njih su danas u mutualističkim odnosima sa sistematski

prilično različitim grupama eukariota. Pretpostavlja se da su se takvi oblici simbioze razvijali i nekoliko puta i tako potpuno neovisno evoluirali. Danas su oni od neprocjenljivog ekološkog značaja kada je pitanju raspoloživost i korištenje azota.

Bakterije koje fiksiraju azot i grade simbiotske (ne nužno mutualističke) odnose pripadaju različitim grupama (taksonima), a to su:

- **Bakterije** (*Rizobia*), koje fiksiraju azot u korijenskim čvorićima (nodulama/bakterioidima) većine mahunarki i samo jedne ne-mahunarke odnosno vrste iz porodice brijestova, *Parasponia* (Ulmaceae). Bakterije sa ovom sposobnošću potiču iz rodova: *Rhizobium*, *Bradyrhizobium* i *Azorhizobium*, koji su toliko različiti da bi trebali biti u različitim porodicama (Slika 6.2);
- **Actinomycetes** iz roda *Frankia*, koje fiksiraju azot u kvržicama (actinorhiza) brojnih uglavnom drvenastih biljaka, kao što su joha (*Alnus* sp.) i slatka gaja (*Myrica* sp.);
- **Azotobacteriaceae**, koje mogu aerobno fiksirati azot i obično se nalaze na površini listova i korijena;
- **Bacillaceae**, kao što su *Clostridium* sp., koji se javljaju u izmetu preživara i *Desulfotomaculum* sp., koji fiksiraju azot u crijevima sisara;
- **Enterobacteriaceae**, kao što su *Enterobacter* sp. i *Citrobacter* sp., koje se redovito javljaju u crijevnoj flori (npr. termita) te povremeno na površini listova i korijenskim nodulima;
- **Spirillaceae**, kao što je *Spirillum lipiferum*, koji je obavezni aerob i nalazi se na površini korijena trava;

- **Cyanobacteria** iz porodice *Nostocaceae*, koje se nalaze u vezi sa velikim rasponom cvjetnica i necvjetnica.

Od svih navedenih predstavnika i grupa, danas je najbolje istražen odnos bakterija sa mahunarkama zbog njihovog ogromnog poljoprivrednog značaja.

Formiranje simbioze (mutualistički odnos) kod mahunarki sa saprofitskim bakterijama počinje prodorom saprofitske bakterije (npr. *Rhizobium radicicola*) koje žive u tlu, kroz korjenove dlačice u ćelije korijena gdje se nastavljaju razmnožavati koristeći hranljive tvari iz ćelija domaćina. Njihovim prodorom nastaje infekcija pri čemu se dijele i ćelije korijena biljke koje tada postaju tetraploidne. Takve strukture, koje su vidljive, predstavljaju **korjenove kvržice/nodule** koje su ispunjene bakterijama. Infekcija se ne širi dalje od nodule, a u njima bakterije poprimaju specifičan izgled – označene su kao **bakterioidi**.

Specifična povezanost bakterioida sa ćelijama korijena dovodi do uzajamnog odnosa gdje biljka putem bakterija dobija azot. Da bi se izvršila fiksacija azota neophodan je kontakt bakterija sa domaćinom/biljkom koja bakterije opskrbljuje ugljikohidratima.

Kod nekih tropskih biljaka iz porodice Dioscoreaceae, Myrsinaceae i Rubiaceae (npr. vrste rodova *Psychotria*, *Pavetta*) otkrivene su bakterije azotofiksatori u listovima.

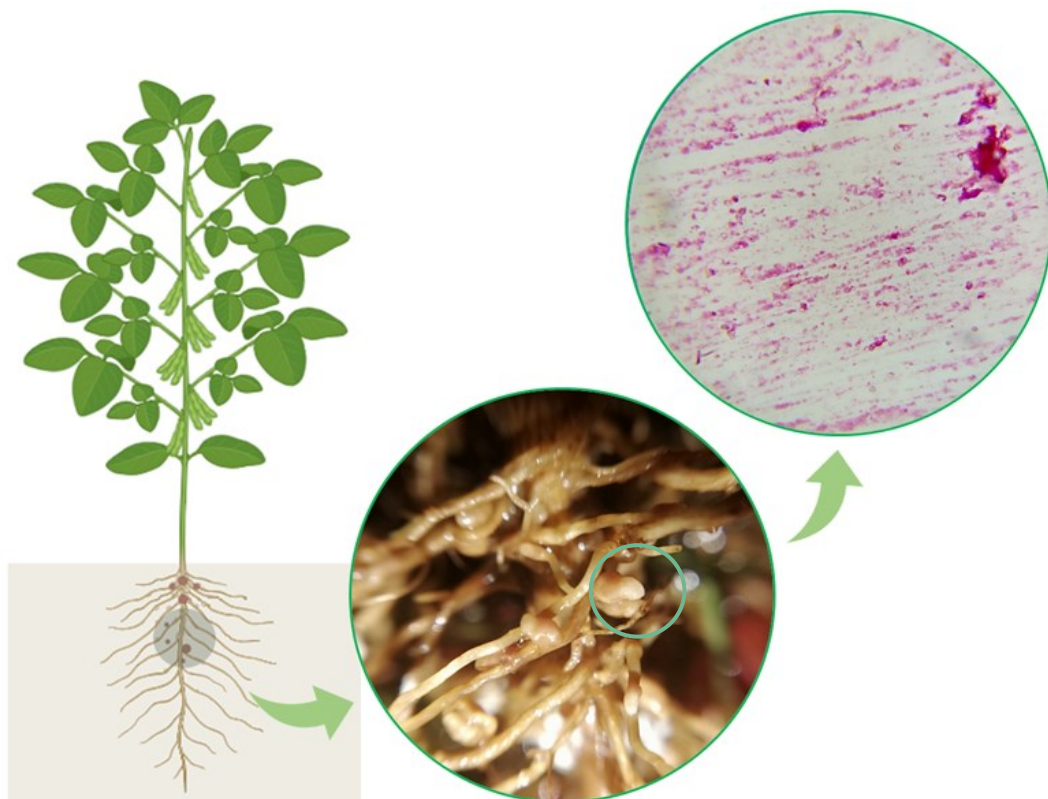
6.1.1.2. Komensalizam

Komensalizam predstavlja pozitivnu interakciju, u kojoj vrste ostvaruju bliske kontakte, ali samo jedna vrsta ima koristi od zajedničkog života, dok druga nema ni koristi ni štete. Vrsta koja ima korist naziva se **komensal**, a druga vrsta **nepogođeni partner**. Komensalizam je naročito čest između sesilnih organizama s jedne strane i pokretnih organizama, s druge strane. Ovakav primjer interakcije prisutan je kod čička (*Arctium lappa*) čiji plodovi na svojoj površini posjeduju sitne bodlje. Brojni sisari prolazeći kraj ove biljke se češu o stablo, pri čemu se plodovi lijepe za njihovo krzno i tako prenose na veće udaljenosti. Čičak ima korist od raspršivanja sjemena, dok sisaru ne pomaže niti šteti nošenje ovih plodova na tijelu.

Komensalizam je prilično česta pojava u prirodi te značajna za život mnogih vrsta. Iako se komensalizam kao odnos dosta koristi kod životinja, oni su svakako prisutni i kod biljaka. Neke su npr. biljke isključivo pod zaštitom drugih biljnih skupina jer žive kao gosti u jastučastim populacijama drugih biljaka-domaćina. Ovo je veoma česta pojava kod biljaka na suhim ili visokoplaninskim staništima, jer se na taj način štite od ekstremnih uslova ili da ne budu pojedene od strane drugih organizama.

Također, česti su i primjeri gdje jedinke različitih vrsta **epifitski žive** na istom staništu i predstavljaju susjedne vrste koje tolerišu jedna drugu. Ovakvo dijeljenje prostora se također može dijelom smatrati oblikom komensalizma, ali većina njih vremenom prelazi u oblike amensalizma. Tu

II



Slika 6.2 Korijen vrste roda *Trifolium* sa jasno vidljivim nodulama

su također i primjer **facilizacije** (ekološka facilizacija ili probioza) opisuje interakcije između vrsta koje donose korist barem jednoj od njih, a drugoj ne nanose štetu. Facilizacija se kao mehanizam sve više istražuje u kontekstu njenog uticaja i značaja u ekologiji biocenoza.

Mehanizmi facilizacije omogućavaju da se koristi ostvare za jednu ili obje povezane vrste. Te interakcije mogu se dogoditi zbog modifikacija životne sredine koje pogoduju uspostavljanju ili razvoju određenih vrsta. Facilizatorske vrste mogu dovesti do smanjenja fiziološkog stresa kod biljaka ublažavanjem ekstremnih uslova životne sredine, tako što mogu učiniti tlo hranjivijim, inhibirati rast pokrova određenih vrsta, uticati na diverzitet autohtone flore, formirati banke sjemena ispod krošnji stabala, omogućiti klijanje sjemena, a time preživljavanje i rast biljnih vrsta.

Komensali mogu biti više-manje u trajnom kontaktu, što je slučaj kod mnogih epifita. **Epifitizam** (život na površini drugog organizma) je široko rasprostranjena pojava u različitim klimatskim područjima, te su i vrste također specifične za određene pojase, ekosisteme ili čak zajednice. Epifite u odnosu na navedeno mogu biti: alge, mahovine (Slika 6.3), lišajevi (Slika 6.4), ali i brojne vaskularne biljke koje se najčešće sreću u šumskim ekosistemima. U četinarskim šumama česti su epifitski lišaji roda *Usnea* i *Alectoria*. Od vaskularnih biljaka su značajne vrste *Asplenium nidus*, *Platyserium alcinorne*, kao i vrste iz porodice Araceae itd.

Velika većina bakterija na biljkama živi od nutrijenata na biljnoj površini i ne mijenja vidljivo rast ili fiziologiju biljke. Prema tome,

može se reći da većina bakterija na biljkama ima komensalni odnos. Različita staništa na biljci podržavaju i rast različitih mikrobnih zajednica. Pa tako na primjer, izolati bakterija iz listova biljaka su obično pigmentisani, dok oni iz rizosfere nisu. Pigmentacija je osobina koja se često povezuje sa tolerancijom na sunčevo zračenje, pa se prema tome susreće kod mikroorganizama na nadzemnim biljnim dijelovima.



Slika 6.3 Epifitske mahovine na stablu graba (*Carpinus betulus*)

Općenito, filoferske zajednice se sastoje od nekoliko taksona koje imaju relativno veliki broj jedinki i velikog broja taksona sa malim brojem jedinki. Na primjer, od 1.701 uzgojenog izolata bakterija iz listova masline, vrsta bakterija *Pseudomonas syringae* je bila najviše zastupljena, dok su ostale vrste činile manje od 10%. Među izolatima iz listova šećerne repe tokom čitave vegetacijske sezone nijedan takson nije činio većinu. Gram negativne bakterije češće su zastupljene u filoferi u odnosu na Gram pozitivne bakterije. Veličina i sastav filoferskih zajednica velikim dijelom varira u zavisnosti od biljne vrste, fiziologije lista, starosti listova i uslova sredine. Zajednice rizosfere su slične ili možda čak i više složenije od mikrobnih zajednica filofere. Mikrobnе zajednice u rizosferi jasno se



Slika 6.4 Epifitski lišaj na stablu domaće šljive

II

razlikuju po sastavu od onih u tlu bez rizosfere (rasuto tlo) i utvrđeno je da je diverzitet mikroorganizama rizosfere pod uticajem širokog spektra faktora, uključujući biljne vrste, biljne bolesti, ishranu biljke, primjenu đubriva, tip tla i uslova sredine.

Mikrobne zajednice u rizosferi jasno se razlikuju po sastavu od onih u tlu bez rizosfere (rasuto tlo) i diverzitet mikroorganizama rizosfere je pod uticajem širokog spektra faktora, uključujući biljne vrste, biljne bolesti, ishranu biljke, primjenu đubriva, tip tla i uslova sredine.

6.1.1.3 Parazitizam

Parazitizam predstavlja složen oblik biološke interakcije u kojem parazit koristi domaćina za vlastiti rast i reprodukciju, često na štetu domaćina. U kontekstu biljnih zajednica, parazitizam može uključivati različite grupe organizama, uključujući parazitske biljke, insekte i nematode, koje se

specijaliziraju za iskorištavanje resursa biljaka domaćina.

Parazitske biljke razvile su sofisticirane strategije za preuzimanje resursa iz domaćina putem specijalizovanih struktura, poznatih kao haustorije. Ove strukture omogućavaju direktnu apsorpciju vode, minerala i organskih spojeva iz provodnih sistema domaćina. **Hemiparaziti**, poput *Viscum album* (bijela imela), zadržavaju sposobnost fotosinteze i koriste domaćina za vodu i minerale, dok **holoparaziti**, kao što su *Cuscuta* sp. (pavitina) i *Rafflesia* sp., potpuno zavise od domaćina za energiju i hranjive tvari. Parazitske biljke mogu ozbiljno ugroziti rast i produktivnost domaćinskih biljaka, posebno u poljoprivredi, gdje vrste poput *Striga* sp. smanjuju prinose usjeva.

Više o interakcijama sa parazitskim biljkama dato je u poglavlju 10.

Parazitske nematode su mikroskopski organizmi koji parazitiraju na korijenskim

sistemima biljaka. Cistotvorne nematode, poput *Heterodera* sp., izazivaju stvaranje cista koje služe kao trajna staništa za nematode i oduzimaju hranjive tvari iz korijena. Nematode korijenskih kvržica, kao što su *Meloidogyne* sp., uzrokuju stvaranje gala na korijenu, gdje multinuklearne ćelije pružaju izvor hrane za rast nematoda. Ove nematode smanjuju sposobnost biljaka da apsorbiraju vodu i hranjive tvari, čime slabe domaćina i smanjuju prinose usjeva. Ektoparazitske nematode, poput *Pratylenchus* sp., oštećuju površinska tkiva korijena, čineći biljke podložnijima bolestima i drugim stresorima (više o interakcijama sa nematodama dato je u poglavlju 9).

6.1.1.4. Neutralizam

Neutralizam predstavlja odnos gdje dva organizma različitih vrsta žive na istom staništu, ali bez međusobnog uticaja jedan na drugog. Radi se o odnosu gdje krajnji efekti nemaju ni koristi ni štete od prisustva druge vrste.

6.1.1.5. Kompeticija

Kompeticija (konkurencija ili takmičenje) predstavlja interakciju u kojoj je ishod negativan za obje vrste. Iako ovakav odnos stvara dojam da vrsta koja djeluje negativno na drugu ima korist i pozitivan efekat, ali konačni ishod ovakvih odnosa je uvijek negativan za obje vrste. Ovaj oblik odnosa se javlja između jedinki dvije vrste sa istim ili sličnim ekološkim zahtjevima. Posebno se ističe ako su mogućnosti u datoj sredini ili staništu ograničene naročito ako se radi o količini resursa.

Odnos kompeticije može se manifestovati kao **indirektni ili direktni negativni uticaj**. Ako traje duže, odnos može dovesti do isključivanja jednog od kompetitora iz određenog staništa.

Kompeticija se može pojaviti između individua iste vrste – **intraspecijska kompeticija**, ili između različitih vrsta ili njihovih populacija – **interspecijska kompeticija**. Intraspecijska kompeticija u velikoj mjeri određuje stvarnu distribuciju jedinki različitih vrsta u prostoru. Pretpostavlja se da sadašnja distribucija vrsta predstavlja posljedicu davne intenzivne kompeticije koja više ne postoji.

U sredinama gdje vrste s istim ili sličnim životnim uslovima dijele životni prostor, ali u mnogo većem broju nego što to dopuštaju realni životni uslovi, veoma često se vodi borba za opstanak, resurse, partnere itd. Konkurencija između različitih vrsta koje žive na istoj ekološkoj niši je izraženija što je preklapanje njihovih životnih prohtjeva veće. U biljnim zajednicama, uzastopnim rastom biljaka, smanjuje se prostor, ali i količina nutrijenata (izvori hrane i energije) te zbog toga slabije individue odumiru, a jače i vitalnije biljke ih nadjačaju.

U ovom procesu kompeticije, kod biljaka važnu ulogu imaju i brojne morfološke i biološke karakteristike vrsta, brzina rasta, način osvajanja prostora, sezonska dinamika rasta i razvoja, broj dijaspora što ih proizvede biljka, sposobnost regeneracije vegetativnih dijelova, adaptiranost biljaka abiotičkim uslovima staništa itd.

S obzirom na tip i količinu resursa, kompeticija je usmjerena na specifičan tip

resursa. Vrste iznad tla najčešće vode kompeticiju za abiotičke faktore poput svjetlosti, CO₂ i povoljne temperature, oprašivače i raspršivače sjemena.

Sa druge strane u tlu se vodi kompeticija najčešće za hranjivu materiju i vodu. Konkurencija na kopnu reguliše sastav sastojine i populacije, dok konkurencija korijena reguliše gustinu.

U biljnim zajednicama ispoljava se jaka borba između konkurentskih biljaka koje se brzo adaptiraju na uslove životne sredine. To je posebno interesantno kod interspecijske kompeticije. Kao rezultat njihovih interakcija vremenom su se razvile specifične ekološke diferencijacije, što je dovelo do toga da na istom staništu biljke žive zajedno, ali ne smetaju jedna drugoj. Na ovaj način je došlo do izdvajanja dominantnih ili edifikatorskih vrsta, naročito u šumskim ekosistemima pri čemu su se biljke vremenom adaptirale postorno i vremenski.

Tokom interakcija, vremenom, dolazi do promjene fizičko-hemijskih karakteristika staništa, što utiče na osobine konkurentskih vrsta i samim tim bivaju istisnute sa nekog prostora. Npr. u staništima gdje se biljke bore za svjetlost (heliofite), prednost imaju vrste koje brže rastu zato što svojim krošnjama zauzimaju veću površinu, dok druge spororastuće vrste, nisu dovoljno adaptirane da se izbore za svjetlost kao resurs. Vremenom, kroz sukcesije, vrste koje nemaju mehanizme adaptacije, te im smeta krošnja i sjenka dominantnih vrsta će vremenom biti potisnute. U biljnim zajednicama je stoga jako važan kompetitivni uspjeh koji može varirati na početku sukcesije, ali i u kasnim fazama razvoja vegetacije (klimaksu).

Konkurenstski odnosi između biljaka mogu biti izraženi i kroz **biohemijske koakcije**, koje se ogledaju u specifičnom ponašanju određenih biljaka pod uticajem aktivnih supstanci koje luče susjedne biljke o čemu će biti riječi u nastavku kroz konkretne primjere. Aktivne supstance predstavljaju alelopatski spojevi koji najčešće inhibiraju adaptivne sposobnosti kompetitorske vrste npr. kod vrsta roda *Salvia*, *Hieracium*.

Kompeticija se može smatrati i oblikom ekološkog pravila gdje vrste konkurišu međusobno za resurse i prostor, ali istovremeno se kroz njihove koakcije redukuje intenzitet kompeticije i omogućava koegzistencija različitih biljaka na staništu.

Posljedice kompeticije pri dužem trajanju mogu se manifestovati kroz slabiji rast i razviće jedinki, razmnožavanje sa manje potomstva, veću smrtnost i sl. Kompeticija može, u konačnici kroz prirodnu selekciju, izazvati morfološke promjene kod vrsta koje pojačavaju ekološko odvajanje (ekotipovi).

Interakcije između biljaka i insekata predstavljaju jednu od ključnih komponenti ekosistema, oblikujući evolutivne procese i održavanje biodiverziteta. Ove interakcije se prema tipu i efektu na vrste mogu svrstati u odnose mutualizma, komensalizma, i indirektnih interakcija sa antagonističkim djelovanjem.

Neki od primjera takvih odnosa su:

- *Mutualistički odnosi* kroz procese oprašivanja, gdje insekti poput pčela, leptira i muha prenose polen između biljaka u zamjenu za nektar, što omogućava reprodukciju biljaka i opskrbu insekata hranom. Osim toga, mravi često pružaju zaštitu biljkama od herbivora, dok biljke proizvode nektar za mrave kao nagradu.
- *Komensalističke interakcije* koje podrazumijevaju odnose u kojima insekti koriste biljke kao sklonište ili površinu za odmor, a pritom ne utiču na biljku.
- *Indirektne interakcije* obuhvataju odnose u kojima efekti jedne vrste na drugu nisu direktni, već su posredovani trećim faktorima. Na primjer, biljke privlače predatore herbivornih insekata emisijom specifičnih hemijskih signala, smanjujući štetu koju herbivori nanose. Slično tome, simbioza između insekata i mikroorganizama može indirektno uticati na biljke kroz promjene u fiziologiji insekata ili biljaka.

- Veoma su česti i *antagonistički odnosi* u prirodi gdje npr. herbivorni insekti, poput gusjenica, hrane se listovima biljaka, nanoseći im štetu, dok biljke razvijaju hemijske odbrane, poput tanina i alkaloida. Parazitski insekti, kao što su lisne vaši, koriste biljke za reprodukciju i ishranu, dodatno smanjujući njihovu sposobnost rasta i razmnožavanja.

7.1. Oprašivanje

Oprašivanje ili polinacija predstavlja ključnu ekosistemsku uslugu (nematerijalne koristi od prirode) i preduslov za oplodnju i nastanak sjemena/ploda. Danas se procjenjuje da više od 300.000 vrsta životinja ovisi isključivo o cvjetovima. Odnos između biljaka i oprašivača je veoma intiman i uzajaman u kojem oprašivači dobijaju hranu u obliku nektara i polena, a zauzvrat oprašuju biljke.

Oprašivanje životinjama (*zoofilija*) se može posmatrati i kao vid složenih trofičkih odnosa između herbivornih životinja i biljaka, jer se životinje hrane polenom, nektarom, cvjetovima ili njegovim djelovima. Njihovi odnosi su većinom nastali kao rezultat razvoja i adaptiranosti biljaka i životinja oprašivača tokom evolutivnog razvoja.

Mnogo je uslova neophodno za uspješan proces oprašivanja u prirodi, to uključuje abiotičke (vjetar, voda, gravitacija itd.) i

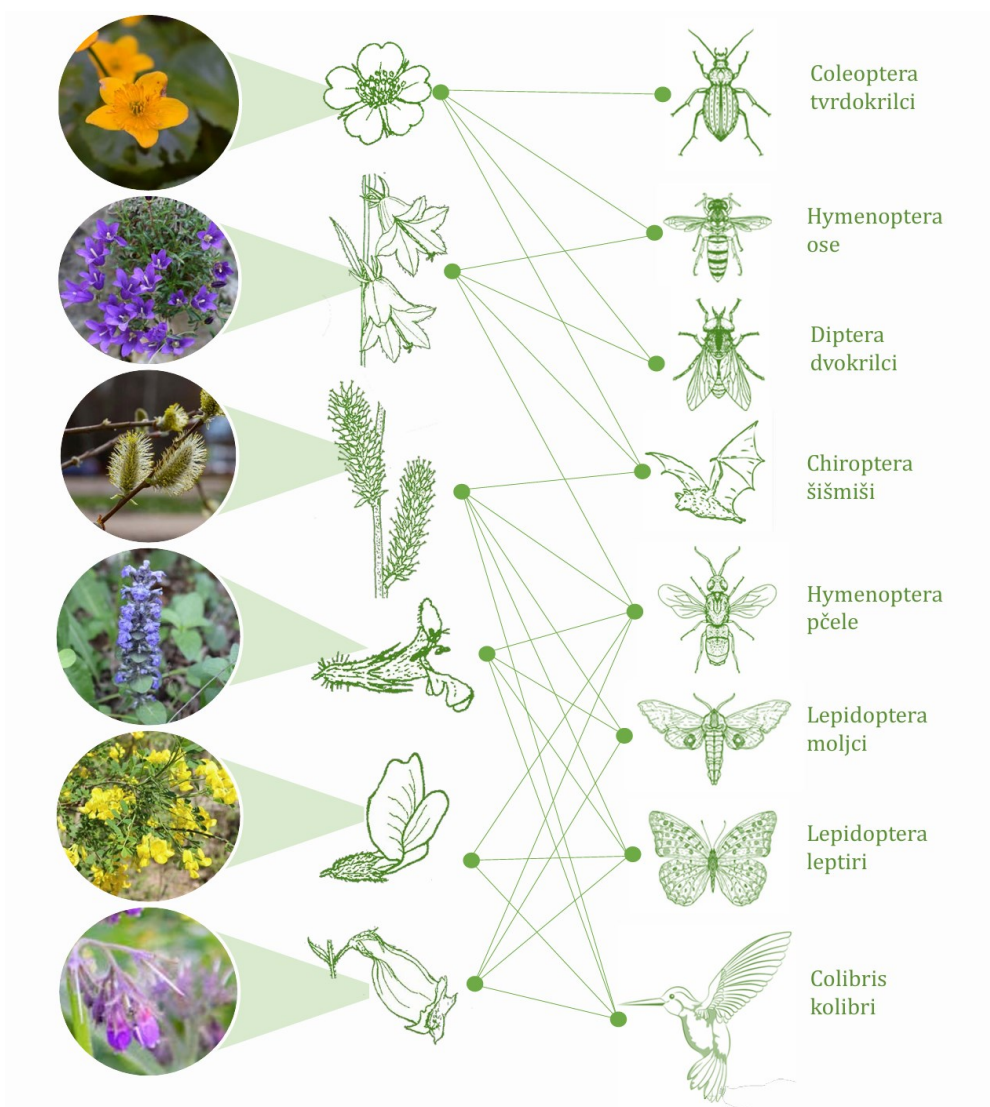


biotičke faktore (uticaji insekata, miševa, ptica, zmija itd.). Međutim, od svih navedenih grupa insekata, pčele imaju vodeću ulogu u procesu oprašivanja. One pokrivaju skoro 80% učešća oprašivača u grupi insekata (Slika 7.1).

Oprašivanje može biti potpomognuto i određenim adaptacijama, naročito kod biljaka koje proizvode male količine polena ili nemaju nektar. Tako postoje određeni oblici namamljivanja oprašivača nekom bojom cvijeta, njegovim izgledom ili čak

hemijskim supstancama koji se nazivaju **atraktantima**.

Atraktanti se mogu klasificirati u dvije skupine, a to su: **primarni** i **sekundarni**. Primarni atraktanti podrazumijevaju polen i nektar, sekundarni su miris, boja i oblik cvijeta. Sa druge strane, izuzetno je važna koevolucija pojedinih cvjetova sa životinjama, kod kojih je nemoguće pojasniti adaptivne karakteristike ako se ne uzmu u obzir i karakteristike oprašivača s kojom su u koevolutivnim odnosima.



Slika 7.1 Interakcija tipova cvijeta i oprašivača

Cvjetovi biljaka mogu biti manje ili više morfološki adaptirani strukturnim osobinama oparašivača. Prema tome razlikujemo nekoliko tipova cvjetova, a to su:

- **alofilni** – nespecifično adaptirani cvjetovi najčešće se oprašuju drugim putem npr. vjetrom, vodom rijetko životinjama, takve cvjetove susrećemo kod vrsta javora (*Acer* sp.) i lijeske (*Coryllus* sp.);
- **hemifilni** – umjereno specijalizovani cvjetovi koji ne posjeduju posebne morfološke adaptacije kojima bi olakšali proces oprašivanja putem insekata. Njihova specifičnost se ogleda u obliku cvijeta, npr. pljosnat cvijet koji oprašuje veliki broj različitih insekata jer je oblikom lako dostupan;
- **eufilni** – specifično adaptirani cvjetovi koji posjeduju određene morfološke adaptacije za određene skupine ili vrste oparašivača, a to mogu biti pčele, bumbari, leptiri, ptice itd. Te morfološke adaptacije se najčešće odnose na građu cvjetnih dijelova koje osiguravaju kontakt oparašivača sa polenskim kesicama.

U odnosu na broj oparašivača koji oprašuju neki cvijet razlikuju se:

- **polifilni** cvjetovi su oni čiji polen prenosi veći broj oparašivača;
- **oligofilni** cvjetovi imaju jako mali broj oparašivača;
- **monofilni** cvjetovi su specifični po tome što imaju samo jednog oparašivača (jednu vrstu).

Generalno je u prirodi najviše zastupljeno polifilnih i oligofilnih cvjetova. Međutim, u pojedinim tipovima ekosistema ili oblastima kao što su tropske kišne šume polifilni

cvjetovi su se razvijali ili prema sličnim vrstama u okviru neke taksonomske kategorije ili prema sasvim različitim životinjama npr. insektima i pticama. Pa se npr. neke vrste oprašuju tokom dana pomoću ptica, a tokom noći pomoću leptira.

Oblik i građa cvijeta kod mnogih vrsta adaptirani su načinu prenošenja polena. Kod **anemofilnih** (prenos vjetrom) i **hidrofilnih** (prenos vodom) biljaka, cvjetni dijelovi poput perijanta i prašnika često su slabo razvijeni ili potpuno odsutni.

Veliki udio cvjetova koje oprašuju životinje, nude nektar, polen ili oboje. Međutim, nektar kao primarni atraktant nema neku drugu ulogu kod biljaka. Posmatrajući način oprašivanja i prenosnike, evidentno je da se tokom evolucijskog razvoja favorizuju specijalizirani cvjetovi te interakcija životinjskih oparašivača koji mogu prepoznati i razlikovati cvjetove. Upravo oni imaju sposobnost premjestiti polen između različitih cvjetova iste vrste, ali ne i do cvjetova drugih vrsta. Pasivni prenos polena, na primjer vjetrom ili vodom, ne diskriminira na ovaj način oparašivače, ali se rasipa mnogo više polena. U prirodi postoji nekoliko oblika oprašivanja životinjama:

- oprašivanje insektima - **entomofilija**;
- oprašivanje tvrdokrilcima - **kantarofilija** (Coleoptera, npr. porodice Scarabaeidae, Cetoniidae);
- oprašivanje muhama - **miofilija** (Diptera, npr. porodice Syrphidae, Muscidae);
- oprašivanje opnokrilcima - **himenopterofilija** (npr. Hymenoptera, razne porodice);
- oprašivanje pčelama i bumbarima. **Melitofilija** (Hymenoptera: Apidae);
- oprašivanje mravima - **mirmekofilija**



(Hymenoptera: Formicidae);

- oprašivanje osama (Hymenoptera: Vespidae) (nema specifičan naziv, ali spada pod himenopterofiliju);
- oprašivanje leptirima (Lepidoptera, razne porodice);
- dnevni leptiri - *psihofilija* (Lepidoptera: npr. Nymphalidae, Papilionidae);
- noćni leptiri - *falenofilija* (Lepidoptera: npr. Noctuidae, Sphingidae);
- oprašivanje puževima - *malakofilija* (Gastropoda, porodica Helicidae);
- oprašivanje posredstvom kičmenjaka - *zoofilija*
- oprašivanje pticama - *ornitofilija* (Aves, npr. porodica Trochilidae kolibrići);
- oprašivanje slijepim miševima - *hiropterofilija* (Chiroptera, npr. porodica Phyllostomidae).

Iako simbioza predstavlja interakciju između dva organizma, gdje oba imaju koristi, ona može ali ne mora biti uvijek obavezna. U tom slučaju govorimo o mutualizmu ili pravoj simbiozi (eusimbioza). Međutim, ako je simbioza između organizama korisna, ali nije

nužno potrebna, onda se takav odnos smatra protokooperacijom. Prema navedenom mnoge odnose biljaka i njihovih oprašivača i raspršivača sjemenja u mnogim slučajevima treba smatrati protokooperativnim.

Većina insekata koji posjećuju i oprašuju cvjetove (oko 98,6%) se svrstavaju u 4 osnovne grupe (Slika 7.2) a to su: moljci, leptiri (Lepidoptera); tvrdokrilci (Coleoptera); pčele, mravi i ose (Hymenoptera) i prave muhe (Diptera).

Ove skupine insekata u okviru svoje građe ne zahtijevaju nikakve dodatne aparate za izvođenje procesa oprašivanja, pa se pretpostavlja da se razvoj specijaliziranih usnih aparata za usisavanje/srkanje nektara pojavio kasnije u prirodi.

Procjenjuje se da najmanje 130.000 vrsta životinja, a vjerovatno i do 300.000 vrsta, su redovni posjetioци cvjetova i potencijalni oprašivači. Od toga čak procjenjuje se da postoji oko 25.000 vrsta pčela kao obligatnih i najvažnijih oprašivača u staništima. Procjenjuje se da postoji oko 260.000 vrsta skrivenosjemenjača, a mnoge su adaptirane određenim grupama oprašivača. Ptice



Slika 7.2 Predstavnici najčešćih skupina oprašivača iz grupa a) leptira b) moljaca c) tvrdokrilaca d) muha e) pčela f) osa g) mrava

oprašuju vrste iz oko 500 rodova, slijepi miševi oko 250, dok se vrste iz približno 875 rodova pretežno oslanjaju na abiotičko oprašivanje; većina preostalih vrsta oprašuje se insektima, a tek mali broj koristi druge životinje.

Signali koje proizvode biljke za privlačenje oprašivača mogu biti **akustični** (u poglavlju mehanički stimulusi objašnjeno je korištenje zvučnih signala u oprašivanju), **olfaktorni**, **vizuelni** ili **fizički**. Akustični signali uključuju zvuk (koji mogu biti i izvan ljudske percepcije). Vizuelni signali mogu značajno varirati i uključuju boje, kontrast svjetla i tame, oblik i pokret. Mirisni signali često su specifični za određenu poruku ili se oslanjaju na postojeće spojeve, poput feromona. Fizički signali obuhvataju dodir ili osjećaj topline, što može potaknuti reakciju oprašivača i pomoći im u pronalaženju nagrade. U nekim slučajevima, signali i nagrade su usko povezani.

Vizuelni signali – cvjetovi često imaju jarke boje koje privlače oprašivače. Boja cvijeta može signalizirati prisustvo nektara ili polena, dok vizuelni vodiči na laticama pomažu oprašivačima u pronalaženju nektara (Slika 7.3).

Olfaktorni signali – cvjetovi emituju hlapljive organske spojeve (VOC) koji stvaraju mirisne signale i privlače oprašivače s velikih udaljenosti, pri čemu specifične kombinacije mirisa mogu ciljati određene oprašivače; na primjer, cvjetovi jakog mirisa često privlače moljce.

Kod signalizacije oprašivačima, stvari postaju još složenije kada isti cvijet na istoj biljci šalje različite signale različitim oprašivačima. Na primjer, cvjetove *Aphelandra acanthus* noću oprašuju slijepi miševi (privučeni mirisom), a tokom dana

kolibri i moljci (privučeni žutom bojom cvijeta). Iako slijepi miševi prenose više polena od ptica i moljaca, često prenose polen pogrešnih vrsta, što pokazuje kako biljke adaptiraju strategije oprašivanja u staništima s nepouzdanim oprašivačima.

Kombinacija različitih vrsta signala može dati pozitivan efekat na očuvanje raznolikosti biljnih vrsta. Poznato je da pčele (*Apis mellifera*) mogu naučiti kombinirati i boje i mirise u multimodalne ili složene



Slika 7.3 Vizuelni vodiči za oprašivače do nektara (mrlje na laticama pokazuju lokaciju nektara kod roda *Cistus* sp.)

signale. Međutim, pčele se mogu suočiti i sa mnogo više od dva potencijalna signala prilikom kontakta sa biljkom. Vizuelni signali uključuju veličinu i raspored cvjetova, njihov oblik i trodimenzionalnu strukturu, kao i boju s nijansama i tonovima te specifične šare na laticama. Pčele imaju prednost jer mogu dati prioritet određenim signalima, što im olakšava pronalaženje cvjetova. Pretpostavka je da višestruki signali pomažu u smanjenju nesigurnosti oprašivača u procjeni oprašivanja i odabira odgovarajućih cvjetova.



7.1.1. Oprašivanje vrstama iz reda Coleoptera - kantarofilija

Oprašivanje tvrdokrilcima ili kantarofilija (gr. *kantharos*: tvrdokrilac) se javlja kod primitivnih vaskularnih biljaka, koje proizvode veliku količinu veoma mirisnog polena kojim privlače tvrdokrilce (Slika 7.4).



Slika 7.4 Oprašivanje tvrdokrilcima kod porodice *Apiaceae*

Kantarofilija predstavlja jedan od najstarijih i slabo specijalizovanih oblika oprašivanja. Cvjetovi koji se oprašuju na ovaj način nisu naročito vizuelno privlačni, nemaju specifičan oblik, niti nektarske putokaze, najčešće su ravni, ponekad zdjelasti, a u njima su izloženi i lako dostupni reproduktivni elementi.

Obično su neupadljivo obojeni, najčešće zelenkasti ili bjeličasti. Miris im je snažan, podsjeća na trulo ili fermentisano voće. Ove oblike cvjetova pronalazimo kod predstavnika porodica: Polycarpaceae, Apiaceae, Asteraceae, Cornaceae, i Caprifoliaceae.

7.1.2. Oprašivanje vrstama iz reda Diptera - miofilija

Miofilija podrazumijeva uglavnom oprašivanje muhama, skupinom iz reda Diptera, ili (grč. *muia*: muha) karakteristično uglavnom za tropska područja, iako se javlja i u umjerenom pojasu.

Za proces oprašivanja muhama specifični su cvjetovi sa jakim mirisima, otvorenog perijanta te lako dostupnim rasplodnim elementima čime je olakšano širenje polena.

Kod ovog načina oprašivanja oprašivači su djelimično specijalizirani, pri čemu se ističu osolike mušice (*Syrphidae*), mušice iz porodice *Bombyllidae* te predstavnici porodica *Tabanidae* i *Nemestriniidae*, koji pokazuju specifične adaptacije (Slika 7.5).

Posebnu grupu oprašivača, među dipterama, čine muhe koje slijeću na leševе i izmet. Ove muhe privlači miris trulog mesa i balege koje proizvode neki cvjetovi, te one prevarene mirisom, dolaze i oprašuju ovakve cvijetove. Ova pojava je označena kao **sapromiofilija**. **Sapromiofilni cvjetovi** su nađeni u različitim taksonomskim grupama biljaka, ali je najveći broj predstavnika vezan za familije *Asclepiadaceae*, *Sterculiaceae*, *Rafflesiaceae* (*Rafflesia* sp. Slika 7.6), *Hydnoraceae*, *Taccaceae*, *Araceae*, *Burmanniaceae*, kao i neke *Orchidaceae*.



Slika 7.5 Oprašivanje cvjetova muhama



Slika 7.6 Sapromiofilni cvjetovi kod roda *Rafflesia* sp.



Slika 7.7 Predstavnik roda *Ophrys* sa specifičnom građom cvijeta podsjeća na ženku oprašivača

7.1.3. Oprašivanje osama

Cvjetovi određenih biljaka kao što su orhideje ne posjeduju nektar, ali svojim izgledom i mirisom, pomoću feromona, nalikuju na ženke osa pri čemu mužjaci kroz pseudokopulaciju oprašuju cvijet. Ovakav primjer oprašivanja prisutan je kod *Ophrys speculum* i ženke ose *Campsoscolia ciliata*, te kod orhideje *Ophrys insectifera* i ose iz roda *Argogorytes*.

Oprašivanje osama je široko rasprostranjen, ali daleko manje specijalizovan način prenošenja polena (Slika 7.7). Cvjetovi za koje je utvrđeno da ih oprašuju ose, odlikuju se neupadljivim bojama i jakim mirisom, kao što su cvjetovi kod vrsta *Scrophularia nodosa*, *Listera ovata*, vrsta rodova *Manihot*, *Epipactis* i drugih. Kao i muhe, ose su neredovni i nepouzdan, distropni i alotropni oprašivači. Poslije sezone gajenja mladunaca one prelaze na ishranu šećerima i tada posjećuju otvorene cvjetove, bogate nektarom, obavljajući nespecifično oprašivanje. U prirodi je posebno interesantan slučaj obligatornog oprašivanja osama koje je prisutno kod smokvine ose i smokve što je detaljnije objašnjeno u poglavlju o obligatornom oprašivanju.

7.1.4. Oprašivanje noćnim leptirima - falenofilija

Falenofilija, odnosno oprašivanje noćnim leptirima je karakteristično za tropske i suptropske oblasti te se odlikuje nespecifičnim interakcijama između biljke i insekta. Leptiri su dobri oprašivači iz nekoliko razloga, a jedan od njih je i da imaju veoma dobar vid i sposobnost raspoznavanja boja na talasnim dužinama od 300-700 nm i u ultraljubičastom spektru.

Noćni leptiri oprašuju cvjetove iz tropskih kišnih šuma i kod kaktusa. U našoj flori oprašuju cvjetove rodova: *Platanthera*, *Silene*, *Oenothera*, *Lonicera*, itd. Noćni leptiri obično lebde ispred cvjetova, koristeći svoje duge surlice za usisavanje nektara, te ove vrste imaju najduže surlice među leptirima. Suprotno tome, leptiri iz porodice Noctuidae (sovice) imaju kratke surlice i prijanjaju uz cvijet prednjim nogama, mašući krilima dok izvlače nektar.

Cvjetovi koje oprašuju noćni leptiri odlikuju se veoma jakim mirisom. Većina cvjetova je bijele boje, iako se smatra da noćni leptiri razlikuju boje. Neke biljke su specifične i po tome što ih mogu oprašivati i dnevni i noćni



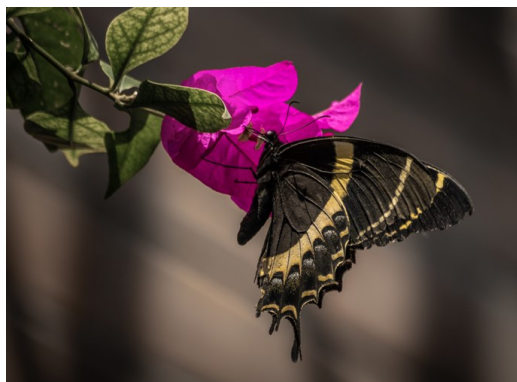
leptiri, kao što je slučaj sa vrstama porodice Convolvulaceae (*Convolvulus* i *Calystegia*).

7.1.5. Oprašivanje leptirima - psihoofilija

Psihoofilija, odnosno oprašivanje dnevnim leptirima sreće se u svim klimatskim zonama, mada rijetko u hladnim oblastima, i planinama. Najveći broj dnevnih leptira-oprašivača je rasprostranjen u tropskim oblastima, gdje su posebno značajni predstavnici rodova: *Ornithoptera*, *Papilio*, *Morpho*, *Charaxes* i *Trogonoptera*.

U umjerenoj zoni je manji broj dnevnih leptira oprašivača i oni, uglavnom, pripadaju rodovima *Papilio*, *Vanessa*, *Lycaena* i dr. Viskoplaninske biljke evroazijske oblasti oprašuju leptiri iz roda *Erebia*.

Dnevni leptiri slijeću na cvjetove različitog oblika i boja; pretežno se mogu zapaziti na ljevkastim i široko cjevastim cvjetovima (Slika 7.8) mada uzimaju nektar i iz tubiflornih cvjetova velikog broja vrsta iz familija Asteraceae i Dipsacaceae, kao i iz cvjetova u složenim cvatima vrsta iz porodice Apiaceae.



Slika 7.8 Oprašivanje leptirima

Tipične psihoofilne cvjetove imaju i biljke rodova *Lantana*, *Buddleja*, *Vinca*, *Dianthus* i *Daphne*. U grupi dnevnih leptira postoje i oni koji lebde ispred cvjetova i dugim surlicama stižu do nektara. Takvi leptiri karakteristični su za tropske oblasti i često koriste produkte ornitofilnih cvjetova koji su bogati nektarom i jarkih su boja.

7.1.6. Oprašivanje pčelama i bumbarima - melitofilija

Bliska veza između ljudi i pčela datira još od prije najmanje 3000 godina, u vrijeme kada su stari Egipćani transportovali košnice pčela duž Nila, kako bi pratili period cvjetanja biljaka. Danas, pčele imaju veoma važan položaj u procesu oprašivanja kako sa biološkog, tako i sa ekonomskog aspekta.

Oprašivanje pčelama i bumbarima (gr. *melissa* ili *melita*: pčela) ili melitofilija je visoko specijalizovani tip prenošenja polena koji podrazumijeva postojanje posebnih adaptacija oba učesnika u interakciji. Pčele i bumbari su morfološki specifično adaptirani da oprašuju određene cvjetove koji su specifične građe da mogu prihvatiti ovu vrstu oprašivača (Slika 7.9 i 7.10).

Pčele imaju potrebu da sakupljaju polen koji koriste za ishranu larvi a većina pčela pasivno preuzima polen tokom posjete cvjetovima, ali ga mogu također aktivno sakupljati i uz pomoć različitih strukturnih i bihevioralnih adaptacija.

Većina pčela razvila je adaptacije da skuplja polen direktno na tijelo kao opterećenje i pri tome ga transportuje u svoja gnijezda (Slika 7.10). Sve pčele su dobri oprašivači bez obzira na to što mogu biti solitarne, socijalne i parazitske. Međutim, između njih postoje



Slika 7.9 Polen na zadnjim ekstremitetima pčele tokom oprašivanja

razlike po pitanju efikasnosti oprašivanja. Najjednostavniji način prikupljanja polena kod pčela jeste pasivno trljanje dlakavog tijela o prašnike, nakon čega slijedi njegovanje kako bi se uklonio polen.

Većina pčela, međutim, ciljano skuplja polen, ponekad grebanjem ili vibracijama tijela, pri tome pčela se drži za konusnu strukturu cvijeta i vibrira, izazivajući otresanje polena iz prašnika. Biljke adaptirane ovom načinu oprašivanja imaju specifične prašnike s porama kroz koje se oslobađa polen.

Istraživanja su pokazala da solitarne pčele iz roda *Megachile* imaju veći oprašivački efekat od medonosne pčele jer svaki put kada slete na cvijet, svojim kretanjem oslobađaju i sakupljaju polen, dok socijalna medonosna pčela to čini samo na prvom cvijetu, a zatim, na svaki naredni cvijet slijeće da bi pokupila nektar.

Smatra se da pčele i bumbari imaju veću mogućnost opažanja i pamćenja oblika i mirisa cvjetova u odnosu na većinu drugih oprašivača. Neka posmatranja ukazuju da oni prepoznaju oblik čitave biljke. Pored prepoznavanja oblika cvijeta pčele informacije o lokaciji cvjetova bogatih nektarom prenose ostalim članovima pčelinjeg društva.

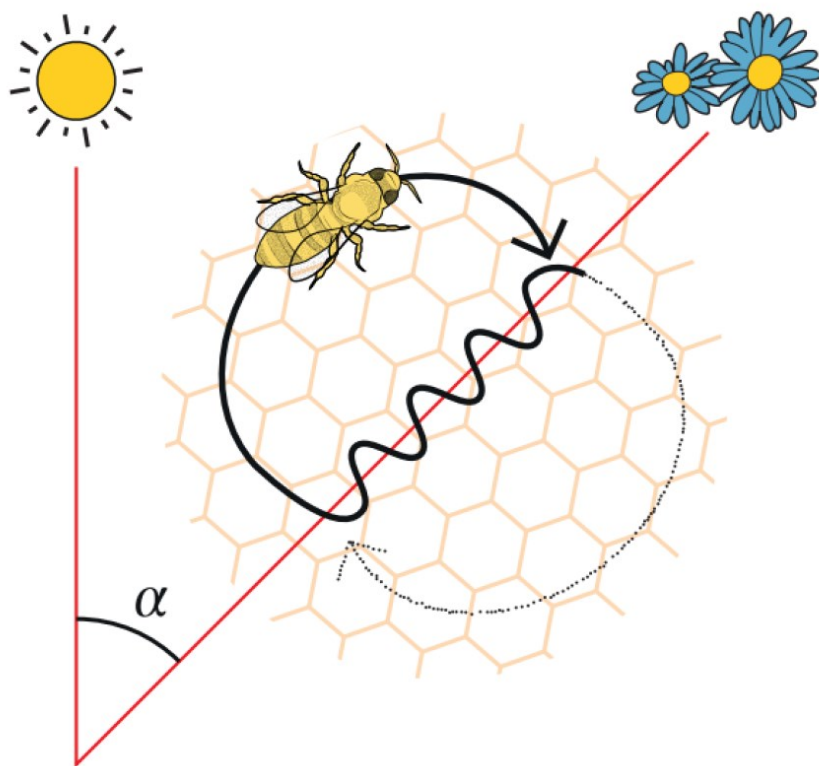


Slika 7.10 Oprašivanje posredstvom bumbara

Pčele (*A. mellifera*) koriste „vijugavi ples“ za komunikaciju s ostalim članicama kolonije o lokaciji izvora hrane (Slika 7.11). Pri izvođenju plesa pčela se kreće u obliku broja osam, pri čemu vijuganje koristi za komunikaciju. Smjer vijuganja označava ugao (α) između pravca ka izvoru hrane (cvjetovi) i pravca prema suncu. Vibracija pčele (vijugavi pokreti) tokom plesa prenosi informacije o udaljenosti do izvora hrane. Brzina i intenzitet plesnog segmenta u sredini oblika broja osam proporcionalni su udaljenosti: duže vijuganje označava veće udaljenosti, a kraće vijuganje ukazuje na bliže izvore. Sunce služi kao glavni orijentir za navigaciju pčela.

Čak i kada je sunce zaklonjeno oblacima, pčele koriste polarizovanu svjetlost kako bi odredile njegov položaj. Ugao α (pokazan crvenom linijom na slici 7.11) predstavlja ključnu informaciju koju druge pčele koriste za pronalaženje cvjetova. Intenzitet plesa (brzina pokreta i trajanje) također signalizira kvalitet izvora hrane. Bogatiji nektar ili polen rezultira energičnijim plesom, što motiviše više pčela da posjete izvor.





Slika 7.11 Prikaz plesa pčela kojim mogu odrediti pravac i udaljenost izvora hrane do košnice



7.1.7. Oprašivanje mravima - mirmekofilija

Oprašivanje mravima ili mirmekofilija se, u suštini, dešava slučajno, kada mravi redovno posjećuju cvjetove, privučeni mirisom i slatkim sekretima, ali, kako su malih dimenzija tijela i čvrstog i glatkog egzoskeleta, teško prenose polen.

Oni se smatraju i nektarskim pljačkašima, jer su veoma često prisutni na biljkama u velikom broju i na taj način ratoborno tjeraju

ostale insekte sa biljke. Njih izuzetno privlači slatki nektar i rado ga uzimaju, kako iz cvjetova, tako i iz ekstrafloralnih nektarija, čak i sa biljnih vaši, kad na njih naiđu.

Glavni razlog zašto mravi nisu efikasni kao oprašivači je taj što su uglavnom po tipu ishrane mesožderi. Postoji nekoliko izuzetaka od kojih su neki herbivori ili svaštojedi. Ove vrste mrava se često mogu vidjeti kako skupljaju nektar sa cvati štitarica (Apiaceae) i mlječika (Euphorbiaceae).

7.2. Obligatorno oprašivanje

Obligatorno oprašivanje podrazumijeva obavezan uzajamni odnos između oprašivača i biljke. Takvi oprašivači su u koevolutivnom odnosu sa biljkama koje oprašuju. Odnos je oblatoran što znači bez datog oprašivača neće doći do oplodnje biljke, i ukoliko nema biljke oprašivač ne može završiti svoj razvojni ciklus. U ovom poglavlju obradit ćemo dva takva primjera a to je oblatorno oprašivanje kod smokve te juke.

7.2.1. Smokva i smokvina osa

Smokve (rod *Ficus*, porodica Moraceae) su veoma česta vrsta biljaka u različitim ekosistemima. Pojavljuju se u različitim formama od drvenastih (listopadnih i zimzelenih) do grmolikih, loza i epifita. Poznato je preko 800 različitih vrsta, koje najvećim dijelom nastanjuju tropske i subtropske pojase te se smatraju značajnim resursnim vrstama u mnogim ekosistemima. Njihovi plodovi su glavni izvor hrane za brojne ptice i sisare, posebno slijepe miševe, primare i papagaje, koji često djeluju i kao raspršivači sjemena. Plodove smokava konzumira više od 70% kičmenjaka u šumskim ekosistemima.

Na našim prostorima zastupljena je obična smokva (*Ficus carica*) kao listopadno stablo koje nastanjuje toplije, mediteranske krajeve. Kod smokve javlja se specifični oblik oprašivanja njenog cvijeta - oblatorno oprašivanje. Danas, ovakvo oprašivanje smokava predstavlja najneobičniji i najsloženiji oblik interakcije između

životinja i biljaka te privlači pažnju istraživača decenijama. Cvijet smokve sačinjen je od velikog broja malih cvjetova koji su skupljeni unutar mesnate kruškolike kapsule te nisu izvana vidljivi. Budući da cvjetaju unutar kapsule, ne mogu se oprašivati pčelama ili vjetrom kao druge biljke. S obzirom na specifičnost cvijeta neophodan je i specifičan polinator. Ose iz roda *Blastophaga* na izuzetno specifičan način oprašuju cvjetove različitih vrsta roda *Ficus*.

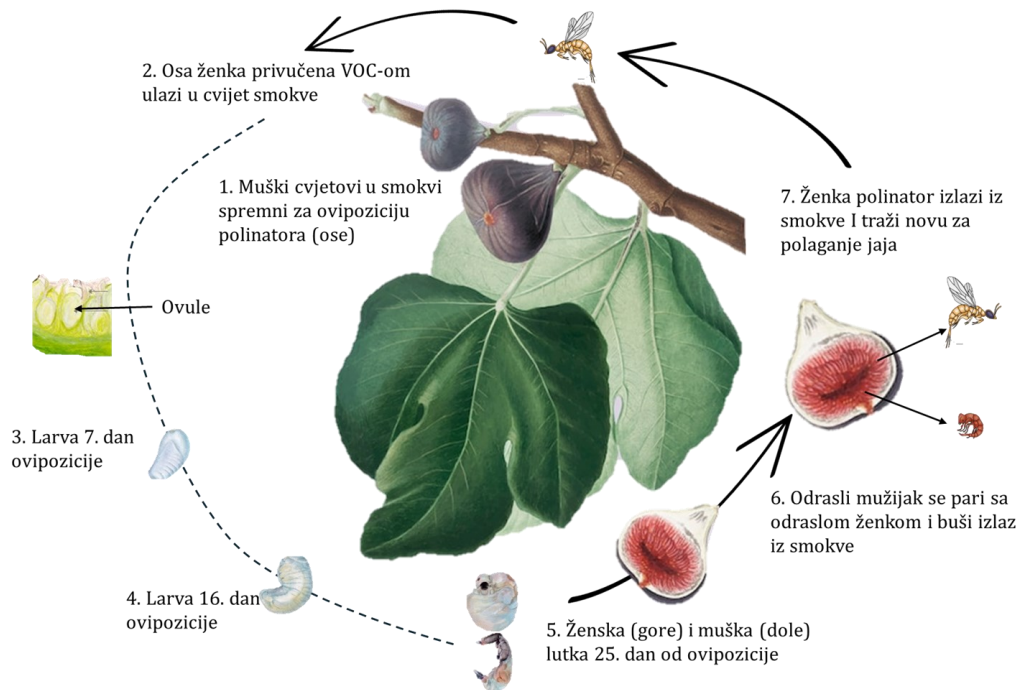
Smokvina osa ulazi kroz otvor na vrhu kapsule cvijeta smokve i vrši oprašivanje te kompletira svoj životni ciklus.

Ovim osama cvjetovi služe i za polaganje jaja i za razvijanje larvi. Kada se larve razviju, prolaze metamorfozu do adultnog stadija u samom cvijetu smokve. Odrasli mužjaci ne napuštaju cvijet, nego oplode ženku, koja izlazi iz cvijeta bušeći kanal i odlazi na drugi cvijet gdje položi jaja, istovremeno nosi sa sobom polen iz cvijeta smokve koji se prenosi u novi cvijet čime je izvršeno oprašivanje cvijeta (Slika 7.12).



Njihova usklađenost je toliko specifična i unikatna jer se razvojni ciklus ose vremenski podudara s reproduktivnim ciklusom smokve u čijim se cvjetovima osa razvija. Takav odnos osigurava oplodnju i razviće plodova smokve.

Kako je smokvi za razmnožavanje potrebna osa, tako je i osama za razmnožavanje potrebna smokva jer osa, naime, u cvatu smokve provodi čitav svoj životni razvojni ciklus.



Slika 7.12 Životni ciklus ose opršaivača smokve

7.2.2. Yucca moljac – Yucca biljka



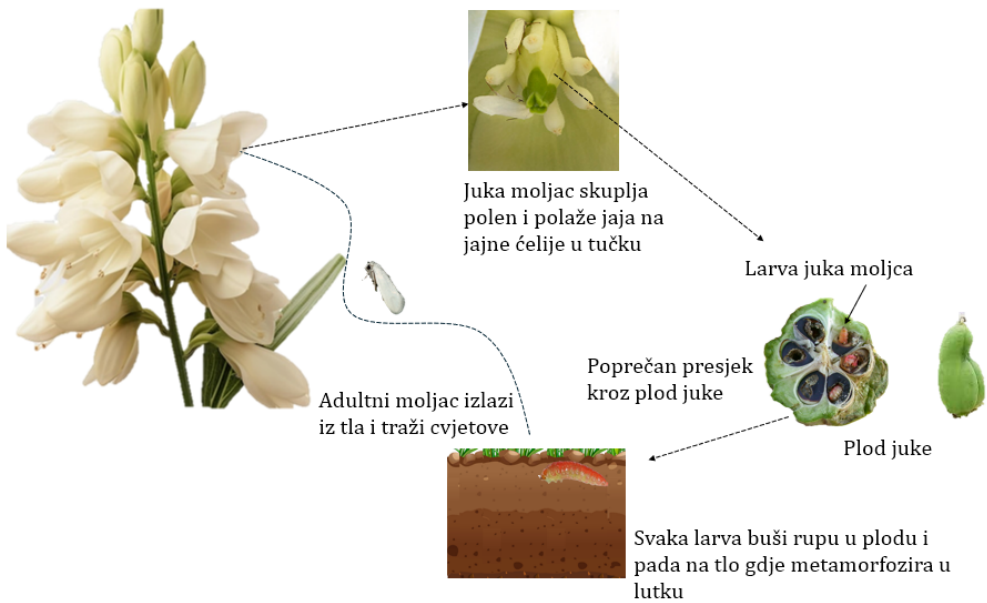
Interakcija juke i određene vrste moljca predstavlja primjer prirodne adaptacije, ali i dokaz specijaliziranih ekoloških procesa koji mogu oblikovati evoluciju vrsta. Bez očuvanja ovakvih odnosa, dovodi se u pitanje opstanak i biljke i insekta.

Oprašivanje juke (vrste iz roda *Yucca*) i juka moljca (porodica Prodoxidae) fascinantna je primjer koevolucije između biljaka i opršaivača. Njihov odnos je mutualistički i toliko je specifičan da određene vrste juka moljca oprašuju samo određene vrste juke.

Ove vrste su koevoluirale pa su postale međusobno ovisne jer bez moljca biljka ne može proizvesti sjeme, a bez biljke moljac nema gdje položiti jaja. Proces polaganja jaja u cvijet započinje posjetom ženke moljca (vrste iz roda *Tegeticula*) tokom noći. Dok se

hrani nektarom, ona prikuplja polen s prašnika cvijeta u posebnu strukturu na usnom aparatu nalik četkici.

Nakon toga, polaže jaja unutar plodnice cvijeta juke, obično u blizini sjemenih zametaka. Nakon polaganja jaja, ženka svjesno prenosi skupljeni polen na žig tučka istog ili drugog cvijeta juke. Ovaj proces osigurava oprašivanje i razvoj sjemena, što je nužno za biljku. Kada se sjeme juke počne razvijati, larve moljca izlaze iz jaja i hrane se dijelom sjemena biljke. Međutim, larve nikada ne pojedu sve sjemenke, već ostavljaju dovoljan broj za reprodukciju biljke. Kada larve završe razvoj, spuštaju se u tlo gdje formiraju čahure i čekaju do sljedeće sezone cvjetanja biljke kako bi započele novi ciklus (Slika 7.13).



Slika 7.13 Prikaz životnog ciklusa Yucca moljca i interakcija sa Yucca biljkom

7.3. Disperzija sjemena

Sudbina sjemena je od kritične važnosti za reprodukciju biljaka. Veliki broj životinja se hrani isključivo plodovima ili sjemenima biljaka što pokazuje važnost njihove uloge u disperziji sjemena, ali i vrsta.

Disperzija sjemena je značajna za kolonijalizaciju ili zauzimanje novih staništa, a koja su na određenoj udaljenosti od postojećih populacija kojima možda prijeti nestanak. Za razliku od oprašivanja, disperzija sjemena se mnogo manje oslanja na specijalne adaptacije oprašivača, nego isključivo na kretanje organizama do odgovarajućeg staništa. Ovi mehanizmi imaju različitu efikasnost disperzije sjemena, ali i prednosti za rast mladica, u zavisnosti od uslova ekosistema. U procesu disperzije sjemena antagonizam i komensalizam igraju važne uloge, jer određuju kako interakcije između biljaka i životinja utiču na širenje biljnih vrsta sjemenom.

Antagonizam u disperziji sjemena prisutan je na različite načine npr. kroz predatorstvo sjemena kada životinje jedu sjeme bez ikakve koristi za biljku jer uništavaju potencijal za klijanje (npr. ptice ili glodari koji jedu cijelo sjeme). Sa druge strane to može biti i ograničeno širenje sjemena kada životinje transportuju sjeme na način koji je nepovoljan za biljku, na primjer, odlažući ga na mjesta nepogodna za klijanje.

Ovim za posljedicu biljke gube dio reproduktivnog potencijala zbog uništenja sjemena ili neuspješne disperzije. Komensalizam, kao pojava u disperziji sjemena, može biti prisutan kroz aktivno rasijanje ili kao dio otpadnih produkata metabolizma (izmet). Naime, česta je pojava kačenja sjemena za krzno ili perje životinje (npr. čičak) koje se dalje kretanjem prenosi na udaljenije lokacije, ali životinja nije direktno pogođena. Sa druge strane otpadna disperzija sjemena, također prisutna u prirodi na način da sjeme ostaje u izmetu



životinje koja se hranila voćem, ali životinja ne dobija nikakvu dodatnu korist osim inicijalne ishrane.

U prirodi je poznato nekoliko načina disperzije sjemena i plodova, a to su:

- **autohorija** – kod nekih biljaka se disperzija sjemena odvija pod djelovanjem biljke domaćina ili njenih nekih dijelova, označava se još i kao samorasijavanje. Prisutna je kod predstavnika porodice Geraniaceae, vrste *Oxalis acetosella*, *Ricinus communis* itd. Autohorne vrste su one vrste koje svoje sjeme i plodove same rasijavaju. Neke od ovih biljaka aktivno izbacuju sjeme na veću ili manju daljinu, tako što se zreli plodovi i pri najmanjem dodiru rasprskavaju, izbacujući pri tome sjeme velikom snagom;
- **hidrohorija** – voda predstavlja ključni faktor u disperziji sjemena i plodova. Ovaj oblik širenja najčešći je kod vodenih biljaka (potpuno ili djelimično potopljenih), rijetko kod kopnenih biljaka;
- **zoohorija** – predstavlja širenje plodova i sjemena posredstvom životinja. Kod određenih biljaka, sjeme i plodovi imaju različite izraštaje na svojoj površini pri čemu se kače za krzno životinja i na taj način prenose na veće udaljenosti. Ova pojava se još označava i kao **epizoohorija**. Drugi način širenja sjemena odvija se putem probavnog trakta životinja. Životinje se hrane sočnim plodovima, a sjeme prolazi kroz njihov crijevni trakt i nakon probave izbacuje se fecesom, često na različitim udaljenostima od matične biljke (**endozoohorija**). Neke vrste biljaka posjeduju sočne plodove sa bobama i koštunicama, kojima se hrane

naročito ptice (**ornitohorija**). Takva je, npr. parazitska biljka imela (*Viscum album*) (Slika 7.14).

U prirodi se javlja i **anemohorija**, pri čemu se sjeme ili plodovi anemohornih vrsta šire vjetrom. Tokom evolucije, ove vrste razvile su adaptivne strukture za pasivno letenje, omogućavajući vjetru da lako nosi njihovo sjeme ili plodove, čime se održava i širi njihov areal. Kod javora su to, na primjer, naročita mrežasta krilca, kod maslačka dlakavi izraštaji koji obrazuju strukturu slično padobranu, kod crnog graba postoji mjehurasta komorica u kojoj se nalazi sjeme, itd.

Pored navedenog u prirodi su prisutne i **antropohorne vrste** kod kojih se rasijavanje sjemena i plodova obavlja posredstvom čovjeka, a tipični predstavnici ovakvog načina rasijavanja su žitarice. U ovom poglavlju poseban osvrt je dat na disperziju sjemena insektima u kontekstu interakcija i adaptacija biljaka na insekte.



Slika 7.14 Parazitska biljka *Viscum album* na stablu jabuke sa bobičastim plodovima koji predstavljaju hranu pticama

7.3.1. Rasijavanje insektima - entomohorija

7.3.1.1. Rasijavanje sjemena mravima

Jedan od najznačajnijih i jedinstvenih načina rasijavanja plodova i sjemena odvija se pomoću mrava. Takav način rasijavanja sjemena naziva se **mirmekohorija** (grč. *mirmeks*: mrav, *horeo*: idem, širim se) te predstavlja oblik zoohorije. Pretpostavka je da se ovaj način prenošenja sjemena pojavio krajem tercijera i pleistocena te da pripada sinzohoriji (odnosno kombinovanoj stomatohoriji i diszoohoriji). Prava mirmekohorija je karakteristična uglavnom za herbivorne mrave.

Tokom raznošenja sjemena značajnu ulogu u tome imaju različiti izraštaji na sjemenkama tzv. karunkulima. Kod tih biljaka je karakteristično da su im peteljke cvjetova nježne i poslije cvjetanja padaju na zemlju, a plodovi sazrijevaju rano, pošto mravi raznose sjeme uglavnom u ljetnom periodu.

Mravi tokom svog života sakupljaju hranu i to sjemena i plodove koje čuvaju i pohranjuju u svojim mravinjacima. Takva sjemena najčešće odgovaraju njihovom načinu ishrane, ali i veličini kako bi ih mogli donijeti sa različitih udaljenosti. Najčešće su takva sjemena jestiva, te imaju mesnate ovojnice ili izraštaje, ariluse ili karunkule koje su modificovane u strukture zvane **elajosomi** (Slika 7.15).

Elajosomi su najčešće predstavljeni kao uljana tjelašca koja imaju veliku hranljivu vrijednost i zbog toga su jako privlačni mravima. Mravi konzumiraju elajosom ali ostatak sjemena ostaje očuvan najčešće zahvaljujućim dlakama i drugim izraštajima

koji ostatak sjemena čine neprivlačnim mravima.

Većina sjemena mirmekofilnih biljaka imaju specijalizirane mesnate izraštaje koji služe mravima za ishranu. U takve biljke spadaju: luk (*Allium*), procjepak (*Scilla*), bekica (*Lusula*), ljubičica (*Viola odorata*), gavez (*Symphytum*), *Gagea lutea*, *Luzula sylvatica*, *Luzula luzuloides*, *Melica nutans*, *Primula vulgaris*, *Aremonia agrimonoides* i druge.

Elajosome susrećemo kod biljnih vrsta poput *Ricinus communis*, *Euphorbia amygdaloides*, *Viola alba*, *Corydalis cava* te roda *Knautia* (npr. *Knautia sarajevensis*, Slika 7.12).

Sjemena koja su očuvana u mravinjacima klijuju u hodnicima mravinjaka u povoljnim uslovima ili ih mravi u proljeće iznose van mravinjaka gdje klijuju. Mirmekohorne vrste biljaka često imaju prilagodbe u pogledu uslova klijanja i često zahtijevaju svjetlost da bi sjeme klijalo.



Slika 7.15 Vrsta *Knautia sarajevensis* na svom sjemenu ima elajosome



Na taj način se sprječava klijanje biljke unutar samog mravinjaka (u mraku) jer bi mravi mogli uništiti ili oštetiti mlade klijance.

7.4. Parazitizam insekata na biljkama

Različiti insekti mogu u različitom razvojnem stadiju da parazitiraju na različitim biljnim organima.

7.4.1. Lisni mineri

Lisni mineri su insekti iz porodice Agromyzidae, čije larve razvijaju hranidbeni kanali (eng. Mine galleries) unutar listova biljaka, hraneći se biljnim tkivima. Ove interakcije mogu biti antagonističke, jer stvaranje rudnih galerija uzrokuje fiziološke i mehaničke štete na biljkama. Istovremeno, lisni mineri predstavljaju plijen za njihove prirodne neprijatelje, poput parazitoidnih osa, što dodatno doprinosi dinamičnim ekosistemskim interakcijama.

Lisni mineri (*Liriomyza spp.*) oštećuju biljke u stadiju larve, kada se hrane unutrašnjim tkivima lista. Larve prave hranidbene kanale koje su karakteristične po zavojitom obliku i lokalizaciji unutar lista. Ovaj proces ima nekoliko faza, od polaganja jaja do razvoja larvi i stvaranja galerija (bijelih linija), što rezultira značajnim štetama na biljci.

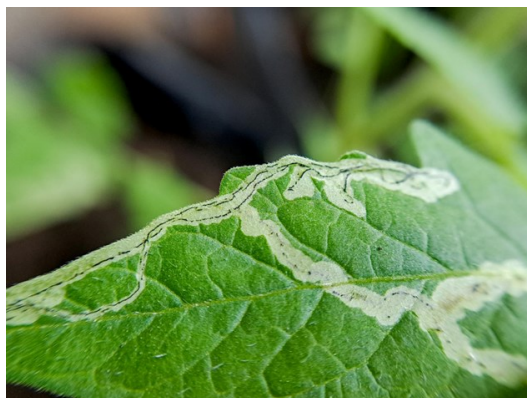
Prva faza oštećenja počinje polaganjem jaja od strane odraslih ženki na epidermis lista. Jaja su obično položena blizu provodnih sudova, gdje je tkivo najpogodnije za razvoj larvi. Kada se larve izlegu, počinju se hraniti mezofilom lista koji je bogat hloroplastima.

Ovo hranjenje (bušenje kanala) uzrokuje stvaranje praznina u mezofilu, čime se direktno smanjuje fotosintetski kapacitet lista i narušava fiziološka funkcija biljke. Hranidbeni kanali su vidljivi kao bjelkaste pruge na listovima (Slika 7.16), što čini biljku vizuelno fiziološki oslabljenom.

Smanjenje fotosintetskog kapaciteta smanjuje energetske resurse biljke, što se manifestuje slabijim rastom, kao i manjoj otpornosti na stresne faktore. Kod biljaka koje se uzgajaju zbog estetske vrijednosti, poput ukrasnih biljaka, prisustvo hranidbenih kanala značajno smanjuje tržišnu vrijednost.

U poljoprivrednim sistemima, lisni mineri izazivaju ozbiljne štete na povrću poput krastavca, tikve i paradajza. Smanjeni prinos i kvalitet plodova direktno utiču na ekonomski profit poljoprivrednika. Štetnost minera dodatno se povećava u uslovima masovnih infestacija, gdje veliki broj larvi može potpuno iscrpiti biljku, što dovodi do njenog uginuća.

Biljke su razvile različite adaptacije kako bi se odbranile od oštećenja izazvanih lisnim minerima (*Liriomyza sp.*) i smanjile njihove štetne efekte. Ove adaptacije uključuju fizičke, hemijske i ekološke mehanizme, koji



Slika 7.16 Oštećenje lista paradajza usljed parazitizma minera lista

mogu djelovati preventivno (sprečavanje napada) ili inducirano (aktiviraju se nakon napada).

Adaptacije biljaka na minere uključuju deblji epidermis ili jaču kutikulu, što otežava ženki lisnih minera polaganje jaja na površini lista. Također, deblji mezofil smanjuje efikasnost hranjenja larvi, čime se ograničava veličina i broj hranidbenih kanali. Površinski vosak na listovima smanjuje privlačnost biljke za polaganje jaja i može otežati kretanje ženki minera.

Biljke, kao odbrambeni mehanizam, proizvode sekundarne metabolite koji su prirodno prisutni i odbijaju lisne minere ili smanjuju njihovu sposobnost bušenja i hranjenja, kao što su:

- fenolni spojevi: fenoli i tanini učvršćuju biljno tkivo i smanjuju probavljivost mezofila larvama;
- terpeni i alkaloidi djeluju kao repelenti za ženke ili inhibitori razvoja larvi.

Biljke napadnute minerima mogu također aktivirati proizvodnju drugih metabolita u svrhu odbrane kao što su:

- jasmenska kiselina koja pokreće proizvodnju proteinaza i drugih zaštitnih spojeva koji otežavaju probavu larvama;
- hlapljivi organski spojevi (VOC) koje biljke emituju nakon napada i koji privlače prirodne neprijatelje minera, poput parazitoidnih osa (*Diglyphus isaea*). Biljke mogu privući predatore i parazitoide lisnih minera kroz emisiju hlapljivih organskih spojeva, poput terpena i aldehida. Ove hemikalije služe kao signali koji omogućavaju predatorima da lociraju hranidbene kanale i eliminišu larve.

Neke biljke mogu razviti mehanizme da

zbune ženke lisnih minera, imitirajući fiziološko stanje koje nije povoljno za polaganje jaja, čime smanjuju infestaciju.

Šiške (gale, cecidije – ovisno od grupe insekta i vrste biljke zbog koje nastaju) su specijalne strukture koje proizvode biljni organi ili tkiva, reagujući na oštećenja što ih uzrokuju različite životinjske vrste (Slika 7.17).

Javljaju se na stabljici, listu korijenu ili plodu. Mogu nastati djelovanjem različitih životinjskih vrsta poput: insekata, grinja, fitopatogenih gljiva i bakterija. Navedene vrste koriste biljke kao stanište i izvor hrane za svoje larve, što dovodi do modificiranja biljnog tkiva u obliku šiški, čime se uspostavlja složena ekološka interakcija.

Od insekata su najčešći uzročnici stvaranja šiški mušice šiškarice (*Cecidomyidae*) i ose šiškarice (*Cynipidae*), zatim lisne buhe (*Psyllidae*), neke lisne uši (*Aphididae*), štitaste uši (*Coccidae*), od grinja (*Acarinae*) grinje šiškarice (*Eriophyidae*), a od fitopatogenih gljiva vrste roda *Taphrina* (*T. populina*, na topoli, i *T. betulae*, na brezi), roda *Exobasidium* (*E. rhododendri* i *E. vaccini* na rododendronima).

Na listu hrasta šiške izaziva osica *Cynips gallae tinctoria*, a na ružama *Rhodites rosae*. Vrste iz porodice Curculionidae, poznate kao surlaši, čine veliku porodicu insekata koja obuhvata mnoge vrste sposobne za formiranje šiški na biljkama (Slika 7.18).

Šiške su specifične izrasline na biljnim organima, poput stabljika, listova, korijenja ili plodova, koje nastaju uslijed aktivnosti ovih insekata. Insekti koriste biljke kao stanište i izvor hrane za svoje larve, što dovodi do modificiranja biljnog tkiva u obliku šiški, čime se uspostavlja složena ekološka interakcija između biljke i insekta.





Slika 7.17 Gale na granama a) hrasta (*Quercus* sp.) i b) divlje ruže (*Rosa* sp.)

Šiške nastaju nakon što ženka surlaša položi jaja unutar biljnog tkiva. Tokom ovipozicije, insekti luče supstance koje utiču na rast biljke, uzrokujući promjene u ćelijskom diferenciranju i proliferaciji.

Promjene koje nastaju uzrokovane su:

- **hemijskim signalima:** larve insekata oslobađaju hemijske spojeve (fitohormoni poput citokinina i auksina) koji podstiču abnormalni rast ćelija biljke. Ovo rezultuje formiranjem izrasline bogate hranljivim tvarima;
- **fiziološkim promjenama biljaka:** šiške obezbjeđuju zaštitu larvama od vanjskih faktora, poput predatora i nepovoljnih uslova sredine te povećavaju dostupnost resursa unutar biljke za ishranu larvi.

Iako šiške rijetko izazivaju smrt biljke, one mogu značajno smanjiti njen fiziološki kapacitet, kao što su:

- **smanjen intenzitet fotosinteze:** na

listovima, šiške mogu ometati fotosintetski proces smanjujući funkcionalnu površinu;

- **trošenje resursa:** energija biljke se preusmjerava na formiranje šiške, što smanjuje resurse dostupne za rast i reprodukciju;
- **strukturna oštećenja:** šiške na stabljici ili korijenu mogu oslabiti fizičku strukturu biljke, povećavajući njenu podložnost drugim štetočinama ili patogenima.





Slika 7.18 Formirane šiške na listu (a) i izdanku (b) hrasta lužnjaka (*Quercus ruber*) i (c) izdanku smrče (*Picea* sp.)

7.5. Karnivorne biljke i insektivorija

Karnivorne biljke (mesožderke) su evoluirale nezavisno najmanje šest puta u različitim porodicama angiospermi, uključujući porodice kao što su *Droseraceae*, *Nepenthaceae* i *Lentibulariaceae*. Evolucijska konvergencija je uočljiva u razvoju struktura za hvatanje plijena (npr. ljepljivi listovi, klopke, vrčevi). Ove adaptacije nastale su u ekstremnim staništima s niskim prisustvom nutrijenata, visokim sadržajem vode i visokom svjetlošću.

Ove biljke su se na taj način adaptirale da dobijaju nutrijente iz plijena kako bi nadoknadile nedostatak nutrijenata u tlu. Ove biljke nisu samo ekološki značajne, već su i predmet intenzivnih istraživanja zbog svoje jedinstvene biologije i potencijala za primjenu u biomimetičkim tehnologijama.

Karnivorne biljke razvile su specijalizovane strukture za hvatanje i varenje plijena kao

adaptaciju na život u staništima siromašnim nutrijentima, poput kiselih močvara i pjeskovitih tla.

Predacija kod ovih biljaka uključuje hvatanje insekata i drugih sitnih organizama, varenje njihovih tijela putem enzima i apsorpciju oslobođenih nutrijenata, što omogućava biljkama preživljavanje u ekstremnim uslovima. Ovaj proces zavisi od različitih tipova zamki koje variraju u složenosti i mehanizmu djelovanja.

Jedan od najjednostavnijih tipova zamki su ljepljivi listovi, poznati kao "flypaper traps". Biljke poput roda *Drosera* (rosike) i *Pinguicula* (masne biljke) prekrivene su žlijezdama koje luče ljepljivu sluz bogatu enzimima za varenje.

Kada insekti dotaknu površinu lista, zalijepi se za sluz i ostaju zarobljeni. Kod nekih vrsta, poput *Drosera capensis*, listovi se savijaju kako bi plijen čvrsto obuhvatili, povećavajući efikasnost varenja. Ova strategija omogućava apsorpciju esencijalnih nutrijenata poput azota i fosfora iz razgrađenog plijena.





Slika 7.19 Zamke kod rodova (a) *Nepenthes* i (b) *Sarracenia*

Zamke u obliku vrčeva (pitfall traps) predstavljaju složeniji mehanizam hvatanja plijena. Kod biljaka poput *Nepenthes* (tropski vrčevi) i *Sarracenia* (sjevernoamerički vrčevi), listovi su modifikovani u oblik vrčeva ispunjenih tekućinom bogatom probavnim enzimima ili mikroorganizmima (Slika 7.19).

Insekti privučeni bojom, mirisom ili nektarom klize niz glatke zidove vrča i padaju u tekućinu, gdje budu probavljeni. Strukture poput voskastih slojeva i dlačica unutar vrča sprečavaju bijeg plijena, dok biljka apsorbira nutrijente iz razgrađenih tijela.

Snap zamke, poput onih kod Venerine muholovke (*Dionaea muscipula*), koriste brze pokrete kako bi uhvatile plijen. Ove biljke imaju listove slične klopama koji se brzo zatvaraju kada insekt dotakne senzorne dlačice.

Ova preciznost u hvatanju plijena omogućava biljkama da optimiziraju energiju potrebnu za otvaranje i zatvaranje klopke, dok enzimi razgrađuju zarobljene insekte.

Vodene karnivorne biljke, poput *Utricularia* (vodenih mješinariki), koriste zamke

bazirane na vakuumu. Njihovi mjehurići sa zamkama stvaraju negativan pritisak, koji se oslobađa kada plijen dotakne senzorne dlačice. Otvaranje zamke usisava vodu i plijen unutar mjehurića, gdje se odvija varenje.

Predacija kod karnivornih biljaka odlikuje se evolutivnim inovacijama koje im omogućavaju da prežive u nepovoljnim uslovima. Ove biljke, ne samo da osiguravaju esencijalne nutrijente iz plijena, već istovremeno demonstriraju kompleksne adaptacije i interakcije sa svojim okruženjem.

Venerina muholovka prirodno raste u kiselim i hranjivo siromašnim tlima, prvenstveno u močvarama jugoistočnih dijelova SAD-a. Ova staništa oskudijevaju ključnim hranjivim tvarima poput azota i fosfora, što je vitalno za rast biljaka. Kako bi nadoknadila taj deficit, muholovka je razvila alternativnu strategiju za unos hranjivih tvari - predaciju.

Hvatanjem insekata i sitnih artropoda biljka osigurava neophodne hranjive elemente, omogućavajući svoj opstanak i reprodukciju u nepovoljnim uslovima. Evolucija venerine muholovke od nemesožderke do specijaliziranog predatora uključivala je



promjene u morfologiji i fiziologiji lista, koje omogućavaju brze pokrete i probavu plijena.

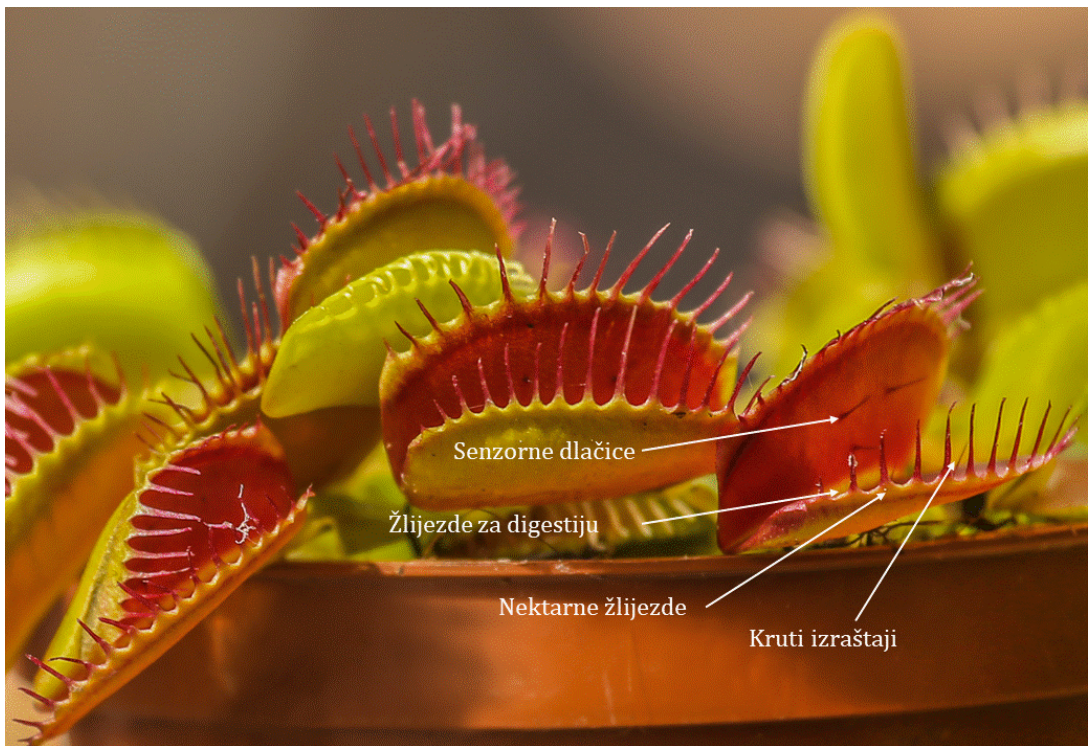
Ove promjene rezultat su selektivnih pritisaka koji su favorizirali biljke sposobne za eksploataciju alternativnih izvora hranjivih tvari u staništima siromašnim resursima.

Mehanizam percepcije i zatvaranja klopke temelji se na senzornim dlačicama smještenim na unutrašnjoj strani klopke, koje detektuju mehaničke podražaje. Kada insekt dodirne senzornu dlačicu, dolazi do otvaranja mehanosenzitivnih jonskih kanala, što izaziva generisanje receptornog potencijala.

Ako se dlačica dotakne dva puta u roku od 20-30 sekundi, receptorni potencijali se

zbiraju i prelaze prag za stvaranje akcijskog potencijala, koji pokreće zatvaranje klopke (Slika 7.20). Proces zatvaranja klopke oslanja se na fenomen "snap-buckling" (naglo preklapanje), koji omogućava brzo zatvaranje klopke za manje od 100 milisekundi. Ovo uključuje:

- akumulaciju elastične energije: u otvorenom stanju, klopka se nalazi u stabilnoj, napregnutoj konfiguraciji. Dodir senzorne dlačice oslobađa akumuliranu elastičnu energiju, uzrokujući trenutno zatvaranje;
- promjene turgora: razlike u turgoru između unutrašnje i vanjske strane klopke dodatno ubrzavaju zatvaranje.



Slika 7.20 Venerina muholovka



7.6 Drugi odnosi između biljaka i insekata

Komensalizam je relativno rijedak u interakcijama biljaka i insekata, u poređenju s mutualizmom ili antagonizmom, ali se može uočiti u specifičnim ekološkim kontekstima.

Odnos između **mrava** (*Pseudomyrmex* spp. i drugih vrsta) i **akacija** (*Acacia* spp.) pruža odličan primjer koevolucije biljaka i insekata. Ova interakcija se najčešće posmatra kao mutualistička, pri čemu obje strane imaju koristi.

Međutim, postoje slučajevi kada odnos prelazi u komensalizam, gdje mravi koriste biljku za resurse i sklonište, bez direktnog uticaja na biljku.

Jedna od ključnih karakteristika akacija su **ekstranektarne žlijezde (EFN)**, koje proizvode nektar van cvjetova. Ove žlijezde se nalaze na lisnim peteljka ili duž glavne vene listova i privlače mrave svojim bogatim izvorom šećera. Proizvodnja nektara može biti:

- **konstitutivna**, stalno prisutna, čime se omogućava kontinuirana interakcija s mravima;
- **inducirana**, gdje proizvodnja nektara počinje kao odgovor na oštećenje biljke, obično uzrokovano herbivorima. Ovo ponašanje osigurava mobilizaciju mrava na mjestima gdje je zaštita najpotrebnija.

Mnoge vrste akacija razvile su šuplje trnove, koje mravi koriste kao gnijezda. Oni pružaju fizičku zaštitu od predatora i nepovoljnih vremenskih uslova, dok biljka nije oštećena. Također omogućavaju mravima da budu stalno prisutni na biljci, što je ključno za potencijalnu zaštitu od herbivora.

U situacijama kada mravi koriste resurse biljke (nektar ili sklonište) bez obavljanja zaštitne funkcije, odnos prelazi u komensalizam. To se može desiti kada rizik od herbivora nije značajan. Mravi koriste biljku samo kao izvor hrane i skloništa, dok biljka ne dobija nikakvu zaštitu i kada ekološka zajednica nema adekvatne herbivore. U invazivnim ekosistemima, poput onih gdje je *Acacia dealbata* naturalizovana, EFN mogu privući lokalne vrste mrava koje nisu evoluirale za zaštitu biljke.

Epifitski insekti su oni insekti koji koriste biljke kao fizičku osnovu za život, oslanjajući se na njih za sklonište, mjesto za odmor ili lov, ali bez nanošenja štete biljci domaćinu.

Jedna od najpoznatijih grupa epifitskih insekata su pauzi. **Pauzi** koriste biljke za gradnju svojih mreža, što im omogućava lov na plijen. Na primjer, vrste poput *Argiope* spp. prave velike mreže između stabljika i listova, koje služe kao stabilna potpora (Slika 7.21).

Biljke ne trpe fiziološke promjene zbog prisustva mreža, jer pauzi ne koriste njihove resurse, već samo strukturalne elemente. Na ovaj način, biljke indirektno podržavaju održavanje populacija pauka, koji često pomažu u kontroli štetnih insekata.

Grabežljivi insekti poput bogomoljki (*Mantodea*), koriste biljke kao osmatračnice za lov. Ove vrste se često nalaze na višim dijelovima biljke, gdje vrebaju plijen, poput manjih insekata ili pauka (Slika 7.21).

Njihova prisutnost ne utiče na rast biljke, jer se ne hrane njenim tkivom niti koriste njene resurse. Ovaj odnos omogućava bogomoljkama stratešku prednost u lovu, dok biljka ostaje fiziološki netaknuta.





*Slika 7.21 Drugi vidovi odnosa između insekata i biljaka.
(a) paukova mreža na drvetu; (b) bogomoljka vrebica plijen; (c) mravi prikupljaju nektar*

Muhe i leptiri koriste biljke kao mjesto za odmor između letova. Sletanje na listove ili stabljike ne uzrokuje nikakva oštećenja biljke. Na primjer, leptiri često koriste visoke biljke da se privremeno odmore dok traže nektar ili partnere za parenje. Ova interakcija je potpuno neutralna za biljku, ali je ključna za opstanak insekata u okruženju.

Mravi, iako često poznati po mutualističkim odnosima s biljkama, mogu biti epifitski u situacijama kada koriste biljke kao prolazne strukture ili mjesta za privremeno sklonište. Npr., mravi se mogu kretati duž stabljika biljaka bez interakcije s ekstranektarnim žlijezdama ili drugim biljnim resursima (Slika 7.21). U takvim slučajevima, biljke funkcioniraju kao fizičke platforme koje mravi koriste za kretanje ili lov.

Epifitski insekti igraju važnu ulogu u ekosistemima, jer omogućavaju održavanje kompleksnih mreža interakcija između različitih vrsta. Iako biljke nemaju direktnu korist od ovih odnosa, one služe kao ključni strukturni elementi za insekte koji zavise od njihovog prisustva u staništu.

Ove interakcije naglašavaju važnost očuvanja prirodnih ekosistema, gdje biljke i insekti koegzistiraju na neutralan, ali ekološki značajan način.



Sažetak – biljne interakcije i adaptacije na insekte

Interakcije biljaka i insekata predstavljaju ključnu komponentu ekosistema, oblikujući evolutivne procese i održavanje biodiverziteta. Ove interakcije mogu biti mutualističke, antagonističke, komensalističke ili indirektne. Svaka od ovih kategorija uključuje specifične primjere i adaptacije.

Mutualistički odnosi su od suštinske važnosti za reprodukciju biljaka i opstanak mnogih insekata. Najvažniji oblik mutualizma je oprašivanje, gdje insekti poput pčela, leptira i muha prenose polen između biljaka u zamjenu za nektar ili polen. Kako bi privukle oprašivače, biljke koriste vizualne (boja, oblik, nektarski vodiči), olfaktorne (mirisi) i nutritivne signale (nektar, polen). Adaptacije cvjetova mogu biti generalizirane (polifilni cvjetovi) ili specijalizirane za određene vrste oprašivača (monofilni cvjetovi).

Posebno su značajni koevolucijski odnosi, poput oprašivanja smokve (*Ficus* sp.) smokvinim osama ili biljke juke (*Yucca* sp.) specifičnim moljcima, gdje su obje vrste međusobno zavisne. Disperzija sjemena je još jedan primjer mutualizma, pri čemu životinje šire sjeme biljaka konzumiranjem plodova (npr. mirmekohorija – širenje putem insekata pri čemu mravi konzumiraju elajosome).

Antagonističke interakcije uključuju herbivoriju, parazitizam i predaciju. Herbivorni insekti, poput gusjenica, hrane se biljnim tkivima, dok biljke razvijaju hemijske odbrane (alkaloidi, tanini) ili fizičke barijere (trnje, dlačice). Karnivorne biljke (npr. rodovi *Drosera*, *Nepenthes*) razvile su specijalizirane zamke za hvatanje insekata, poput ljepljivih listova, vrčeva s probavnim tekućinama i klopki osjetljivih na dodir. Ove adaptacije omogućavaju biljkama preživljavanje u staništima siromašnim nutrijentima.

Parazitizam uključuje parazitske biljke (npr. imela i pavitina), insekte koji stvaraju gale (ose iz porodice Cynipidae), te lisne minere i nematode koje napadaju korijene biljaka. Paraziti često iscrpljuju resurse domaćina, smanjujući njegovu sposobnost za rast i reprodukciju. Biljke se brane složenim adaptacijama, poput proizvodnje hemijskih spojeva koji odbijaju parazite ili privlače prirodne neprijatelje (npr. parazitoidne ose).

Komensalistički odnosi su manje česti i uključuju situacije gdje insekti koriste biljke za sklonište, osmatračnicu ili mjesto za odmor, bez direktnog uticaja na biljke. Primjeri uključuju paukove koji prave mreže na biljkama, leptire koji se odmaraju na listovima, te mrave koji koriste biljke kao prolazne strukture. Iako biljke ne ostvaruju direktnu korist, ovakvi odnosi doprinose stabilnosti ekosistema pružajući fizičku podršku insektima.

Biljke često koriste hemijske signale za posrednu zaštitu od herbivornih insekata. Emisijom VOC-a privlače predatore ili parazitoide koji napadaju herbivore, smanjujući oštećenja biljke. Na primjer, biljke mogu emitovati specifične mirise nakon napada lisnih minera kako bi privukle parazitoidne ose.

Biljne interakcije sa herbivorima predstavljaju kompleksan i dinamičan aspekt ekologije i evolucije biljaka, koji uključuje širok spektar odgovora biljaka na pritiske koje herbivori stvaraju, kao i raznovrsnost herbivornih organizama.

Herbivori se mogu podijeliti na osnovu strategije ishrane i načina interakcije s biljkama kako slijedi:

1. Generalisti su herbivori koji konzumiraju širok spektar biljaka i nisu specifični za određene vrste domaćina. Primjeri uključuju mnoge vrste skakavaca i biljnih vaši;

2. Specijalisti su herbivori koji su usmjereni na određene vrste biljaka ili grupe biljaka. Na primjer, leptiri monarsi (*Danaus plexippus*) hrane se isključivo biljkama iz porodice mlječika (Asclepiadaceae);

3. Gnijezdilice ili kopači su herbivori koji oštećuju biljke kopanjem ili formiranjem gnijezda u njihovom tkivu (npr. larve nekih vrsta muha);

Sakupljači polena i nektara su oni herbivori koji direktno koriste cvjetne resurse, čime ponekad oštećuju biljku ako dolazi do prekomjerne eksploatacije.

Strategije biljaka u borbi protiv herbivora mogu se generalno podijeliti na direktne i indirektne.

Direktna odbrana uključuje adaptacije koje stvaraju fizičke barijere prema herbivorima, poput trnja, dlaka na listovima koje smanjuju pristupačnost, te debelog

epidermisa i raznih premaza koji smanjuju štetu od grickanja. Takođe, biljke mogu sintetisati sekundarne metabolite poput alkaloida, terpena, fenola, koji sadrže repelentne i toksične spojeve. Neki od njih, poput tanina, često se nazivaju fitotoksinima jer negativno utiču na probavu herbivora.

Indirektna odbrana uključuje emisiju VOC (hlapljivih organskih spojeva) kako bi se privukli predatori ili parazitoidi herbivora. Takođe, biljke mogu uspostaviti simbiotske odnose s drugim vrstama, poput mrava koji štite biljku od herbivora, dok kao nagradu koriste biljku kao sklonište, što je primjer kod akacija.

Interakcije biljaka i herbivora često uključuju složene koevolutivne procese. Biljke razvijaju nove odbrambene mehanizme kao odgovor na herbivore, dok herbivori razvijaju adaptacije za premošćivanje ovih odbrana. Na primjer, neki insekti su evoluirali sposobnost metaboliziranja toksičnih spojeva koje biljke proizvode.

Biljne interakcije s herbivorima oblikuju ekosisteme i igraju ključnu ulogu u održavanju biodiverziteta, stvarajući dinamično polje istraživanja u ekologiji i evoluciji.



8.1. Interakcije sa herbivornim kičmenjacima

Herbivorni kičmenjaci, poput sisara, mogu značajno smanjiti biljnu biomasu, utičući na rast, reprodukciju i preživljavanje biljaka. Na primjer, veliki herbivori poput papkara hrane se listovima, stabljikama, pa čak i korijenjem, što dovodi do defolijacije i oštećenja koja zahtijevaju adaptivne strategije biljaka za oporavak.

Ove interakcije oblikuju fitnes biljaka, dinamiku populacija biljaka, kao i šire ekološke procese poput kruženja hranjivih tvari i strukture zajednice. Herbivorne kičmenjake možemo klasifikovati na osnovu njihovih hranidbenih navika na sljedeće skupine:

- **folivori** (listojedi) – hrane se uglavnom listovima biljaka kao što su srne (*Odocoileus* spp.), koze (*Capra* spp.);
- **granivori** (semenojeđi) – hrane se sjemenom biljaka kao što su vrapci (*Passer* spp.), vjeverice (*Sciurus* spp.);
- **frugivori** (voćojedi) – hrane se uglavnom voćem/plodovima kao što su vrste iz porodice majmuna (*Cercopithecidae*) ili reda slijepih miševa (*Chiroptera*);
- **nektarivori** (nektarojeđi) – hrane se nektarom cvjetova kao što su vrste kolibrića (*Trochilidae*) i neke vrste slijepih miševa.



8.1.1. Efekti herbivornih kičmenjaka na biljke

Herbivorni organizmi, uključujući kičmenjake poput sisara, ptica i gmizavaca, nanose biljnom svijetu značajnu štetu, što ima dalekosežne ekološke i evolucijske posljedice. Njihova ishrana može direktno ili indirektno uticati na rast, reprodukciju, i opstanak biljaka, dok biljke razvijaju brojne mehanizme adaptacije kako bi minimizirale negativne efekte ovih interakcija.

Direktna šteta nanosena biljkama od strane herbivora manifestuje se prvenstveno kroz konzumaciju njihovih nadzemnih i podzemnih dijelova. Sisari poput jelena ili goveda često uklanjaju velike količine listova i stabljika, smanjujući sposobnost biljaka da vrše fotosintezu i proizvode energiju potrebnu za rast i reprodukciju.

Oštećenje cvjetova i plodova direktno smanjuje reproduktivni potencijal biljke, dok konzumacija korijena može ugroziti stabilnost biljke i njenu sposobnost apsorpcije vode i hranjivih tvari. U ekstremnim slučajevima, ovakva oštećenja mogu rezultirati potpunim uništenjem biljke.

Kada su u pitanju biljne strukture, mnoge vrste sisara preferiraju mlade i nježne dijelove biljaka zbog njihove veće nutritivne vrijednosti i lakše probavljivosti. Međutim, čak i selektivno oštećenje mladih listova i izdanaka može ozbiljno uticati na dugoročnu produktivnost biljaka, jer ovi dijelovi igraju ključnu ulogu u fotosintezi i proizvodnji sekundarnih metabolita potrebnih za odbranu od patogene i herbivora.

Osim direktne štete, herbivori imaju **indirektne efekte na biljke**, posebno kroz promjene u ekosistemima. Na primjer,

intenzivna ispaša može promijeniti strukturu biljnih zajednica, favorizujući rast otpornijih vrsta, dok vrste koje su manje otporne prema herbivorima se potiskuju. Herbivori također utiču na ciklus hranjivih tvari, povećavajući ili smanjujući dostupnost ključnih elemenata poput azota i fosfora u tlu. Ovo se dešava jer oštećene biljke oslobađaju više organskih tvari u tlo ili zato što herbivori mijenjaju strukturu tla svojim prisustvom.

U nekim slučajevima, herbivori indirektno poboljšavaju uslove za razvoj patogena. Na primjer, oštećeni dijelovi biljaka postaju ulazna tačka za gljivične infekcije ili bakterijske bolesti, čime se dodatno povećava šteta na biljkama. Istovremeno, promjena u hemijskom sastavu biljaka kao odgovor na herbivoriju može privući dodatne herbivore, čime se povećava pritisak na biljku.

Dugoročno gledano, šteta koju herbivori nanose biljkama može uzrokovati promjene u njihovoj populaciji i distribuciji. Biljke koje su pod konstantnim pritiskom herbivora mogu smanjiti svoju reproduktivnu sposobnost, što na kraju vodi smanjenju njihove brojnosti.

8.1.2. Odbrana od herbivornih kičmenjaka

Adaptacije biljaka na herbivorne kičmenjake rezultat su dugotrajnog selektivnog pritiska koji herbivori vrše na biljke. Ovi mehanizmi adaptacije mogu se podijeliti u tri glavne kategorije: otpornost, tolerancija i strategije izbjegavanja. Svaka kategorija uključuje različite fizičke, hemijske, biološke i ekološke adaptacije.

Otpornost biljaka podrazumijeva sposobnost da smanje štetu koju herbivori nanose biljnim tkivima. Fizičke barijere smanjuju dostupnost biljnih tkiva herbivorima, a mogu uključivati formiranje trnja i bodlji koji onemogućavaju ishranu herbivora (npr. kod roda *Ilex*; Slika 8.1).

Neke biljke mogu indukovati otvrdnjavanje listova čime smanjuju probavljivost biljaka zbog visoke koncentracije lignina i celuloze. Ovakvi listovi su česti kod biljaka u sušnim ili hranjivim siromašnim staništima. Dodatno biljke mogu imitirati neugodne ili opasne biljke (mimikrija) kako bi odvratile herbivore od konzumacije.

Biljke mogu proizvoditi i sekundarne metabolite koji smanjuju privlačnost i probavljivost biljaka kao što su neki toksini poput alkaloida, tanina i glikozida koji djeluju kao prirodni otrovi koji izazivaju mučninu ili oštećenje probavnog trakta kod herbivora.

Pored toksina biljke mogu akumulirati i probavne inhibitore kao što su tanini. Tanini vežu proteine u gastrointestinalnom traktu herbivora, otežavajući probavu i smanjujući unos hranjivih tvari. Akumulacija fenola i terpenoida može izazivati odbojni efekat na herbivore zbog jakog mirisa ili gorkog ukusa.

Tolerancija podrazumijeva sposobnost biljaka da smanje negativan učinak štete i da se oporave nakon oštećenja. Nakon oštećenja, biljke mogu povećati svoju fotosintetsku aktivnost preostalih listova kako bi nadoknadile energiju (fotosintetska kompenzacija).

Aktivacijom pupoljaka ili meristema biljke mogu zamijeniti izgubljene listove ili grane (regeneracija tkiva). Biljke koriste rezervne resurse (npr. šećere i škrob) pohranjene u





Slika 8.1 Modifikacija listova usljed herbivorije kod roda *Ilex*
a) normalni oblici listovi, b) transformisani listovi sa trnjem usljed herbivorije

korijenu ili stabljici kako bi podržale regeneraciju oštećenog tkiva.

Strategije izbjegavanja smanjuju vjerovatnoću da biljke budu otkrivene ili konzumirane od strane herbivora. Neke biljke koriste "asocijacijsku otpornost", rastući u blizini biljaka s trnjem ili jakim hemijskim odbranama, čime smanjuju rizik od konzumacije.

Biljke mogu razviti listove ili cvjetove u periodima kada je prisustvo herbivora minimalno, čime smanjuju rizik od oštećenja ili se mogu adaptirati tako da izgledaju manje privlačno ili su neprimjetne herbivorima, poput oponašanja oblika ili boje kamenja (Slika 8.2; mimikrija i kamuflaža).



8.2. Interakcije sa herbivornim insektima

Biljne interakcije sa herbivornim insektima predstavljaju dinamičan i kompleksan set procesa koji uključuju percepciju herbivorije, hemijsku odbranu i adaptacije biljaka. Ove interakcije igraju ključnu ulogu u evoluciji i ekologiji biljaka i herbivornih insekata.

Prema tipu usnog aparata herbivorni insekti se mogu podijeliti na:

- **insekti s usnim aparatom za grizanje/ grickanje** – ovi insekti imaju snažne mandibule adaptirane za grickanje i žvakanje biljnog tkiva. Hrane se listovima, stabljikama, korijenjem ili plodovima biljaka. Primjeri: skakavci (*Orthoptera*), žišci (*Curculionidae*), leptiri (*Lepidoptera*, stadij larve);
- **insekti s usnim aparatom za bodenje i sisanje** – ova grupa koristi stilete za probijanje biljnog tkiva i sisanje biljnog soka iz floema ili ksilema. Njihova ishrana često uzrokuje značajnu štetu biljkama. Primjeri: lisne uši (*Aphididae*), stjenice (*Hemiptera*), cikade (*Cicadidae*);
- **insekti s usnim aparatom za lizanje i sisanje** – adaptirani su za uzimanje tekućih biljnih izlučevina, poput nektara ili soka iz oštećenog biljnog tkiva. Ovaj tip usnog aparata ne uzrokuje ozbiljno oštećenje biljaka. Primjeri: leptiri i moljci (*Lepidoptera*, stadij odraslih jedinki) i pčele (*Apidae*);
- **insekti s kombinovanim usnim aparatom** – ovi insekti imaju adaptacije koje omogućavaju i grickanje i sisanje biljnog tkiva. Njihova ishrana može biti



Slika 8.2 Mimikrija kod biljaka; a) oponašanje izgleda kamena radi izbjegavanja herbivora kod roda *Lithops*; b) oponašanje trnja kroz izgled cvijeta kod roda *Crotalaria*

raznovidna, a štete često kompleksne.
Primjeri: tripsi (*Thysanoptera*).

Svaka od ovih grupa ima specifičan uticaj na biljke, od direktnog uništavanja tkiva do prenošenja biljnih patogena

Herbivorni insekti mogu se podijeliti i na osnovu njihove specifičnosti prema biljnoj hrani:

- **Monofagi:** insekti koji se hrane isključivo jednom vrstom biljke ili vrlo uskim spektrom biljaka, npr. svilena buba (hranjenje isključivo na dudovom drvetu);
- **Oligofagi:** insekti koji se hrane ograničenim brojem biljnih vrsta unutar jedne porodice ili nekoliko srodnih porodica, npr. neki leptiri koji se hrane samo na biljkama iz porodice kupusnjača;
- **Polifagi:** insekti koji se hrane širokim spektrom biljnih vrsta iz različitih porodica, npr. kukuruzni moljac.

8.2.1. Percepcija napada insekata herbivora

Biljke su sposobne da prepoznaju napad herbivornih insekata pomoću različitih mehanizama koji se generalno mogu grupisati u dva tipa signala:

- **mehanički signali**
- **hemijski signali**

Nakon percepcije napada, biljke aktiviraju signalne puteve koji uključuju fitohormone kao što su jasmonat, etilen i salicilat. Ovi hormoni regulišu ekspresiju gena uključenih u odbrambene odgovore.

Percepcija mehaničkog oštećenja - biljke mogu razlikovati oštećenja uzrokovana herbivorima od običnog mehaničkog oštećenja. Oštećenja herbivorima imaju specifične obrasce, poput ponavljanih ugriza ili rezova, dok su mehaničke povrede obično nasumične. Mehanička oštećenja uzrokuju fragmentaciju ćelijskih zidova, oslobađajući oligogalakturonide koji djeluju kao primarni signali oštećenja. Biljke prepoznaju fizičko oštećenje na nekoliko načina:



- **mehanički signali:** fizičko oštećenje tkiva usljed napada herbivora stvara mehaničke promjene u ćelijskim zidovima i membranama. Ovo uključuje istezanje, savijanje ili kidanje ćelijskih zidova, što biljne ćelije mogu detektovati putem mehanoreceptora, odnosno specijaliziranih proteina koji prepoznaju promjene u napetosti ćelijskih zidova;
- **izlučivanje biljnih hormona:** oštećenje izaziva oslobađanje biljnih hormona poput jasmonata, etilena i salicilne kiseline. Ovi hormoni igraju ključnu ulogu u koordinaciji odbrambenih reakcija.

Molekularni obrasci povezani sa štetom (Damage-Associated Molecular Patterns - DAMPs) su molekule koji nastaju ili se oslobađaju iz biljnih ćelija kao odgovor na fizičko oštećenje, uključujući napade herbivora, mehaničke povrede, ili druge vrste stresa.

DAMPs predstavljaju univerzalne signale koji ukazuju na oštećenje biljnih tkiva i pokreću odbrambene reakcije. DAMPs potiču iz biljnih ćelija koje su oštećene usljed povrede, bilo mehaničke (npr. lomljenje lista) ili biotičke (npr. hranjenje herbivora). Uključuju molekule poput fragmenata ćelijskih zidova, ATP, ROS (reaktivne kiseonične vrste) i sekundarne metabolite oslobođene iz oštećenih tkiva.

Primjeri DAMPs su oligogalakturonidi fragmenti pektina oslobođeni iz ćelijskih zidova kada se tkivo fizički ošteti. Ovi fragmenti signaliziraju oštećenje i aktiviraju lokalne odbrambene odgovore; ATP – ekstracelularni ATP (eATP), koji izlazi iz oštećenih ćelija, služi kao signal za aktivaciju imunoloških odgovora; ROS – oslobađaju se kao brzi odgovor na oštećenje, djeluju kao signali za aktivaciju odbrane; fenolni spojevi

- molekule oslobođene iz vakuola nakon oštećenja ćelija, koje često imaju toksična svojstva za herbivore ili patogene.

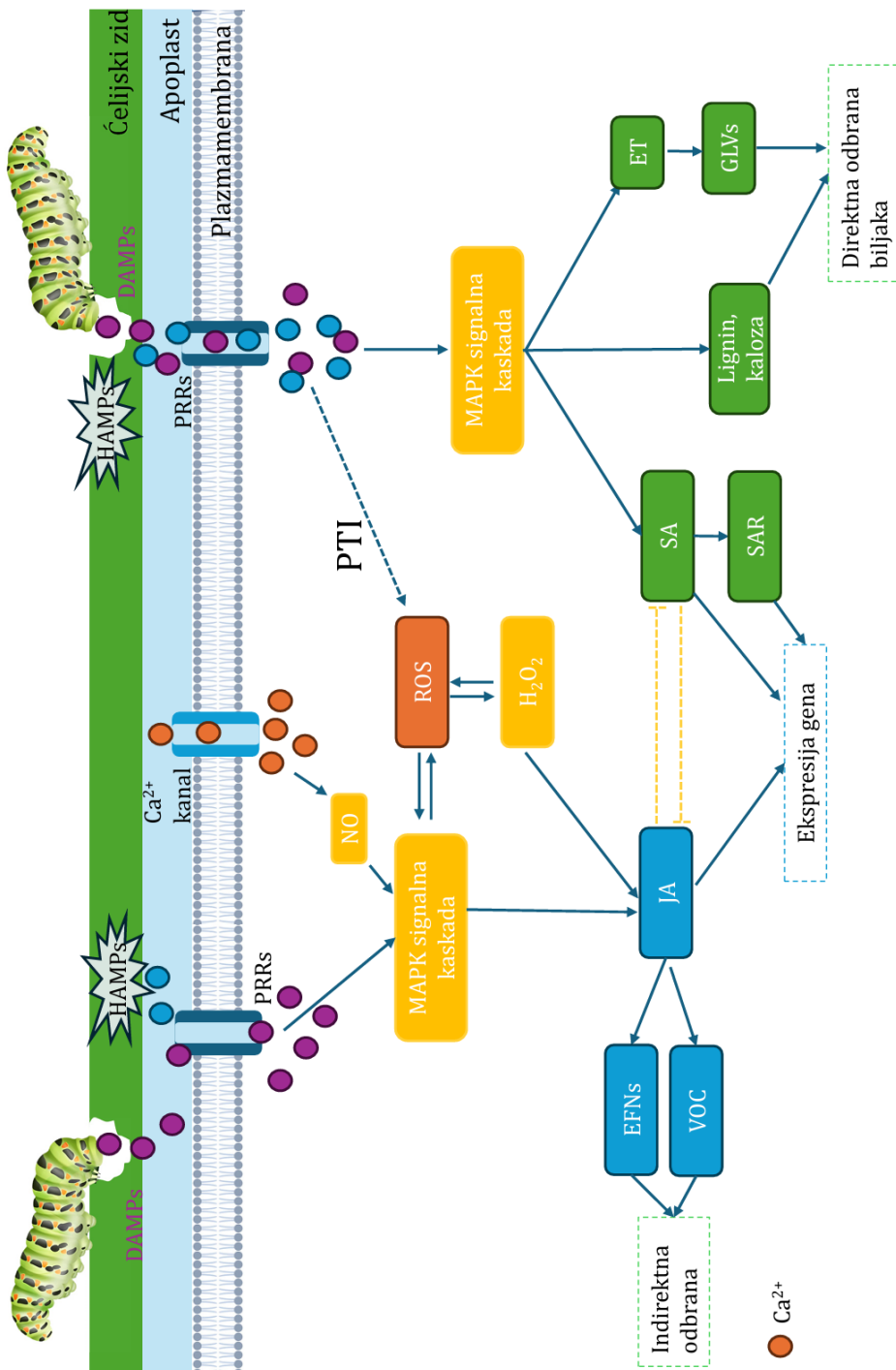
Detekcija herbivornih elicitora - biljke prepoznaju oštećenja uzrokovana herbivorima putem specifičnih molekula koje dolaze iz sline, oralnih sekreta ili jajašaca herbivora. Ove molekule, poznate kao herbivorima povezani molekularni obrasci (Herbivore Associated Molecular Patterns - HAMPs) ili herbivorima povezani elicitori (Herbivore Associated Elicitors - HAEs), uključuju enzime (npr. glukoza oksidazu), peptidne fragmente i konjugate masnih kiselina koji signaliziraju biljkama prisustvo herbivora. Na primjer, voliciten, molekula iz oralnih sekreta gusjenica, pokreće proizvodnju VOC-a koji privlače prirodne neprijatelje herbivora. Slično, enzimi poput glukoza oksidaze, prisutni u oralnim sekretima, moduliraju odbrambene reakcije biljaka, dok peptidi poput inceptina, nastali iz biljnih proteina tokom probave herbivora, djeluju kao specifični signali za aktivaciju odbrane (Slika 8.3).

Kada dođe do povrede tkiva, molekule poput OGs ili ATP-a izlaze iz oštećenih ćelija u međućelijski prostor. Biljke koriste receptore prepoznavanja obrazaca (PRRs), smještene na membranama ćelija, da prepoznaju prisustvo DAMPs-a. Na primjer:

- **receptor za oligogalakturonide prepoznaje OGs iz ćelijskih zidova;**
- **specifični receptori prepoznaju ekstracelularni ATP (DORN1 receptor).**

Prepoznavanje DAMPs-a pokreće kaskadu signalnih puteva, uključujući depolarizaciju membranskog potencijala, aktivaciju MAP kinaza i povećanje unutarćelijskog Ca^{2+} , sintezu hormona poput jasmonske kiseline i salicilne kiseline. DAMPs pomažu u širenju





Slika 8.3 Mehanizam odbrane biljaka na herbivorne insekte



signala na udaljene dijelove biljke putem hormonskih puteva (JA, SA) kako bi cijela biljka bila pripremljena na potencijalne prijetnje (Slika 8.3). Oslobođanje DAMPs-a može indirektno aktivirati odbranu u susjednim biljkama, čime se smanjuje širenje štete.

Jednom kada biljka prepozna herbivorna oštećenja, aktiviraju se rani signalni putevi. Prvi korak je **depolarizacija ćelijskih membrana** na mjestu oštećenja, što pokreće talas signalizacije. Ovo omogućava priliv kalcija (Ca^{2+}) u ćelije, koji funkcionira kao sekundarni glasnik. Povećana koncentracija Ca^{2+} aktivira niz enzima, uključujući mitogen-aktivirane proteinske kinaze (MAPKs), koje prenose signal u ćelijsku jezgru i regulišu ekspresiju gena povezanih s odbranom.

MAP kinazna kaskada aktivira signalne puteve salicilne kiseline (SA) i etilena (ET), što dovodi do povećane ekspresije gena odgovora na SA, akumulacije fitoaleksina, te taloženja kaloze i lignina i akumulacije otparljivih spojeva lista (Green Leaf Volatiles, GLVs) koji učestvuju u direktnoj odbrani biljke. S druge strane MAP kinaza može aktivirati i signalne puteve jasmonske kiseline (JA), što dovodi do odbrane biljaka od insekata kroz proizvodnju VOC-a i indukcije stvaranja ekstrafloralnih nektarnih žlijezda (EFNs), koji privlače prirodne neprijatelje insekata (Slika 8.3).



8.2.2. Direktna odbrana od herbivornih insekata

8.2.2.1 Fizička odbrana od herbivornih insekata

Fizička ili pasivna odbrana od herbivornih insekata uključuje strukturne karakteristike biljaka koje su prisutne stalno i koje pružaju mehaničku zaštitu protiv napada insekata. Ove odbrane ne zahtijevaju aktivan odgovor biljke na napad, već su uvijek prisutne kao prepreka za herbivore. Biljke su razvile niz mehaničkih i strukturnih strategija koje smanjuju štetu uzrokovanu herbivornim insektima, pružajući im značajnu prednost u nepovoljnim ekološkim uslovima.

Spinescencija predstavlja prisustvo trnja, bodlji i drugih sličnih struktura koje biljke razvijaju kao fizičke barijere protiv herbivora. Trnje su obično modificovane stabljike, dok su bodlje epidermalni izrasci. Ove strukture otežavaju pristup herbivornim insektima i većim herbivorima. Npr., kod nekih vrsta iz roda *Acacia*, bodlje smanjuju efikasnost hranjenja, jer herbivori troše više vremena i energije kako bi dosegli listove. Osim što predstavljaju fizičku prepreku, bodlje djeluju i kao vizualni znakovi upozorenja, odbijajući potencijalne napadače (Slika 8.4). Listovi mnogih biljaka prekriveni su slojem voska ili debele kutikule koji smanjuje mogućnost pristupa insektima. Vosak pruža klizavu površinu, otežavajući insektima da se pridržavaju ili pronađu hranjive dijelove biljke. Kutikula sprečava prodor usnog aparata insekta i štiti biljku od isušivanja ili infekcija koje insekti mogu prenijeti.



Slika 8.4 Pojava trnja kao vid odbrane od herbivora

Trihomi su dlačice koje se nalaze na površini listova i stabljika. Ove strukture mogu biti žljezdane ili nežljezdane. Žljezdani trihomi luče hemijske supstance koje odbijaju herbivore ili ih fizički imobilizuju. Nežljezdani trihomi djeluju kao fizička prepreka, smanjujući efikasnost hranjenja. Na primjer, kod paradajza (*Solanum lycopersicum*), trihomi luče ljepljive smole koje mogu zarobiti insekte (Slika 8.5).

Neke biljke vrše **otvrdnjavanje** ili **lignificiranje** tkiva u listovima i stabljikama, čineći ih teškim za probijanje i žvakanje. Lignifikacija smanjuje nutritivnu vrijednost biljnih dijelova i otežava insektima da se hrane. Ova adaptacija posebno je efikasna kod biljaka koje su izložene napadima jakih žvakaćih insekata.

Biljke mogu **adaptirati raspored svojih listova** kako bi smanjile pristup insektima.

Na primjer, uvijeni ili naborani listovi otežavaju insektima pronalaženje mjesta za hranjenje ili polaganje jaja. Neki listovi mogu formirati zaklonjene prostore koji privlače predatore herbivornih insekata, čime biljka indirektno smanjuje štetu.

8.2.2.2 Hemijska odbrana od herbivornih insekata

Biljke razvijaju širok spektar hemijskih mehanizama odbrane kako bi se zaštitile od herbivornih insekata. Ovi odgovori uključuju proizvodnju sekundarnih metabolita, proteina i VOC-a koji direktno ili indirektno utiču na insekte.

Akumulacija sekundarnih metabolita jedna je od glavnih strategija koje biljke koriste za odbranu putem hemijskih spojeva. Oni uključuju alkaloidne, flavonoide, terpenoide i glukozinolate. Ovi spojevi mogu djelovati kao toksini, repelenti ili supstance koje ometaju probavu kod insekata.



Slika 8.5 Pojava žljezdastih trihoma kod paradajza kao vid odbrane od herbivornih insekata



Fenoli, uključujući lignin i tanine, često se akumuliraju u biljkama nakon napada insekata. Lignin ojačava ćelijske zidove i smanjuje nutritivnu vrijednost lista, dok tanini inhibiraju enzime u probavnom sustavu insekata. Spojevi, poput monoterpena i seskviterpena, imaju snažno insekticidno djelovanje. Primjeri uključuju azadiraktin iz nim biljke, koji ometa rast i reprodukciju insekata. Prisustvo glukozinolata u porodici Brassicaceae izaziva oslobađanje toksičnih izotiocijanata prilikom oštećenja tkiva, što djeluje kao odbrambeni mehanizam protiv herbivornih insekata.

Proteini koji ometaju probavu (antinutrijenti) – biljke proizvode specifične proteine, poput inhibitora proteaza i amilaza, koji smanjuju sposobnost insekata da probavljaju hranu. Npr. lektini i inhibitori proteaza vezuju se za probavne enzime insekata, poput tripsina i himotripsina, smanjujući njihovu efikasnost. Na primjer, kod paradajza su identifikovani inhibitori koji efikasno smanjuju aktivnost tripsina kod gusjenice.



Lektini su specijalni proteini koji igraju ključnu ulogu u hemijskoj odbrani biljaka protiv herbivornih insekata. Oni su prepoznatljivi po svojoj sposobnosti da specifično vežu ugljikohidrate, a njihova biološka aktivnost značajno doprinosi zaštiti biljaka. Lektini su proteini ili glikoproteini koji se reverzibilno vežu za specifične ugljikohidrate, kao što su mono- i oligosaharidi. Njihova struktura omogućava specifično prepoznavanje molekularnih uzoraka na površini ćelija insekata, patogena ili drugih organizama. Lektini mogu imati različite domene, ovisno o specifičnosti vezivanja. Neki su specifični za manozu,

glukozu ili galaktozu, dok drugi prepoznaju složenije strukture.

Lektini djeluju na nekoliko načina kako bi se borili protiv herbivornih insekata:

- **Inhibicija probave:** lektini se vežu za specifične ugljikohidrate u probavnom sustavu insekata, ometajući funkciju enzima poput amilaza i proteaza. Ovo narušava sposobnost insekta da probavi hranu, što dovodi do smanjenja rasta i preživljavanja;
- **Toksikološki efekti:** kada se unesu, lektini se vežu za ćelijske membrane crijeva insekata, uzrokujući poremećaj integriteta epitelnih ćelija, što može dovesti do crijevne disfunkcije i smrti;
- **Imunosupresija:** neki lektini mogu modulirati imunološki sistem insekata, čineći ih podložnijim infekcijama ili dodatnim stresorima.

8.2.3. Indirektna odbrana od herbivornih insekata

Indirektna odbrana biljaka od herbivora uključuje strategije kojima biljke privlače prirodne neprijatelje herbivornih insekata, poput predatora i parazitoidea, koji potom smanjuju populaciju napadača. Ove strategije su složene i oslanjaju se na hemijske signale i resurse koje biljke proizvode kako bi manipulirale ekosistemom i smanjile štetu uzrokovanu herbivorima.

Jedna od najvažnijih komponenti indirektna odbrane biljaka su VOC-i. Kada biljku napadnu herbivori, biljka aktivira metaboličke puteve koji dovode do sinteze i otpuštanja specifičnih VOC-a. VOC su niskomolekulski spojevi koje biljke

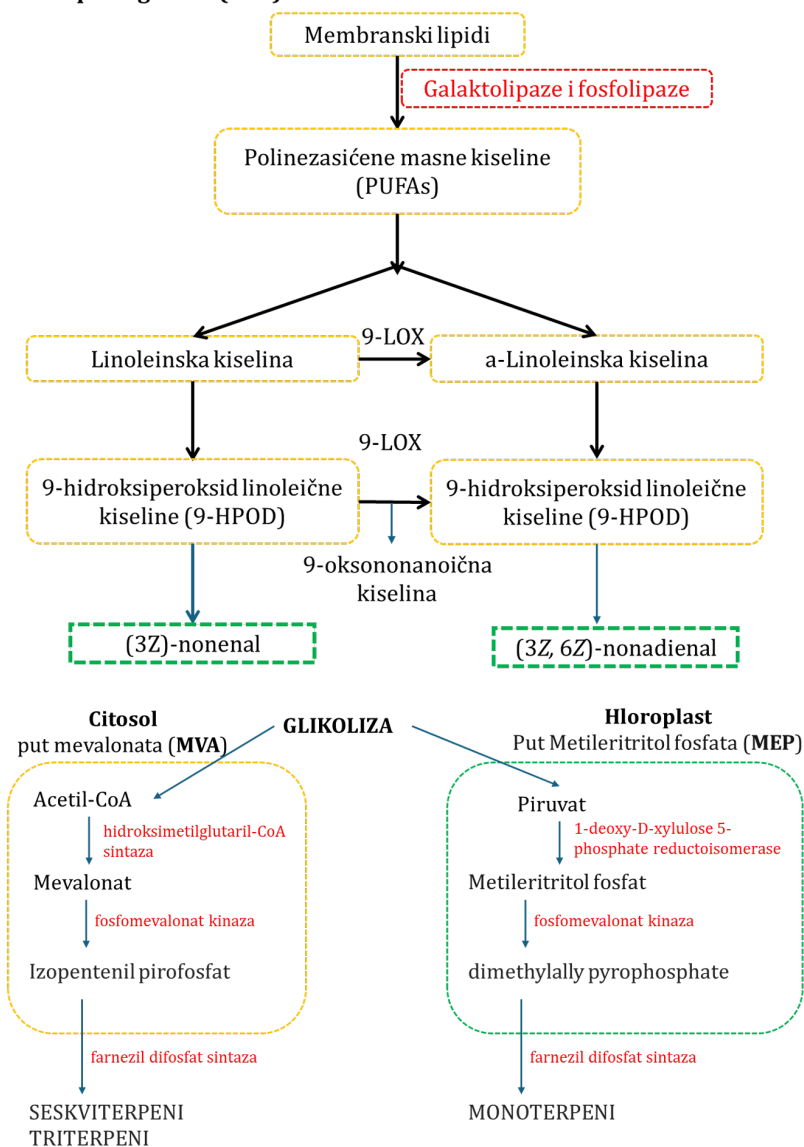
sintetiziraju i oslobađaju kao odgovor na herbivorne napade. Ovi spojevi mogu privući prirodne neprijatelje herbivora, poput parazitoida i predatora, čime biljke indirektno smanjuju pritisak herbivorije.

Indukcija sinteze VOC počinje percepcijom napada herbivora na biljku. Herbivorni insekti oštećuju biljno tkivo grickanjem, žvakanjem ili bodenjem. Ovo oštećenje

oslobađa molekule iz ćelijskih zidova, **DAMPs**, poput **oligogalakturonida**, koje biljka prepoznaje kao signal oštećenja. Sastojci pljuvačke herbivora, oralni sekreti ili izmet sadrže specifične molekule označene kao **HAMPs**.

Ove molekule, poput **inceptina**, **volicitina** i **glukoza oksidaze**, djeluju kao elicitori koji aktiviraju biljne signalne puteve (Slika 8.6).

Put lipoksigenaze (LOX)



Slika 8.6 Prikaz tri glavna biosintetska puta za sintezu otparljivih organskih spojeva pri napadu herbivora

Biljka aktivira složene signalne mreže koje uključuju ključne fitohormone kao što su jasmonska kiselina (JA) koja predstavlja najvažniji signalni hormon u odbrani od herbivornih insekata, povezan s produkcijom VOC; salicilna kiselina (SA) koja je više uključena u odbranu od patogena, ali može djelovati sinergijski ili antagonistički s JA i etilen (ET) koji pojačava odgovore posredovane JA i povećava sintezu VOC. JA signalizacija vodi do transkripcijske aktivacije gena uključenih u biosintezu VOC, dok proteini poput mitogen-aktiviranih protein kinaza (MAP kinaze) prenose signal od mjesta oštećenja do drugih dijelova biljke. VOC-i nastaju u nekoliko biosintetskih puteva u biljnim tkivima (Slika 8.6), uključujući:

- **Put lipoksigenaze (LOX):** vodi do sinteze zelenih otparljivih spojeva lista (GLVs), poput (Z)-3- nonenal;
- **Put mevalonske kiseline (MVA):** dovodi do sinteze terpena (monoterpena, seskviterpena);
- **Fenilpropanoidni put:** proizvodi aromatične spojeve, poput metilsalicilata i benzen derivata.

Hranjenje herbivora pokreće kaskadni proces koji vodi do sinteze jasmonske kiseline (JA). Jasmonska kiselina indukuje oslobađanje isparljivih organskih spojeva (VOCs) i izvancvjetnog nektara (EFN) iz oštećenih i neoštećenih listova.

Ovi VOC spojevi zatim privlače parazitske ose koje polažu jaja u herbivorne gusjenice ili druge herbivore (kornjaše, biljne vaši), kao i predatorske grinje koje se hrane manjim herbivorima poput paukova. I ose i grinje se također hrane EFN-om, kao i mravi, a i mravi i grinje zauzvrat napadaju herbivore (Slika 8.7).

Biljke često oslobađaju kombinacije VOC koje su specifične za vrstu herbivora. Na primjer, kukuruz pri napadu gusjenice vrste *Spodoptera exigua* oslobađa specifičnu mješavinu terpena i GLVs koja privlači parazitoidne ose, dok biljke graha (*Phaseolus vulgaris*) nakon napada biljnih vaši oslobađaju metilsalicilat, koji privlači predatorske grinje.

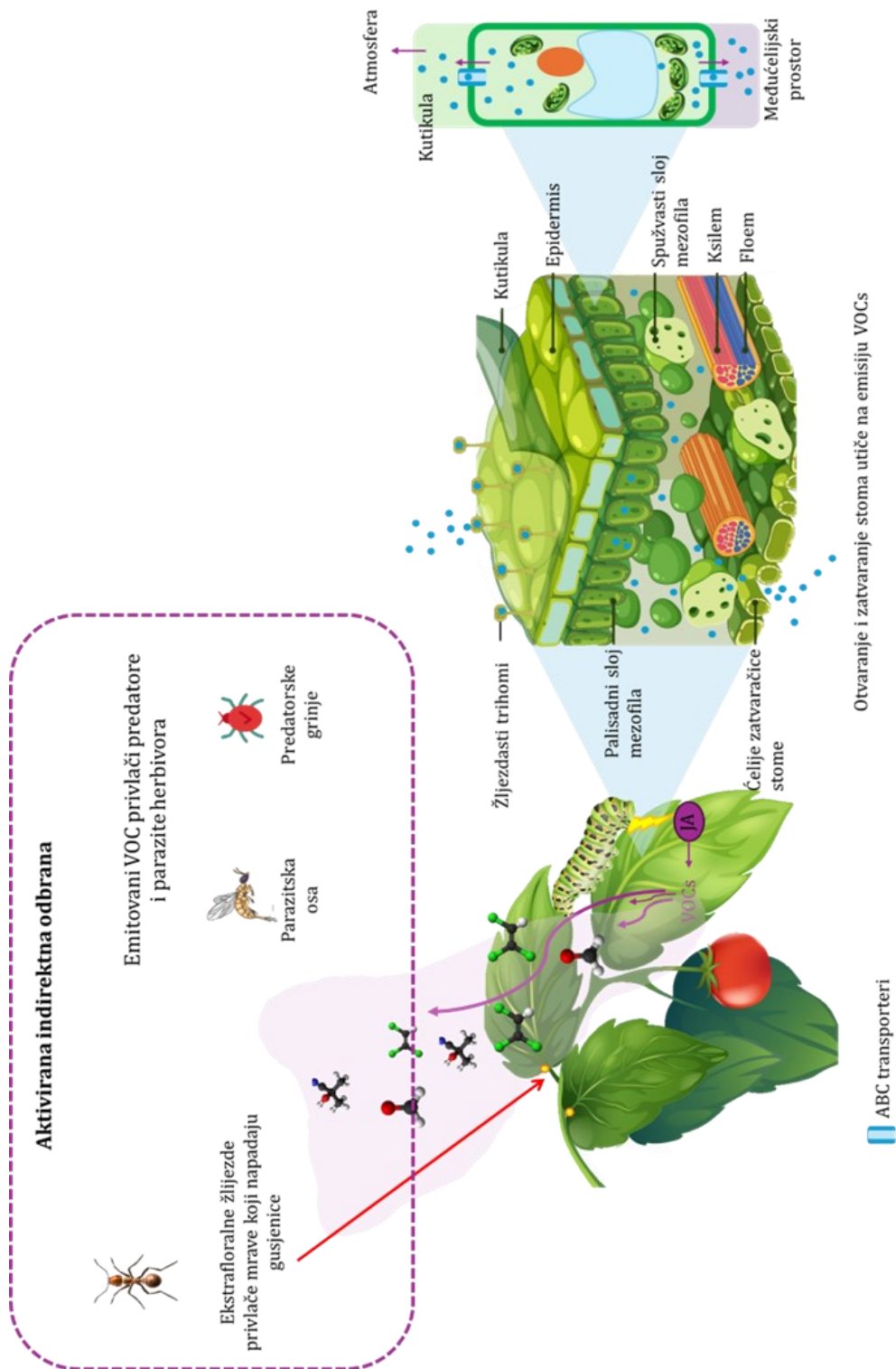
Jednom kada prirodni neprijatelji detektuju VOC, koriste ove hemijske tragove za navigaciju prema izvoru – **hemotaksija**. Hemotaksija je proces kretanja organizama u odgovoru na hemijske supstance u sredini. U kontekstu biljaka, herbivora i njihovih prirodnih neprijatelja, hemotaksija se odnosi na sposobnost predatora i parazitoida da prepoznaju i prate hemijske signale, kao što su VOC, koje biljke emitiraju kao odgovor na napad herbivornih insekata.

Hemotaksija ovisno o prirodi kretanja može se podijeliti na:

- **Pozitivna hemotaksija:** predstavlja kretanje organizma prema izvoru hemijskog signala. U ovom slučaju, predator ili parazitoid kreće prema biljci koja emituje VOC, što ih vodi do plijena ili domaćina;
- **Negativna hemotaksija:** kretanje organizma dalje od hemijskog signala. Ovo može uključivati herbivore koji izbjegavaju određene biljke zbog odbojnog mirisa VOC.

Predatori i parazitoidi koriste specijalizovane olfaktorne receptore smještene na antenama za prepoznavanje VOC koje biljke oslobađaju. Ovi receptori mogu detektovati vrlo niske koncentracije otparljivih spojeva u zraku (piko- ili nanomolarni raspon). Specifični VOC, poput metilsalicilata, (Z)-3-heksenala i beta-





Slika 8.7 Otpuštanje VOCs pri napadu herbivora i aktiviranje indirektna odbrane biljaka



kariofilena, često su ciljani signali koji privlače ove organizme. Kada VOC molekula dospije do receptora, pokreće se signalna kaskada unutar neuronskih mreža predatora kroz prenos signala iz antena u mozak predatora ili parazitoida, gdje se obrađuju i omogućavaju organizmu da locira izvor hemijskog signala.

Predator ili parazitoid se kreće prema bilji u odgovoru na povećanje koncentracije VOC, koristeći koncentracijski gradijent. Koncentracija VOC je najviša blizu biljke, a opada udaljavanjem od nje. Kretanje se odvija u ciklusima: organizmi se kreću naprijed u pravcu gradijenta, zatim adaptiraju kurs na osnovu novih informacija o koncentraciji VOC.

VOC ne samo da privlače prirodne neprijatelje herbivora, već i utiču na:

- **Primanje signala od strane susjednih biljaka:** VOC mogu aktivirati odbrambene reakcije u susjednim biljkama, pripremajući ih za potencijalne napade (primjer systemske indukcije) (više u poglavlju 10);
- **Promjena ponašanja herbivora:** VOC mogu djelovati kao repelenti ili ometati komunikaciju između herbivora, čime se smanjuje šteta.



- **Interakcija biljka-biljne vaši-mravi-bubamare** - privlačenje predatora herbivora je jako kompleksno i primjer kompleksnosti takvih interakcija možemo objasniti na primjeru interakcije biljke domaćina (koja je napadnuta herbivorima), biljnih vaši, predatora bubamare i mrava. Interakcije između biljnih vaši, mrava i bubamara predstavljaju kompleksan splet ekoloških odnosa koji uključuju mutualizam, predaciju i konkurenciju. Mravi i vaši imaju mutualistički odnos u kojem mravi štite vaši u zamjenu za mednu rosu, dok bubamare djeluju kao predatori vaši, kontrolirajući njihovu populaciju (Slika 8.8). Sukobi između mrava i bubamara ilustriraju dinamičnu prirodu ovih odnosa, dok prisustvo svih triju grupa doprinosi ekološkoj ravnoteži u ekosistemima.

Biljne vaši napadaju biljke pri čemu uzrokuju štetu biljkama poput usporavanja rasta, deformacija te mogu pridonijeti širenju biljnih virusa. Mravi štite biljne vaši od predatora i parazitoida. Oni napadaju predatore koji pokušavaju jesti vaši, osiguravajući njihovu sigurnost. Mravi mogu premještati vaši na nove biljke i održavati njihove kolonije, čime osiguravaju stalni



Slika 8.8 Biljne vaši u interakciji sa a) bubamarama i b) mravima

izvor hrane. Biljne vaši izlučuju mednu rosu, šećernu tekućinu koju mravi koriste kao izvor hrane.

Mravi "mužu" vaši stimulirajući ih da izluče mednu rosu, koju zatim skupljaju i konzumiraju. Odrasle bubamare i njihove larve su glavni predatori biljnih vaši. Jedna larva bubamare može pojesti stotine vaši tokom svog razvoja. Mravi i bubamare često dolaze u sukob zbog njihovih različitih uloga. Mravi štite vaši, dok bubamare pokušavaju jesti vaši. Mravi aktivno brane kolonije vaši od bubamara. Oni mogu napasti i otjerati bubamare kako bi zaštitili izvor medne rose.

8.2.4. Otpornost herbivornih insekata na biljnu odbranu i koevolucija

Koevolucija između herbivora i biljaka domaćina predstavlja proces uzajamnog evolucijskog adaptiranja kroz koji obje grupe razvijaju specifične strategije za međusobno nadmudrivanje. Biljke, kao autotrofni organizmi, često su primarni izvor energije za herbivore.

Ova povezanost uzrokuje značajan evolucijski pritisak na biljke, koje razvijaju odbrambene mehanizme kako bi smanjile štetu uzrokovanu herbivorima, dok herbivori paralelno evoluiraju sposobnosti za prevazilaženje tih odbrana. Ovaj proces vodi do dinamičnih, često specifičnih interakcija koje oblikuju biodiverzitet i ekološku stabilnost.

Koevolucija se definiše kao uzajamni adaptivni proces koji se dešava kada dvije ili više vrsta utiču na evoluciju jedna druge tokom dužeg vremenskog perioda. U kontekstu herbivora i biljaka domaćina, to

znači da adaptacije jedne vrste (npr. biljnih odbrambenih mehanizama) izazivaju selekcijske pritiske na drugu vrstu (npr. herbivore) da razviju kontraadaptacije. Ove interakcije često uključuju direktne (npr. toksične supstance) i indirektne strategije (npr. privlačenje prirodnih neprijatelja herbivora).

Koevoluciju herbivora i biljaka domaćina možemo posmatračti kroz tri evolucijska okvira:

- *Hipoteza o bjekstvu i radijaciji*: evolucija novih hemijskih odbrambenih mehanizama omogućava biljkama da pobjegnu od specifičnih herbivora. Ovo vodi do adaptivnog zračenja biljaka, dok herbivori kasnije razvijaju kontra adaptacije, rezultirajući koospecijacijom;
- *Hipoteza o trci u naoružanju*: prema ovoj teoriji, biljke i herbivori su uključeni u kontinuiranu „trku“ gdje biljke razvijaju sve efikasnije odbrambene mehanizme, dok herbivori evoluiraju strategije za njihovo prevazilaženje. Ovaj proces može rezultirati povećanjem specijalizacije i kompleksnosti obje grupe;
- *Geografska mozaična teorija koevolucije*: intenzitet koevolucijskih interakcija može se razlikovati među populacijama iste vrste, zavisno o ekološkim uslovima. Ovo objašnjava zašto se neki mehanizmi odbrane ili adaptacije javljaju samo u određenim regijama.

Koevolucija herbivora i biljaka domaćina rezultirala je sofisticiranim adaptacijama kod herbivora kako bi prevazišli biljne odbrambene strategije. Tri ključne adaptacije koje omogućavaju herbivorima uspješno hranjenje uključuju detoksifikaciju biljnih toksina, specijalizaciju na biljke domaćine i razvoj mimikrije i kamuflaže.



8.2.4.1. Detoksifikacija biljnih toksina

Biljke proizvode hemijske spojeve, poznate kao specijalizirani metaboliti, kako bi obeshrabrile herbivore od hranjenja. Ti spojevi uključuju alkaloide, glukozinolate, cijanogene glikozide, terpenoide i fenole, koji mogu biti toksični ili neugodni za herbivore. Međutim, mnogi herbivori su evoluirali efikasne mehanizme detoksifikacije koji im omogućavaju neutralizaciju ovih spojeva.

Herbivori koriste enzime kao što su citohrom P450 (CYP), glutation-S-transferaze (GST) i esteraze kako bi razgradili ili uklonili toksične spojeve. Na primjer, gusjenice leptira roda *Helicoverpa* koriste citohrom P450 enzime za razgradnju terpenoida iz biljaka pamuka (*Gossypium*), čime neutralizuju njihov toksični efekat.

GST enzimi vezuju glutation za toksične spojeve, čineći ih manje reaktivnima i omogućavajući njihovo izlučivanje. Esteraze razgrađuju esterske veze u biljnim toksinima, smanjujući njihovu hemijsku aktivnost.



Detoksifikacija kod *Helicoverpa armigera*, jednog od najpoznatijih polifagnih herbivornih insekata, uključuje složene enzimske procese koji omogućavaju preživljavanje na biljkama bogatim toksičnim sekundarnim metabolitima, poput gosipola, toksičnog polifenolnog aldehida, prisutnog u listovima, korijenu i stabljikama pamuka (*Gossypium* sp.). Ova detoksifikacija se postiže kroz tri ključne faze metaboličkog procesa, pri čemu svaki korak smanjuje toksičnost biljnih spojeva i omogućava njihovu eliminaciju iz organizma.

U prvoj fazi detoksifikacije, enzimi kao što su citohrom P450 monooksigenaze (CYP) igraju ključnu ulogu. Kod *H. armigera*, specifični

enzimi, poput CYP6AE14, modifikuju gosipol uvodeći ili otpuštajući funkcionalne grupe, čime se povećava reaktivnost i hidrofilnost molekula. U narednoj fazi enzimi poput UDP-glikoziltransferaza (UGTs) vezuju endogene molekule, kao što je glukoza, za toksične spojeve, što rezultira stvaranjem manje reaktivnih i više vodotopivih konjugata. Ovi spojevi se zatim izlučuju iz organizma, čime se značajno smanjuje njihova toksičnost. Treća faza uključuje aktivni transport detoksifikovanih spojeva preko ćelijskih membrana uz pomoć ATP-binding cassette (ABC) transportera. Ovi transporteri omogućavaju eliminaciju konjugata gosipola iz hemolimfe insekta u feces, što je potvrđeno otkrivanjem različitih izomera gosipol-glikozida u izmetu larvi *H. armigera* (Slika 8.9).

Ova adaptacija omogućava herbivorima da koriste biljke koje su zbog hemijskih odbrana manje dostupne drugim vrstama. Detoksifikacija takođe može omogućiti herbivorima specijalizaciju na biljke koje proizvode specifične toksine, čime se smanjuje kompeticija s generalistima. Evolucija ovih enzima pokazuje fleksibilnost herbivornih metabolizama u odgovoru na selekcijske pritiske biljaka.

8.2.4.2. Specijalizacija herbivora na biljke domaćine

Specijalizacija herbivora na biljke domaćine odnosi se na evolucijski proces u kojem herbivorni organizmi razvijaju sposobnosti da se hrane isključivo na određenim vrstama ili porodicama biljaka.

Ova adaptacija često uključuje morfološke, fiziološke, bihevioralne i genetičke promjene koje omogućavaju efikasno iskorištavanje

biljaka domaćina, čak i kada su one zaštićene složenim odbrambenim mehanizmima.

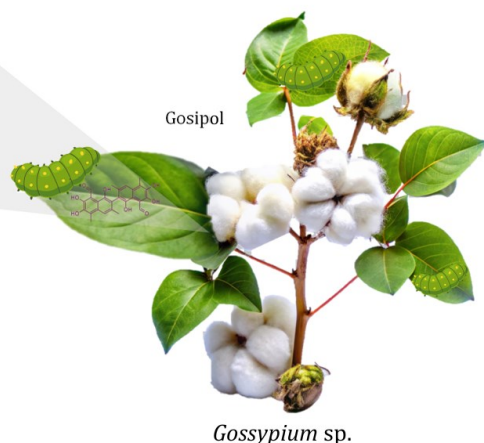
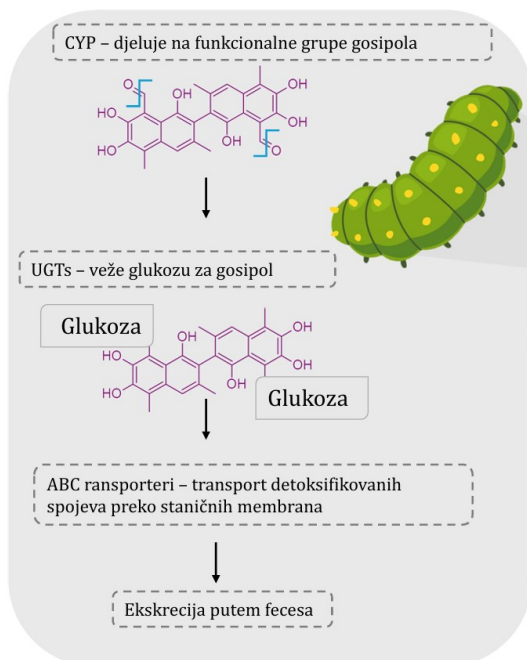
Biljke porodice Brassicaceae i srodnih grupa razvile su jedinstveni sistem hemijske odbrane poznat kao "mustard oil bomb", koji se aktivira prilikom oštećenja tkiva. Ovaj sistem zasniva se na skladištenju glukozinolata i enzima mirozinaza u odvojenim ćelijskim strukturama. Kada dođe do oštećenja tkiva, mirozinaze razgrađuju glukozinolate, oslobađajući reaktivne i toksične spojeve kao što su izotiocijanati, koji djeluju kao snažni repelenti i toksini za većinu herbivora.

Međutim, specijalizirani herbivori, kao što su lisne vaši (*Brevicoryne brassicae*) i buhači (*Phyllotreta striolata*), razvili su sposobnost detoksifikacije glukozinolata putem evolucije vlastitih mirozinaza koje se funkcionalno razlikuju od biljnih. Ove insektne mirozinaze posjeduju dvije katalitičke glutaminske kiseline, prihvataju

glukozinolatne supstrate, ali su slabije aktivne prema O-glukozidima, čime omogućavaju precizniju kontrolu razgradnje.

Za razliku od biljnih mirozinaza koje koriste askorbinsku kiselinu kao kofaktor za aktivaciju, mirozinaze insekata često su inhibirane askorbinskom kiselinom, što dodatno ukazuje na različite mehanizme regulacije. Kroz ove adaptacije, specijalizirani insekti mogu izbjegavati proizvodnju izotiocijanata i umjesto toga favorizirati nastanak manje toksičnih produkata, poput nitrila, čime minimiziraju štetne efekte glukozinolata.

Pored razvoja vlastitih enzima, neki herbivori modifikuju biljnu hemiju u svoju korist manipulacijom biljnih specijalnih proteina. Ovi proteini, koji normalno usmjeravaju razgradnju glukozinolata prema alternativnim putevima (npr. formiranje nitrila umjesto izotiocijanata), omogućavaju herbivorima da preusmjere proizvodnju



Slika 8.9 Detoksifikacija gospipola iz listova pamuka kod gusjenica vrste *Helicoverpa armigera*

prema spojevima manje toksičnim za njih. Ova sposobnost **detoksifikacije glukoizolata** kod specijaliziranih herbivora:

- Smanjuje njihovu osjetljivost na glavne odbrambene mehanizme biljke.
- Omogućava upotrebu resursa koji su nepristupačni određenim generalističkim herbivorima.
- Povećava kompetitivnu prednost na biljkama domaćinima koje su bogate glukoizolatima.

Na taj način, specijalizacija na biljke sa glukoizolatima predstavlja još jedan izuzetno složen primjer koevolucije između biljaka i herbivora, gdje biljke razvijaju sve sofisticiranije hemijske odbrane, a herbivori odgovaraju razvojem određenih preciznih molekularnih i bihevioralnih mehanizama za njihovo prevazilaženje.

Specijalizirani herbivori mogu da razvijaju sposobnost prepoznavanja specifične biljke domaćine pomoću hemijskih i vizuelnih tragova. Na primjer, leptiri iz roda *Heliconius* koriste hemijske signale cijanogenih glikozida iz biljaka iz roda *Passiflora* kako bi identificirali odgovarajuće biljke za polaganje jaja. Ova precizna identifikacija minimizira rizik od polaganja jaja na biljke koje nisu prikladne za razvoj larvi. Vizuelni signali, poput oblika i boje listova, takođe igraju važnu ulogu u prepoznavanju domaćina. Specijalizacija na ove signale omogućava herbivorima visoku efikasnost u pronalaženju resursa.

Herbivori specijalizirani za određene biljke domaćine često imaju adaptirane probavne sisteme koji su optimizirani za razgradnju specifičnih spojeva prisutnih u biljci domaćinu. Na primjer, larve leptira iz roda *Heliconius* razvile su specifične probavne

enzime koji im omogućavaju razgradnju cijanogenih glikozida prisutnih u biljkama iz roda *Passiflora*. Ove enzimске adaptacije ne samo da omogućavaju toleranciju prema toksinima, već i iskorištavanje hranljivih tvari iz biljke domaćina.

Mlječike (*Euphorbia* spp.) proizvode toksične lateks spojeve kao odbrambeni mehanizam protiv većine herbivora. Međutim, larve monarh leptira (*Danaus plexippus*) evoluirale su otpornost na ove toksine i ne samo da ih tolerišu, već ih akumuliraju u svom tijelu, čime postaju toksične za svoje predatore. Monarh leptir je poznat po svojoj sposobnosti da se hrani biljkama iz roda *Asclepias*, poznatim kao mlječike, koje sadrže toksične spojeve - srčane glikozide (lateks).

Ovi spojevi su toksični za većinu predatora, ali monarh leptiri su razvili specifične adaptacije koje im omogućavaju da se hrane mlječikama i koriste ove toksine u svoju korist, na načine koji slijede:

- **Izmijenjeni natrij-kalij ATP-aza enzimi:** monarh leptiri imaju mutacije u genu koji kodira natrij-kalij ATP-azu, enzim ključan za funkciju ćelijskih membrana. Ove mutacije smanjuju osjetljivost enzima na inhibiciju od strane srčanih glikozida, omogućavajući leptirima da prežive uprkos prisustvu toksina u njihovom organizmu;
- **Sekvestracija u tkivima:** srčani glikozidi se akumuliraju u tijelu monarh leptira, posebno u krilima i epidermisu. Ovi toksini čine monarh leptire neukusnim i toksičnim za potencijalne predatore, pružajući im zaštitu od napada;
- **Aposemija:** monarh leptiri imaju jarko narandžasta krila sa crnim prugama, što je oblik aposemičnog obojenja. Ovo



upadljivo obojenje, koje je rezultat akumulacije glikozida u njihovim tkivima, signalizira predatorima da su leptiri toksični i neukusni, što smanjuje vjerovatnoću napada;

- **Specijalizacija za mlječiike:** monarh leptiri polažu jaja isključivo na mlječikama, osiguravajući da će se larve hraniti biljkama bogatim srčanim glikozidima od samog početka. Ovo povećava šanse da će se larve razviti u odrasle leptire koji su zaštićeni od predatora.

Koevolucija između leptira roda *Heliconius* i biljaka roda *Passiflora* predstavlja jedan od najsloženijih i najdetaljnije proučavanih primjera međusobnih evolucijskih adaptacija između biljaka i herbivornih insekata. Ovaj odnos uključuje specijalizirane adaptacije biljaka za odbranu od herbivora i specifične adaptacije herbivora za iskorištavanje biljnih resursa.

Biljke iz roda *Passiflora* proizvode niz mehaničkih i hemijskih odbrana kako bi obeshrabrile herbivore, uključujući leptire iz roda *Heliconius*, čije se larve hrane njihovim listovima. Od mehaničkih odbrana razvile su trnje, voskaste listove i male strukture na listovima koje izgledaju poput jaja leptira (Slika 8.10). Ova vizuelna mimikrija obeshrabruje leptire iz roda *Heliconius* od polaganja jaja, jer se larve istog legla takmiče za resurse, a velike koncentracije mogu povećati rizik od parazitizma i predacije.

Neke biljke sintetiziraju **cijanogene glikozide**, specijalizirane metabolite koji oslobađaju toksični cijanid, pri razgradnji enzimima, koji je smrtonosan za mnoge herbivore. Razgradnja cijanogenih glikozida aktivira se mehaničkim oštećenjem listova, što pruža efikasnu zaštitu od hranjenja.

Cijanid je izrazito toksičan spoj koji inhibira ćelijsko disanje blokirajući funkciju citohrom C oksidaze u mitohondrijama. Uprkos tome, određeni insekti razvili su sofisticirane mehanizme koji omogućavaju unos, detoksifikaciju i u nekim slučajevima, skladištenje cijanogenih spojeva, čineći ih ne samo otpornima na cijanid već i sposobnima da koriste ove spojeve kao prednost u svojoj ekologiji.

Cijanid, jednostavan i reaktivan jon, ima izuzetno štetan učinak na metabolizam svih aerobnih ćelija zbog svoje sposobnosti da se efikasno veže za različite proteine uključene u ćelijsko disanje. Njegova akutna i univerzalna toksičnost proizlazi iz formiranja stabilnih kompleksa s Fe^{3+} jonom hema unutar enzima citohrom C oksidaze, ključnog prenosioca elektrona u respiratornom lancu. Ova veza inhibira citohrom C oksidazu, djelujući kao nekompetitivni inhibitor, čime se prekida prenos elektrona u respiratornom lancu i citratnom ciklusu. Posljedica toga je nedostatak NAD^+ kao akceptora elektrona,



Slika 8.10 Vizuelna mimikrija položenih jaja na listovima kod roda *Passiflora*



što dovodi do potpunog zaustavljanja stvaranja ATP-a, neophodnog za ćelijski metabolizam.

Osim što cilja na Fe^{3+} unutar citohrom C oksidaze, cijanid se veže i za metalne jone prisutne u raznim metaloenzimima, posebno molibdoenzimima, i formira Schiffove baze sa enzimima koji ovise o piridoksal-fosfatu. Ovo rezultira inhibicijom brojnih metaboličkih reakcija i regulacijskih procesa u ćeliji.

Smrtonosni učinci cijanida na insekte nisu samo posljedica inhibicije enzima citohrom C oksidaze, već su povezani i s povećanom proteolizom i vezivanjem cijanida za intermedijere glikolize. Ovo ometa energetske puteve u ćelijama i dovodi do ozbiljnih metaboličkih poremećaja.

Za razliku od sisara, kod kojih je suplementacija kisikom efikasan tretman trovanja cijanidom, kod insekata primjena kisika pogoršava posljedice trovanja. To se vjerovatno dešava zbog nakupljanja peroksida koji nastaju brzo nakon izlaganja cijanidu, kao i povećane akumulacije citrata i piruvata, što izaziva acidozu.

Zanimljivo, uklanjanje kisika omogućava insektima da se oporave od trovanja cijanidom. Ovo ukazuje na značajne razlike u metabolizmu i reakcijama na toksične spojeve između sisara i insekata, što je od ključnog značaja za razumijevanje hemijskih interakcija između biljaka i herbivornih insekata.

Efekti cijanida na insekte uključuju prekid ključnih metaboličkih puteva i izazivanje ćelijskog stresa, što čini ovaj spoj jednim od najpotentnijih toksina koje biljke koriste kao odbrambeni mehanizam protiv herbivora.

U složenim adaptacijama herbivornih organizama, enzimi za detoksifikaciju poput rodaneze i β -cijanoalanin-sintaze ključni su za preživljavanje na biljkama koje proizvode cijanogene spojeve.

Određeni insekti razvili su sposobnost, ne samo da detoksifikuju, već i da skladište cijanogene spojeve u svom tijelu. Adaptacije na unos cijanogenih spojeva počinje već ponašanjem pri hranjenju. Insekti izbjegavaju naglo oštećivanje biljnog tkiva, što smanjuje oslobađanje enzima koji aktiviraju razgradnju cijanogenih glukozida u toksični cijanid. Umjesto toga, oštećenja su kontrolisana i lokalizovana, čime insekti minimiziraju izloženost toksičnim metabolitima.

Pored toga, hemijski senzori u digestivnom traktu insekata prepoznaju prisustvo cijanogenih spojeva i aktiviraju mehanizme za njihovu detoksifikaciju. Jedan od ključnih enzima u **detoksifikaciji cijanida** kod insekata je **β -cijanoalanin-sintaza**. Ovaj enzim katalizuje reakciju između cijanida i aminokiseline cisteina, stvarajući netoksični spoj β -cijanoalanin. Ova reakcija omogućava brzo vezivanje slobodnog cijanida, sprečavajući njegovu interakciju sa vitalnim enzimima poput citohrom C oksidaze.

Drugi ključni enzim u detoksifikaciji cijanida je **rodaneza**, koji pretvara slobodni cijanid u tiocijanat. Tiocijanat je značajno manje toksičan spoj koji se lako eliminiše iz tijela putem hemolimfe ili digestivnog sistema. Rodaneza koristi sumpor iz donorskih molekula, poput tiosulfata, i prenosi ga na slobodni cijanid (Slika 8.11).

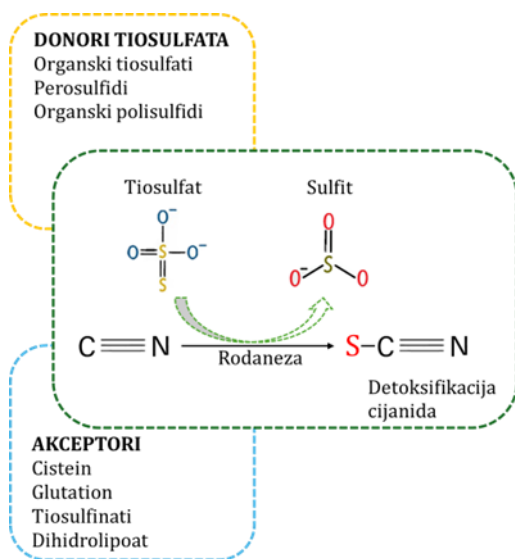
Ova reakcija formira tiocijanat i sulfat, pri čemu se cijanid efektivno neutralizuje. Tiocijanat se brzo izlučuje iz organizma, što



smanjuje njegovu potencijalnu akumulaciju. Rodaneza je izrazito efikasan enzim kod insekata koji konzumiraju velike količine biljaka sa visokim koncentracijama cijanogenih glukozida, osiguravajući brzu detoksifikaciju.

Kada insekti jedu biljke bogate cijanogenim glukozidima, oslobađa se slobodni cijanid kao rezultat razgradnje glukozida putem biljnih enzima poput linamaraze.

Slobodni cijanid se u citoplazmi insekta brzo susreće sa cisteinom, a β -cijanoalanin-sintaza katalizuje njihovu reakciju, čime se proizvodi β -cijanoalanin, koji je bezopasan i metabolički inertan. β -cijanoalanin se može dalje metabolizirati u aminokiseline koje insekti koriste za svoje potrebe. Ovaj mehanizam je posebno važan za insekte poput moljaca roda *Zygaena*, koji se hrane biljkama bogatim linamarinom i lotaustralinom. Vrsta *Zygaena filipendulae*, iz porodice Zygaenidae (Slika 8.12), pokazuje jedinstvenu sposobnost *de novo* biosinteze i sekvestracije cijanogenih glukozida (CNgls), što je čini jednom od rijetkih grupa insekata



Slika 8.11 Uloga enzima rodaneza u detoksifikaciji cijanida

s ovom sposobnošću. CNgls kod ove vrste igraju višestruku ulogu: služe kao odbrambeni spojevi protiv predatora i kao izvor azota i energije u metaboličkim procesima. Larve *Z. filipendulae* sintetišu cijanogene glukozide linamarin i lotaustralin u vlastitom tijelu.

Ova biosinteza uključuje enzime poput citohrom P450 monooksigenaze i UDP-glukoziltransferaza. Ovi enzimi pretvaraju prekursorske aminokiseline (kao što su valin i izoleucin) u CNgls. Biosinteza se odvija prvenstveno u masnom tkivu larvi, što omogućava brzo obnavljanje odbrambenih spojeva nakon predatorskog napada.

Vrste roda *Zygaena* (Slika 8.12) mogu se hraniti cijanogenim biljkama poput *Lotus corniculatus*, unoseći CNgls iz biljaka. Ovi spojevi se skladište u hemolimfi insekta i integumentu, što omogućava efektivnu odbranu. Enzimi u hemolimfi, poput β -glukozidaza i α -hidroksinitril liaza, pomažu u degradaciji CNgls ukoliko je potrebno osloboditi HCN za dodatnu odbranu.

Z. filipendulae pažljivo reguliše omjer linamarina i lotaustralina, ne samo u skladu s hranom nego i u odnosu na metaboličke potrebe. Ovaj omjer je evolucijski adaptiran kako bi se optimizirala efikasnost odbrane i



Slika 8.12 *Zygaena* na cvjetovima roda *Knautia*

metabolizma azota.

Prisustvo CNgls u tijelu *Z. filipendulae* djeluje kao odbrana protiv predatora poput ptica i paukova. Kada predator napadne, oslobađanje HCN odvraća ili onesposobljava napadača. Pored toga, larve i odrasli insekti imaju aposemične boje koje signaliziraju potencijalnim predatorima njihovu toksičnost.

Sposobnost biosinteze i sekvenciranja CNgls omogućila je *Z. filipendulae* adaptaciju na cijanogene biljke kao izvore hrane. Ova adaptacija ne samo da smanjuje kompeticiju s drugim herbivorima, nego i pruža značajnu zaštitu od predatora, doprinoseći evolucijskom uspjehu vrste. Ovaj primjer odražava složenost koevolucije između biljaka i insekata, gdje hemijska odbrana biljaka podstiče razvoj specijalizovanih adaptacija kod herbivora, čime se oblikuju međusobni odnosi u ekosistemu.

8.2.5. Biljna memorija i odgovor na herbivoriju



Biljke posjeduju izuzetnu sposobnost da „pamte“ napade biljojeda zahvaljujući složenim signalnim i epigenetskim mehanizmima. Ova memorija omogućava biljkama da pri ponovljenom stresu reaguju brže i efikasnije, uz smanjene energetske troškove u periodima kada prijetnja izostaje. Ključni elementi ovog procesa uključuju promjene u ekspresiji gena, epigenetske modifikacije, te signalizaciju fitohormona poput jasmonata (JA), salicilne kiseline (SA) i etilena.

Prilikom prvog napada biljojeda, biljka percipira tzv. **prajming stimulus** - inicijalni signal koji je priprema za potencijalne

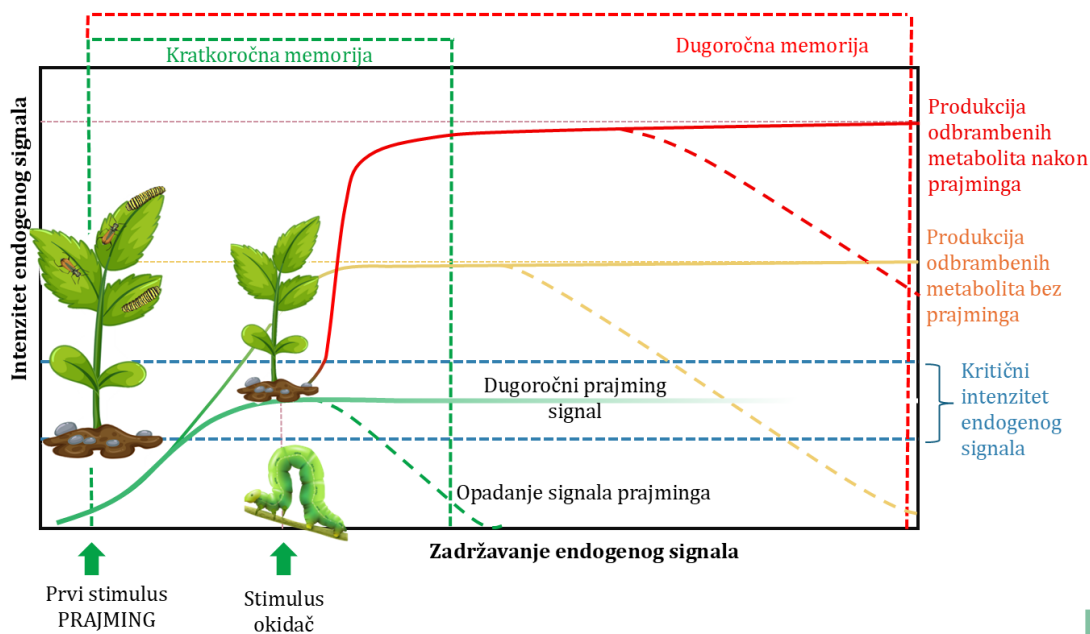
buduće napade. Ovi stimulusi mogu biti fizičke prirode (oštećenje tkiva) ili hemijske (komponente iz sline biljojeda, poput proteina i enzima). Na primjer, oralni sekret gusjenice *Manduca sexta* poznato je da inducira sintezu JA kod *Nicotiana attenuata*, pokrećući kaskadu odbrambenih reakcija.

Epigenetske promjene predstavljaju centralni mehanizam biljne memorije. DNK metilacija, posebno u promotorskim regionima gena, djeluje kao molekularni prekidač koji može trajno aktivirati ili deaktivirati ekspresiju određenih gena. Uz to, histonske modifikacije (kao što su acetilacija i metilacija) mijenjaju pristupačnost hromatina transkripcionim faktorima, dok nekodirajuće RNK molekule (npr. miRNA, siRNA) utiču na stabilnost i translaciju mRNK. Kombinovano, ovi mehanizmi omogućavaju biljkama da dugotrajno sačuvaju informacije o prethodnim napadima i precizno prilagode buduće odgovore.

Na slici 8.13 prikazan je proces prajminga: biljka percipira inicijalni signal (VOC jedinjenja emitovana iz oštećenih biljaka, hemijski sastojci sline biljojeda), što dovodi do aktivacije signalnih molekula poput JA. Ukoliko ne dođe do ponovnog napada, intenzitet signala opada. Međutim, ako napad uslijedi, biljka sa formiranom memorijom brzo aktivira odbrambene gene zahvaljujući prethodnim epigenetskim modifikacijama. Ponovni napad aktivira proces brze i pojačane sinteze odbrambenih metabolita (sekundarnih metabolita, inhibitora proteaza, fenolnih jedinjenja), što rezultira efikasnijom zaštitom. Biljke bez memorije nemaju ovu početnu spremnost te im je potrebno više vremena da aktiviraju signalne puteve i sintezu odbrambenih

spojeva. Biljna memorija može biti kratkoročna (dani do sedmice) ili dugoročna, ukoliko su epigenetske promjene stabilne i prenose se kroz ćelijske podjele. Ovi mehanizmi imaju ključnu ulogu u adaptaciji biljaka na biotske stresove i predstavljaju temelj za razvoj novih pristupa u poljoprivredi, uključujući selekciju genotipova sa većom sposobnošću epigenetske prilagodbe.

Kratkoročna memorija kod biljaka traje samo tokom određenog vremenskog perioda, dok dugoročna memorija omogućava zadržavanje signalnih tragova zahvaljujući stabilnim epigenetskim promjenama. Ovaj mehanizam omogućava biljkama ne samo da se efikasno brane od ponovljenih napada, već i da adaptiraju svoje reakcije specifičnoj vrsti napadača i uslovima okruženja.



Slika 8.13 Prikaz formiranja kratkoročne i dugoročne memorije kod biljaka pri napadu herbivora



Sažetak – biljne interakcije i adaptacije na herbivore

Biljne interakcije s herbivorima oblikuju kompleksne ekološke i evolucijske procese. Herbivori se prema načinu ishrane dijele na generaliste, koji konzumiraju različite biljke, specijaliste, usmjerene na određene vrste, te gnjezdilice i sakupljače polena, koji koriste specifične biljne resurse. Biljke razvijaju strategije direktne odbrane, poput fizičkih barijera (trnje, voskasti slojevi, lignifikacija), i sinteze sekundarnih metabolita (alkaloidi, tanini, fenoli), koji djeluju repelentno ili toksično. Indirektne strategije uključuju otpuštanje VOC koji privlače predatore herbivora ili simbioze s vrstama poput mrava, koji pružaju zaštitu u zamjenu za sklonište.

Herbivorni kičmenjaci, poput srna, goveda i ptica, nanose značajnu direktnu štetu biljkama uklanjanjem biomase, oštećenjem cvjetova i plodova te smanjenjem reproduktivnog potencijala. Intenzivna ispaša mijenja strukturu biljnih zajednica, favorizujući otpornije vrste, dok oslabljene biljke postaju podložne patogenima. Kao odgovor, biljke razvijaju toleranciju kroz fotosintetsku kompenzaciju, regeneraciju oštećenih tkiva i adaptacije poput otvrdnjavanja tkiva.

Herbivorni insekti uzrokuju direktnu i indirektnu štetu. Klasifikovani prema tipu usnog aparata, mogu griženjem uništavati tkivo (skačavci, gusjenice) ili sisanjem uzimati biljne sokove (lisne vaši). Biljke prepoznaju napade putem mehaničkih i hemijskih signala iz pljuvačke insekata, aktivirajući signalne puteve (jasmonat, etilen, salicilat). Fizičke odbrane uključuju trnje, trihome i voskaste slojeve, dok hemijske odbrane obuhvataju sintezu toksičnih spojeva, inhibitora probavnih enzima i proteina poput lektina koji ometaju ishranu insekata.

Koevolucija biljaka i herbivora dovodi do specijalizovanih adaptaciji. Biljke razvijaju sofisticirane odbrane, dok herbivori evoluiraju sposobnost detoksifikacije biljnih toksina enzimima poput citohrom P450 i glutation-S-transferaza. Specijalizacija herbivora, poput monarh leptira na mlječikama, uključuje toleranciju na toksine, njihovu akumulaciju u tijelu za zaštitu od predatora i korištenje biljnih sekundarnih metabolita u ekološke svrhe. Ovi procesi oblikuju dinamiku ekosistema, povećavajući biodiverzitet i stabilnost kroz uzajamni pritisak na adaptaciju.

Biljna memorija herbivornog napada omogućava biljkama da prepoznaju i zadrže informacije o inicijalnom stresu, pripremajući se za buduće napade putem epigenetskih promena i signalnih mehanizama. Inicijalni stimulus, poput oštećenja tkiva ili VOC, pokreće signalne puteve, pri čemu ključnu ulogu imaju molekule poput jasmonata (JA). Ovi signali se akumuliraju i dostižu kritični prag intenziteta, omogućavajući biljci da „zapamti“ prijetnju kroz modifikacije DNK i histona. Kada dođe do ponovnog napada, biljke sa memorijom reaguju brže i intenzivnije zahvaljujući epigenetski pripremljenim genima za odbranu, dok biljke bez memorije imaju sporiji i slabiji odgovor. Ova sposobnost omogućava biljkama da adaptiraju svoje reakcije i optimizuju odbranu uz minimalne troškove, čime povećavaju svoju otpornost na stresove iz okruženja.

Biljke su kontinuirano izložene širokom rasponu patogena, uključujući parazitske nematode. Parazitske nematode biljaka su ubikvitarne, sitne i mikroskopske životinje koje mogu da parazitiraju gotovo sve dijelove biljke uzrokujući velike štete i ekonomske gubitke. Koevolucija biljaka i parazitskih nematoda je rezultirala izvanrednim adaptacijama kako biljnog domaćina tako i životnog ciklusa parazita. .

Razumijevanje mehanizama interakcije između biljaka i nematoda omogućava primjenu ekološki prihvatljivih strategija kontrole za ciljane parazitske nematode.

Nematode su pripadnici reda Nematoda koju predstavlja više od 25.000 vrsta okruglih crva. Oni čine jednu od najraznovrsnijih grupa životinja, rasprostranjenih u svim vrstama staništa. Većina vrsta slobodno živi i hrani se mikroorganizmima, dok su neke paraziti insekata, životinja ili biljaka. Parazitske nematode biljaka su životinje male veličine obično 5-100 µm debljine i 0,1-2,5 mm dužine, koje mogu parazitirati gotovo na svim dijelovima biljaka. Većina biljnih parazitskih nematoda su paraziti korijena, migratorni ili sedentarni i/ili mogu biti i jedno i drugo, ektoparaziti ili endoparaziti. Za migratorne ektoparazitske nematode interakcije sa biljkom su ograničene pa hranljive tvari dobivaju iz epidermalnih ćelija biljke. Za sedentarne endoparazitske nematode interakcije sa biljkom su složene, jer modificiraju nekoliko vaskularnih ćelija i formiraju specijalizirano hranilište.

Parazitske nematode biljaka su razvile složene adaptacije za uspješno parazitiranje koje podrazumijevaju posebne strukture za efikasno prodiranje u biljke, modifikaciju ćelija korijena i uzimanje hranljivih tvari za njihov rast, razvoj i reprodukciju.

Adaptacije nematoda uključuju:

- **Stilet** – šuplja, igličasta struktura koja je preko farinksa povezana sa crijevom. Ovu specijaliziranu strukturu parazitske nematode biljaka koriste za punkciju enzima iz pljuvačnih žlijezda u ćelije i tkiva čime ostvaruju efikasnu invaziju i parazitizam. Tokom sedentarnog stadija, stilet također pomaže u povlačenju hranljivih tvari sa mjesta hranjenja;
- **Žlijezde jednjaka** su tri ezofagealne žlijezde, dvije subventralne i jedna dorzalna, koje luče sekretorne molekule koje su ključne za prodiranje, migraciju, uspostavljanje i održavanje hranilišta;
- **Senzorni organ** predstavlja dvije amfide (rupice) na prednjem dijelu tijela znatno opremljene nervnim ćelijama, koje pomažu nematodi u migraciji prema korijenu domaćina.



Dvije od najštetnijih grupa sedentarnih nematoda su:

- **Cistične nematode** (Cyst Nematodes, CNs)
- **Nematode korijenskog čvora-galske nematode** (Root-Knot Nematodes, RKNs).

9.1. Interakcije biljaka sa nematodama

Cistične nematode (por. Heteroderidae) i korijenske "galske" nematode (*Meloidogyne*) spadaju među najznačajnije biljke-parazitirajuće nematode (PPN) koje uzrokuju velike štete u poljoprivredi širom svijeta. Ovi mikroskopski obli crvi su obavezni biljni paraziti koji za ishranu crpe sadržaj živih biljnih ćelija, pritom drastično modifikuju građu i metabolizam korijena domaćina, formirajući specijalizovane hranidbene strukture unutar tkiva biljke.

Kao sedentarni endoparaziti, cistične i galske nematode najveći dio životnog ciklusa provode sesilno unutar korijena domaćina, gdje uspostavljaju dugotrajnu interakciju sa biljkom domaćinom.

Cistične nematode imaju mali krug domaćina, a najveće štete nanose vrste iz roda *Heterodera* i *Globodera*.

Nematode korijenskog čvora su polifagne i imaju širok krug domaćina. Četiri najprisutnije vrste iz ove grupe pripadaju rodu *Meloidogyne*, uključujući *Meloidogyne incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria* i *M. hapla*, koje uzrokuju značajne štete na poljoprivrednim usjevima. Obje grupe sedentarnih nematoda provode veći dio svog životnog ciklusa, koji traje 4–6 sedmica, unutar korijena viših biljaka. Iako imaju složene interakcije sa svojim domaćinom, postoje karakteristične razlike u njihovim parazitskim ciklusima (Slika 9.1).



9.1.1. Životni ciklus cističnih nematoda

Cistične nematode obuhvataju rodove *Heterodera* i *Globodera*, sa mnoštvom vrsta od kojih su mnoge značajni agrarne štetočine. Naziv "cistične" potiče od karakteristične ciste – ojačanog tijela mrtve ženke ispunjenog jajima, koja ostaje u tlu kao zaštitna ovalna struktura. U cisti se može nalaziti stotine jaja sposobnih da prežive nepovoljne uslove više godina. Iz jaja se legu larve (J2) koje su infektivne. J2 larva napušta cistu i aktivno traži korijen odgovarajuće biljke domaćina hemijski se orijentišući prema izlučevinama korijena.

Cistične nematode uglavnom imaju izraženu spolnost: nakon uspostave parazitizma larva prolazi kroz nekoliko presvlačenja do odrasle ženke okruglog oblika (sesilne unutar korijena) ili odraslog mužjaka koji izlazi u tlo. Ženka nakon što je oplođena, ispunjava se jajima i zatim odumire; njeno tijelo se stvrdne čineći cistu koja štiti jaja. Ova strategija omogućava cističnim nematodama dugotrajan opstanak u tlu u odsustvu domaćina.

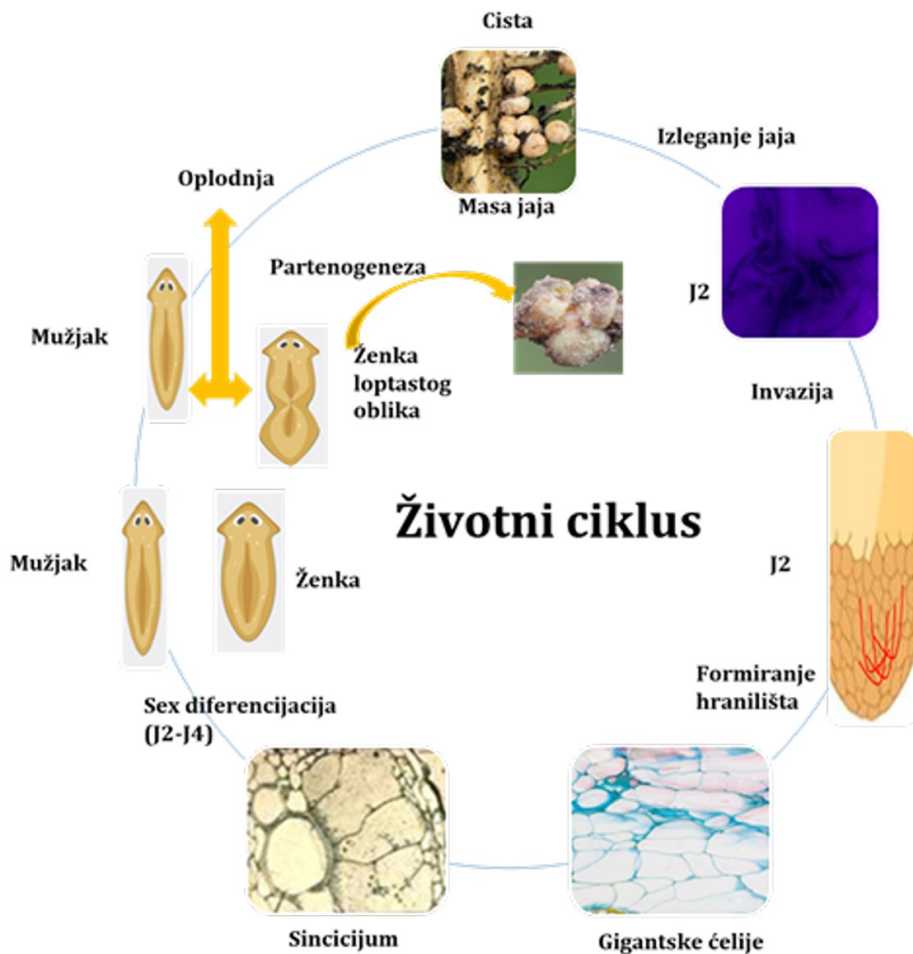
Mlade J2 larve cističnih nematoda ulaze u korijen najčešće u zoni elongacije ili korijenovih dlačica. One penetriraju i migriraju kroz tkivo korijena intracelularno, probijajući i razarajući ćelije na svom putu. Tokom prodiranja koriste oštar stilet (zub nalik na iglu) kojim mehanički probijaju ćelijske zidove, potpomognuto enzimima za razgradnju zidova koje luče iz svojih žlijezda.

Zanimljivo je da se larva tokom čitave migracije kroz korijen ne hrani sve dok ne dospije do provodnog cilindra – tek tada odabere jednu ćeliju blizu žila kao početnu

tačku ishrane. Na tom mjestu larva prestaje da se kreće i započinje uspostavljanje hranidbene strukture zvane **sinicij**, čime cistična nematoda prelazi u sesilni način života. Dalji razvoj nematode (presvlačenje u stadije J3, J4 i odrasli oblik) zavisi od uspješne uspostave sinicija od koga se hrani. Životni ciklus se završava formiranjem ciste ispunjene jajima koja ostaje u zemljištu.

Među najznačajnije vrste cističnih nematoda ubrajaju se *Heterodera glycines* (sojina cistična nematoda), *Heterodera schachtii*

(cistična nematoda šećerne repe), koja takođe može nastaniti *Arabidopsis* i koristi se kao model u istraživanjima, *Heterodera avenae* (žitna nematoda), te krompirove cistične nematode *Globodera rostochiensis* i *G. pallida*. Sve one mogu prouzrokovati velike gubitke u prinosu osjetljivih usjeva i podliježu strogim karantinskim mjerama (npr. *Globodera* u proizvodnji krompira).



Slika 9.1 Životni ciklus cistične nematode i nematode korijenskog čvora - Nematode korijenskog čvora formiraju gigantske ćelije u korijenu domaćina kao mjesto za hranjenje, a razmnožavaju se partenogenezom i stvaraju jajne mase. Cistične nematode formiraju sincicij kao mjesto za hranjenje, a razmnožavaju se seksualnim putem i stvaraju cistu.

9.1.2. Korijenske (galske) nematode - osobine i životni ciklus

Korijenske ili galske nematode (rod *Meloidogyne*) čine drugu veliku grupu sesilnih parazita korijena. Poznato je preko 90 vrsta roda *Meloidogyne*, ali svega nekoliko kosmopolitskih vrsta koje su glavne štetiočine: *M. incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria* i *M. hapla*. One imaju izuzetno širok krug domaćina - *Meloidogyne* vrste su polifagne i mogu parazitirati stotine biljnih vrsta, od povrća do drveća.

Mnogo galskih nematoda razmnožava se partenogenetski (bespolno), pri čemu su populacije sastavljene uglavnom od ženki koje proizvode jaja bez oplodnje. Na primjer, *M. incognita* je mitotički partenogenetska i može eksplozivno povećati populaciju u monokulturi; dok *M. hapla* ima fakultativnu mejotičku partenogenezu, tj. može se i polno razmnožavati u prisustvu mužjaka.

Ženke su nakon uspostave parazitizma kuglasto-perastog oblika i ostaju unutar korijena, dok jaja polažu u sluzavom ovipozitornom omotaču (želatinozna masa) koja često izviri na površinu korijena. Jaja mogu preživjeti u tlu mjesecima, ali nemaju trajni oblik poput ciste, pa populacija galskih nematoda opada brže u odsustvu domaćina nego kod cističnih nematoda.

Infektivni stadij korijenskih nematoda je takođe larva J2, koja se obično izleže iz jaja u tlu i kreće hemotaktički (prateći hemijske signale) ka korijenu domaćina. Larva najčešće ulazi u korijen u zoni vršnog meristema ili zone izduživanja. *Meloidogyne* J2 larva migrira unutar korijena uglavnom intercelularno (između ćelija), probijajući se

kroz međućelijske prostore uz pomoć enzima koji omekšavaju ćelijske zidove (npr. endoglukanaze, pektinaze i dr.)

Ovaj način kretanja prouzrokuje minimalna mehanička oštećenja tkiva u poređenju sa cističnim nematodama. Larva se probija do provodnih tkiva, najčešće do područja blizu ksilema i floema, gdje se zaustavlja i inicira formiranje hranidbenog mjesta.

Za razliku od cističnih, galske nematode indukuju nastanak više hranidbenih ćelija - tzv. **gigantskih ćelija** - u sklopu zadebljale korijenske gale (čvora). Nakon što se hrani na formiranim gigantskim ćelijama, larva *Meloidogyne* nematode prelazi u sedenterni oblik, gubi pokretljivost i nekoliko puta se presvlači unutar korijena dok ne dostigne adultni stadij.

Mnogi sojevi galskih nematoda nemaju funkcionalne mužjake dok razvoj partenogenetskih ženki može teći bez oplodnje i one odlažu jaja u masi izvan korijena. Životni ciklus se može završiti za ~4–6 sedmica na pogodnoj temperaturi, što omogućava više generacija godišnje i visok potencijal zaraze.

Galske nematode su rasprostranjene u gotovo svim poljoprivrednim područjima. *Meloidogyne incognita* (južna galska nematoda), *M. javanica* i *M. arenaria* često zajedno infestiraju povrće, krompir, duhan i druge usjeve u toplijim klimama. *M. hapla* preferira umjereniju klimu i pogađa povrtnu kulturu u hladnijim područjima. Neke vrste imaju uži spektar - npr. *M. graminicola* napada rižu, *M. chitwoodi* krompir i povrće u hladnijim predjelima itd. Na korijenu zaraženih biljaka vidljive su karakteristične gale (kvržice) prečnika od nekoliko mm do >1 cm, unutar kojih se nalaze bijele sferne ženke i mase jaja.



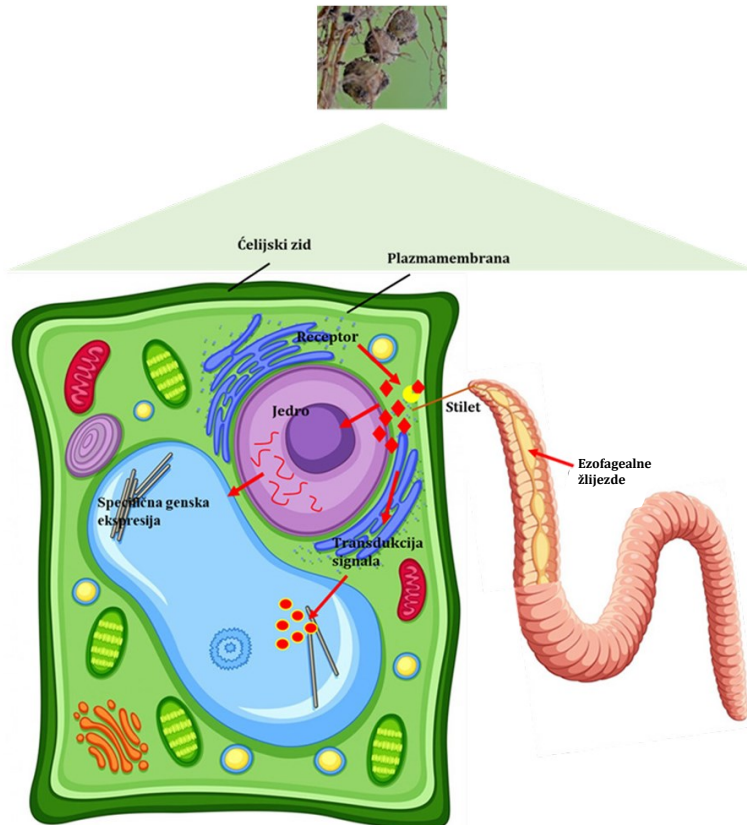
9.2. Infekcija korijena i kolonizacija biljke

Obje grupe - i cistične i galske nematode - započinju infekciju kao pokretne J2 larve koje aktivno pronalaze korijen domaćina i ulaze u tkivo. Nakon penetracije korijenskog epidermisa, ključnu ulogu preuzima njihov stilet i sekretorni aparat. Nematode posjeduju stiletni aparat kojim perforiraju biljne ćelije, povezan s nekoliko (3–5) žlijezda u prednjem dijelu tijela (ezofagealne žlijezde) koje luče koktel enzima i efektor -

proteina koji mijenjaju funkcije biljnih ćelija.

Sekreti ovih žlijezda se ubrizgavaju kroz stilet u ćelije biljke i omogućuju nematodi da se kreće kroz tkivo i uspostavi hranidbeni odnos sa stanicama domaćina.

Cistične nematode prodiru agresivnije: larva *Heterodera/Globodera* se kreće kroz unutrašnjost korijenskih ćelija, bušeći jednu po jednu ćeliju i praveći "tunel" ka centralnom cilindru. Ćelije koje larva probije uglavnom odumiru zbog mehaničkog oštećenja i aktivnosti enzima koji razgrađuju zid (poput celulaza, pektinaza itd.).



Slika 9.2 Slijed događaja koji dovode do indukcije mjesta hranjenja nematoda i uspostavljanja parazitizma - Sekreti iz žlijezda jednjaka nematode (ispunjeni kvadrati) se ili ubrizgavaju direktno u biljnu ćeliju ili u apoplast. Unutar ćelije, sekreti mogu ili direktno uticati na transkripciju gena ili izazvati transdukciju signala, koja aktivira efektorske molekule biljaka (krugove) koji mijenjaju ekspresiju gena. Sekretacija u apoplast zahtijeva specifične receptorske molekule koje prenose signal u citoplazmu i jedro.

Meloidogyne larve migriraju između ćelija duž korijena, uglavnom kroz međućelijske prostore korteksa, čime izbjegavaju masovno uništavanje ćelija – ovo je “suptilnija” kolonizacija koja smanjuje stres biljke u početku. Obje larve ciljaju provodna tkiva: najčešće se zaustavljaju u zoni blizu provodnih snopova (ksilem/floem), jer će tu formirati trajno hranidbeno mjesto povezano sa transportom hranjivih materija biljke.

9.2.1. Hemijski atraktanti i repelenti u infekciji korijena nematodama

U ranoj fazi interakcije s biljkama, nematode koriste hemotaksiju da bi se usmjerile prema pogodnom domaćinu. Ovo kretanje se zasniva na prepoznavanju hemijskih signala iz korijenskih eksudata, koji mogu imati atraktantni (privlačni) ili repelentni (odbojni) efekat. Kroz ovaj vid komunikacije, biljke mogu uticati na to da li će postati domaćin nematodama.

Atraktanti su molekule koje J2 larve nematoda detektuju pomoću specifičnih hemosenzora i koje izazivaju orijentisano kretanje prema izvoru. Najefikasniji atraktanti potiču iz mladih dijelova korijena, koji su bogati primarnim i sekundarnim metabolitima. Tipični atraktanti uključuju:

- **Šećere** (glukoza, rafinoza, arabinoza) – pokazuju jak atraktantni efekat za *Meloidogyne incognita* i *Heterodera glycines*;
- **Aminokiseline** (asparagin, glutamin) – djeluju kao izvori azota i signali za metabolički aktivna tkiva;
- **Fenolne kiseline** u niskim

koncentracijama (npr. ferulična kiselina) mogu imati dvosmjerne efekte u zavisnosti od koncentracije;

- **Flavonoidi i VOC** (volatile organic compounds) prisutni u eksudatima biljaka iz porodica Fabaceae i Solanaceae.

Heterodera schachtii efikasno detektuje eksudate *Arabidopsis thaliana* koji sadrže šećere i flavonoide, dok izostanak pojedinih eksudatnih komponenti kod mutantnih biljaka smanjuje atraktivnost (Tabela 9.1).

Repelenti funkcionišu tako što ometaju hemotaksiju, maskiraju atraktante, toksično djeluju na larve, ili aktiviraju odbrambene reakcije biljke koje onemogućuju uspostavljanje infekcije. Među najpoznatijim repelentima su:

- **Fenolne kiseline** u višim koncentracijama (npr. taninska, salicilna);
- **Saponini, alkaloidi, terpenoidi** – sekundarni metaboliti iz biljaka poput nevena (*Tagetes*), luka (*Allium*), senfa (*Brassica*);
- **Izotiocijanati** – produkti razgradnje glukozinolata koji se oslobađaju iz oštećenih tkiva.

Rotacija usjeva s biljkama koje prirodno izlučuju takve molekule (npr. neven, senf) koristi se u integrisanom upravljanju nematodama.



9.3. Hranidbene strukture: sinicij i gigantske ćelije

Jedinstvena osobina sesilnih parazitskih nematoda je sposobnost da biljnu ćeliju domaćina pretvore u visoko aktivnu "hranidbenu ćeliju" od koje se nematoda hrani.

Sinicij je hranidbena struktura cističnih nematoda (*Heterodera*, *Globodera*) koji nastaje od jedne inicijalne ćelije koju nematoda odabere i potom indukuje njeno spajanje sa susjednim ćelijama. Efektori koje luče nematode uzrokuju parcijalnu razgradnju pregradnih zidova između te ćelije i okolnih ćelija, pa nastaje multinukleusna masa citoplazme – ćelije se stope u jedinstveni sincicijum. Sinicijum se širi dok nematoda raste, obuhvatajući stotine prvobitno odvojenih ćelija. Unutar sinicijuma kontinuirano se odvija **endoreduplikacija** jedara (višestruka

replikacija DNK bez diobe) i hipertrofija – nastaju velika poliploidna jedra i bogata citoplazma.

Sinicijum funkcioniše kao visokoproduktivni "labirint" protoplasta: ispunjen je gusto nabijenim organelama, proteinima i metabolitima, direktno povezan sa floemom biljke preko mnoštva plazmodezmi. Ovo osigurava stalan dotok asimilata u sinicijum, čineći ga snažnim izvorom hranjivih tvari za nematodu. Sinicijum nema vlastite debele zidove – on je zapravo mreža ćelija koje su se stopile, pa se prostire kroz više tkiva korijena (npr. od pericikla ka kori) prateći širenje parazita.

Zbog toga se često opisuje i kao transfer-ćelija, jer efikasno transportuje solute iz okolnih nespojenih ćelija ka sebi i dalje ka nematodi. Sinicijum predstavlja novi "pseudo-organ" biljke nastao pod uticajem parazita - evolucijski je to omogućilo da cistične nematode postanu sedenterni paraziti koji crpe obilje hrane bez potrebe da migriraju ka novim ćelijama.

Tabela 9.1. Primjeri identifikovanih atraktanata i repelenta kod cističnih i korijenskih nematoda

Vrsta nematode	Domaćin(i)	Identifikovani atraktanti	Poznati repelenti
<i>Heterodera glycines</i>	Soja (<i>Glycine max</i>)	Glukoza, rafinoza, ferulična kiselina	Taninska kiselina, flavonoidi u visokoj koncentraciji
<i>Heterodera schachtii</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> , šećerna repa	Asparagin, glukoza, flavonoidi	Salicilna kiselina, sinigrin (iz <i>Brassica</i> spp.)
<i>Globodera rostochiensis</i>	<i>Solanum tuberosum</i>	VOC iz krtola, glukoza, citrat	Izotiocijanati, solanin
<i>Meloidogyne incognita</i>	Paradajz, paprika, dinje, lubenice	Maltoza, glukoza, alanin, VOC iz mladog korijena	Alil-propil-disulfid (iz luka), eterična ulja (<i>Tagetes</i>)
<i>Meloidogyne hapla</i>	Mrkva, jagoda, paradajz	Flavonoidi, glukoza, saharoza	Karvakrol, timol (iz origana i timijana)



Gigantske ćelije su hranidbene ćelije galskih nematoda (*Meloidogyne*). Za razliku od sinicijuma, gigantske ćelije nastaju prvenstveno hipertrofijom i endomitotičkom podjelom nekoliko pojedinačnih ćelija koje ostaju susjedne ali odvojene.

Larva *Meloidogyne* indukuje 5-8 ćelija u okolini svog usnog aparata da uđu u intenzivne podjele jedra (mitoze bez citokineze) i da višestruko povećaju svoj volumen. Tako svaka od tih odabranih ćelija preraste u gigantsku – ogromnu višejedarnu ćeliju sa zadebljanim zidovima. Skup od nekoliko gigantskih ćelija nalazi se unutar gala - zadebljanja korijena koje formira biljno tkivo zbog stimulacije ćelijske diobe i rasta okolnih ćelija pod uticajem nematode. Galske nematode dakle izazivaju neorganizovano dijeljenje ćelija provodnog cilindra i okolnog parenhima, slično iniciranju bočnog korijena, što rezultira tumoroznim otokom – galom.

Unutar gala se nalaze gigantske ćelije raspoređene oko nematode. One su simplastički izolovane – ne spajaju se direktno jedna s drugom, već svaka zadržava sopstvenu membranu i zid. Međutim, i one prolaze slične biohemijske promjene kao sinicij: jedra se enormno uvećaju (poliploidna sa velikim jedarcima), citoplazma postaje gusto ispunjena organelama (posebno obilne slobodne ribosome, endoplazmatski retikulum i mitohondrije), a velike vakuole se fragmentiraju.

Gigantske ćelije također služe kao snažan izvor hrane – aktivno sintetišu i akumuliraju šećere, aminokiseline i druge nutrijente slično sinicijumu. Svaka gigantska ćelija preko plazmodezmi ostvaruje pojačanu vezu sa floemom kako bi dobila asimilate; uz to,

oko njih se formiraju nova provodna tkiva (protofloem) koja opskrbljuju galu. Zajedno, više ovih hipertrofisanih ćelija omogućava nematodi stabilan izvor hrane. Gigantske ćelije se često nalaze centralno u gali okružene manjim ćelijama (koje su derivati dijeljenja okolnog tkiva). Histološki presjeci kroz galu obično prikazuju nekoliko ogromnih ćelija sa mnoštvom jedara u centru, što je karakterističan znak infekcije root-knot nematodama.

Oba tipa hranidbenih struktura su metabolički “vruće tačke” u korijenu – ekspresija brojnih gena u tim ćelijama dramatično je promijenjena da bi podržala parazita. Uočava se intenzivna ekspresija gena za enzime metabolizma šećera i aminokiselina, proteina za transport hranjiva, te istovremeno supresija mnogih odbrambenih i strukturnih biljnih gena. Sinicij i gigantske ćelije konvergiraju ka sličnom funkcionalnom cilju: maksimalna produkcija hranjivih materija i kontinuirana sinklina ka parazitu. Iako nastaju različitim načinima (fuzija ćelija naspram endomitoze), obje strukture dijele zajedničke osobine visoke metaboličke aktivnosti i usmjeravanja tokova hranjiva u korist nematode.



9.4. Izbjegavanje biljnih odbrana: efektori i manipulacija hormonima

Biljke posjeduju odbrambene mehanizme protiv patogena, uključujući bazalni imuni odgovor na napad (preko receptora koji prepoznaju napadača) i lokalizovanu odbranu poput pojačane sinteze fitoaleksina, aktiviranja reakcije preosjetljivosti, zadebljanja ćelijskih zidova, produkcije

reaktivnog kiseonika itd. Parazitske nematode, međutim, razvile su sofisticirane strategije da izbjegnu ili suzbiju odbranu biljke tokom uspostavljanja hranidbenog mjesta. Ključnu ulogu imaju efektorski proteini koje nematoda luči u biljku, kao i sposobnost manipulacije biljnim fitohormonima radi preusmjeravanja razvoja biljnih ćelija.

Efektori nematoda su molekule (pretežno proteini) koje parazit sintetizuje u svojim

ezofagealnim žlijezdama i ubrizgava u biljku putem stileta. Njihova uloga je višestruka: oni potiskuju odbrambene reakcije biljke i istovremeno preoblikuju fiziologiju ćelija kako bi pogodovale parazitu.

Već u migratornoj fazi, larve luče enzime poput celulaza i pektinaza koji pomažu kretanje kroz tkivo; ti enzimi su također efaktori jer mogu prigušiti reakcije biljke na oštećenje zida. Po uspostavljanju hranidbenog mjesta, nematoda luči efektore

Tabela 9.2. Biljni geni osjetljivi na efektorske molekule nematoda

Gen/genski proizvod	Moguća funkcija	Odgovor
Geni/proteini povezani s patogeneozom (PR)		
POX	Peroksidaza	Pojačana ekspresija
CAT	Katalaza (detoksifikacija H ₂ O ₂)	Pojačana ekspresija
Glukanaze	α-1,3-endoglukanaze	Pojačana ekspresija
PAL 1	Odgovor odbrane	Smanjena ekspresija
WRKY transkripcijski faktor	Potiskuje PR gene	Pojačana ekspresija
KNOX	Transkripcijski faktor u meristemu	Pojačana ekspresija
Hormonski povezani geni/proteini		
GH3	Gen auksina	Pojačana ekspresija
DR5	Promotor auksina	Pojačana ekspresija
AUX1, AUX4/LAX3	Auksinski transporteri	Pojačana ekspresija
EREBP	Odbrana posredovana etilenom	Smanjena ekspresija
GA2-oksidaza	Deaktivacija giberelina	Pojačana ekspresija
Membranski transportni proteini		
Akvaporini	Transporter vode/hranjivih tvari	Pojačana ekspresija
AAP3 & AAP6 (permeaza aminokiselina)	Transporter aminokiselina	Pojačana ekspresija
SUC	Transporter saharoze	Pojačana ekspresija
Ćelijski ciklus i geni citoskeleta		
Formini	Nukleacija aktina	Pojačana ekspresija
CDC2a, CDC2b, CYCA2;1, CYC B	Kinaza ćelijskog ciklusa, ciklin	Pojačana ekspresija
Tubulin	Citoskelet	Pojačana/smanjena ekspresija
Aktin	Citoskelet	Pojačana/smanjena ekspresija



“dirigente” koji orkestriraju promjene u ciljanim ćelijama domaćina – npr. stimuliraju ciklus ćelije, reprogramiraju ekspresiju gena, modificiraju ćelijski skelet i transport metabolita.

Mnoge cistične i galske nematode nose gene za efektore koji im obezbjeđuju “alat” za uspješno parazitiranje - od proteina koji oponašaju biljne hormone ili regulatore razvoja, do onih koji inhibiraju odbrambene signalne puteve biljke. Zanimljivo je da je većina do sada okarakterisanih efektora ovih nematoda usmjerena na moduliranje biljnog imuniteta, čime nematoda utišava odbranu

domaćina i omogućava nesmetan razvoj hranidbene strukture.

Na primjer, pokazano je da jedan efektor cistične nematode (Hs19C07 kod *Heterodera schachtii*) (Tabela 9.3) veže biljni transporter auksina LAX3 i tako povećava uvoz auksina u sinicij – što vjerovatno potiče širenje i održavanje hranidbene ćelije. Drugi efektori blokiraju odbrambene signale: neke nematode ubrizgavaju peptide koji nalikuju biljnim regulatorima rasta (poput CLE-peptida) i tako zavaravaju biljku da pokrene razvojne programe korisne za parazita, dok istovremeno supresuju gene uključene u

Tabela 9.3 Efektorske molekule/genski produkti nematoda i njihova funkcija u parazitizmu

Efektorske molekule	Vrste u kojima su identifikovani	Moguća funkcija
1,4 endoglukanaza (celulaza)	<i>Globodera rostochiensis</i> , <i>G. tabacum</i> , <i>Heterodera glycines</i> , <i>H. schachtii</i> , <i>Meloidogyne incognita</i>	Degradacija ćelijskog zida
Pektatna liaza	<i>G. rostochiensis</i> , <i>Bursaphelenchus xylophilus</i> , <i>H. glycines</i> , <i>M. incognita</i> , <i>M. javanica</i> , <i>M. chitwoodi</i>	
Poligalakturonaze	<i>M. incognita</i>	
Ekspanzini	<i>G. rostochiensis</i> , <i>B. xylophilus</i> , <i>B. mucronatus</i> , <i>Ditylenchus africanus</i>	
FAR-1	<i>G. pallida</i>	Suzbijanje odbrambenog odgovora domaćina
Peroksidaza	<i>G. rostochiensis</i>	
Horizmat mutaza	<i>H. glycines</i> , <i>M. javanica</i> , <i>G. rostochiensis</i> , <i>G. pallida</i>	
Glutation-S transferaza	<i>M. incognita</i>	
SKP-1	<i>H. glycines</i> , <i>H. schachtii</i>	Efektori koji mijenjaju ekspresiju biljnih gena
Ubikvitin	<i>H. glycines</i> , <i>H. schachtii</i> , <i>G. pallida</i>	
RanBPM	<i>Globodera</i> spp.	
Hs19C07	<i>H. schachtii</i>	
CLAVATA-3 (CLV-3)- slični peptidi	<i>G. rostochiensis</i> , <i>H. glycines</i>	Mali bioaktivni peptidi i efektori sa različitom funkcijom
16-D-10 protein	<i>M. incognita</i>	
Katepsin B - sličan cisteinskim proteazama	<i>M. incognita</i> , <i>G. pallida</i>	Efektori koji moduliraju koncentraciju kalcija u biljnim ćelijama
Aneksini	<i>H. schachtii</i> , <i>H. glycines</i>	
Kalretikulin	<i>M. incognita</i> , <i>H. glycines</i>	



imunitet. Efektori mogu djelovati i lokalno (unutar transformisanih ćelija) i sistemski, utičući na okolno tkivo da npr. lakše dovodi hranjiva ili da ostane hormonski u stanju pogodnom za parazita.

Pored proteinskih efektor, **manipulacija hormonima biljke** je još jedan adut nematoda. Poznato je da infekcija nematodama remeti ravnotežu ključnih fitohormona - auksina, citokinina, etilena, giberelina i dr. - kako bi se indukovale promjene u rastu ćelija. Dugo se smatralo da nematode samo podstiču biljku da sama proizvede više ovih hormona (npr. citokinina koji stimulira diobu ćelija u galu). Međutim, istraživanja su pokazala da neke nematode čak sintetizuju biljne hormone u svom tijelu i izlučuju ih u biljku.

Utvrđeno je da *Meloidogyne* nematode imaju gene za sintezu citokinina te da izlučuju vlastiti citokinin u biljku kako bi aktivirale diobu ćelija i formiranje hranidbenog tkiva. Ovaj nalaz pruža direktan dokaz da parazit može proizvoditi funkcionalni hormonski signal biljke i na taj način "preuzeti komande" nad razvojem ćelija domaćina u svoju korist. Pored citokinina, zapažene su i promjene u auksinu: npr. u hranidbenim ćelijama obje vrste nematoda detektovan je visok nivo auksina koji je neophodan za morfogenezu sinicijuma i gale.

Nematode indirektno i direktno utiču na te koncentracije lučeći proteine koji povećavaju lokalni transport auksina u hranidbenu strukturu, kao i mijenjajući ekspresiju biljnih gena uključenih u signalizaciju auksina i citokinina. Istovremeno, one često suprimiraju hormone povezane s odbranom (poput salicilne kiseline i jasmonata) manipulišući signalima u biljci kako bi skrenule biljni

odgovor sa odbrane na rast. Tako efektori i hormoni djeluju uzajamno: rezultujuća hranidbena ćelija je u stanju visoke metaboličke aktivnosti i niske odbrambene pripravnosti, idealnom za parazita.

Nakon što larva odabere povoljnu poziciju duboko u korijenu, započinje parazitsku interakciju - prelazi u sjedilačku fazu i više se ne kreće, već uspostavlja intenzivnu razmjenu signala sa okolnim ćelijama. U ovoj fazi nematoda ubrizgava specifične efektorske proteine koji preobražavaju normalne korijenske ćelije u specijalizovane hranidbene ćelije.

Kod cističnih nematoda inicijalna meta je obično jedna ćelija pericikla ili prokambija; kod galskih nematoda meta može biti nekoliko susjednih ćelija u provodnom cilindru korijena. Ove ćelije domaćina doživljavaju dramatične promjene, pri čemu nematodini signali reprogramiraju njihov razvoj, metabolizam i strukturu, što vodi formiranju sinicija ili gigantskih ćelija (detaljno opisano u narednom dijelu). Tako nematoda stvara svoje "gnijezdo" za ishranu, iz kojeg će kontinuirano crpiti hranjive materije iz floema i ksilema biljke. Uspješna uspostava hranidbenog mjesta je presudna i od toga zavisi dalji razvoj nematode do polne zrelosti i reprodukcije. Ukoliko biljka prepozna napad i poremeti formiranje hranidbene strukture, nematoda može ostati zakržljala ili uginuti prije razmnožavanja.



9.5. Reakcije biljaka i primjeri otpornosti

Biljke domaćini mogu varirati u svojoj osjetljivosti na nematode. U kompatibilnoj interakciji, kada je biljka podložna, nematoda uspješno uspostavi sinicij/gale i biljka relativno slabo reaguje odbranom. Međutim, postoje genotipovi biljaka otporni na određene nematode, kod kojih je tok infekcije poremećen od samog početka ili se hranidbene strukture ne razvijaju normalno. Otpornost je često uslovljena jednim ili sa nekoliko **R-gena** (**geni rezistencije**) koji omogućuju biljci prepoznavanje prisustva specifičnih nematodnih efektora i pokretanje snažnog odbrambenog odgovora (efektor-pokrenuta otpornost).

Primjeri otpornosti su dobro proučeni kod nekih domaćina (Tabela 9.4) npr. kultivari paradajza koji nose gen Mi-1 pokazuju jaku otpornost na *Meloidogyne* spp. – nematode mogu inicirati infekciju ali biljka ubrzo izazove hipersenzitivnu reakciju u ćelijama oko nematode (lokalno odumiranje ćelija) što spriječi formiranje održivih gigantskih ćelija. Nematoda ostaje bez hrane i ugiba ili ne može dati potomstvo. Slično, kod krompira geni otpornosti (npr. H1, Gro1 i dr.



protiv vrsta roda *Globodera*) posreduju prepoznavanje cističnih nematoda unutar korijena i dovode do urušavanja sinicija ili njegovog izolovanja, pa ženke ostaju male i neproduktivne. Kod šećerne trske, gen Hs1^{Pro-1} pruža otpornost na *Heterodera schachtii* tako što ometa inicijaciju sinicijuma te larve penetriraju ali ne uspijevaju uspostaviti stabilnu hranidbenu ćeliju te „gladuju“.

Ovakvi R-genii često prouzrokuju da se u zaraženom tkivu aktiviraju odbrambeni mehanizmi (poput nakupljanja salicilne kiseline, sinteze fitoaleksina, PR-proteina, lignifikacije zidova itd.) mnogo brže nego u osjetljivim biljkama, ograničavajući parazita.

Pored vertikalne otpornosti uslovljene R-genima, neke biljke mogu podnijeti određenu mjeru infekcije nematodama bez većeg pada prinosa, zahvaljujući kompenzatornim sposobnostima. Također, u odsustvu otpornosti, poljoprivrednici se oslanjaju na agrotehničke mjere smanjenja nematoda: plodored sa ne-domaćinima (što djeluje bolje na *Meloidogyne* jer nemaju dugotrajne ciste), upotrebu „zamki“ biljaka koje navlače larve ali im ne omogućuju razvoj, biološke agente (predatorske gljive, bakterije antagonisti nematoda) i dr.

Tabela 9.4 Geni otpornosti na nematode (R-genii)

Geni otpornosti/klonirani	Otpornost na nematode	Biljka domaćin
Hs1^{Pro-1}	<i>Heterodera schachtii</i>	Šećerna trska
Mi-1.2	<i>Meloidogyne incognita</i> , <i>M. arenaria</i> , <i>M. javanica</i>	Solanaceae
Mi-9	<i>M. incognita</i>	Solanaceae
Hero A	Cistične i nematode korijenskog čvora	Solanaceae
Gpa 2	<i>Globodera pallida</i>	Solanaceae
Gro1-4	Cistične nematode	Solanaceae
Rhg1 i Rhg4	<i>Heterodera glycines</i>	Soja

Sažetak – Biljne interakcije i adaptacije na nematode

Parazitske nematode biljaka su mikroskopski organizmi koji uzrokuju velike štete biljkama, posebno u poljoprivredi. Sedentarne endoparazitske nematode, poput cističnih nematoda roda *Heterodera* i nematoda korijenskog čvora roda *Meloidogyne*, razvile su adaptacije za uspješno parazitiranje, uključujući stilet za penetraciju biljnih tkiva, sekreciju enzima koji razgrađuju ćelijske zidove i vrše modifikaciju biljnog metabolizma. Njihov životni ciklus uključuje formiranje specijalizovanih mjesta za hranjenje unutar korijena, poput sincicija i gigantskih ćelija, čime preusmjeravaju resurse domaćina za vlastiti rast i razmnožavanje.

Biljke su razvile niz odbrambenih strategija protiv nematoda. Prvi sloj odbrane uključuje prepoznavanje molekula nematoda (PTI - imunitet izazvan patogenom), dok drugi sloj uključuje prepoznavanje efektorskih molekula (ETI - imunitet izazvan efektorima). Nematode potiskuju odbranu biljaka efektorskim molekulama, koje moduliraju biljne hormone, razgrađuju ćelijske zidove i reprogramiraju gene biljaka kako bi formirale hranilišta. Biljke uzvraćaju proizvodnjom molekula otpornosti, poput reaktivnih vrsta kisika (ROS) i aktiviranjem gena otpornosti (R-geni), kao što su *Mi-1.2* i *Hero A*, koji pokreću lokalizovanu nekrozu ćelija i sprečavaju razvoj nematoda.

Nematode koriste specifične signale za migraciju ka korijenu domaćina, uključujući atraktante i repelente iz korijenskih eksudata. Atraktanti, poput fitohemikalija (α -solanin, salicilna kiselina), usmjeravaju nematode, dok repelenti smanjuju njihovu privlačnost. Askarozidi, specifični feromoni nematoda, regulišu njihovo ponašanje i mogu pokrenuti odbrambene odgovore biljaka.

Molekularna istraživanja omogućila su identifikaciju efektorskih molekula nematoda koje razgrađuju ćelijske zidove, poput celulaza i ekspanzina, te molekula koje suzbijaju odbranu biljaka, poput FAR-1 i glutation-S transferaze. Ove molekule moduliraju biljne hormone (auksin, etilen) i reprogramiraju gene za formiranje hranilišta. Biljni geni za transport hranjivih tvari i regulaciju ćelijskog ciklusa također su uključeni u ove interakcije.

Razumijevanje ovih mehanizama doprinosi razvoju strategija za kontrolu nematoda, uključujući korištenje prirodnih gena otpornosti, manipulaciju signalnim putevima biljaka i primjenu atraktanata i repelenata. Ove strategije su ključne za smanjenje ekonomskih gubitaka i održivo upravljanje biljnim resursima.

10.1. Konkurencija za resurse – alelopatski odnosi

Biljne interakcije u borbi za resurse obuhvataju ne samo fizičke adaptacije, već i složene mehanizme signalizacije. Kroz različite hemijske signale, biljke međusobno komuniciraju kako bi povećale svoje šanse za pristup svjetlu, vodi i hranjivim tvarima.

Alelopatija je fenomen u kojem jedna biljka proizvodi i izlučuje hemijske spojeve koji imaju negativan učinak na rast, klijanje ili razvoj drugih biljaka u njenom okruženju. Ovi hemijski spojevi, poznati kao alelohemikalije, mogu se izlučivati putem korijena, listova, stabljika, cvjetova, sjemena ili kroz razgradnju biljnih ostataka. Alelopatija uključuje interakciju biljaka putem sekundarnih metabolita nazvanih alelohemikalije. Ove hemikalije ne učestvuju direktno u primarnim biohemijskim procesima, već imaju regulatornu ulogu u ekosistemima.

Alelopatija se može klasifikovati prema vrsti interakcije i njenim efektima na okolne organizme i to kao:

Pozitivna alelopatija podrazumijeva stimulatívne efekte, poput poboljšanja klijanja sjemena ili rasta biljaka, dok **negativna alelopatija** podrazumijeva inhibiciju rasta i razvoja drugih biljaka. **Intraspecifična alelopatija** se odnosi na

uticaje među biljkama iste vrste, dok **interspecifična** obuhvata odnose između različitih biljnih vrsta. **Autotoksičnost** je specifičan vid alelopatije u kojem biljka proizvodi spojeve koji mogu inhibirati njen vlastiti rast, što je čest slučaj kod monokultura. Alelopatski efekti su posebno izraženi u sušnim i tropskim regionima, gdje je isparavanje hemikalija intenzivnije, dok u umjerenim klimama dominiraju procesi povezani s razgradnjom biljnih ostataka.

Alelopatski spojevi ili alelohemikalije su sekundarni metaboliti koje biljke proizvode kako bi regulisale međusobne odnose i uticale na rast i razvoj drugih organizama u njihovoj sredini.

Ovi spojevi ne učestvuju direktno u osnovnim biohemijskim procesima, već igraju ključnu ulogu u ekosistemima, posebno u kontroli konkurencije i formiranju biljnih zajednica. Izvori alelohemikalija uključuju različite biljne organe.

Korijenje biljaka često oslobađa alelohemikalije kroz eksudate, dok se isparljive komponente oslobađaju direktno iz listova. Takođe, organski ostaci biljaka, poput listova i stabljika, mogu oslobađati alelohemikalije tokom raspadanja ili ispiranja kišom.

Hemikalije poput fenolnih kiselina, flavonoida, alkaloida i terpenoida su među najčešćim spojevima koji su uključeni u alelopatske procese.



10.1.1. Izvori i način otpuštanja alelohemikalija

Biljke oslobađaju alelopatske hemikalije na različite načine, pri čemu proces zavisi od vrste spojeva, fizioloških karakteristika biljke i uslova sredine, utičući tako na rast i razvoj okolne vegetacije:

- **Izlučivanje korijenom** – korijenje biljaka ima ključnu ulogu u otpuštanju alelohemikalija u tlo. Ove hemikalije se oslobađaju kao dio korijenskih eksudata, često u obliku organskih kiselina, fenola, flavonoida, alkaloida ili drugih spojeva. Izlučivanje se povećava u stresnim uslovima, poput suše, konkurencije za hranljive tvari ili prisustva patogena. Hemikalije otpuštene iz korijena utiču na klijanje i rast susjednih biljaka. Npr. Juglon koji izlučuje korijen oraha (*Juglans* spp.) poznat je po svojoj sposobnosti da inhibira klijanje i rast biljaka poput paradajza, krompira i drugih vrsta. Hemikalije izlučene korijenom stvaraju hemijske barijere koje sprečavaju klijanje sjemena ili rast susjednih biljaka. Takođe, mogu uticati na promjenu pH tla, smanjenje dostupnosti hranljivih tvari ili direktnu toksičnost za osjetljive vrste.
- **Ispiranjem iz listova i biljnih ostataka** – tokom kiše, rose ili navodnjavanja, hemikalije prisutne na površini listova ili u biljnim ostacima mogu se isprati u okolno tlo. Ove hemikalije, poput fenolnih kiselina i flavonoida, mogu dospjeti u tlo i promijeniti njegovu hemijsku strukturu. Listovi biljaka eukaliptusa i žalfije sadrže visok nivo isparljivih i vodotopivih spojeva, koji inhibiraju rast drugih biljaka. Hemikalije isprane iz listova često izazivaju fitotoksične efekte, kao što su smanjeno

klijanje, sporiji rast ili čak potpuno propadanje sadnica u neposrednoj sredini biljke emitira.

- **Isparavanjem iz nadzemnih dijelova** – neke biljke otpuštaju alelopatske spojeve u obliku VOC, poput monoterpena i seskviterpena. Ovi spojevi se šire kroz zrak i mogu djelovati na biljke na većoj udaljenosti. Poznati primjeri uključuju kamfor i cineol iz biljaka poput žalfije i pelina, koji su poznati po svojoj sposobnosti da suzbijaju rast biljaka u sredini. Isparljive alelohemikalije smanjuju kompeticiju u gusto naseljenim staništima tako što inhibiraju germinaciju sjemena ili izazivaju oštećenja na tkivima osjetljivih biljaka. Ova strategija je posebno efikasna u sušnim i mediteranskim ekosistemima, gdje hlapljivi spojevi ostaju u zraku ili na površini tla duže vrijeme.
- **Razgradnja biljnih ostataka** – organski ostaci biljaka, poput opalih listova, grančica ili sjemena, sadrže visok nivo alelopatskih spojeva koji se oslobađaju tokom razgradnje. Mikrobiološka aktivnost u tlu dodatno razlaže ove spojeve, pri čemu se oslobađaju sekundarni metaboliti s fitotoksičnim efektima. Na primjer, razgradnja ostataka biljaka poput riže i kukuruza oslobađa fenolne kiseline i flavonoide koji utiču na klijanje i rast korova. Tokom razgradnje biljnih ostataka dolazi do povećane koncentracije alelohemikalija u gornjim slojevima tla, što može inhibirati rast osjetljivih biljaka i favorizovati vrste otporne na ove spojeve. Ovaj proces je ključan za održavanje dominantnosti nekih biljaka u prirodnim staništima.



10.1.2. Efekat alelohemikalija na biljke

Alelohemikalije djeluju na različite fiziološke i biohemijske procese kod biljaka recipijenata, a njihova efikasnost zavisi od tipa spoja, koncentracije, uslova sredine i fiziološkog stanja ciljnih biljaka. U nastavku su detaljno opisani ključni procesi i mjesta na koja alelohemikalije ciljaju te kako to utiče na okolne biljke (Tabela 10.1).

Struktura i funkcija ćelijske membrane – alelohemikalije često ciljaju ćelijske membrane, remeteći njihovu strukturu i funkcionalnost. Fenolne kiseline, flavonoidi i alkaloidi mogu povećati fluidnost membrane, uzrokujući promjene u transportu jona i molekula. Ove promjene dovode do povećane propustljivosti membrane što može rezultirati gubitkom hranljivih tvari i jona, kao što su K^+ i Ca^{2+} , čime se smanjuje energetska efikasnost ćelija. Također dolazi do inhibicije transportnih sistema. Alelohemikalije mogu inhibirati aktivnost ATP-aze, enzima ključnih za transport jona i održavanje osmotskog balansa. Oštećenje ćelijskih membrana izaziva osmotski stres i gubitak vode, što dovodi do uvenuća mladih sadnica. Takođe, poremećen transport hranljivih tvari utiče na vitalne procese poput fotosinteze i sinteze proteina.

Fotosinteza je česta meta alelohemikalija, posebno spojevima poput fenolnih kiselina i terpenoida. Ovi spojevi mogu uticati na funkciju fotosistema I i II, ključnih za proizvodnju energije u biljci. Alelohemikalije poput sorgoleona vežu se za QB vezno mjesto PSII, ometajući transport elektrona i vrše inhibiciju fotosistema II (PSII). Neke alelohemikalije uzrokuju razgradnju

hlorofila, smanjujući sposobnost biljke da apsorbuje svjetlost. Smanjena efikasnost fotosinteze dovodi do manjeg stvaranja ATP-a i NADPH-a, što negativno utiče na rast biljaka. Posljedice su izražene u obliku usporenog rasta, manjih listova i opšte slabosti biljke.

Respiracija – alelohemikalije mogu inhibirati enzime uključene u ćelijsko disanje, poput citohrom oksidaze i glutamin sintetaze. Fenolne kiseline i alkaloidi remete oksidativnu fosforilaciju, vrše inhibiciju mitohondrijske respiracije što smanjuje stvaranje energije. Alelohemikalije mogu izazvati stvaranje reaktivnih vrsta kisika (ROS), što oštećuje mitohondrije i druge ćelijske komponente. Smanjena proizvodnja energije utiče na sve metaboličke procese biljke, što rezultira smanjenom vitalnošću i rastom.

Hormonalni sistem – alelohemikalije često remete hormonalnu ravnotežu biljaka recipijenata, što direktno utiče na njihov rast i razvoj. Fenolne kiseline, poput kafene kiseline, mogu smanjiti sintezu auksina, ključnog hormona za elongaciju ćelija. Ometanje sinteze ili transporta auksina usljed alelohemikalija smanjuje izduživanje korijena i izdanaka. Alelohemikalije mogu smanjiti nivo ovih hormona, što negativno utiče na proces klijanja i rast biljaka. Poremećaj hormonalne ravnoteže dovodi do skraćenih korijena, smanjenog klijanja i deformisanog rasta, što ugrožava sposobnost biljke da se takmiči za resurse.

Enzimske aktivnosti – alelohemikalije mogu direktno inhibirati aktivnost enzima uključenih u ključne metaboličke procese. Inhibicija glutamin sintetaze remeti metabolizam azota, što smanjuje dostupnost aminokiselina. Ometanjem rada enzima



uključenih u sintezu lignina, alelohemikalije smanjuju strukturnu stabilnost biljke. Smanjena aktivnost enzima dovodi do

nakupljanja toksičnih metabolita i smanjenja biosinteze važnih molekula, poput proteina i lignina.

Tabela 10.1 Primjeri alelopatskih biljaka i njihovih efekata na ciljne biljke

Biljka koja luči alelopatske spojeve	Spoj koji se luči	Mehanizam	Biljka osjetljiva na date alelohemikalije
Crni orah (<i>Juglans nigra</i>)	Juglon, hidrojuglon	Juglon ometa respiratorne procese u ćelijama osjetljivih biljaka, uzrokujući oštećenje ćelija i inhibiciju rasta.	Paradajz, jabuka, borovnica, krompir, breskva
Pelin (<i>Artemisia</i> spp.)	Kamfor, cineol, tujon	Terpenoidi ometaju sintezu proteina i nukleinskih kiselina, uzrokujući inhibiciju rasta.	Kupus, soja, grah, bob
Eukaliptus (<i>Eucalyptus</i> spp.)	Eukaliptol, globulon, aromadendren	Alelohemikalije iz eukaliptusa mogu uzrokovati oksidativni stres i oštećenje ćelijskih membrana susjednih biljaka.	Paprat, mahunarke, trajnice
Bijela ambrozija (<i>Ambrosia artemisiifolia</i>)	Ambroziolid A, parthenolid	Seskviterpeni ometaju fotosintezu i rast susjednih biljaka.	Paradajz, paprika, krompir, kupus
Čičak (<i>Sorghum halepense</i>)	Hidroksibenzilacetat	Hidroksibenzilacetat ometa rast biljaka kroz nepoznate mehanizme.	Kukuruz, pšenica, ječam, riža
Čeličnjak (<i>Centaurea solstitialis</i>)	Kaurensin, kurantil	Spojevi ometaju apsorpciju vode i hranjivih tvari u susjednim biljkama.	Pšenica, ječam, grah, bob
Orašasti hrast (<i>Quercus</i> spp.)	Galonska kiselina, katehin	Tanini ometaju apsorpciju minerala u susjednim biljkama.	Javor, breza, bukva, bor
Borovnica (<i>Vaccinium</i> spp.)	Malvidin, delfinidin	Antocijanini ometaju fotosintezu i rast susjednih biljaka.	Jagoda, malina, kupus, paprika
Žljezdavka (<i>Impatiens glandulifera</i>)	Juglon, hidrojuglon	Flavonoidi ometaju rast biljaka kroz nepoznate mehanizme.	Paprat, mahunarke, trajnice



10.2. Interakcije biljaka sa parazitskim biljkama

Parazitske biljke su specijalizirane biljke koje ovise o drugim biljkama (domaćinima) za resurse potrebne za rast i razvoj. Ove interakcije mogu biti vrlo kompleksne i imaju značajne ekološke i agronomске implikacije.

10.2.1. Detekcija domaćina

Parazitske biljke su posebna grupa biljaka koje zavise od drugih biljaka, svojih domaćina, za preživljavanje. Povezivanje sa svojim domaćinom postižu uz pomoć haustorija – specijalizovanog organa koji im omogućava vezivanje za domaćina, penetraciju u njegovo tkivo i preuzimanje vode, minerala i nutrijenata. Haustoriji funkcioniraju kao most između parazita i domaćina, čime parazit direktno koristi vaskularni sistem domaćina za svoje potrebe. Od približno 369.000 vrsta cvjetnica, oko 4.500 su parazitske, što ukazuje na njihovu relativnu rijetkost, ali i značaj u ekosistemima. Parazitske biljke su evoluirale nezavisno najmanje 12 puta, što ukazuje i na njihovu adaptabilnost i evolucioni uspjeh.

Parazitske biljke se mogu podijeliti prema nekoliko kriterija:

Prema **fotosintetskoj aktivnosti**:

- **Hemiparaziti** – zadržavaju sposobnost fotosinteze, ali koriste domaćina za vodu i minerale, npr. imela (*Viscum album*);
- **Holoparaziti** – potpuno ovise o domaćinu jer su izgubili sposobnost fotosinteze, npr. krijesnica (*Orobancha*).

Prema **mjestu vezivanja** za domaćina:

- **Korijenski paraziti** – vezuju se za korijen domaćina, npr. vrste roda *Striga*.
- **Paraziti stabljike** – pričvršćuju se na stabljiku domaćina, npr. vrste roda *Cuscuta*.

Prema **stepenu ovisnosti** o domaćinu:

- **Fakultativni paraziti** – mogu preživjeti bez domaćina u povoljnim uslovima.
- **Obligatni paraziti** – ne mogu završiti svoj životni ciklus bez domaćina.

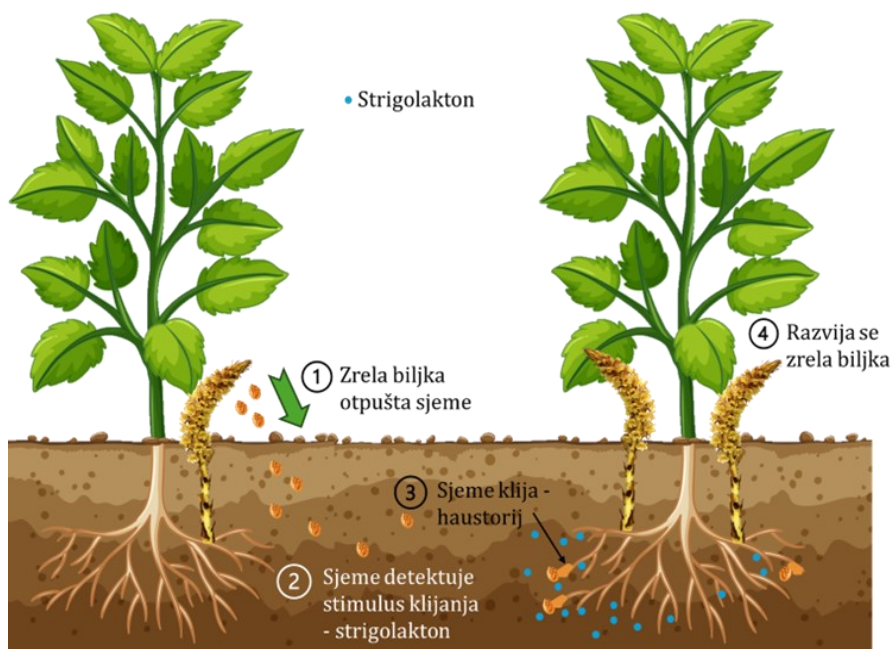
10.2.2. Klijanje parazitske biljke i formiranje haustorija

Prvi korak u klijanju sjemena parazitskih biljaka nakon što detektuju strigolaktone jeste aktivacija enzima koji razgrađuju pohranjene rezerve energije u sjemenu (npr. škrob, lipidi). Čelije sjemena se počinju dijeliti i izduživati, formirajući radikulu (prvobitni korijen). Rast radikule je vođen hemotaksijom prema višoj koncentraciji strigolaktona čime se omogućava parazitskoj biljci da se približi korijenu domaćina (Slika 10.1).

Kontakt s korijenom domaćina i dodatni hemijski signali (npr. fenolni spojevi) indukuju razvoj haustorija. Fenolni spojevi, kao što su flavonoidi, mogu djelovati kao dodatni signali za formiranje haustorija.

Čelije na vrhu radikule klijanca parazitske biljke diferenciraju se u haustorij nakon što se aktiviraju specifični geni koji kodiraju proteine i enzime potrebne za formiranje haustorija. Formirani haustorij prodire kroz kutikulu i korteks korijena domaćina zahvaljujući ekspresiji enzima kao što su celulaze i pektinaze koji razgrađuju ćelijske





Slika 10.1 Prikaz životnog ciklusa parazitske biljke *Orobancha sp.*

zidove ćelija korijena domaćina. Haustorij uspostavlja vezu s ksilemom i floemom domaćina i omogućava parazitskoj biljci da crpi vodu, mineralne tvari i asimilate (produkti fotosinteze).

Paraziti stabljike, poput *Cuscuta sp.* (poznata i kao vilina kosa), imaju drugačiju strategiju pronalaženja domaćina. Za razliku od korijenskih parazita, njihovo klijanje nije uslovljeno hemijskim signalima domaćina. Sjemena parazita stabla klijaju samostalno, ali čim se sadnica razvije, počinje aktivno tražiti domaćina u svojoj neposrednoj blizini.

Cuscuta sp. koristi kombinaciju hemijskih i mehaničkih signala kako bi identifikovala domaćina. Hemijski signal uključuje ispuštanje VOC (npr. terpenoida) koje biljka domaćin proizvodi. Parazit prepoznaje ove spojeve i usmjerava rast prema izvoru. Uz hemijske signale, *Cuscuta sp.* koristi i fizičke podražaje, kada dođe u kontakt s potencijalnim domaćinom, prepoznaje površinsku strukturu biljke. Ako kontakt

zadovoljava uslove, stabljika parazita se obavlja oko domaćinske biljke, stvarajući zavojnice. Nakon što se pričvrsti, *Cuscuta sp.* formira haustorij koji prodire u tkivo stabljike domaćina.

Haustorij uspostavlja kontakt s provodnim sistemom domaćina, omogućavajući parazitu preuzimanje vode, minerala, šećera i drugih hranjivih tvari. Ovaj mehanizam omogućava vrstama roda *Cuscuta* da prežive čak i bez vlastitih listova i korijena, budući da u potpunosti ovise o domaćinu za opskrbu nutrijentima.

Formiranje provodnog mosta između parazitske biljke i domaćina omogućava prenos resursa. Haustorij povezuje ksilem domaćina s vlastitim ksilemom i omogućava usisavanje vode i mineralnih tvari, te floem domaćina s vlastitim floemom, a omogućava prenos asimilata iz domaćina.

Parazitska biljka crpi resurse iz domaćina, uzrokujući stres i oštećenja te dovodi do smanjenja rasta, vigora i prinosa

domaćinske biljke. Domaćinska biljka može aktivirati odbrambene mehanizme kao odgovor na invaziju parazitske biljke. Sinteza odbrambenih spojeva, jačanje ćelijskih zidova i aktivacija sistemske otpornosti pomaže biljkama domaćinima u borbi protiv parazitskih biljaka.

10.2.3. Biljne adaptacije na parazitske biljke

Biljke domaćini razvile su niz adaptacija kako bi se odbranile od napada parazitskih biljaka. Ove adaptacije uključuju fiziološke, hemijske i anatomske mehanizme koji djeluju prije ili nakon kontakta s parazitom.

Ako parazit uspije uspostaviti kontakt s domaćinom, aktiviraju se mehanizmi odbrane nakon vezivanja. Jedan od najvažnijih oblika ovog vida odbrane je stvaranje fizičkih barijera. Nakon kontakta s parazitom, biljke domaćini često akumuliraju lignin i suberin u svojim tkivima, posebno na mjestima gdje parazit pokušava prodrjeti. Ove tvari stvaraju mehaničku prepreku koja otežava ili potpuno sprečava prodor haustorija. Uz fizičke barijere, biljke domaćini aktiviraju i imunosne reakcije. Parazitski napad prepoznaje se putem specifičnih molekularnih signala, nakon čega domaćin proizvodi ROS i aktivira ekspresiju gena uključenih u sistemske otpornost. Ove reakcije često rezultuju smrću ćelija na mjestu kontakta, čime se ograničava širenje parazita. Na primjer, domaćini koji su napadnuti od strane vrsta roda *Cuscuta* često aktiviraju lokaliziranu smrt ćelija kako bi zaustavili prodor haustorija u svoja tkiva.

Lignin je ključni strukturni polimer koji

biljke koriste za jačanje svojih tkiva, posebno kao barijeru protiv invazivnih organizama. Aktivacija gena uključenih u sintezu lignina događa se putem istih signalnih puteva kao i za kalozu, ali uz dodatnu aktivaciju enzima povezanih s metabolizmom fenilalanina. Fenilalanin-amonijak liaza (PAL) katalizira pretvaranje fenilalanina u cimetnu kiselinu, što je početni korak u biosintezi lignina.

Enzimi poput sinamat-4-hidroksilaze (C_4H) i ferulat - reduktaze konvertuju fenilpropanoide u monolignole. Ovi prekursori se zatim transportuju u ćelijski zid, gdje se polimeriziraju u lignin pod djelovanjem peroksidaza i lakaza. Lignin se akumulira u ćelijskom zidu na mjestu invazije, čime se povećava mehanička otpornost tkiva i sprečava prodor haustorija parazitske biljke.

Programirana ćelijska smrt (*Programed Cell Death* – PCD) je mehanizam odbrane koji biljke koriste kako bi lokalizovale i ograničile širenje parazita. Biljke prepoznaju invaziju parazita putem efektorskih molekula koje aktiviraju signalne puteve uključene u hipersenzitivni odgovor (HR). ROS i NO djeluju kao sekundarni signali koji indukuju ekspresiju gena za proteine povezane s PCD-om, poput cisteinskih proteaza i metakaspaza. Aktivacija proteaza i drugih enzima uzrokuje kontrolisanu razgradnju organela, hromatina i citoplazme. Ovo dovodi do smrti ćelija na mjestu invazije, stvarajući fizičku barijeru koja ograničava širenje parazita. Tokom PCD-a, vakuola igra ključnu ulogu u oslobađanju litičkih enzima koji ubrzavaju degradaciju ćelijskih komponenti.

Kaloza je polisaharid koji se brzo sintetiše u biljnim tkivima kao odgovor na stres, uključujući napad parazitskih biljaka. Kada



parazit, poput vrsta rodova *Cuscuta* ili *Striga*, počne prodirati u tkivo domaćina, biljka domaćin prepoznaje specifične molekule (efektorske molekule) koje parazit izlučuje. Ovi efektori aktiviraju receptore na plazma membrani domaćina, poznate kao receptori slični kinazama (RLK) i receptori slični NOD proteinima (NLR). Prepoznavanje parazita dovodi do trenutnog povećanja intracelularne koncentracije kalcija i proizvodnje ROS. Ovi signali aktiviraju kaskade protein-kinaza, poput mitogen-aktiviranih protein-kinaza (MAPK), koje regulišu transkripciju gena povezanih s odbranom.

Aktivacija MAPK kaskada dovodi do povećane ekspresije gena za kaloza sintaze. Ovi enzimi kataliziraju sintezu kaloze, koja se taloži na mjestima invazije. Kaloza fizički blokira prodor parazita tako što zatvara plazmodezme i sprečava daljnje širenje invazije.

Biljke domaćini razvile su niz anatomske adaptacije kako bi ograničile prodor i učinak parazitskih biljaka. Ove adaptacije uključuju promjene u strukturi korijena, ćelijskog zida, kutikule i tkiva, čime se osigurava fizička barijera protiv prodora haustorija parazitskih biljaka.

Jedna od osnovnih linija odbrane protiv parazitskih biljaka je **kutikula**, odnosno voštani sloj na površini epidermalnih ćelija koji sprečava prodor stranih organizama. Biljke domaćini razvijaju deblju kutikulu s veći sadržajem voštanih spojeva i suberina, čime povećavaju otpornost na mehanički prodor haustorija. Povećana debljina kutikule ne samo da smanjuje mogućnost uspješnog kontakta parazita s domaćinom, već otežava enzimatsku razgradnju koju paraziti koriste za prodor.

Na mjestima gdje parazit pokušava prodrijeti u tkivo domaćina, biljke često stvaraju lokalizovane barijere od lignina i suberina. Ove barijere sprečavaju prolaz vode i nutrijenata, što ograničava uspjeh haustorija. **Suberin**, hidrofilni polimer, dodatno jača otpornost tkiva stvaranjem sloja koji je gotovo nepropustan za vodu i patogene molekule. Ovo je posebno izraženo kod korijenskih tkiva gdje paraziti poput vrsta roda *Striga* i *Orobanche* pokušavaju uspostaviti vezu s domaćinom (Tabela 10.2).

U nekim slučajevima, biljke domaćini razvijaju slojeve **sklerenhima**, odnosno mehanički jake ćelije s debelim ćelijskim zidom. Ovi slojevi pružaju dodatnu fizičku otpornost na prodor haustorija. Sklerenhim je čest kod drvenastih biljaka, gdje njegova prisutnost u vanjskim slojevima korijena ili stabljike može značajno smanjiti uspješnost parazitskog napada.

Korijeni biljaka domaćina često prolaze kroz anatomske promjene kao odgovor na prisutnost parazita. Kod nekih vrsta, **epidermis korijena** zadebljava ili se razvijaju dodatni slojevi ćelija koji stvaraju barijeru između parazita i vaskularnog tkiva. **Parenhimske ćelije** u korijenu također mogu akumulirati **fenolne spojeve** koji djeluju kao hemijska odbrana i dodatno pojačavaju strukturu korijena.

Ako parazit uspije prodrijeti u tkivo domaćina, biljke domaćini mogu reorganizirati svoje provodno tkivo kako bi ograničile daljnji transport nutrijenata prema parazitu. Ovo uključuje formiranje novih ksilemskih elemenata koji preusmjeravaju vodu i minerale dalje od mjesta invazije. Na taj način biljka domaćin smanjuje resurse dostupne parazitu i ograničava njegov rast.



Tabela 10.2 Primjeri parazitskih biljaka i njihovih domaćina

Parazit	Domaćin	Vid interakcije	Adaptacije
<i>Striga hermonthica</i>	<i>Sorghum</i> sp., kukuruz	Obligatni parazit korijena	Lučenje strigalaktona za prepoznavanje domaćina; uspostavljanje haustorija u korijenu
<i>Orobancha crenata</i>	Mahunarke	Obligatni parazit korijena	Prepoznavanje hemijskih signala domaćina; prodor u korijen pomoću enzima
<i>Cuscuta europaea</i>	Vrste iz porodice Asteraceae	Obligatni paraziti stabla	Hemijski i mehanički signali za prepoznavanje domaćina; zavojnice za pričvršćivanje
<i>Viscum album</i>	Drvenaste biljke (npr. topola, bor)	Fakultativni paraziti stabla	Formiranje haustorija u ksilemskom tkivu domaćina; djelimična fotosinteza
<i>Rafflesia arnoldii</i>	Vinske loze, tropske biljke	Obligatni parazit (parazit cvijeta)	Razvoj velikih cvjetova za privlačenje oprašivanja; potpuna ovisnost o domaćinu
<i>Hydnora africana</i>	Korijenje biljaka porodice Euphorbiaceae	Obligatni parazit korijena	Specijalizirani haustoriji za preuzimanje hranjivih tvari iz korijena domaćina
<i>Cuscuta reflexa</i>	Vrste iz porodice Fabaceae	Obligatni parazit stabla	Hemijska detekcija domaćina; zavojnice za stabilizaciju i prodor
<i>Santalum album</i>	Različite biljke, uključujući drvenaste vrste	Fakultativni parazit korijena	Parcijalna fotosinteza i uspostavljanje simbiotske veze s domaćinom preko korijena

Kao dio anatomske adaptacije, biljke domaćini akumuliraju specifične odbrambene spojeve na mjestu invazije. Fenolni spojevi, tanini i flavonoidi često se talože u tkivima neposredno oko prodora parazita. Ovi spojevi djeluju kao inhibitorni agensi koji usporavaju rast i razvoj haustorija te smanjuju učinkovitost parazitske veze.

Jedna od najznačajnijih **genetskih adaptacija** je promjena u **sintezi strigalaktona**, molekula koje biljke izlučuju kako bi privukle korisne mikorize. Parazitske biljke, poput vrsta roda *Striga* i *Orobancha*, "presreću" ove molekule i koriste ih kao signal za klijanje. Mutacije u genu LGS1 kod vrste *Sorghum bicolor* uzrokuju proizvodnju orobanhola, oblik

strigalaktona koji ne stimulira klijanje parazitskih biljaka, za razliku od 5-deoksistrigola koji je snažan induktor klijanja. Ova promjena smanjuje rizik od napada i omogućava biljci da kontroliše interakciju s parazitima bez kompromitovanja simbioze s mikoriznim gljivama. Kod brojnih vrsta usjeva identifikovani su kvantitativni lokusi osobina (QTL-ovi) povezani s otpornošću na parazite. Ovi lokusi kontroliraju specifične aspekte otpornosti, kao što su inhibicija klijanja parazita, stvaranje fizičkih barijera ili imunološki odgovori. Identificirani su QTL-ovi koji povećavaju otpornost na rod *Striga* kroz smanjeno lučenje strigalaktona i jače imunološke odgovore na invaziju.



10.3. Komunikacija među biljkama

Poput životinja, biljke žive u dinamičnom i heterogenom okruženju. Kada uoče signale u svom okruženju biljke reaguju na odgovarajući način, a to se vrlo često odnosi na dodjeljivanje resursa prvenstveno vitalnim tkivima i dijelovima biljke koji su ključni za njeno preživljavanje.

Mnogi istraživači razlikuju **prisluškivanje i komunikaciju**. U definicijama oba termina, primalac percipira informaciju koju emituje pošiljalac i odgovara.

U slučaju prisluškivanja, pošiljalac ne odlučuje nužno da pruži informacije ili da na drugi način stupi u interakciju s primaocem. Na primjer, kada jednu biljku napadne herbivor ona oslobađa isparljive spojeve, a okolne biljke čine monitoring neposredne opasnosti tako što percipiraju takve spojeve. Ipak, važno je istaknuti da se hlapljivi spojevi oslobađaju u niskim koncentracijama i okolne biljke bi trebale biti udaljene svega nekoliko centimetara da bi imale koristi od prisluškivanja.

Nasuprot tome, prava komunikacija se događa kada odašiljač namjerno odluči poslati informaciju primaocu. Ova informacija se naziva signalom.

Biljke koje primaju mogu odgovoriti na takve signale izazivanjem odbrambenih odgovora, mijenjanjem rasta ili pripremanjem njihove odbrane za mogući budući napad.

Takav prenos informacija između biljaka, koje se nazivaju i "međubiljna komunikacija", mogu se odvijati iznad ili ispod tla. Nadzemne signalne molekule se prenose zrakom kao mješavine hlapljivih

spojeva specifičnih koncentracija. Ispod tla, biljke mogu slati i percipirati signale kroz korijenje ili mikorizne mreže.

Biljke stupaju u različite vrste komunikacija, pri čemu su hemijska komunikacija i komunikacija putem korijenja često u fokusu istraživanja. Prema istraživanjima, postoje tri kriterija po kojim se raspoznaje komunikacija između biljaka:

- *signal treba da uzrokuje brz odgovor kod biljke primaoca;*
- *signal treba da je plastičan, a odgovor da ovisi o tom signalu;*
- *oslobađanje/slanje signala treba da bude namjerno i korisno.*

10.3.1. Komunikacija pomoću VOC među biljkama

Biljke imaju sofisticirane oblike komunikacije koje koriste za upozoravanje susjednih biljaka na napad herbivora. Ova komunikacija može biti hemijska, električna ili mehanička i omogućava biljkama da unaprijed aktiviraju svoje odbrambene mehanizme. U nastavku slijedi detaljan pregled načina na koji biljke komuniciraju o napadu herbivora. Jedan od najvažnijih načina komunikacije među biljkama je oslobađanje VOC u zrak. Biljke sintetiziraju preko 100.000 spojeva, a najmanje 1.700 njih je volatilne prirode. VOC se ubrajaju u specijalizirane biljne metabolite, a definiraju se kao signalne molekule važne za komunikaciju unutar same biljke i komunikaciju između biljaka. Ove molekule se smatraju i „javnim informacijama“ jer nisu dostupne samo biljkama, nego i drugim organizmima. Biljke oslobađaju VOC iz nadzemnih vegetativnih i reproduktivnih



tkiva, ali i iz korijenova. Sa hemijskog aspekta VOC se klasificiraju u sljedeće vrste spojeva:

- *terpenoidi*;
- *benzoidi/fenilpropanoidi*;
- *aminokiseline* i
- *derivati masnih kiselina* (Slika 10.2).

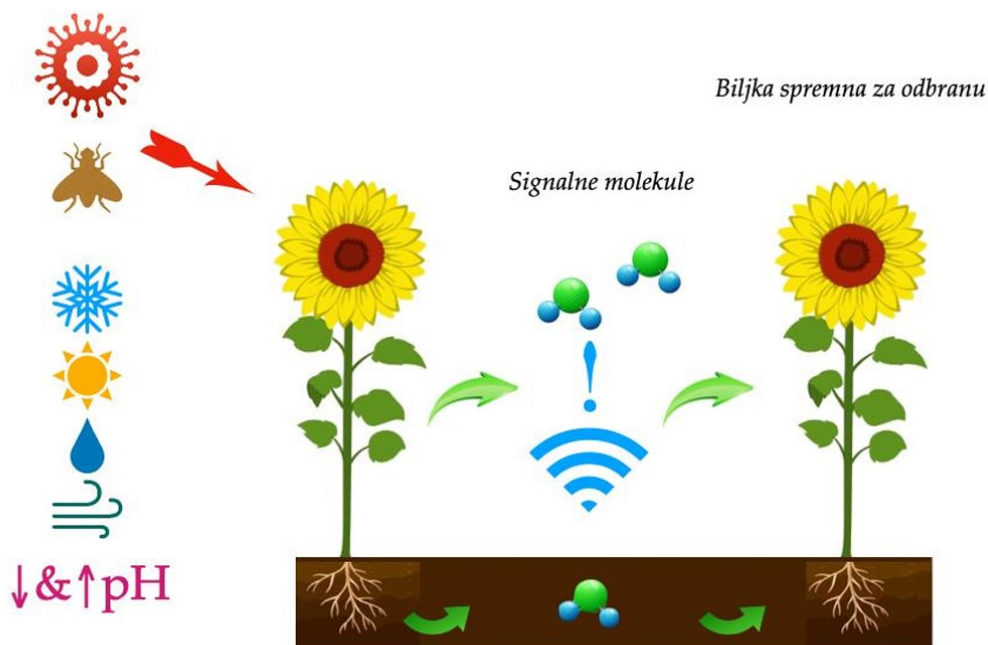
Biljke proizvode VOC u različitim količinama i kombinacijama, što im omogućava vršenje različitih funkcija:

- *signalizacija unutar same biljke*;
- *privlačenje oprašivača*;
- *raspršivanje sjemena*;
- *odbrana od herbivora*;
- *privlačenje predatora i parazitoida* u svrhu odbrane od herbivora;
- *posredovanje u interakcijama sa mikrobima*;
- *alelopatska inhibicija susjednih biljaka*;

• *tolerancija abiotskog stresa.*

Biosinteza VOC je dosta kompleksna i na nju konstanto utiču interakcije biljke sa biotskim i abiotskim faktorima. Samo biotski stres u formi insekata, bakterija, virusa, gljivica, nematoda i arahnida je odgovorna za više od 30% gubitka godišnjeg globalnog kapaciteta proizvodnje hrane. S druge strane, na sintezu VOC utiču promjene u intenzitetu svjetlosti i temperature, količine dostupne vode, nutrijenata u tlu, UV zračenje i ozon. Tako, koncentracija i sastav VOC nose informacije o biljci, njenom fiziološkom i ekološkom statusu i stresu kojem je izložena (Slika 10.3).

Pretpostavlja se da je komunikacija između biljaka putem VOC precizno podešena i da vrlo male promjene u sastavu mješavine VOC mogu imati značajne učinke na okolne biljke. Za razliku od većine hemijskih signala, VOC mogu inducirati sistemski odgovor na stres



Biotički i abiotički stres

Slika 10.2 Emisija signalnih molekula usljed stresa i percepcija od strane susjednih biljaka

u udaljenim biljnim organima koji imaju neznatnu vaskularnu vezu sa dijelovima biljke izloženim stresu (Tabela 10.3).

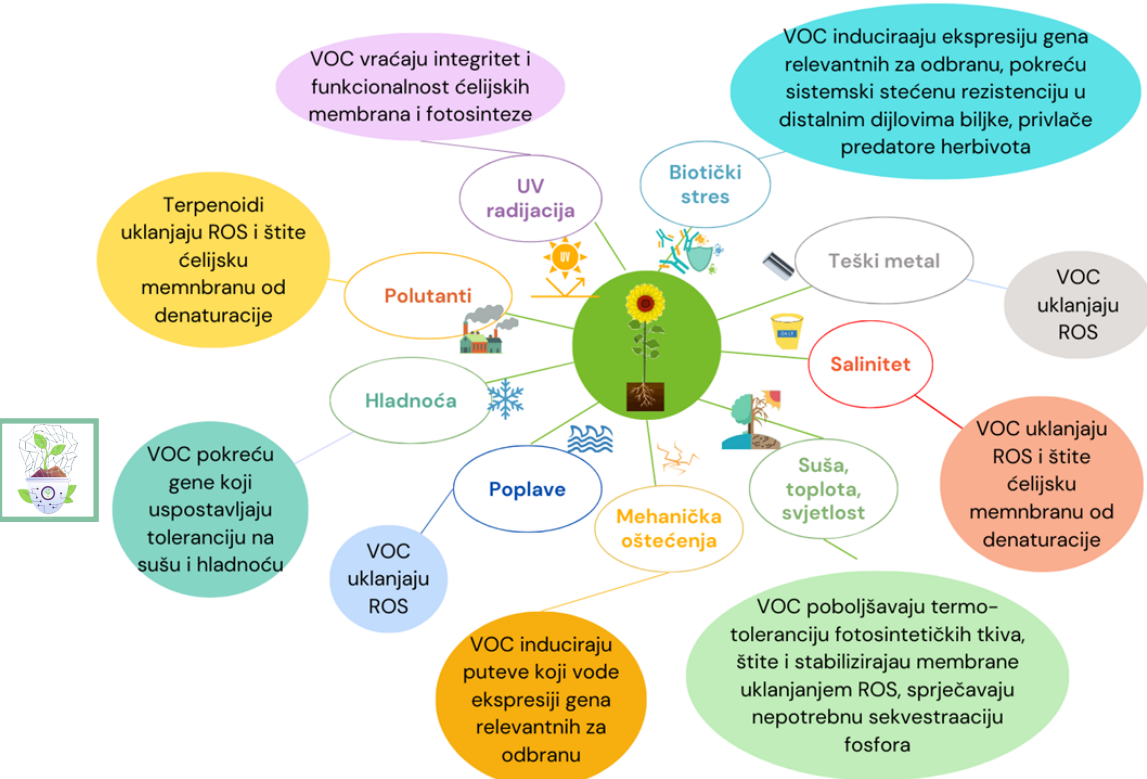
Dva hormona, jasmonska kiselina i salicilna kiselina i njihovi derivati (metil jasmonat i metil salicilat) su usko povezani sa ekspresijom sistemske rezistencije. Poznato je da različiti uzročnici stresa induciraju VOC mješavine koje su jedinstvene po svojim kvantitativnim i kvalitativnim osobinama, a koje ujedno omogućavaju specifičan odgovor biljke.

Upravo ovakvo oslobađanje VOC u uslovima stresa se naziva inducirano oslobađanje i podrazumijeva *de novo* sintezu, za razliku od konstitutivnog oslobađanja VOC. Ograničen broj biljaka ima snažno **konstitutivno oslobađanje VOC**, a među konstitutivnim VOC najzastupljeniji su hlapljivi izoprenoidi

uključujući izopren, te hlapljivi terpenoidi kao što su monoterpeni i seskviterpeni, spojevi koji imaju i veliku ulogu u fotosintezi, respiraciji, fluidnosti membrana i biotskim interakcijama. Konstitutivno oslobađanje podrazumijeva oslobađanje niskih koncentracija VOC koje se znatno povećaju uslijed izlaganju stresa.

Inducirano oslobađanje VOC štiti biljku, ali obzirom da bi mnogi VOC bili letalni pri visokim koncentracijama biljke su razvile različite mehanizme za zaštitu od autotoksičnosti na nivou transporta, skladištenja i oslobađanja ovih molekula. Obim u kojem će se osloboditi VOC ovisi o jačini i trajanju stresa i otpornosti biljke na dati stres.

Inducirano oslobađanje VOC štiti biljku, ali obzirom da bi mnogi VOC bili letalni pri



Slika 10.3 Uloga VOC u zaštiti biljaka od abiotičkog i biotičkog stresa

Tabela 10.3 Primjeri VOC komunikacije među biljkama

Tip poruke	Primjer	Opis	Vrsta
Upozoravanje na opasnost	Emisija jasmonata kada biljku napadnu herbivori.	Susjedne biljke mogu otkriti jasmonate i aktivirati svoj mehanizme obrane kako bi se izbjegao napad.	Krompir (<i>Solanum tuberosum</i>)
Privlačenje oprašivača (obrađeno u poglavlju interakcija sa insektima)	Emisija floralnih aroma kada biljka cvjeta.	Pčele i drugi oprašivači privučeni su aromama i pomažu u oprašivanju biljke.	Lavanda (<i>Lavandula angustifolia</i>)
Interakcije u zajednici	Emisija spojeva koji privlače korisne mikroorganizme.	Biljke formiraju simbiotske veze s gljivama i bakterijama koje im pomažu u prikupljanju hranjivih tvari i odbrani od patogena.	Grašak (<i>Pisum sativum</i>)
Konkurencija za resurse	Emisija spojeva koji sprečavaju rast susjednih biljaka.	Neke biljke proizvode alelopatске spojeve koji mogu kočiti rast drugih biljaka u blizini.	Hrast lužnjak (<i>Quercus robur</i>)
Komunikacija sa herbivorima	Emisija spojeva koji odbijaju herbivore.	Neke biljke proizvode spojeve koji su neugodni za herbivora, što ih sprečava da ih jedu.	Paradajz (<i>Solanum lycopersicum</i>)
Privlačenje neprijatelja herbivorima	Emisija spojeva koji privlače prirodne neprijatelje herbivora	Neke biljke mogu proizvoditi supstance koje privlače neprijatelje herbivora poput parazitskih osica	Parazitske osice koje napadaju biljne vaši

visokim koncentracijama biljke su razvile različite mehanizme za zaštitu od autotoksičnosti na nivou transporta, skladištenja i oslobađanja ovih molekula.

Sama biosinteza VOC ovisi o raspoloživosti intermedijernih produkata fotosinteze kao što su gliceraldehid-3-fosfat i eritroza-4-fosfat, te dovoljnim količina fosfoenolpiruvata nastalog glikolizom. Tokom blagog stresa oslobađanje VOC je

umjereno, za razliku od stresa tokom suše, visokih temperatura, visokih koncentracija ozona i izraženog saliniteta.

U slučaju izloženosti biljke višestrukim uzročnicima stresa istraživanja su pokazala da se ne oslobađaju VOC koji se javljaju pri svakom od tih individualnih uzročnika stresa već da to ovisi o samoj biljnoj vrsti, kombinaciji, sekvenci i vremenu između različitih uzročnika stresa.



10.3.2. Komunikacija putem korijena

Komunikacija između biljaka putem korijenja obuhvata različite procese i mehanizme koji omogućavaju biljkama da razmjenjuju informacije, signale i hranjive tvari putem svojih korijenskih sistema. Ova vrsta komunikacije često se naziva "rizosferna komunikacija". Rizosfera je područje oko korijena gdje se dešavaju važne interakcije između korijena biljaka, tla i mikroorganizama. Komunikacija putem korijena se odvija na različite načine, a u ovom poglavlju će biti opisana samo uloga mikorizalne mreže (MN) i korijenskih eksudata tokom promjene uslova sredine u kojoj biljka živi, negativna komunikacija između korijena različitih biljaka te komunikacija putem korijena u svrhu adaptacije na promjene u sredini i stres. Detaljan pregled interakcija biljaka sa gljivama, tipovi i način formiranja mikorizalnih mreža dat je u poglavlju interakcije biljaka sa gljivama.

Komunikacija putem **korijenskih eksudata** među biljkama predstavlja sofisticiran mehanizam kojim biljke izmjenjuju hemijske signale kroz tlo. Ovi signali mogu regulisati rast, razvoj i odbrambene reakcije biljaka, kao i njihovu međusobnu konkurenciju i saradnju. Korijenski eksudati su složene mješavine organskih i anorganskih spojeva koje biljke izlučuju u tlo i u svom sastavu sadrže:

- **organske spojeve:**
 - šećere: glukoza, fruktoza, saharoza;
 - aminokiseline: glutamin, asparagin, alanin;
 - organske kiseline: citrat, malat, oksalat;
 - fenolne spojeve: flavonoidi, lignini;

- vitamine: vitamin B, vitamin C;
- **anorganske spojeve:**
- jone: fosfati, NO_3^- , SO_4^{2-} , K^+ , Ca^{2+} .

Kada biljka doživi mehaničko oštećenje ili napad herbivora, aktiviraju se signalni putevi koji dovode do sinteze odbrambenih spojeva. Na primjer, napad gusjenica na biljku aktivira sintezu jasmonata, koji pokreće odbrambene reakcije.

Prisutnost patogena, poput bakterija, gljiva ili virusa, potiče biljku da izlučuje antimikrobne spojeve i signalne molekule. Suša, salinitet, ekstremne temperature i drugi abiotički stresori također mogu potaknuti biljku na izlučivanje signalnih molekula.

Infekcija gljivičnim patogenom može izazvati sintezu salicilne kiseline koja pokreće sistemsku otpornost. Biljka pod stresom suše može izlučivati abscisinsku kiselinu koja reguliše stomatalno zatvaranje i smanjuje gubitak vode.

Načini izlučivanja signalnih molekula putem korijena uključuju:

- Fenolni spojevi i flavonoidi se mogu izlučivati kroz korijenje u tlo kao odgovor na prisutnost patogena ili herbivora.
- Flavonoidi mogu signalizirati simbiozu s korisnim mikroorganizmima ili aktivirati odbrambene mehanizme u susjednim biljkama.
- Peptidi i proteini su molekule koje se izlučuju kao odgovor na biotički stres i mogu djelovati kao direktni antimikrobni agensi ili signalni spojevi.
- Antimikrobni peptidi izlučeni iz korijena mogu inhibirati rast patogenih mikroorganizama.



Susjedne biljke imaju **specifične receptore na korijenima** koji mogu detektirati hemijske signale u tlu. Primjer: receptori za strigolaktone mogu detektirati prisutnost parazitskih biljaka i inicirati odbrambene reakcije. Nakon detekcije signala, aktivira se unutarnja signalna kaskada koja prenosi informaciju kroz biljku. Aktivacija MAPK (eng. *mitogen-activated protein kinase*) kaskada može rezultirati sintezom odbrambenih proteina.

Aktivacija odbrambenih mehanizama

Sinteza odbrambenih spojeva: biljke počinju sintezom različitih hemijskih spojeva koji inhibiraju rast patogena ili odbijaju herbivore. Primjer: sinteza fenolnih spojeva, proteina inhibitora probavnih enzima i fitohormona, kao što je salicilna kiselina.

Kukuruz (*Zea mays*) i korijenski patogeni

Kukuruz, koji je napadnut korijenskim patogenima, izlučuje flavonoide koji stimuliraju rast korisnih mikroorganizama u rizosferi. Flavonoidi potiču simbiozu s mikoriznim gljivama, što povećava apsorpciju hranjivih tvari i otpornost na patogene. Korijenski eksudati mogu djelovati kao hemijski signali za upozoravanje susjednih biljaka na prisutnost stresa i opasnosti, poput napada herbivora, prisutnosti patogena ili abiotičkog stresa kao što su suša i visoke koncentracije soli. Ovi signali omogućavaju biljkama da aktiviraju odbrambene mehanizme unaprijed, povećavajući njihovu šansu za preživljavanje.

Mikorize (detaljnije u poglavlju 12), simbiotske veze između gljiva i korijena biljaka, mogu poslužiti kao kanali za prenos informacija između biljaka. Biljke mogu međusobno komunicirati koristeći

mikorizalne mreže, što je oblik podzemne komunikacije posredovane gljivama koje formiraju simbiotske odnose s korijenjem biljaka. Ove mreže, poznate i kao "**drvena mreža**" (eng. *wood wide web*), omogućavaju biljkama da razmjenjuju hranjive tvari, vodu i hemijske signale. Ovaj oblik komunikacije može igrati ključnu ulogu u međusobnoj pomoći biljaka, posebno u kontekstu stresa.

Mikorizalne mreže predstavljaju složene sisteme interakcija između biljaka, korijena i mikoriznih gljiva u tlu. Ovaj koncept se odnosi na komunikaciju korijena biljaka i mikorizne gljive, te njihovu međusobnu razmjenu resursa i molekula koje se proizvode uslijed stresa. Mikorizalne mreže se stvaraju kada je više biljaka povezano putem jednog podzemnog kontinuiranog micelija (Slika 10.7). Te mreže mogu biti između biljaka iste vrste ili biljaka različitih vrsta, a ključne su za njihovu fiziologiju, rast i odbranu. Detaljan opis i interakcija i stvaranja mikorizalnih mreža dat je u poglavlju biljnih interakcija sa gljivama.

Razmjena resursa kroz mikorizalne mreže obuhvata vodu, elemente kao što su ugljik, azot i fosfor, mikronutrijente, molekule koje se oslobađaju tokom stresnih uslova te alelohemikalije (Slika 10.4).

U tom sistemu jedna biljka je donator, a druga akceptor. Interesantno je da je brzina prenosa molekula stresa veća nego brzina prenosa vode, ugljika ili nutrijenata. Biljke koje su bile napadnute patogenima i herbivorima putem mikorizalnih mreža indukuju odgovor na stres kod okolnih biljaka već u roku od šest sati.

Mikorizalne mreže utiču na ponašanje biljaka, tj. na njihove promjene u morfologiji i fiziologiji koje su izazvane različitim



stimulusima njihove sredine (svjetlost, voda, hemikalije). Uticaj prenosa resursa posredovanog mikorizalnom mrežom na ponašanje biljaka se može ilustrirati uspješnom regeneracijom monospecifičnih i mješovitih šuma.

Naime, u šumama zapadnog dijela Sjeverne Amerike, prenos ugljika, azota i vode sa starijih stabala na regenerirajuće sadnice kroz mikorizalnu mrežu je povezan sa brzim povećanjem neto stope fotosinteze, efikasnijim preživljavanjem i produktivnosti sadnica, a time i regenerativnim kapacitetom šume.

Još jedan primjer je da odbrambeni signali koji putuju kroz mikorizalnu mrežu jasno rezultiraju brzim odgovorima u ponašanju biljaka recipijenata, a to se ogleda u naglim promjenama u hemiji folijarne odbrane i otpornosti na štetočine. Bob (*Vicia faba*) na napad lisnih uši odgovorio je brzim prenosom odbrambenih signala preko mikorizalne mreže na okolne biljke graha, koje su zauzvrat reagovale proizvodnjom hemikalija koje odbijaju lisne vaši i atraktanta predatora lisnih uši.

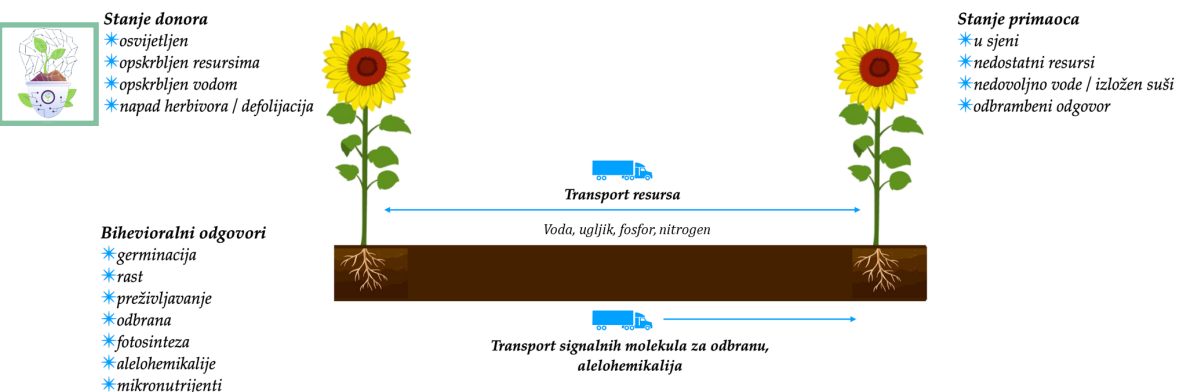
Putem mikorizalne mreže putuju i alelohemikalije što se vidi na primjeru eksperimenta sa biljkama paradajza koje su

primale više jugalona i reagovale smanjenjem rasta kada su bile povezane sa mikorizalnom mrežom u poređenju sa kontrolnim tretmanima kojima nedostaje mikorizalna mreža.

Dobar primjer su enantiomeri katehina koji se izlučuju iz korijena *C. maculosa*. Jedan enantiomer, (β)-katehin, pokazao je antibakterijske funkcije, dok je drugi enantiomer, (2)-katehin, imao jake alelopatske efekte na različite biljne vrste. Primjer alelopatrije su i parazitske biljke koje često koriste specijalizirane metabolite izlučene iz korijena kao hemijske glasnice za pokretanje razvoja invazivnih organa (haustorija) potrebnih za heterotrofni rast. Neke od najrazornijih parazitskih biljaka važnih prehrambenih kultura kao što su kukuruz, sirak, proso, riža i mahunarke pripadaju porodici Scrophulariaceae, a koje obično napadaju korijenje okolnih biljaka kako bi im uskratile vodu, minerale i esencijalne hranjive tvari.

Izlučivanje putem korijena igra i važnu ulogu u održavanju kontakta između korijena i tla u rizosferi modificiranjem biohemijskih i fizičkih svojstava rizosfere i doprinoseći rastu korijena i opstanku biljaka (Slika 10.5).

Komunikacija biljaka putem korijena je



Slika 10.4. Transport resursa

dakle višestruko značajna, jer osigurava odgovor na stres, promjene u životnoj sredini i štetočine, optimizirano korištenje resursa, održavanje ravnoteže u prirodnim ekosistemima i pomaže u očuvanju biodiverziteta.

10.3.3. Upozoravanje na opasnost

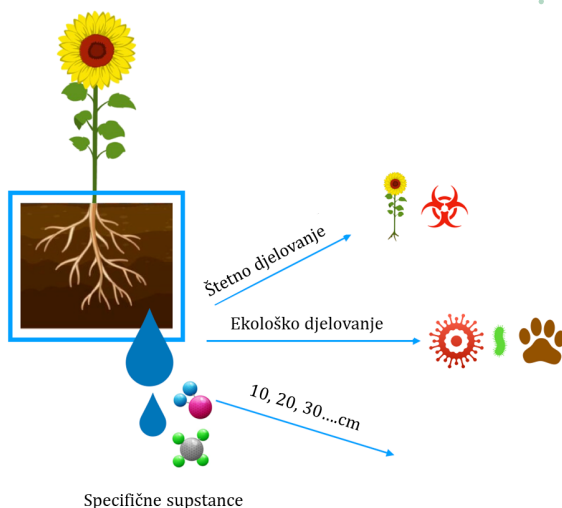
Biljke koriste različite metode za upozoravanje okolnih biljaka na opasnost, posebno kada su napadnute herbivorima. Ovi signali omogućavaju biljkama da unaprijed aktiviraju svoje odbrambene mehanizme, smanjujući štetu uzrokovanu napadima.

Kada herbivori, poput gusjenica ili lisnih vaši (biljnih vaši), grizu i oštećuju biljne listove, dolazi do mehaničkog oštećenja tkiva biljke. Oštećenje biljke izaziva aktivaciju signalnih puteva unutar biljke, uključujući puteve koji proizvode hormone stresa kao što su jasmonati i salicilna kiselina. Kao odgovor na napad, biljka počinje sintezu hlapljivih organskih spojeva. Ove hemijske reakcije

uključuju biosintetske puteve koji proizvode terpenoide, aldehide, alkohole, estere i druge spojeve. Ovi spojevi se oslobađaju iz oštećenih dijelova biljke, posebno iz listova, cvjetova ili stabljika i difundiraju u zrak. Susjedne biljke imaju specifične receptore na površini svojih listova koji mogu detektovati prisustvo VOC u zraku. Kada receptori prepoznaju VOC, aktivira se signalni put unutar susjedne biljke koji prenosi informaciju o prisustvu opasnosti.

Detekcija VOC može izazvati povećanje nivoa odbrambenih hormona poput jasmonata i salicilne kiseline unutar biljke. Ovi hormoni aktiviraju signalne kaskade koje rezultiraju promjenama u ekspresiji gena povezanih sa odbranom. Biljke počinju sintezu proteina koji inhibiraju probavne enzime herbivora, smanjujući njihovu sposobnost da probavljaju biljna tkiva (Tabela 10.4).

Proizvodnja fenolnih spojeva i tanina može učiniti biljna tkiva manje probavljivima i manje atraktivnima za herbivore. Biljke mogu povećati proizvodnju fizičkih barijera poput trihoma ili zadebljanja kutikule te dodatno pripremiti svoju odbranu na herbivore



- ☐ Eksudati korijena sadrže niz supstanci od kojih su mnoge vjerovatno specifične za pojedine vrste biljaka
- ☐ Supstance se izlučuju u rizosferu i mogu se naći u okruženju svog izvora
- ☐ Eksudati imaju ekološko djelovanje na životinje, bakterije, viruse i gljivice
- ☐ Mnoge supstance iz eksudata korijena jedne biljke su štetne za druge biljke



Slika 10.5 Karakteristike i djelovanje eksudata korijena

Primjer komunikacije između biljaka kukuruza: biljke kukuruza koriste emisiju VOC-a kao sredstvo za komunikaciju kako bi upozorile susjedne biljke na napad gusjenica. Kada gusjenice napadnu biljku kukuruza, one oštećuju tkivo biljke dok se hrane listovima. Oštećenje tkiva aktivira signalne puteve unutar biljke, uključujući puteve koji proizvode jasmonate i druge signalne molekule.

Kao odgovor na oštećenje, biljka kukuruza sintetizira i oslobađa specifične VOC, uključujući (Z)-3-heksenal, (Z)-3-heksenol, linalool, β -farnesen i druge spojeve. Ovi spojevi se oslobađaju u zrak i mogu se širiti na susjedne biljke. Susjedne biljke kukuruza detektuju prisustvo VOC u zraku.

Specifični receptori na listovima ovih biljaka prepoznaju ove spojeve. Detekcija VOC aktivira unutrašnje signalne puteve u susjednim biljkama, uključujući puteve koji povećavaju sintezu odbrambenih spojeva. Kao odgovor na signalne molekule, susjedne biljke povećavaju proizvodnju odbrambenih spojeva poput proteinaznih inhibitora, fenolnih spojeva i terpenoida. Biljke također

mogu pojačati fizičke barijere, kao što su zadebljanje kutikule i povećanje broja trihoma.

Susjedne biljke su time unaprijed pripremljene za napad herbivora, čime se smanjuje šteta koju herbivori mogu prouzrokovati. Biljke koje su unaprijed aktivirale svoje odbrambene mehanizme manje su atraktivne za herbivore, što može smanjiti populaciju herbivora i pritisak na cijelu zajednicu biljaka.

10.3.4 Komunikacija u biljnim populacijama - Pando

Pando, poznat kao najveći klon biljaka na svijetu, predstavlja jedinstveni ekosistem koji se prostire na oko 43 hektara u državi Utah, SAD. Riječ je o klonu tremuloidnih jasika (*Populus tremuloides*), koje dijele zajednički korijenski sistem i funkcionišu kao jedinstveni organizam.

Ova šuma, sačinjavajući na desetine hiljada stabala, stara je možda čak 80.000 godina, iako se procjene o starosti razlikuju.

Tabela 10.4 Primjeri signalizacije upozorenja okolnim biljkama i njihov odgovor

Vrsta biljke	Herbivor	Emitovani VOC	Tip signala koji se emituje	Odgovor susjednih biljaka	Rezultati
<i>Solanum lycopersicum</i>	<i>Tuta absoluta</i>	Jasmonati	Povećana proizvodnja trnova	Listovi postaju bodljikavi i manje privlačni za herbivore	Smanjena šteta od herbivora, brži odgovor na napad
<i>Malus domestica</i>	<i>Eriosoma lanigerum</i>	Etilen	Ubrzano starenje listova	Listovi postaju manje hranjivi	Smanjena populacija
<i>Pinus spp.</i>	<i>Dendrolimus pini</i>	Terpenoidi	Ometanje herbivornih feromona	Herbivori imaju poteškoća u pronalaženju hrane i parnjaka	Smanjena populacija herbivora

Pando je nastao vegetativnim razmnožavanjem, pri čemu jedno sjeme inicira rast, a potom biljka širi podzemne izdanke koji izbijaju na površinu kao stabla.

Ovaj proces omogućava klonu da opstane hiljadama godina, čak i kada pojedina stabla uginu, jer korijenski sistem ostaje aktivan i kontinuirano proizvodi nova stabla.

10.3.4.1. Komunikacija putem korijena u Pando šumi

Komunikacija među biljkama putem korijena predstavlja temeljni mehanizam kojim biljke dijele resurse, informacije i reaguju na promjene u životnoj sredini. Kod Pando šume, koja je primjer najvećeg klonskog organizma na svijetu, ovaj proces je posebno značajan jer omogućava da hiljade stabala funkcioniraju kao jedan jedinstven organizam.

Pando šuma dijeli zajednički korijenski sistem koji povezuje sva stabla unutar klona (Slika 10.6). Ovaj sistem omogućava direktnu razmjenu resursa i signala između stabala. Kada jedno stablo pretrpi stres, poput suše, oštećenja ili napada patogena, signali o ovom stanju prenose se kroz korijene do susjednih stabala. Ova signalizacija omogućava ostalim dijelovima klona da unaprijed aktiviraju odbrambene mehanizme ili adaptiraju svoje fiziološke procese kako bi smanjili štetu.

Korijeni također djeluju kao kanali za dijeljenje resursa. Na primjer, u periodima suše, stabla koja imaju pristup vodi redistribuiraju je prema dijelovima šume gdje su uslovi nepovoljniji. Ova sposobnost dijeljenja resursa ključna je za preživljavanje cijelog klona, posebno u stresnim uslovima. Redistribucija se ne ograničava samo na

vodu; ugljik proizveden fotosintezom također se prenosi kroz korijenski sistem, pružajući energiju dijelovima šume sa slabijom fotosintetskom aktivnošću.

Biljke komuniciraju putem hemijskih spojeva koji se prenose kroz korijenski sistem. Ovi spojevi uključuju hormone poput salicilne i jasmonične kiseline, koji služe kao alarmni signali. Kada jedno stablo prepozna prijetnju, poput napada herbivora, ono emituje ove signale kroz korijenski sistem kako bi upozorilo druga stabla. Upozorena stabla mogu unaprijed sintetizirati odbrambene spojeve (toksine ili proteine inhibitore), čime se smanjuje šteta od predatora.

Ova vrsta signalizacije također pomaže u regulaciji rasta. Kada stabla dijele zajednički prostor, korijenski signali mogu pomoći u koordinaciji njihove konkurencije za resurse. Na primjer, emisija specifičnih hemikalija može inhibirati rast korijena susjednih biljaka, čime se smanjuje konkurencija u gusto naseljenim dijelovima šume.

Osim hemijskih spojeva, biljke koriste električne signale za brzo prenošenje informacija kroz korijene. Ovi signali omogućavaju trenutnu reakciju na stresne uslove. Kada je dio korijenskog sistema oštećen ili izložen neprijateljskoj životnoj sredini, električni impulsi se prenose kroz tkiva korijena, aktivirajući brze fiziološke promjene u nepogođenim dijelovima biljke.

Električni signali često djeluju u kombinaciji sa hemijskim signalima. Dok električni impulsi omogućavaju trenutnu reakciju, hemijski signali osiguravaju dugoročnu koordinaciju. Ova sinergija omogućava biljkama poput jasike da efikasno upravljaju resursima i brane se od prijetnji.



Korijenski sistemi biljaka često su povezani sa mikrobnim zajednicama koje uključuju simbiotske gljive (mikorize) i bakterije. Ove zajednice povećavaju sposobnost biljaka da apsorbiraju hranjive tvari i vodu, ali također igraju ulogu u signalizaciji. U Pando šumi, mikrobi doprinose jačanju otpornosti klona na stresove. Kada mikrobi detektuju promjene u životnoj sredini, poput prisustva patogena, oni mogu emitovati signale koji aktiviraju odbrambene mehanizme biljaka. Ovo dodatno osigurava preživljavanje cijelog klona.

Pando šuma koristi ove oblike komunikacije za koordinaciju rasta i odgovora na stresne uslove. Kada jedno stablo doživi herbivorski stres, signalizacija kroz korijenski sistem omogućava drugim stablima da pojačaju odbrambene mehanizme.

Također, mladi izdanci, koji su vitalni za regeneraciju klona, dobijaju resurse od

starijih dijelova korijenskog sistema, što omogućava njihov rast i opstanak.

10.3.4.2 Komunikacija Pando stabala

Komunikacija među stablima, posebno u kontekstu šuma poput Pando klona, fascinantna je proces koji uključuje složene hemijske, fizičke i električne mehanizme. Ova komunikacija omogućava stablima da dijele informacije o stresovima, resursima i promjenama u životnoj sredini, čime se koordinira odgovor cijelog ekosistema na izazove. Kod Pando šume, gdje su stabla genetski identična i povezana zajedničkim korijenskim sistemom, međusobna komunikacija stabala igra ključnu ulogu u održavanju zdravlja i otpornosti cijelog klona.

Stabla koriste hlapljive organske spojeve (VOC) kako bi međusobno razmjenjivala informacije o stresnim uslovima. Kada jedno



Slika 10.6 Pando šuma



stablo osjeti prijetnju, poput napada herbivora, ono ispušta specifične VOC u atmosferu. Ovi spojevi dosežu susjedna stabla, koja zatim aktiviraju vlastite odbrambene mehanizme. Na primjer, stabla pod herbivorskim stresom ispuštaju metil-salicilat, koji potiče susjedne biljke da sintetiziraju toksine ili pojačaju produkciju fizičkih barijera, poput debele kore. Ova vrsta signalizacije omogućava stablima da brzo reaguju na prijetnje i smanje potencijalnu štetu za cijeli ekosistem.

Stabla koja se međusobno dodiruju kroz krošnje ostvaruju fizičku povezanost koja omogućava razmjenu signala. Kada krošnje dođu u kontakt, mehanički stres izazvan dodiranjem može stimulirati emisiju VOC ili promjene u rastu. Osim toga, dodir krošnji može poslužiti kao način regulacije raspodjele svjetlosti, pri čemu stabla usklađuju rast kako bi optimizirala fotosintezu i smanjila konkurenciju. Kod Pando klona, gdje su stabla genetski identična, ova fizička povezanost dodatno pomaže u održavanju harmonije u cijelom klonu.

Električni impulsi koji se prenose kroz provodna tkiva stabala omogućavaju izuzetno brzu komunikaciju. Kada je dio stabla oštećen, poput grane ili lista, električni signali putuju vaskularnim sistemom do drugih dijelova biljke, signalizirajući potrebu za odbrambenim mjerama. Ovi impulsi često se kombiniraju s hemijskim signalima kako bi se osigurao dugotrajan odgovor. U Pando šumi, električna signalizacija pomaže stablima da brzo koordiniraju reakcije na stresne uslove, omogućavajući cijelom klonu da efikasno odgovori na promjene u životnoj sredini.

Pando šuma nije samo biološki fenomen već i ključni dio ekosistema s ogromnim ekološkim značajem. Kao ključna vrsta, jasika podržava biodiverzitet pružajući stanište za brojne biljke, životinje i mikroorganizme. Šuma stabilizira tlo, smanjujući eroziju, i pomaže u regulaciji hidroloških ciklusa u regiji. Pando šuma ima značajnu ulogu u sekvencijaciji ugljika, čime doprinosi borbi protiv klimatskih promjena. Njena biomasa skladišti velike količine ugljika iz atmosfere, što pomaže u smanjenju efekta staklene bašte.



Sažetak – Biljne interakcije i adaptacije na druge biljke

Biljke u prirodnim staništima međusobno djeluju kroz složene interakcije, poznate kao koakcije, koje se odvijaju unutar biljnih zajednica. Ove interakcije mogu biti neposredne, kroz fizički kontakt ili hemijske uticaje, ili posredne, preko izmjena uslova životne sredine poput svjetlosti, vlage i hranljivih tvari. Takvi odnosi utiču na ekološke niše biljaka i određuju njihovu distribuciju i uspješnost u zajednici. Neposredne koakcije uključuju direktne odnose, poput simbioze, parazitizma ili alelopatije, gdje biljke izlučuju hemijske supstance koje inhibiraju ili stimuliraju druge biljke. Ovi odnosi oblikuju dinamiku zajednice i omogućavaju ekološku ravnotežu. Posredne koakcije nastaju kada biljke mijenjaju resurse sredine kroz svoje životne procese, što direktno utiče na druge vrste. Na primjer, biljke koje intenzivno troše vodu ili hranjive tvari mogu izazvati kompeticiju, gdje uspješniji konkurenti nadjačavaju slabije. Kompeticija je jedan od najvažnijih oblika interakcije, gdje biljke sa sličnim zahtjevima za resurse, poput svjetlosti, vode i hranljivih tvari, ulaze u sukob za njihovo korištenje. Takmičenje može biti intraspecifično, unutar iste vrste, ili interspecifično, između različitih vrsta. Kompeticija je često intenzivna u staništima sa ograničenim resursima, gdje dominantne vrste razvijaju adaptacije za brži rast, bolju apsorpciju nutrijenata i efikasnije korištenje svjetlosti. Primjeri uključuju biljke poput brzorastućih heliofita, koje zauzimaju prostor i ostavljaju manje resursa za sporije vrste, što dovodi do njihovog potiskivanja.

Alelopatija je specifičan vid kompeticije gdje biljke izlučuju hemijske spojeve, alelohemikalije, koji mogu inhibirati rast i razvoj susjednih biljaka. Ove hemikalije se oslobađaju putem korijena, listova, stabljika ili tokom razgradnje biljnih ostataka. Na primjer, biljke roda *Juglans* luče juglon, koji ometa respiraciju i rast osjetljivih biljaka poput paradajza. Ovaj fenomen može biti pozitivan, stimulirajući rast drugih biljaka, ili negativan, inhibirajući konkurente. Alelopatija igra važnu ulogu u regulaciji konkurencije i oblikovanju ekosistema. Osim kompeticije, biljke mogu ulaziti u pozitivne interakcije poput facilizacije, gdje jedna biljka pomaže drugoj, smanjujući fiziološki stres ili obogaćujući tlo hranljivim tvarima. Na primjer, velike biljke štite manje od jakog sunčevog zračenja u sušnim područjima. Komenzalizam je interakcija gdje jedna vrsta ima koristi, dok druga nema štete ni koristi. Epifiti, poput mahovina i lišajeva, koriste stabla kao podlogu, dok stabla ostaju nepromijenjena. Ovi odnosi su ključni za biodiverzitet, jer omogućavaju koegzistenciju biljaka na ograničenom prostoru. Biljne interakcije oblikuju strukturu i funkciju ekosistema. Kompetitivni uspjeh biljaka zavisi od morfoloških i fizioloških osobina, poput brzine rasta, otpornosti na stres i sposobnosti regeneracije. Ovi procesi omogućavaju razvoj dominantnih vrsta, koje određuju karakteristike zajednica. U šumskim ekosistemima, konkurencija za svjetlost između drvenastih vrsta rezultira sukcesijama koje favorizuju adaptirane vrste, dok alelopatski efekti smanjuju prisustvo invazivnih biljaka. Istovremeno, pozitivne interakcije kao što su facilizacija i komenzalizam povećavaju otpornost ekosistema na stres i podržavaju raznovrsnost vrsta.

Biljke mogu predstavljati veoma važna staništa mnogobrojnim mikroorganizmima. Dijelovi biljaka kao što su listovi, stabljike, cvjetovi, pupoljci, sjeme, plodovi i korijenje predstavljaju specifično stanište za mikroorganizme. Ovi mikroorganizmi uključuju bakterije, gljive i viruse, pri čemu su bakterije brojčano najzastupljenije mikrobnе zajednice na biljkama. Mikroorganizmi se na biljkama nalaze kao **endofiti** (unutar biljnog tkiva) i **epifiti** (na površini biljke).

Eukariotska mikrobiota na biljkama uključuje filamentozne gljive, kvasce, alge, protozoe i nematode, ali su prema brojnosti manje zastupljeni od prokariota. Na primjer, rizosfera može sadržavati po gramu korijena od 10^6 do 10^9 bakterija, 10^7 aktinomiceta, 10^5 - 10^6 gljiva, 10^3 algi i 10^2 - 10^3 protozoa. Bakteriofagi i virusi također mogu biti članovi ovih zajednica, iako u rizosferi nisu detaljno istraženi, a njihova brojnost u tlu se kreće od 10^8 do 10^9 po gramu tla. Zajednički naziv za bakterije, arheje i gljive koje se nalaze u ili na određenom dijelu biljke je **biljni mikrobiom**.

Bakterije koje se nalaze na biljkama različito djeluju na zdravlje, genotipske i fenotipske karakteristike biljke te filogeniju. Ove bakterije su obično članovi složenih mikrobnih zajednica. Većina do sada provedenih naučnih studija bila je usmjerena prema fitopatogenim, dijazotrofnim mikroorganizmima (azot-fiksatori) i fitosimbiotima, a zahvaljujući

sekvenciranju gena ribozomalne RNK kao načina da se detektuju i nekultivabilni mikroorganizmi u staništu, započeto je novo poglavlje u istraživanju diverziteta biljnog mikrobioma. Jasno je da mnogi mikroorganizmi u asocijaciji sa biljkama mogu imati funkcije koje su od velike poljoprivredne ili ekološke važnosti. Istraživanja strukture, dinamike mikrobnih zajednica, interakcije biljaka i mikroorganizama doživjelo je ekspanziju razvojem metagenomskih analiza.

Cilj ovog poglavlja knjige je da pruži prikaz bakterija koje naseljavaju površinu i unutrašnjost nadzemnih dijelova biljaka, uključujući stablo, listove, cvjetove i plodove. Nadalje, poglavlje se bavi i biljno-bakterijskim interakcijama.

11.1. Biljka kao stanište za bakterije

Mikroorganizmi se nalaze u svim dijelovima biljnih organa. Biljke pružaju širok spektar staništa koja podržavaju rast mikroorganizama. To uključuje mjesta koja su vlažna i bogata hranjivim materijama te su stoga idealna za poticanje bakterijskog rasta, kao i mjesta koja su siromašna nutrijentima ili izložena nepovoljnim uslovima sredine.

Na površini sjemena, korijena, listova i plodova česta je prisutnost različitih zajednica mikroorganizama, dok se manji



broj mikroorganizama nalazi na cvjetovima, stabljikama, u vaskularnom tkivu i u međućelijskim prostorima. Svaka biljka ima različite mikroorganizme što zavisi od mnogih faktora kao što su vrsta biljke, tip tla, biotički i abiotički faktori itd.

Spermosfera je uska zona tla na površini sjemena i često se proteže od 1 do 10 mm površine tog sjemena. Aktivnost mikroorganizama se pojačava klijanjem sjemena kada se oslobađaju nutrijenti koji podržavaju njihov rast. Oslobađanje hranljivih tvari najintenzivnije je u dijelu klicinog korijenka odnosno radikule. Interakcija između sjemena i mikroorganizama može pospješiti ili inhibirati klijanje sjemena.

Mikroorganizmi spermosfere učestvuju u kolonizaciji rizosfere i filosofe kroz vertikalnu disperziju što je značajno za kasniji razvoj biljaka. Iako spermosfera ima veliki uticaj na rast i razvoj biljaka ona je kompleksnija za proučavanje, u poređenju sa rizosferom i filosofom, zbog kratkog vremena klijanja sjemena, malog prostornog opsega spermosfere i manjeg broja mikroorganizama.

Rizosfera se može definisati kao biološki najaktivnija zona tla koja okružuje korijenov sistem biljaka i nalazi se direktno pod uticajem izlučevina korijena. Brojne interakcije u rizosferi odvijaju se između korijenja, minerala, organskih spojeva, otopljenih tvari, plinova i (mikro) organizama koje utiču na biogeohemijsko kruženje elemenata, rast biljaka i njihovu toleranciju na abiotske i biotske faktore. Rast korijena mijenja fizička i hemijska svojstva tla, uključujući mineralni i organski sadržaj, sadržaj vode, pH vrijednost, salinitet itd. U ovoj zoni korijen izlučuje eksudate,

odnosno komponente male molekulske mase koje se oslobađaju tokom normalnog metabolizma ćelija korijena biljke. Dalje se oslobađaju i korijenovi sekreti koji obuhvataju komponente manje ili veće molekulske mase koje izlučuje korijen i komponente koje se oslobađaju tokom liziranja ćelija korijena.

Razgradnjom organskih tvari u tlu i biljnim izlučivanjem nastaju organske kiseline, aminokiseline, šećeri i drugi spojevi koji djeluju na rast postojećih populacija mikroorganizama te aktiviraju razvoj novih populacija korisnih mikroorganizama. Tokom rasta korijena periferne ili granične ćelije luče velike količine sluzi za podmazivanje korijena pa su stoga glavni izvor sluzi i lizata za mikrobne zajednice u rizosferi. Sam vrh korijena obično ne sadrži mikroorganizme zbog intenzivnog rasta što sprečava kontinuirano prisustvo bakterija na vrhu korijena.

Nasuprot tome, područje između korijenske kapice i korijena podržava rast velikog broja mikrobnih zajednica. Epidermalne ćelije u ovome regionu izlučuju dodatne eksudate i sekrete tokom ćelijske diobe, produžavanja i diferencijacije u korijenske dlake. Bočni korijeni koji se pojavljuju pospješuju oslobađanje još više nutrijenata putem lize biljnih ćelija.

Zbog difuzije hranljivih tvari prema vani i kretanja soli i minerala prema unutrašnjosti biljke tokom procesa transpiracije, nastali hemijski gradijenti oko korijena stvaraju uslove za rast različitih mikrobnih zajednica. Korijenje u razvoju općenito podržava brzorastuće mikroorganizme poput bakterija, dok zreli korijen podržava sporije rastuće mikroorganizme poput gljivice i aktinomiceta.

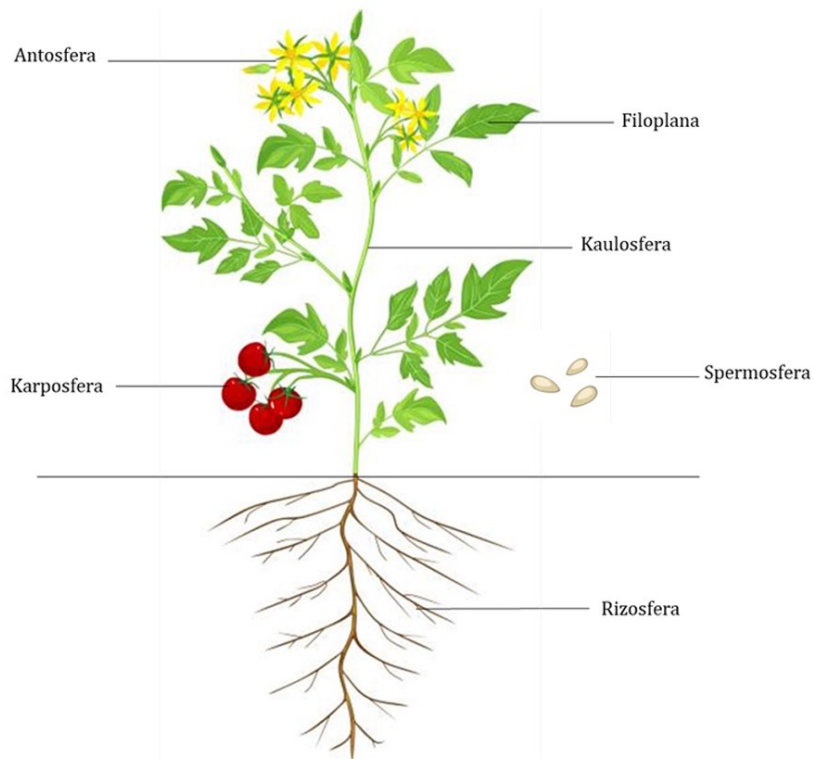


Filosfera obuhvata površinu i unutrašnjost nadzemnih dijelova biljaka, uključujući stablo, listove, cvjetove, plodove i polen. Može se slobodno reći da je filosfera veoma dinamičan ekosistem gdje je interakcija mikroorganizama i biljke domaćina veoma intenzivna te djeluje na oblikovanje veoma specifične mikrobne zajednice. Filosfera se dalje dijeli na *kaulosferu* koja obuhvata površinu stabljike i *filoplanu* koja obuhvata površinu listova. Površine cvjetova, sjemeni i plodova označavaju se kao: *antosfera*, *spermosfera* i *karposfera* (Slika 11.1).

Procjenjuje se da ukupna biomasa filosfere čini oko 60% ukupne biomase na Zemlji, što je čini jednim od najvećih mikrobni staništa. U filosferi su najbrojnije bakterije, ali su prisutne i filamentozne gljive, kvasci, protisti, arheje i virusi. Za razliku od rizosfere, mikroorganizmi filosfere su

izloženi fluktuacijama temperature, nepovoljnim uslovima sredine kao što su UV zračenje, smanjena dostupnost vode i nutrijenata, te u slučaju poljoprivrednih kultura često i primjeni hemijskih sredstava. Nadalje, na mikroorganizme u filosferi djeluju i promjene tokom fenoloških faza jednogodišnjih i višegodišnjih biljaka, koje podrazumijevaju i odbacivanje listova, pa se filosfera može smatrati efemernom sredinom gdje se rast mikroorganizama nalazi pod uticajem različitih faktora.

Za razliku od rizosfere, gdje je zastupljeno oko 10^9 bakterija po gramu korijena, na površini listova brojnost mikroorganizama je manja te je prisutno oko 10^7 bakterija po gramu lista iako brojnost uveliko varira u zavisnosti od biljne vrste, fiziologije, starosti biljke te uslova sredine. Istraživanja diverziteta mikroorganizama filosfere su



Slika 11.1 Podjela filosfere na: antosferu, filoplanu, kaulosferu, karposferu i spermosferu



doživjela ekspanziju sa razvojem metagenomskih tehnika. U prethodnoj deceniji su metagenomskim pristupom istraživani mikrobiomi u različitim životnim sredinama, ali je fokus uglavnom bio na tlu i rizosferi. Kako je već rečeno, članovi mikrobiote koji borave na površini filosfere nazivaju se epifiti, dok članovi mikrobiote koji borave unutar tkiva filosfere, bilo u međustaničnom prostoru (apoplast) i/ili unutar biljne ćelije, nazivaju se endofiti. Međutim, isti mikroorganizam može ujedno biti i epifit i endofit zauzimajući obje niše. Većina istraživanja je usmjerena na mikroorganizme od ekonomskog značaja, ali većina mikroorganizama filosfere zapravo su komensali. To znači da ovi mikroorganizmi nemaju očite pozitivne ili negativne efekte na zdravlje biljke. Međutim, novija istraživanja pokazuju da mogu imati korisne ili štetne posljedice na zdravlje biljke. Smatra se da ovi mikroorganizmi imaju značajnu ulogu u ciklusu kruženja elemenata te da mogu imati pozitivno djelovanje na rast biljke kao promotori rasta ili biofertilizatori, a učestvuju i u odbrani biljke od fitopatogena.

Bakterijske zajednice filosfere dominantno sačinjavaju pripadnici filuma Proteobacteria, a zatim i vrste iz filuma Actinobacteria, Bacteroidetes i Firmicutes. Sastav bakterijskih zajednica zavisi od biljke domaćina i brojnih drugih faktora, ali je utvrđeno da su predstavnici klase α -Proteobacteria predominantni i opšteprisutni u mikrobiomu filosfere. Rodovi *Methylobacterium* i *Sphingomonas* su najčešći unutar pomenute klase. Pored α -Proteobacteria, nekada se i vrste rodova *Pseudomonas* i *Pantoea* iz klase γ -Proteobacteria detektuju kao dominantne u bakterijskim zajednicama filosfere.



Cvjetovi i plodovi predstavljaju jedinstvena staništa za rast mikroba. Cvjetovi su kratkotrajni, ali sadrže nektar bogat šećerom (npr. 10-50% saharoze) i privlačni su insektima koji su odlični vektori mikroorganizama. Voće uglavnom ima debelu kutikulu, što ograničava vlažnost i dostupnost hranjivih tvari na površini ploda.

Endofitska mjesta obuhvataju unutrašnjost biljnih tkiva. Endofitske bakterije koje koloniziraju biljku obično se nalaze u međućelijskim ili apoplastičnim prostorima i nalaze se u pozitivnoj interakciji sa svojim domaćinom. Međućelijski zračni prostori čine značajan dio biljnog tkiva unutar korijena i listova. Na primjer, prostor između kortikalnih ćelija korijena može činiti čak 30% zapremine, a između ćelija mezofila lista čak i do 70% zapremine lista. Mikroorganizmi koji dospiju u ove međućelijske regije suočavaju se s odbrambenim odgovorima biljaka, koji se pokreću kada su bakterije u blizini biljnih ćelija. Bakterije na endofitskim mjestima imaju lakši pristup hranjivim tvarima i vodi u poređenju sa bakterijama koje se nalaze na površini biljke.

Ove bakterije su, u principu, zaštićenije od promjena sredine u odnosu na filosferu i od intenzivne konkurencije za hranjive tvari karakteristične za rizosferu. Bakterije u biljke ulaze na mjestima epidermalnog oštećenja, putem bočnog korijena ili putem radikule, kroz prirodne otvore kao što su stome, hidatode, nektartode i kroz zaraženo sjeme. Neke simbiotske bakterije su razvile sofisticirane mehanizme ulaska koji uključuju usmjeravanje biljke da formira kanal, nazvan infektivna nit, koji potiče prodiranje bakterija u biljno tkivo.

Vaskularna tkiva biljaka (ksilem i floem) omogućavaju transport vode i hranjivih materija. Ova tkiva se protežu kroz čitavu biljku, povezujući korijen, s listovima. Također, vaskularna tkiva osiguravaju snabdijevanje organa zaduženih za rast, reprodukciju i skladištenje, čime omogućavaju cjelokupno funkcionisanje biljke. Ksilem i floem predstavljaju karakteristična staništa za mikrobnu kolonizaciju.

Pojedini bakterijski kolonisti mogu živjeti samo od hranjivih tvari koje se nalaze u ksilemu. Ovi izbirljivi mikroorganizmi pokazuju vrlo složene zahtjeve za rastom što ukazuje na visok stepen adaptacije na ovo specifično stanište. Drugi mikroorganizmi za svoj rast koriste hranjive tvari koje se oslobađaju ropadanjem pojedinačnih ćelija.

Pore na sitastim pločama floema, promjera od 1 do 15 μm , omogućavaju nesmetan transport tvari između ćelija, pri čemu su dovoljno velike da omoguće i prolaženje bakterija. Bakterije koje koloniziraju floem su visoko adaptirane ovom staništu, što dokazuje i niska stopa uzgoja ovim mikroorganizama u laboratorijskim uslovima.

Također, za floem je jedinstveno prisustvo **fitoplazmi**. Kod biljnih organizama fitoplazme se uglavnom nalaze u elementima floema, uključujući i sitaste cijevi bez jedra i nezrele floemske ćelije koje sadrže jedro. Fitoplazme, biljni patogeni prenosivi insektima, imaju jedinstvenu biologiju među biljnim patogenim bakterijama, jer se za svoj opstanak u prirodi repliciraju unutar dva različita domaćina – biljakama i insektima. Glavna karakteristika vektora koji prenose ove patogene mikroorganizme je mogućnost da se hrane sokom iz floema.

Bakterije dobijaju pristup tkivu ksilema na različite načine, uključujući stome ili hidatode u listovima, kroz mjesta bočnog izbijanja korijenjaka u korijenu, povredama ili pak insektima koji se hrane ksilemom. Nasuprot tome, bakterije dopijevaju u floem prvenstveno vektorima kao što su insekti koji se hrane floemom ili eventualno oštećenjem stabljike prilikom cijepjenja, odnosno proizvodnje sadnica.

11.2. Endofitske bakterije

U endofite najčešće se ubrajaju endofitske bakterije i gljive koje koloniziraju inter ili intracelularne dijelove zdravog biljnog tkiva bez nanošenja značajne štete domaćinu. Ovi mikroorganizmi se nalaze unutar tkiva, stabljike ili listova biljke. Stoga se mogu izolovati iz korijena, listova, stabljika, cvjetova i plodova.

Endofitizam se definiše kao sposobnost mikroorganizama da prodru u tkivo biljaka te da ostvare interakcije sa biljkom u vidu komensalizma ili mutualizma.

Komensalizam je takav vid asocijacije u kojoj npr. mikroorganizam ima koristi, a biljka niti štete niti koristi od te zajednice. Sa druge strane **mutualizam** je vid asocijacije u kojoj i mikroorganizam i biljka imaju koristi od zajedničkog života. Stoga je bakterijski endofit mikrob koji živi u zajednici sa biljkom te formira međućelijsku biotrofnu asocijaciju bez vidljivih simptoma na biljkama. U biljnom tkivu se nalazi od 10^2 do 10^4 živih endofitskih bakterija po gramu biljnog tkiva.

Bakterijski endofiti aktivno koloniziraju biljno tkivo, uspostavljaju doživotne prirodne asocijacije i generalno nisu



specifični za određeni biljni organ. Endofiti mogu kolonizirati biljku pri čemu koriste nutrijente od biljke, ali zauzvrat je mogu štiti od patogenih mikroorganizama ili insekata. Endofitne bakterije mogu živjeti i u simbiozi sa biljkama i stimulirati biljni rast kao što su bakterije promotori rasta biljaka. Povećavaju biljni rast tako što učestvuju u procesu kruženja hranjivih tvari i minerala kao što su azot i fosfor. Mogu uticati na rast direktnim djelovanjem (sniženje razine etilena u biljci i dr.) ili indirektno kao što je proizvodnja antibiotika, proizvodnja biokontrolnih agenasa i degradacija ksenobiotika itd.

Ove bakterije su aktivne u solubilizaciji fosfata, proizvodnji indol sirćetne kiseline i siderofora. Niz drugih korisnih djelovanja na rast biljaka koji se pripisuju endofitnim bakterijama su osmotska adaptacija, modifikacija morfologije korijena i pojačani unos minerala. Endofiti mogu značajno djelovati i na adaptibilnost biljaka, jer povećavaju toleranciju biljke na stres te povećavaju otpornost biljke na fitopatogene mikroorganizme, a štite biljku i od insekata, nematoda i herbivora.

Bakterijski endofiti koloniziraju veliki broj biljaka, ali s obzirom da ne izazivaju simptome na domaćinu mogu se otkriti npr. izolacijom na mikrobiološkim podlogama. Izoliraju se iz blago površinski dezinficiranog biljnog tkiva ili ekstrahuju iz unutrašnjeg biljnog tkiva. U grupu bakterijskih endofita ne spadaju one bakterije povezane sa latentnim infekcijama i/ili kolonizacijom ostarjelog biljnog tkiva kada se javljaju makroskopski znaci bolesti. Endofitne bakterije razlikuju se od tranzitornih mikroorganizama koji se ne zadržavaju dugo na biljci. Jedan biljni domaćin može imati i do nekoliko stotina

vrsta endofita, ali među njima barem jedna od tih vrsta pokazuje visoku specifičnost za biljnog domaćina.

Najčešće izolovane endofite spadaju u filume Proteobacteria, Firmicutes, Actinobacteria i Bacteroidetes kao što su rodovi *Bacillus*, *Enterobacter*, *Serratia*, *Stenotrophomonas* i fluorescentni izolati roda *Pseudomonas*. Pojedini izolati, koji pokazuju obećavajuće nivoe kolonizacija i postojanost u raznim agronomskim usjevima, su npr. neke vrste iz rodova: *Cellulomonas*, *Curtobacterium* i *Microbacterium*.

Gljive su najrasprostranjeniji živi organizmi na Zemlji. Endofitne gljive su važna komponenta, sveprisutne su i javljaju se u svim poznatim biljkama, uključujući široki spektar domaćina u raznim ekosistemima te stoga igraju važnu ulogu u prirodnoj životnoj sredini.

Endofitne gljive koloniziraju živo biljno tkivo bez izazivanja negativnih učinaka. Povećavaju biljni rast tako što učestvuju u cirkulaciji hranjivih tvari i minerala kao što su azot i fosfor. Također, omogućuju aktivnost solubilizacije fosfata, proizvodnju indol sirćetne kiseline i proizvodnju siderofora itd.

11.3. Epifitske bakterije

Prema nekim definicijama epifite (grč. *epi* – na; *phyton* – biljka) su bakterije koje su sposobne razmnožavati se na biljnim površinama, koje su jedno od najvažnijih staništa za rast mikroba. Za razliku od onih koje se smatraju endofitnim bakterijama, epifiti se mogu ukloniti sa listova pranjem, UV zračenjem ili hemijskim sredstvima. Bakterije povezane sa listom nazivaju se



filobakterije, dok se termin **rizobakterije** koristi za označavanje bakterija koje su povezane sa korijenom. Glavni izvor inokuluma i kolonizacije epifitskim bakterijama su tlo i zrak. Na ove mikroorganizme djeluju nepovoljni uslovi novog okruženja, uključujući dostupnost vode, izloženost sunčevom UV zračenju i ograničena dostupnost nutrijenata.

Da bi se adaptirali na ovu promjenjivu sredinu, mikroorganizmi moraju razvijati različite strategije, kao što je proizvodnja fotoprotektivnih pigmenata za zaštitu od štetnih efekata UV zračenja ili lučenje polisaharida kako bi se spriječilo isušivanje zbog nedostatka vode.

Epifitski mikrobi mogu uticati na zdravlje prirodnih biljnih populacija i poboljšati kvalitet i produktivnost poljoprivredno važnih usjeva. Poznato je da filoferske bakterije stimuliraju rast biljaka i mogu potisnuti ili stimulirati kolonizaciju tkiva biljnim patogenim mikroorganizmima.

Odnos epifitskih mikroba sa biljkom domaćinom varira od biljke do biljke, uslova sredine, lokacije listova i hemijskog sastava kutikule. Nadalje, zavisi od prisustva lisnih nerava, stoma i površinskih dodataka, uključujući trihome i hidatode.

Ovi faktori modificiraju dostupnost nutrijenata mikrobnj populaciji. Svi ovi mikrobi zavise od hranljivih tvari koje biljke luče za rast i razvoj. Glavni izvor hranljivih tvari na površini lista su biljni fotoasimilati koji hidrofobno difundiraju kroz kutikulu koja oblaže epidermalne ćelije lista. Interakcija epifitskih bakterija s biljkama je korisna, jer mogu da inhibiraju biljne patogene bakterije i gljive od globalnog značaja.

Tako, na primjer *Erwinia herbicola*, epifitska bakterija koja kolonizira lisnu površinu riže snižava pH lista riže i tako otežava rast patogene bakterije *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. Ova sposobnost čini je snažnim biokontrolnim agensom. Nadalje, ovi epifiti štite biljku od mraznih ozljeda koje se smatraju ozbiljnim abiotičkim stresom u mnogim područjima umjerenog pojasa.

11.4. Interakcije biljaka sa bakterijama

Prokarioti povezani sa biljkama mogu se grupirati na osnovu njihove interakcije sa biljkom domaćinom. Bakterije za koje nije poznato da djeluju na biljku, barem direktno, mogu se svrstati u **komensale**, one bakterije koje blagotvorno djeluju na biljke nazivaju se **mutualistima** te ukoliko je prisutno štetno djelovanje na biljku takvi mikroorganizmi se nazivaju **patogeni** ili **paraziti**.

Na primjer, jedna vrsta mikroorganizma može koristiti hranjive tvari koje biljka oslobađa pasivno, druge vrste mogu izazivati aktivno oslobađanje nutrijenata, ali bez vidljivog uticaja na biljnog domaćina, a neki mikroorganizmi induciraju oslobađanje nutrijenata i uzrokuju blago, ali uočljivo smanjenje kondicije domaćina.

Jedan organizam može biti komensal na jednom biljnom domaćinu, a patogen na drugom ili komensal duži period prije nego što ispolji patogeno djelovanje. Vjerovatno je da sve bakterije u asocijaciji sa biljkama ispoljavaju komensalizam sa domaćinom u toku neke faze životnog ciklusa.



11.4.1. Simbiotski azot-fiksatori

Anorganski azot, u prirodi je, u gasovitom stanju, prisutan u velikim količinama u atmosferi. Međutim, mali broj organizama ga može koristiti u takvom obliku za svoje biološke procese. Azot koji se nalazi u tlu u formi anorganskih soli i organskih molekula, treba da se transformira u nizu procesa da bi prešao u biološki upotrebljivu formu. Biljke azot mogu usvajati samo u dva oblika, kao amonijak i kao nitrati. Fiksacija azota se definira kao proces vezanja molekularnog azota u nove spojeve, čime postaje raspoloživ mikroorganizmima ili biljkama. Prokarioti su uključeni u proces fiksacije elementarnog N iz atmosfere te ga preko enzima nitrogenaze reduciraju do amonijaka

tj. oblika koji je biljkama dostupan. Ovaj proces je ograničen na prokariote i od 100 rodova koji mogu fiksirati azot samo nekoliko rodova pokazuje visoko specifične asocijacije sa biljkama.

Simbiotski azot-fiksatori su značajni za rast i prinos ekonomski značajnih biljaka. Postoje različiti tipovi simbiotske fiksacije azota koji se međusobno razlikuju prema pojedinim članovima simbiotskih odnosa, jer različite vrste bakterija stvaraju simbiotsku interakciju sa različitim vrstama biljaka. Najznačajniji tip biljno-simbiotske asocijacije tj. simbiotske fiksacije azota je onaj između gram negativnih bakterija roda *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Sinorhizobium*, *Azorhizobium*, *Mesorhizobium* (Tabela 11.1)

Tabela 11.1 Leguminozno-rizobijalne asocijacije

Vrsta rizobijalnih bakterija	Najčešći biljni domaćin
<i>Azorhizobium caulinodans</i>	<i>Sesbania rostrata</i>
<i>Bradyrhizobium japonicum</i>	<i>Glycine max</i>
<i>Bradyrhizobium elkanii</i>	<i>Glycine max</i>
<i>Mesorhizobium loti</i>	<i>Lotus spp.</i>
<i>Mesorhizobium ciceri</i>	<i>Cicer arietinum</i>
<i>Mesorhizobium mediterraneum</i>	<i>Cicer arietinum</i>
<i>Rhizobium tropici</i>	<i>Phaseolus vulgaris</i>
<i>Rhizobium leguminosarum</i> biovar <i>viciae</i>	<i>Pisum sativum</i>
<i>Rhizobium leguminosarum</i> biovar <i>trifoli</i>	<i>Trifolium repens</i> <i>T. pratense</i> <i>T. subterraneum</i>
<i>Rhizobium leguminosarum</i> biovar <i>phaseoli</i>	<i>Phaseolus vulgaris</i>
<i>Rhizobium galegae</i>	<i>Galega orientalis</i>
<i>Rhizobium giardinii</i>	<i>Phaseolus vulgaris</i>
<i>Sinorhizobium meliloti</i>	<i>Medicago sativa</i> <i>Medicago truncatula</i> <i>Melilotus alba</i>
<i>Sinorhizobium fredii</i>	<i>Glycine max</i>



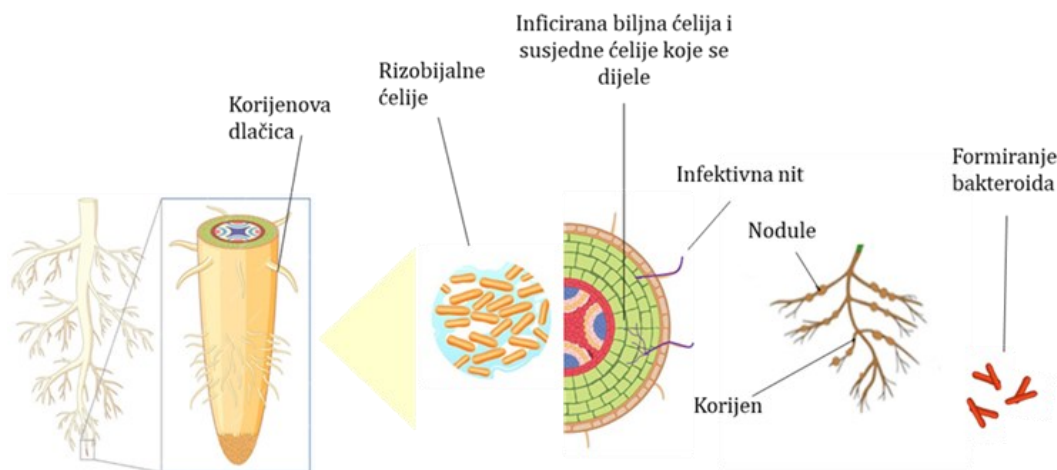
koje žive u simbiozi sa biljkama iz porodice Leguminosae.

Porodica mahunarki uključuje usjeve kao što su grašak, grah, soja i lucerka te i drvenaste biljke kao što su bagrem, mimoza itd. Filamentozne gram pozitivne aktinomicete iz roda *Frankia* obuhvaju bakterije koje žive u simbiozi sa neleguminoznim biljkama. U ovim odnosima bakterije koriste ugljikohidrate od biljke domaćina, a za uzvrat fiksiraju atmosferski azot i opskrbljuju biljku. Bakterije pokazuju visoku specifičnost u odnosu na biljnog domaćina. Određena vrsta bakterije stvara kvržice na samo jednoj ili nekoliko vrsta biljaka. Poznato je da vrsta *Rhizobium leguminosarum* inficira grašak, grahoricu, krmne mahunarke i leću, *R. phaseoli* stvara kvržice na grahu, *Bradyrhizobium japonicum* na soji, *B. vigna* inficira vignon kikiriki itd. Interesantno je da se zapaža, ne samo vrsna specifičnost, nego i sortna specifičnost kvržičnih bakterija. Geni koji determiniraju sposobnost simbioze kod kvržičnih bakterija smješteni su na sym-plazmidu (eng. *symbiosis inducing*).

Uzajmani odnos između kvržičnih bakterija sa korijenovim sistemom biljke počinje

procesom privlačenja bakterijskih ćelija izlučevinama korijena biljke. Specifičnost između bakterije i vrste biljke uočava se pri prvom kontaktu bakterija i korijenskih dlačica. Mahunarke luče lektine, proteine koji imaju funkciju u prepoznavanju mikroorganizmima. Ovi proteini zapravo reaguju sa određenim kapsularnim polisaharidima bakterija i na taj način određuju specifičnost reakcije. Ulazak bakterija u korijen biljke može biti putem vrha korjenove dlačice. Korjenove dlačice se potom savijaju u obliku drške kišobrana što je ujedno i prvi znak infekcije. Smatra se da ulogu u ovom procesu imaju i hidrolitički enzimi koje izlučuju bakterije, jer na taj način ćelijski zid korjenove dlačice pod djelovanjem enzima postaje rastresit. U korjenovoj dlačici bakterije stvaraju hifoliku infektivnu nit. Infektivna nit se širi prema bazi dlačice i ćelijama epiderme, a potom prodire kroz ćelije kore u parenhim glavnog korijena.

Kvržične bakterije se mogu razmnožavati samo u **tetraploidnim ćelijama** korijena. Inficirana ćelija i njene susjedne ćelije počinju aktivno da se dijele, što dovodi do formiranja kvržice ili **nodule** (Slika 11.2).



Slika 11.2 Proces formiranja nodula u leguminoznim biljkama inficiranim bakterijama *Rhizobium* sp.

Ove bakterije koje su prešle u citoplazmu biljne ćelije počinju sa rastom i diobom i prelaze u **bakteroide**. Bakteroidi su veći od običnih bakterija i njihov oblik može varirati u zavisnosti od vrste bakterije.

Bakteroidi čine 50% mase nodule te nemaju sposobnost razmnožavanja (Slika 11.3). Bakteroidi su zapravo azot-fiksirajuće organele u ćelijama biljaka poznati i kao **azotosomi**. Upravo je zbog toga simbioza biljaka sa kvržičnim bakterijama unutarćelijska.

11.4.2. Bakterije koje posjećuju rast biljaka

Bakterije koje potiču rast biljaka (eng. *Plant growth promoting bacteria*) predstavljaju bakterije koje na različite načine povoljno utiču na rast i razvoj biljke. U literaturi se često susreće naziv koji se odnosi na bakterije rizosfere tj. rizobakterije koje stimuliraju rast biljaka (eng. *Plant growth promoting rhizobacteria* - PGPR).

Ovi mikroorganizmi se nalaze u rizosferi, rizoplani ili u samom korijenu viših biljaka te i kao slobodno živući ili simbiotski autohtoni predstavnici u tlu.

Najčešće se definišu kao bakterije koje pospješuju rast biljaka kroz sposobnost kolonizacije korijena. Proces kolonizacije korijena definisan je različitim faktorima kao što je pokretljivost bakterija, hemotaksija, djelovanje eksudata korijena, proizvodnjom specifičnih spojeva na površini bakterijske ćelije, iskorištavanja spojeva koje izlučuje korijen itd.

Bitno je naglasiti da djelovanje ovih bakterija zavisi i od različitih sredinskih faktora koji mogu uticati na rast bakterija ali i same biljke.

Na primjer ovi faktori uključuju klimu, vremenske uslove, karakteristike tla i sastav ili aktivnost autohtone mikrobiote samog tla. Bakterije mogu stimulirati rast biljaka i drugim mehanizmima pored fiksiranja azota. Bakterijska fitostimulacija može biti rezultat:

- povećanja dostupnosti hranljivih tvari za biljku (biofertilizatori);
- djelovanja regulatora rasta i fitohormona (biostimulansi);
- pojačavanje pozitivnih efekata simbionta;
- zaštite od negativnog djelovanja fitopatogenih mikroorganizama (bioprotektanti).

Veliki broj bakterija promotora rasta nalazi se u rodovima: *Pseudomonas*, *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Alcaligenes*, *Arthrobacter*, *Bacillus*, *Klebsiella*, *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium*, *Rhizobium* i *Frankia*.



Slika 11.3 Nodule na korijenu soje uzrokovane bakterijom *Bradyrhizobium japonicum*

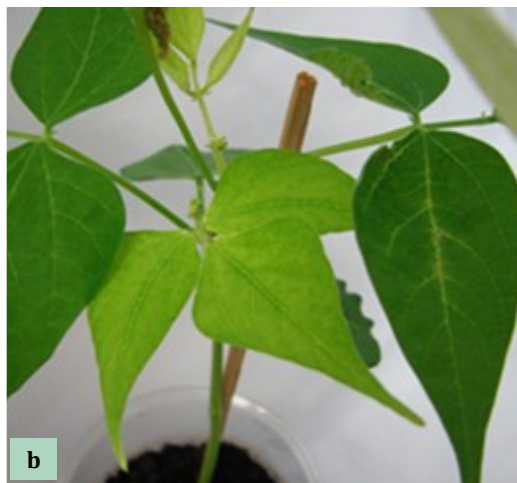
11.4.3. Bakterije koje povećavaju dostupnost i usvajanje nutrijenata

Pored mikroorganizama koji uglavnom doprinose ishrani biljaka razgradnjom organske tvari tla, neke bakterije snabdijevaju biljke specifičnim hranjivim tvarima. Kao što je prethodno opisano, dostupnost azota može biti poboljšana nekim dijazotrofnim bakterijama. Značaj ovih bakterija prepoznat je još 1890-ih kada su simbiotske bakterije koje fiksiraju azot prvi put plasirane na tržište kao mikrobiološka đubriva tj. **biofertilizatori**. Biofertilizatori su određene kulture mikroorganizama čije unošenje u tlo omogućava bolju ishranu biljaka, a time i povećanje prinosa npr. u poljoprivredi (Slika 11.4).

Fosfor je pored azota i kalija esencijalni makronutrijent neophodan za rast biljaka. Iako je prisutan u tlu često u izobilju, ipak se nalazi u nerastvorljivom obliku koji nije dostupan biljkama. Mnoge bakterije rizosfere imaju sposobnost da solubilizuju

fosfor iz nerastvorljivih organskih i anorganskih spojeva i tako oslobađaju fosfor koji je dostupan biljkama. Bakterije rastvaraju anorganske fosfate oslobađanjem organskih kiselina, kao što su glukonska kiselina i 2-ketoglukonska kiselina, ili mogu mineralizirati organske fosfate lučenjem ekstracelularnih fosfataza. Bakterije koje otapaju i mineraliziraju fosfate i poboljšavaju rast biljaka (Slika 11.4) su: *Azotobacter chroococcum*, *Bacillus* spp., *Enterobacter agglomerans*, *Pseudomonas chlororaphis*, *Pseudomonas putida*, *Rhizobium* i *Bradyrhizobium* spp.

Kao i fosfor, željezo se često u tlu nalazi u nerastvorljivom obliku. Da bi preživjeli u uslovima siromašnim željezom mnoge bakterije proizvode organske spojeve nazvane **siderofori** koji su visokoafinitetni kelatori željeza. Siderofori vezuju Fe^{3+} i obrazuju ferisideriforne komplekse na bakterijskoj membrani, a zatim Fe^{3+} prevode u Fe^{2+} oblik čineći ga dostupnim ne samo sebi nego i biljkama u uslovima ograničenim željezom.



Slika 11.4 Djelovanje mikrobioloških đubriva na rast graha u tlu siromašno azotom. a) neinkulirano tlo, hloroze na biljkama su posljedica nedostatka azota i b) inokulirano tlo kultura



11.4.4. Stimulacija biljnog rasta fitohormonima i enzimima

Bakterije mogu izazvati promjene u morfologiji ili fiziologiji korijena kao što je povećavanje površine korijena ili poboljšan rast korijena što značajno utiče na unos hranjivih tvari u biljku i rast biljke. Nakon inokulacije rizobakterija koje stimuliraju rast, biljke često pokazuju povećan intenzitet rasta korijena, dužine korijena i broja korijenskih dlačica, što je sve povezano sa povećanom površinom korijena.

Fitostimulacija je često rezultat bakterijske proizvodnje fitohormona ili mikroorganizmi svojim prisustvom mogu da indukuju sintezu fitohormona od strane biljke. Na taj način povećavaju sadržaj fitohormona u biljnom tkivu čime pospješuju rast i razvoj biljaka. Najčešći fitohormon koji proizvode promotori rasta je auksin indol-3-sirćetna kiselina (IAA) koja je stimulator rasta biljaka. Bakterije koje proizvode IAA su npr. *Azospirillum brasilense*, *Aeromonas veronii*, *Agrobacterium* spp., *Alcaligenes piechaudii*, *Bradyrhizobium* spp., *Comamonas acidovorans*, *Enterobacter* spp. i *Rhizobium leguminosarum*.

Proizvodnja IAA ima ulogu u izduživanju stabla i koleoptila, ubrzavanju razvoja plodova, stimulaciji klijanja sjemena, obrazovanju bočnih i adventivnih korjenova te također djeluje i na procese fotosinteze, biosinteze pigmenata i brojnih metabolita, kao i na aktivnost nekih enzima za sintezu proteina i nukleinskih kiselina.

Neke bakterije, kao što je vrsta *Azospirillum brasilense*, mogu povećati sadržaj apscizinske kiseline kod biljaka koje su izložene osmotskom stresu. Ova kiselina je

važan fitohormon koji reguliše rast, razvoj i reakcije biljke na stres. Ima bitnu ulogu u višestrukim fiziološkim procesima biljaka, kao što su zatvaranje stoma, nakupljanje kutikularnog voska, senescencija lista, mirovanje pupoljaka, klijanje sjemena, osmotska regulacija i inhibicija rasta. Apcisinska kiselina kontroliše odgovore biljke na abiotičke i biotičke promjene u sredini kroz transkripcijske i posttranskripcijske mehanizme.

Neke bakterije stimulišu rast biljaka, jer proizvode fitohormone giberelin ili citokinine. Citokinini djeluju stimulatивно na fiziološke i razvojne procese u biljkama, kao što su klijanje sjemena, rast korijena i izdanaka, debljanje stabla, olistavanje, transport hranljivih tvari, akumulacija hlorofila, otvaranje stoma, dioba ćelija i odlaganje starenja itd. Giberelini stimulišu klijanje sjemena, cvjetanje, rast i formiranje plodova, kao i izduživanje stabla.

Bakterijska proizvodnja 1-aminociklopropan-1-karboksilat (**ACC**) deaminaze doprinosi promociji rasta biljaka. Konkretno, ACC deaminazu proizvode PGPR sojevi: *Alcaligenes* spp., *Bacillus pumilus*, *Enterobacter cloacae*, *Burkholderia cepacia*, *Pseudomonas putida*, *Pseudomonas* spp. i *Variovorax paradoxus*. Ovaj enzim djeluje tako što cijepa aminociklopropan-1-karboksilat koji je neposredni prekursor etilena tokom biosinteze etilena u korijenu. Koncentracija ove prekursorske molekule je povišena u biljci izloženoj biotičkom i abiotičkom stresu. Etilen u biljci inhibira rast korijena tako da redukcija etilena preko desaminaza sprečava tu inhibiciju. Nekoliko mikroorganizama u tlu proizvodi ACC deaminazu (ACCd) koja razgrađuje ACC čime se smanjuje stres etilena u biljkama.



11.4.5. Bakterije koje pojačavaju pozitivne efekte simbionta

Neke bakterije blagotvorno djeluju na interakciju između bakterija i mahunarki. Ova aktivnost se često ispoljava kroz povećan broj ili veće kvržice na biljci. Bakterije koje ispoljavaju takvu aktivnost su vrste iz rodova *Aeromonas*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Pseudomonas* i *Serratia*. Kod velikog broja ovih bakterija takva aktivnost se može pripisati proizvodnji auksin indol-3-sirćetne kiseline što može dovesti do intenzivnijeg rasta korijena te samim tim stvaranja i više mjesta na korijenu za infekciju.

Međutim, stimulativno djelovanje bakterije *Azospirillum brasilense* proizlazi iz sposobnosti da ova bakterija stimulira proizvodnju flavonoida od strane domaćina što inicira i obrazovanje nodula. Koinokulacija biljaka sa PGPR i nekim gljivama promotorima rasta kao što je **arbuskularna mikoriza** (AM) mogu vidljivo poboljšati rast biljaka. Primjeri takvih tripartitnih odnosa uključuju vrste *Bacillus polymyxa* ili *Azospirillum brasilense* i arbuskularno mikoriznu gljivu *Glomus aggregatum* na travama *Pantoea agglomerans* i AM gljivu *Glomus etunicatum* na biljkama paradajza.

11.4.6. Bakterije koje smanjuju negativne efekte patogena

Mikroorganizmi se često koriste kao ekološki prihvatljiv način u borbi protiv biljnih patogena i štetočina. Poznato je najmanje 20 rizobijalnih proizvoda za biokontrolu fitopatogena, koji uključuju

vrste iz roda *Pseudomonas* (*P. chlororaphis*, *P. fluorescens*, *P. putida*), *Bacillus* (*B. amyloliquefaciens*, *B. cereus*, *B. licheniformis*, *B. pumilus*, *B. subtilis*) i *Streptomyces griseoviridis*.

Proizvodi koji se koriste na nadzemnim dijelovima biljke uključuju sojeve roda *Agrobacterium* i vrstu *Pseudomonas fluorescens*. Bakterije koje pokazuju aktivnost u biokontroli, ali koje još nisu komercijalizirane uključuju sojeve vrsta: *Burkholderia cepacia*, *Paenibacillus polymyxa*, *Enterobacter cloacae*, *Lysobacter enzymogenes*, *Pantoea agglomerans*, *Pseudomonas* (*P. aeruginosa*, *P. aureofaciens*, *P. corrugate*, *P. syringae*), *Serratia marcescens* i *Streptomyces* spp., kao i nepatogene varijante vrste *Xanthomonas campestris*. Npr. *Pseudomonas* vrste proizvode antibiotik 2,4-diacetilfloroglucinol koji direktno djeluje na patogene mikroorganizme. Zapravo, bakterije koje biljci pružaju efikasnu zaštitu od bolesti obično koriste više načina djelovanja, od kojih je nekoliko opisano ispod.

Proizvodnja antimikrobnih spojeva: prvi dobro razvijen biokontrolni agens *Agrobacterium radiobacter* K84, proizvodi antibiotik koji se zove agrocin 84 i na taj način djeluje na patogenu vrstu *A. tumefaciens*. Neke vrste roda *Pseudomonas* proizvode antifungalne metabolite koji doprinose biokontrolnoj aktivnosti. Ovi metaboliti uključuju: fenazine, pirolnitrine, pioluteorine, floriglucinoline, cikličke lipopeptide i vodonik cijanide. Antifungalna spojeva su također izolovana iz biokontrolno aktivnih vrsta rodova *Streptomyces* i *Bacillus*.

Proizvodnja enzima koji ometaju patogenezu gljiva: proizvodnja hitinaze, glukanaže, celulaze, lipaze i drugih litičkih enzima



može, također, doprinosti efikasnoj aktivnosti u biokontroli. Na primjer, β -1,3-glukanaza koju proizvodi vrsta *Lysobacter enzymogene* koristi se u biokontroli gljiva roda *Biopolaris* koje uzrokuju pjegavost listova. Takvi enzimi bakterija suzbijaju razvoj gljiva na taj način da direktno koloniziraju hife gljiva. Drugi primjeri su enzimi koji mogu razgraditi fuzarinsku kiselinu koju proizvodi fitopatogena vrsta *Fusarium oxysporum*.

Konkurencija za resurse je mehanizam biokontrole koji podrazumijeva da dvije vrste sa istim hranidbenim i drugim potrebama snažno utiču jedna na drugu zbog tendencije da zadovolje svoje životne potrebe, prostor i hranjive tvari. Npr. željezo je važan ograničavajući resurs u staništima, pa neke vrste mikroorganizama u uslovima nedostatka željeza proizvode siderofore, koje heliraju željezo i prevode ga u oblik lako dostupan za biljku. Povećano usvajanje željeza od strane biljka iscrpljuje izvore ovog elementa i inhibira rast drugih mikroorganizama.

Konkurencija za staništem: isključenje niše je implicirano kao način kontrole gotovo isključivo u filozofiji, gdje su mjesta koja sadrže dovoljno hranjivih tvari ograničena.

Indukcija otpornosti biljaka: indukovana otpornost dovodi do aktiviranja odbrambenog sistema biljaka. Neke bakterije izazivaju sistemsko stanje otpornosti biljaka koja ih štiti od širokog spektra patogena, uključujući gljive, bakterije i viruse. Biljke tada aktiviraju različite mehanizme u borbi protiv patogena, koji uglavnom uključuju indukovanu sistemsku otpornost i sistemsku stečenu otpornost.



11.4.7. Fitopatogeni mikroorganizmi

Fitopatogeni mikroorganizmi su uzročnici bolesti biljaka. U ove mikroorganizme spadaju fitopatogene bakterije, gljive i biljni virusi. Fitopatogeni izazivaju različite promjene i bolesti biljaka. Ove bakterije pripadaju različitih grupama, ali većina se nalazi unutar tipa *Proteobacteria*, a najpoznatiji uzročnici bolesti su vrste: *Erwinia carotovora*, *Erwinia amylovora*, *Pseudomonas syringae*, *Pseudomonas solanacearum*, *Agrobacterium tumefaciens*, *Xanthomonas campestris* i *Streptomyces scabies*. Neke bakterije su visoko specijalizirane za određenog biljnog domaćina kao npr. vrsta *Clavibacter michiganensis* subsp. *sepedonicus*, uzročnik bakterijske bolesti prstenaste truleži krompira.

Pojedine bakterijske vrste su polifagi i mogu uzrokovati zarazu više biljnih domaćina kao što je na primjer Gram negativna bakterija *Ralstonia solanacearum*, uzročnik bolesti uvenuća kod raznih jednosupnica i dvosupnica. Također, postoji nekoliko fitopatogenih vrsta koje mogu uzrokovati oboljenja i kod biljaka i životinja. Tako na primjer bakterija *Dickeya dadantii* izaziva meku trulež povrća i ukrasnih biljaka, ali je i entomopatogen koji je vrlo virulentan za neke lisne uši. Bakterioze se javljaju u svim klimatskim zonama, ali češće su gdje je veća vlažnost koja je pogodna za razvoj i širenje bolesti. Infekcija biljaka fitopatogenim bakterijama često, ali ne uvijek, rezultira pojavom više simptoma bolesti.

Simptomi izazvani fitopatogenim bakterijama se kreću od lokalnih nekroza kao što su pjegavost, hlороza lista, tumorasti

izraštaji, uvenuća itd. Bakterijske bolesti su općenito od manjeg ekonomskog značaja u poređenju sa gljivičnim i virusnim bolestima, ali i njihov ekonomski značaj nije zanemarljiv. Mnoge bakterijske bolesti uzrokuju direktne gubitke usjeva. Na primjer, pjegavost listova riže, uzrokovana bakterijom *Xanthomonas oryzae*, smanjuje rast, sazrijevanje i kvalitet zrna, uz gubitke prinosa do 30% u jugoistočnoj Aziji. Slično, plamenjača, koju uzrokuje bakterija *Erwinia amylovora*, može uništiti stabla kruške i jabuke.

Neke bakterijske bolesti smanjuju kvalitetu usjeva kao npr. krastavost krumpira (*Streptomyces scabies*) i bakterijska smeđa pjegavost graha (*Pseudomonas syringae* pv. *syringae*), koje uzrokuju vidljive lezije i tako smanjuju tržišnu vrijednost proizvoda.

Kada je zaraženo sjeme, lukovice i gomolj, biljke koje se iz njih razvijaju propadaju npr. paradajz zaražen bakterijom *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis* ili zaraza uzrokovana bakterijom *Pectobacterium* spp. na krompiru. *Xanthomonas* i *Pseudomonas* spp. u početku izazivaju oboljenja praćena nekrozom i hlorozom tkiva.

Odumiranje graničica voća, kojima obično prethode nekroze listova, uzrokovane su bakterijama kao što su: *Erwinia amylovora* i *Pseudomonas syringae* pv. *morsprunorum*. *Rhizobium rhizogenes*, *Rhodococcus fascians* i *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis* koje formiraju tumoraste izraštaje na svojim domaćinima.

Bakterija *Pseudomonas syringae* je veoma značajna i rasprostranjen je patogen koji se smatra ekonomski štetnom bakterijom u čitavom svijetu. Ova bakterija može inficirati sve nadzemne dijelove biljke, a često uzrokuje bakterijski rak koštunjavih voćki

kao što su kajsije, breskve, šljive, trešnje, bademi, itd.

Najkarakterističniji simptomi su nekroze i rak-rane koje se razvijaju na granama i stablu koje mogu dovesti do izumiranja čitavih biljaka.

Bakterije iz roda *Xanthomonas* široko su rasprostranjene u prirodi, većinom kao biljni patogeni, ali i kao epifiti ne prouzrokujući vidljive simptome. Na primjer vrsta *Xanthomonas arboricola* uzročnik je bakterijske pjegavosti koštunjavih voćaka.

Agrobacterium tumefaciens je uzročnik bakterijskog raka korijena na drvenastim i zeljastim biljkama (Slika 11.5).

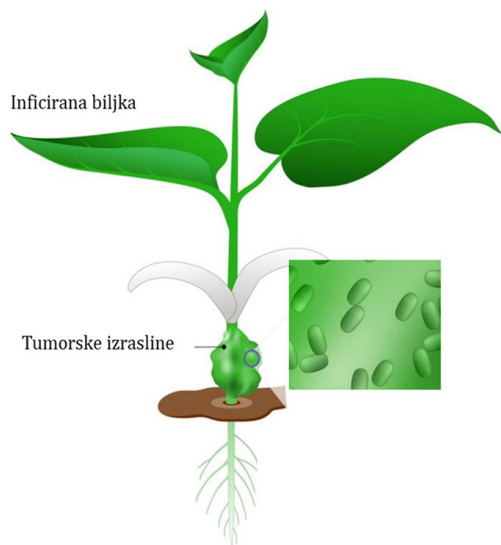
Ovaj fitopatogen je veoma rasprostranjen u svim krajevima svijeta, a velike ekonomske štete uzrokuje na koštunjavom i jabučastom voću.

Fitopatogene gljive su među dominantnim uzročnicima biljnih bolesti. Što se tiče biljnih patogena, gljive predstavljaju vjerojatno najrazličitiju skupinu ekološki i ekonomski važnih prijetnji. Većina fitopatogenih gljiva pripada filumima Ascomycetes i Basidiomycetes.

Fitopatogene gljive koriste različite strategije kolonizacije biljaka i uzrokuju bolesti. One posjeduju širok raspon enzima koji uništavaju polimere ugljikohidrata, koji čine gradivni tvari ćelijskog zida. Neke gljive uništavaju svoje domaćine i hrane se mrtvim tvarima (**nekrotrofi**), dok druge koloniziraju živo tkivo (**biotrofi**).

Pored ove dvije grupe razlikujemo i hemibiotrofe koji imaju početnu biotrofnu fazu infekcije nakon čega slijedi prelazak na nekrotrofiju.





Slika 11.5 Bakteriozni rak uzrokovan bakterijom *Agrobacterium tumefaciens*

Hemibiotrofna vrsta *Magnaporthe oryzae* je uzročnik bolesti riže, ponekad i pšenice. Ova bolest je jedna od najrazornijih bolesti kultivirane riže u cijelom svijetu, a godišnji gubitak prinosa može biti do 30% ukupne proizvodnje riže. Nekrotrofni patogeni često pokazuju široki raspon domaćina, a brzo uzrokuju značajno oštećenje tkiva, a samim time i smrt biljke domaćina. Gljive *Botrytis cinerea* i *Sclerotinia sclerotiorum* najbolji su primjeri nekrotrofnih biljnih patogena koji zaražavaju širok krug biljnih domaćina.

Najpoznatija bolest koju uzrokuje *B. cinerea* je siva plijesan. Ova bolest je veoma raširena i rezultira ozbiljnom ekonomskom štetom širom svijeta naručito u uzgoju grožđa. Najrazornija je na zrelih ili senescentnim tkivima dikotiledonih domaćina.

Biotrofni patogeni su paraziti koji ne proizvode toksine, ali često luče efekte koji djeluju na imunološki sistem domaćina. Razlikuju se obavezni i neobavezni biotrofni patogeni. Obavezni biotrofni patogeni, mogu dovršiti svoj životni ciklus samo u živim ćelijama domaćina, što dovodi do simptoma

bolesti nakon relativno dugog razdoblja od početka infekcije. Neobavezni biotrofni biljni patogeni taksonomski su varijabilniji od obaveznih biotrofa i mogu se naći u širem rasponu rodova. Među njima su vrste reda Ustilaginales (Basidiomycota) i određene vrste roda *Claviceps* (Ascomycota).

Za razliku od obaveznih vrsta, neobavezne vrste mogu preživjeti i živjeti bez domaćina. Biotrofne gljive pokazuju specifičnost za domaćina i stupaju u interakciju sa domaćinom kroz specijalizirane biotrofne hife u međufaznoj zoni gdje oba partnera u interakciji aktivno izlučuju biomolekule.

Fascinantne interakcije mogu se naći u visoko specificiranim biotrofnim interakcijama, gdje razvoj organa domaćina uveliko oblikuje ovaj mikroorganizam, na primjer što dovodi do stvaranja pseudo-cvijeća (rđe) ili biljnih tumora kako bi se promovisalo razmnožavanje gljiva. Simptomi uzrokovani biotrofima u mnogim slučajevima mogu izgledati blagi. Ipak, u ovu grupu spadaju neki od ekonomski najštetnijih patogena. *Cladosporium fulvum* je neobavezni biotrofični gljivični patogen koji je uzročnik plijesni lista paradajza. Infektivni ciklus započinje klijanjem konidija na donjoj strani lista. Nakon toga, hifa ulazi kroz otvorene stome i isključivo kolonizira izvanćelijski prostor u listu paradajza.

Najčešće fitopatogene gljive su vrste iz rodova *Fusarium*, *Aspergillus*, *Puccinia*, *Penicillium*, *Alternaria*, *Curvularia*, *Botrytis* i *Cladosporium* napadaju žitarice poput riže, pšenice, kukuruza, ječma i zrna sirka koji su od velike važnosti na poljoprivrednom polju.



11.5. Interakcija biljka sa virusima

Virusi su obligatni biotrofni paraziti koji koriste metabolizam biljke domaćina za svoju replikaciju i kretanje unutar biljke. Čestice većine biljnih virusa su jednostavne građe i sastoje se od nukleinske kiseline i proteina. Protein se nalazi na površini virusne čestice, a nukleinska kiselina unutar čestice. Proteinska komponenta virusa je proteinski omotač koji štiti infektivnu nukleinsku kiselinu. Virusna nukleinska kiselina je genom virusa. Virusi sadrže jedan tip nukleinske kiseline: ribonukleinsku kiselinu (RNK) ili deoksiribonukleinsku kiselinu (DNK).

Najveći broj biljnih virusa ima genom u obliku jednolančane ribonukleinske kiseline (ssRNK), ali kod nekih virusa genom može i jednolančana ili dvolančana DNK. Uzročnici su bolesti biljaka, odnosno viroza i svojim štetnim djelovanjem smanjuju prinos i kvalitet biljnih proizvoda.

U biljku dospijevaju putem mehaničkih oštećenja ili vektorima kao što su biljne vaši, nematode, gljivice, pa čak i grinje. Kada dospiju u biljku domaćina, lokalno se kreću od zaraženih ćelija do zdravih susjednih ćelija. Širenje virusa na velike udaljenosti odvija se putem provodnog sistema biljaka i u tom slučaju se razvija sistemična infekcija. Pod uticajem virusnih zaraza javljaju se značajne patološke promjene u ćelijama zaraženih biljaka. Te promjene se označavaju kao **patocitološke promjene** koje se označava kao unutrašnji simptomi infekcije. Patološke promjene u tkivima biljaka koja sačinjavaju zaražene ćelije su **patohistološke promjene**.

Patološke promjene u tkivima uzrokuju anatomske promjene kod oboljelih biljaka, a one se manifestuju kao morfološke promjene koje su vidljive u obliku simptoma bolesti koje se označavaju kao vanjski simptomi infekcije (Tabela 11.2). Virus uzrokuje značajne promjene u ćeliji, odnosno vrlo često u organelama ćelija kao što je jedro, mitohondrije, ribozomi i hloroplasti. Patološke promjene se manifestiraju u vidu promjene broja, veličine, oblika i aktivnosti navedenih organela. Kao posljedica ovakvih ćelijskih promjena nastaju promjene u fiziološkim aktivnostima zaraženih ćelija. Pa prema tome, kao posljedica virusne infekcije često se u zaraženoj biljci remete procesi fotosinteze, disanja, diobe ćelija, sinteze proteina i provođenja hranjivih tvari. Također, smanjuje se intenzitet fotosinteze, povećavaju količine azotovih spojeva, pojačava aktivnost polifenoloksidaza, smanjuje količina hormona rasta itd. Mnogi virusi djeluju na razvoj lista u kojem je smještena najveća količina hloroplasta, odnosno hlorofila.

Virusi uzrokuju promjene u hloroplastima kao što je inhibicija sinteze hlorofila, razgradnja hloroplasta, odnosno smanjenje količine hlorofila. Na osnovu toga je razumljivo zašto virusne infekcije snižavaju intenzitet fotosinteze. U zaraženim biljkama stepen fotosinteze se može smanjiti za 20 do 50%. Možemo reći da veće negativno djelovanje na fotosintezu imaju virusi koji uzrokuju jaču hlorozu lista kao što je npr. virus žutice šećerne repe. Na ovaj način se smanjuje i asimilacijska površina biljke što dovodi do poremećaja u rastu i razvoju biljke. Neki virusi u jedru stvaraju različite vrste inkluzija, dok drugi djeluju na veličinu i oblik jedra.



Patološko djelovanje na ribosome odražava se na sintezu proteina, dok povećanje broja mitohondrija uzrokuje poremećaje u procesu disanja. Disanje se može povećati za 20-200%, a pojačano disanje uzrokuje pojačano stvaranje organskih kiselina u *Krebsovom ciklusu* te potiče djelovanje oksidativnih enzima npr. peroksidaza.

Sve prethodno navedene patološke promjene su međusobno povezane, a ispoljavaju se kao **simptomi bolesti**. Tokom virusne infekcije dolazi do pojave različitih simptoma i oni su vrlo često specifični i za pojedine biljne domaćine, te zavise i od soja virusa i genotipa biljnog domaćina (Tabela 11.2). Pojava simptoma, tokom virusne infekcije, rezultat je složene interakcije između virusa i biljke domaćina. Biljke se protiv virusa brane na način da nekrotiziraju okolne ćelije i tako sprečavaju njihovo razmnožavanje i širenje u zdrave.

Većina interakcija biljaka sa biljnim virusima ne mora nužno dovesti i do razvoja infekcije

biljke, jer virus može koristiti domaćina i biti u stanju da izbjegne odbrambene odgovore domaćina. Virus ne mora uvijek biti uzročnik infekcije iako je u stanju da se razmnožava. Brojne komponente virusa i biljke domaćina međusobno reaguju uključujući proteine domaćina, ćelijske membrane, lipide i metabolite.

Abnormalnosti u razvoju i druge fenotipske manifestacije biljke opisane kao simptomi bolesti pojavljuju se samo kada virusna infekcija poremeti fiziologiju domaćina. Tek u ovoj fazi dolazi do patogeneze. Brojne interakcije između virusa i domaćina kao što je npr. replikacija virusa kao i odbrambeni odgovori domaćina protiv infektivnog agensa mogu dovesti do patogeneze.

U slučaju **kompatibilne reakcije** virus može kolonizirati biljku i izazvati bolest. Ako biljka domaćin nije u stanju prepoznati virus, razvija se kompatibilna interakcija, što može biti povoljno za virus. U takvoj interakciji virus inficira ćelije domaćina i ovisno o tome

Tabela 11.2 Najčešće zastupljeni biljni virusi, njihovi domaćini i simptomi virusne infekcije

Virus	Biljka domaćin	Simptomi
Y virus krompira (PVY)	<i>Solanum tuberosum</i>	Deformacija lista u vidu izmijenjenog oblika i veličine, naboranost lista
	<i>Nicotiana tabacum</i>	Nekroza
	<i>Chenopodium quinoa</i>	
Virus mozaika duhana (<i>Tobacco mosaic virus</i> -TMV)	<i>Nicotiana tabacum</i>	Nekrotične lezije
	<i>Nicotiana glutinosa</i>	
	<i>Nicotiana glauca</i>	
Virus mozaika paradajza (<i>Tomato mosaic virus</i> -ToMV)	<i>Lycopersicon esculentum</i>	Deformacija lista
Virus mozaika krastavca (<i>Cucumber mosaic virus</i> -CMV)	<i>Cucumis sativus</i>	Mozaik
Virus mozaika lucerke (<i>Alfalfa mosaic virus</i> -AMV)	<i>Chenopodium album</i>	Žuti mozaik



gdje se simptomi pojavljuju infekcija može biti **lokalna** i **sistemična**.

Ponekad se istovremeno javljaju i lokalni i sistemski simptomi infekcije. Takvi simptomi se nazivaju i **vanjski simptomi infekcije** i mogu se uočiti kao morfološke promjene koje uključuju kovrčanje listova, venuće, žutilo, nekroza u zastoju, šarenilo i mozaik (Slika 11.6).

Simptomi virusne infekcije mogu se pojaviti na svim dijelovima biljke poput korijena, stabljike, lista i cvijeta, ali se najčešće javljaju na listova osjetljivih domaćina (Tabela 11.2).

Simptomi infekcije su od velike ekonomske važnosti. Interesantno je naglasiti da i prije nego što su virusi otkriveni pojava šarenila latica tulipana izazvala je fenomen poznat pod nazivom **tulipomanija**. To je naziv za razdoblje u Nizozemskoj kada je vladalo posebno interesovanje za tulipane. Od druge polovice 16. vijeka tulipani su u Nizozemskoj postali predmet žudnje. Cijene lukovica vrtoglavo su rasle. Kasnije je utvrđeno da je šarenilo latica tulipana rezultat infekcije



Slika 11.6 Simptomi virusne infekcije

virusom šarenila cvijeta tulipana (eng. *Tulip breaking virus* - TBV). Virus zapravo uzrokuje nejednaku distribuciju antocijana, što dovodi do prošaranosti latica (Slika 11.7). Raznoliko cvijeće s karakterističnim uzorcima koje je još 1576. godine opisao Clusius, jedno je od najranije zabilježenih biljnih virusnih bolesti.

Osim vanjskih simptoma na zaraženim biljkama, javljaju se i **unutrašnji simptomi** ili mikrosimptomi uzrokovani virusnom infekcijom. Neke biljke mogu reagovati formiranjem posebnih uklopina (inkluzija) u citoplazmi inficirane ćelije. Na primjer, potivirusi uzrokuju stvaranje inkluzija u citoplazmi zaraženih ćelija koje se označavaju kao „*peenwheel*“ ili vrtuljci. Virus šarke šljive iz roda *Potyvirus* koji uzrokuje jednu od ekonomski najštetnijih bolesti šljive, izaziva stvaranje „*peenwheel*“ inkluzija u zaraženim biljnim ćelijama (Slika 11.8).

Inkompatibilna interakcija domaćina i virusa

– u ovom slučaju dolazi do niza odbrambenih reakcija kod biljke domaćina koje ometaju replikaciju virusa i kretanje unutar biljke. U inkompatibilnoj reakciji patogen započinje infektivni proces, ali ubrzo biva lokalizovan na mjestu prodora. U tom slučaju virusi ne mogu zaraziti domaćina i nema simptoma virusne infekcije. Otpornost biljaka domaćina na viruse može biti **kvalitativna** ili **kvantitativna**.

U slučaju kvalitativne odbrane, postoji poseban odnos između gena otpornosti domaćina i virusnih gena što se ispoljava kao preosjetljivost ili otpornost na širenje virusa. U tom slučaju otpornost, specifična prema soju patogena, koja se još naziva „**vertikalna otpornost**“, regulisana je prisustvom R-gena





Slika 11.7 Simptomi šarenila na tulipanima uzrokovani virusom TBV

(geni rezistentnosti) u biljci i *Avr* gena (geni avirulentnosti) u patogenu. U biljkama koje posjeduju otpornost specifičnu prema patogenu, *R*-geni kodiraju sintezu proteina koji prepoznaju produkte odgovarajućih *Avr* gena u patogenu. U ovom slučaju veoma brzo dolazi do prepoznavanja i brze aktivacije odbrambenog mehanizma biljke koja se ispoljava u vidu **hipersenzitivne reakcije** – HR.

U slučaju hipersenzitivne reakcije dolazi do naglog izumiranja biljnih ćelija i do nekroze tkiva i na taj način se sprečava dalje širenje virusa u biljci. U kvantitativnoj odbrani patogen ne poseduje *Avr* gene koje bi biljka prepoznala, pa izostaje hipersenzitivna reakcija.

U tom slučaju otpornost se postiže nespecifičnim mehanizmima biljke koji još uvijek mogu obezbijediti različit stepen zaštite. Bez obzira da li u biljci postoji vertikalna otpornost, horizontalna otpornost uvijek funkcioniše i predstavlja sastavni dio svake biljke.



11.6. Interakcije sa mikrobiomom korijena

Biljke sadrže veoma složene mikrobne zajednice u blizini korijena koje sačinjavaju mikrobiotu korijena. Hiltner je prvi uočio da su mikroorganizmi prisutni u većoj količini u tlu koje okružuje korijen biljke i nazvao ovo područje rizosfera. Rizosfera se definiše kao zona tla uz korijen (oko 1-3 mm) i predstavlja područje, odnosno nišu u kojoj se odvijaju veoma intenzivne interakcije između korijena biljke, mikroorganizama i tla.

U rizosferu biljke izlučuju mnoge organske tvari, ali se u rizosferi nalazi i velika količina mineralnih biljnih asimilativa, stoga je rizosfera područje najveće razmjene tvari i energije između biljnog korijena i okolne sredine. Broj bakterija u rizosferi se obično desetostruko povećava u odnosu na okolno tlo. Mikrobiota rizosfere vrlo je slična po sastavu mikroorganizmima u tlu. Štaviše, mikrobne zajednice korijena se uglavnom sastoje od vrsta iz filuma Proteobacteria, Actinobacteria, Bacteroidetes i Firmicutes. Međutim, relativna brojnost bakterija iz različitih filuma razlikuje se između biljnih vrsta.



Slika 11.8 Peenwheel inkluzija u citoplazmi inficiranog biljnog tkiva

Tako na primjer, mahunarka *Trifolium pratense* ima specifičnu mikrobnu zajednicu korijena gdje su Proteobacteria zastupljene i do 90,7%, a operativna taksonomska jedinica (OTU) identificirana kao bakterije iz roda *Rhizobium* je dominantna među proteobakterijama, čineći 70% mikrobiote korijena. Ovo je u skladu sa činjenicom da *T. pratense* uspostavlja simbiotski odnos sa rizobijalnim bakterijama za fiksiranje azota.

Zbog malog afiniteta prema organskoj materiji, kopiotrofnim bakterijama pogoduje obilje lako dostupne organske tvari u životnoj sredini pa tako postoji selektivna proliferacija kopiotrofnih bakterija koje brzo reaguju na prisustvo dostupnog ugljika. Na primjer, razne podklase Proteobakterija (α , β , γ , δ) su dominantne članovi u rizosferi.

Ovo uključuje rodove i vrste koji pripadaju porodicama *Pseudomonadaceae* i *Rhizobiaceae* koje su najopsežnije proučavane zbog prepoznatljivih efekata na promociju rasta biljaka, dostupnost nutrijenata (posebno fiksacija azota) kao i zbog uzrokovanja bolesti korijena. Poznata je proliferacija saprofitskih gljiva u rizosferi uz dominaciju tipova Ascomycota i Basidiomycota koji su predstavljeni sa velikim brojem rodova/vrsta koje imaju

direktnu interakciju sa korijenom i korijenskim dlačicama.

Iako su gljive najčešći biljni patogeni, postoje i korisne gljive koje imaju razvijen simbiotski odnos s biljkama. **Mikoriza** (grč. *mýkēs* – gljiva i *rhiza* – korijen) je oblik blagog parazitizma od kojeg i gljiva i biljka imaju korist.

Približno 90 % kopnenih biljaka ima simbiotski odnos s mikoriznim gljivama pri čemu oba simbionta imaju koristi u opskrbi makro i mikronutrijentima. Osim unaprijeđenja u usvajanju hranjiva, mikoriza pozitivno djeluje na smanjenje stresa, povećanje prinosa i kvalitete uzgajanih biljaka.

Nasuprot tome, prisustvo i funkcija arheja i faga u rizosferi ostaje uglavnom nepoznata, iako fagi mogu imati značajnu ulogu u oblikovanju strukture bakterijskih zajednica u tlu kroz bakterijsku lizu.

Složene interakcije između biljaka i mikroorganizama su biohemijски posredovane, jer korijenje biljke izlučuje mnoge organske spojeve koji stimuliraju rast mikroorganizama što ima veliki uticaj na sastav rizosfere i mikrobiom korijena.

Prema tome, može se reći da svaki korijen ima svoj jedinstvenu rizosferu tj. otisak mikroorganizama. Interakcije između biljaka i mikroorganizma uključuju dva aspekta:

- **Mikrobiota korijena** (endofiti i epifiti) koja je pod uticajem brojnih abiotičkih faktora kao što su korijenski eksudati, tipovi tla i klima, kao i pod uticajem biotičkih faktora kao što su biljne bolesti, insekti, biljna vrsta, biljni genotip, fenotip korijena, razvojna faza biljaka;
- **Mikrobiota rizosfere**, odnosno



mikroorganizmi koji induciraju otpornost biljaka obezbjeđivanjem bioraspoloživih mineralnih nutrijenata i sintetiziranjem fitohormona. Tu spadaju mikroorganizmi rizosfere koje stimuliraju rast biljaka - PGBR.

Mikrobiom unutar korijena biljaka može se značajno razlikovati od mikrobioma rizosfere, što ukazuje da biljke djeluju na oblikovanje mikrobne zajednice unutar korijena. Mikroorganizmi koji se nalaze u biljnim tkivima, nazvani endofiti, su zapravo podskup mikrobioma korijena, koji još uključuje mikroorganizme rizosfere i rizoplane.

Faktori koji oblikuju mikrobne zajednice u rizosferi - rizosfera, rizoplane i endosfera predstavljaju različite niše koje naseljavaju mikroorganizmi. Tokom kolonizacije korijena na oblikovanje mikrobnih zajednica djeluju: sredina, interakcije biljka-mikrob i interakcije mikrob-mikrob (Slika 11.9). Korijenje biljaka privlači i akumulira specifične mikroorganizme iz tla u rizosferu. Analiza rizosferne mikrobne zajednice od 19 zeljastih biljnih vrsta, upotrebom

sekvenciranja amplikona gena 16S rRNK, je pokazala da je svaka testirana biljna vrsta imala od 18-111 specijalnih operativnih taksonomskih mikrobnih jedinica (OTU). Štaviše, različiti genotipovi unutar iste vrste biljke mogu razviti različite mikrobne rizosferne zajednice, iako je uticaj biljnih genotipova na sklop mikrobioma prilično slabo istražen. Pored toga, na oblikovanje mikrobioma rizosfere djeluje i fenotip korijena, tip tla, ali i faze rasta biljke. Pored drugih faktora, sama biljka može stvarati signale tj. molekule niske molekularne težine koje djeluju na rizosferni mikrobiom.

Tlo kao faktor za oblikovanje mikrobiote korijena - tlo je jedan od najsloženijih mikrobnih ekosistema na Zemlji. Mnogi faktori, kao što su klima, vlažnost, veličina pora, sadržaj organske tvari u tlu, ukupan sadržaj ugljika i azota, omjer ugljik-azot i pH vrijednost daju značajan doprinos raznolikosti bakterijske zajednice u tlu. Na primjer, raznolikost bakterijske zajednice u tlu je u značajnoj korelaciji sa pH vrijednosti tla, pri čemu je najveća brojnost bakterija u tlu sa neutralnom pH vrijednošću, a najniža

Tabela 11.3 Prikaz biljne vrste, lučenih eksudata korijena i bakterija

Biljna vrsta	Mikroorganizam	Korijenov eksudat
Banana	<i>Bacillus subtilis</i>	Fumarna kiselina
Arabidopsis	<i>Proteobacteria</i>	Triperteni
Kukuruz	<i>Pseudomonas putida</i>	Benzoksazinoidi
Lubenica	<i>Paenibacillus polymyxa</i>	Jabučna i limunska kiselina
Četinari	<i>Betaproteobacteria</i>	Organski ugljik
	<i>Gammaproteobacteria</i>	
	<i>Actinobacteria</i>	
Soja	<i>Bradyrhizobium japonicum</i>	Izoflavoni
Mrkva	<i>Arbuscular mycorrhizal</i>	Glikogen
Djetelina	<i>Rhizobium meliloti</i>	Luteolin
Trava	<i>Azospirillum</i>	Polisaharidi



u kiselom tlu. Mikrobiom korijena nastaje horizontalnim prenosom mikroorganizama iz tla, tako da se tlo u rasutom stanju smatra **inokulumom** mikroorganizama.

Stoga je mikrobna zajednica u tlu početni inokulum korijena i važan faktor koji djeluje na uspostavljanje mikrobne zajednice korijena. Na neki način, korijenska mikrobna zajednica se također može smatrati podgrupom mikrobne zajednice u tlu. Postoje značajne razlike u mikrobnim zajednicama biljaka koje rastu u tlima sa različitim fizičko-hemijskim svojstvima i u različitim klimatskim uslovima.

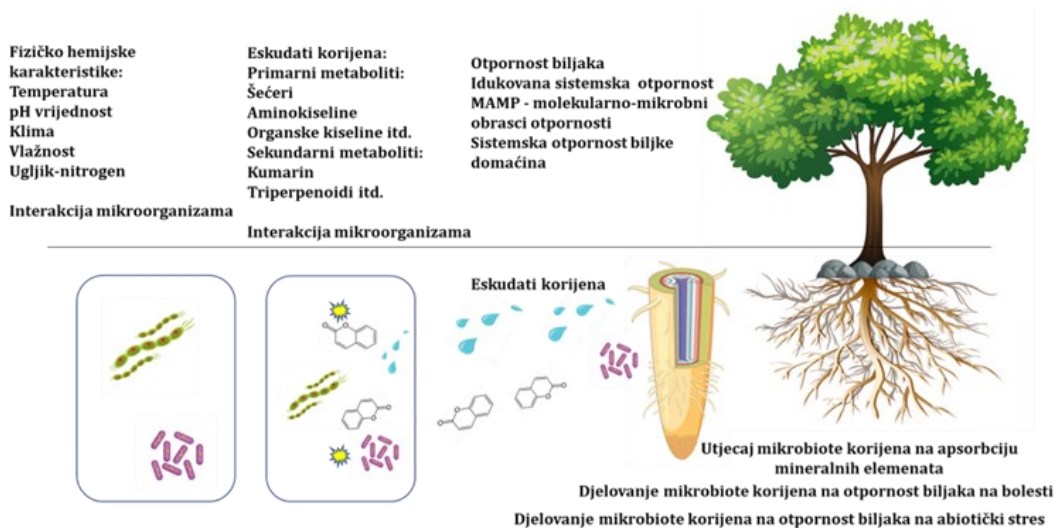
Djelovanje biljke na mikrobiom rizosfere - čitav niz metaboličkih aktivnosti samog korijena čini rizosferu jedinstvenom životnom sredinom. Sa rastom biljke i starenjem korijena oblikuje se i rizosferni mikrobiom pa tako na primjer korijenske kapice otpuštaju granične ćelije u rizosferu i na taj način privlače i regrutuju specifične mikroorganizme. Tako biljka *A. thaliana* otpušta ćelije korijena i izlučuje signalne molekule kao što su pektinski polisaharidi i arabinogalaktan-proteini (AGP) i na taj način

privlači i akumulira bakterije *Rhizobium* sp. YAS34.

U sastavu korijenskih eksudata nalazi se oko 5 -20% fotosintetski fiksiranog ugljika i oko 15% ukupnog biljnog azota, dalje primarni metaboliiti, kao što su šećeri, organske kiseline, aminokiseline, te specijalizirani metaboliti itd. Ove metabolite korijen biljaka oslobađa kompleksnim transmembranskim sistemima koji su važni za komunikaciju između biljke i mikroorganizama. Mikroorganizmi apsorpcijom supstrata i biljka eksudacijom i modeliranjem metabolita zajedno čine molekularni mehanizam koji oblikuje i mikrobne zajednice.

Na eksudate korijena značajno utiču mnogi faktori kao što su biljna vrsta, faza razvoja, fiziologija korijena, sredina, ishrana, tip tla, tip i stepen stresa kojem je biljka izložena. Vrijedi napomenuti da količina, a i sastav korijenskih eksudata varira u zavisnosti od vrste biljke.

Na primjer, korijen krastavca izlučuje limunsku kiselinu za privlačenje bakterija *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9 i za



Slika 11.9 Faktori koji djeluju na strukturu mikrobne zajednice korijena biljaka i na rast biljaka

oblikovanje posebnog biofilma. *Bacillus subtilis* kolonizira korijen *A. thaliana* zbog aminokiselina u korijenskom eksudatu. Organski kiseline i šećeri u eksudatu korijena djeluju na kolonizaciju paradajza antifungalnim bakterijama iz roda *Pseudomonas*. Sastav korijenskih eksudata je veoma važan za oblikovanje mikrobioma rizosfere (Tabela 11.3). Bakterije iz rizosfere preferiraju aromatične organske kiseline koje luče biljke (nikotinska, šikimska, cimetna, salicilna i indol-3-octena kiselina (IAA)). Djelovanje eksudata korijena na mikroorganizme se označava kao efekat rizosfere.

Izlučivanje i sastav eksudata korijena se razlikuje u zavisnosti od faze biljnog rasta. Npr. zastupljenost dominantnih bakterija iz filuma: Acidobacteria, Actinobacteria, Bacteroidetes i Cyanobacteria u mikrobiomu korijena biljke *A. thaliana* značajno se razlikuje između sadnica, tokom vegetativnog i cvjetnog stadija biljke. Sastav i brojnost bakterija iz ova četiri filuma zavisi od prethodno spomenutih spojeva korijenskog eksudata odnosno aminokiselina, fenola, šećera ili šećernih alkohola.

Korijen nekih biljaka aktivno reguliše rast mikroorganizama rizosfere lučenjem specifičnih spojeva (Slika 11.9). Na primjer, kumarin koji luče neke biljke selektivno inhibira neke patogene u tlu, dok potiče rast rizosfernih bakterija (imaju visoku toleranciju na kumarin) koje stimuliraju indukovanu sistemsku rezistenciju (ISR) kod biljaka. Ova rezistencija se definiše kao poboljšanje odbrambenog kapaciteta biljke protiv širokog spektra patogena i štetočina koja se stiče nakon odgovarajuće stimulacije. Kumarin djeluje i kao antioksidans koji uspješno eliminiše reaktivne vrste kisika

(eng. *Reactive Oxygen Species*, ROS) kao što su superoksidni anjon radikal, hidroksilni radikal i perhidroksilni radikal i tako sprečava radikalima uzrokovana biološka oštećenja i oksidativni stres.

Mikrobiom rizosfere nije samo pod uticajem gore navedenih faktora nego i pod djelovanjem cirkadijalnog sata biljke, što narušava uvriježeno mišljenje da je mikrobiom rizosfere relativno stabilan u kratkom vremenskom periodu. Na primjer, cirkadijalni sat sa svjetlom kao glavnom varijablom reguliše metaboličku funkciju u biljkama. Metabolizam biljke i organskih ugljikohidrata u rizosferi značajno varira tokom dana i noći. Postoje značajne razlike u strukturi bakterijske zajednice u rizosferi *Arabidopsis* koja raste u svijetlih i tamnih uslovima.

Prema tome, sve prethodno navedene karakteristike snažno su povezane sa oblikovanjem mikrobioma korijena. Međutim, sigurno je da je eksudacija korijena biljke ključni mehanizam u regrutaciji i modulaciji mikrobioma rizosfere.

Abiotički i biotički stres – biljke su tokom vegetacijskog perioda izložene različitim abiotičkim i biotičkim stresnim faktorima. Abiotički i biotički stres oblikuje mikrobiom rizosfere na različite načine.

Nutritivni stres – na određeni način oblikuje mikrobiom korijena. Pored azota, rast biljaka direktno zavisi i od fosfora, koji je široko rasprostranjen u biosferi, ali je najčešće prisutan u tlu u formama koje nisu pristupačne biljkama. Bakterije iz rodova *Bacillus* i *Azotobacter* mogu sintetizirati organske kiseline i fosfataze koje će nepristupačan fosfor prevesti u pristupačnu formu tj. anorganski ortofosfat koji biljke



mogu usvajati. Velike rezerve organskog fosfora u tlu ne mogu se usvojiti od strane biljaka, pa je uloga mikroorganiz

ama u njihovom razlaganju nezamjenjiva. Fosfatni stres kod biljke može aktivirati tzv. reakcije gladovanja fosfatom (PSR) koje uključuju gene za sintezu primarnih i sekundarnih metabolita (organske kiseline, glukozinolati) koji privlače mikroorganizme i oblikuju sastav mikrobioma korijena, a koji u konačnici ublažavaju i fosfatni stres. Mikroorganizmi utiču na stepen snabdijevnosti biljke fosforom putem mineralizacije organskih spojeva fosfora, imobilizacijom pristupačnog fosfora, kao i rastvaranjem nerastvorljivih mineralnih oblika fosfora;

Ostaci pesticida i drugi zagađivači životne sredine mijenjaju rizosferne zajednice. Direktna uticaj na mikroorganizme je uočen nakon tretmana diklofop-metilom;

Infekcija biljnim patogenima mijenja sastav zajednica rizosfere. Pa tako na primjer inokulacija listova biljke *A. thaliana* bakterijom *Pseudomonas syringae* mijenja obrasce eksudacije korijena biljke povećavajući izlučivanje aminokiselina, nukleotida i dugolančanih organskih kiselina, a snižava izlučivanje šećera, alkohola i kratkolančanih organskih kiselina te tako značajno doprinosi povećanju broju bakterija iz roda *Roseiflexus* u rizosferi. Ova promjena uzoraka eksudacije privlači i akumulira korisne mikroorganizme koji pomažu biljci da se odbrani od patogena. Dobro proučen primjer je i biljna vrsta *Carex arenaria* čiji korijen otpušta skup VOC u rizosferu nakon infekcije patogenom gljivom *Fusarium culmorum* i tako regrutira specifične mikroorganizme iz rizosfere pa se mikrobiom korijena u tom slučaju po

sastavu razlikuje od onog kod zdravih biljaka. Osim toga, imunološki sistem biljke igra važnu ulogu u odgovoru biljke na patogene pa iz svega proizilazi pitanje je da li je imunološki sistem biljke uključen u oblikovanje mikrobioma korijena biljke.

Sve u svemu, biohemijski posredovani odnosi između korijena i mikroorganizama su neophodni u obrazovanju i oblikovanju mikrobioma rizosfere. Ovi biohemijski posredovani odnosi su složeni, pa tačni mehanizmi za oblikovanje mikrobni zajednica rizosfere i način kako korijen biljke signalizira i kako eksudati regrutuju mikrobiom u rizosferu biljke još uvijek nisu sasvim razjašnjeni.

Kako korisni mikroorganizmi izbjegavaju imunološki sistem biljke? Kako biljke razlikuju štetne i korisne mikrobe?

Biljke imaju izvrstan imuni sistem koji im omogućava da se eliminišu štetni mikrobi, dok dozvoljavaju komensalima i mutualistima da koloniziraju korijen (Slika 11.9). Većina članova mikrobiote korijena kao i patogene bakterije posjeduju tzv. **molekularno-mikrobne obrasce** (eng. *MAMP*).

Njihovo prepoznavanje od strane biljke može dovesti do aktivacije imuniteta kao primarne odbrane domaćina, ali supresije rasta biljke na račun odbrane. Za uspostavljanje interakcije sa biljkama, neki mikrobi izbjegavaju ili potiskuju imunitet domaćina kroz različite mehanizme.

Salicilna kiselina (SA) kao odbrambeni hormon biljaka je ključna za oblikovanje i održavanje normalne mikrobiote korijena regulišući kolonizaciju određenih bakterijskih porodica. Neki mikrobi korijena, kao što je vrsta *Pseudomonas capeferrum*



WCS358, snižavaju ekstracelularni pH i inhibiraju imunitet korijena proizvodnjom glukonske kiseline i njenog derivata 2-keto glukonska kiselina. Drugi mikrobi savladavaju imuni sistem biljaka sopstvenim izlučevinama, kao što je probiotička bakterija *Bacillus velezensis* FZB42, koja luči auksin. Bakterijski auksin je neophodan za kolonizaciju korijena od strane *B. velezensis* i za njegovu preživljavanje i replikaciju antagoniziranjem reaktivnih kisikovih vrsta (ROS) koje biljka koristi za aktivaciju imunoloških odgovora na infekciju patogenom.

11.6.1. Djelovanje mikrobioma korijena na rast i razvoj biljaka

Mikrobiota korijena doprinosi boljoj apsorpciji hranjivih tvari u biljkama i povećanoj otpornosti biljke na biotičke i abiotičke stresove. S obzirom da funkciju mikrobne zajednice korijena reguliše i biljka domaćin, u određenom stresnom stanju biljka može stimulirati oblikovanje specifične mikrobiote korijena koja će poboljšati otpornost biljaka na stres.

Uticaj mikrobiote korijena na apsorpciju mineralnih elemenata - mikrobiota korijena pomaže biljkama da apsorbiraju mineralne elemente kao što su željezo i azot. Željezo je esencijalni mineralni nutrijent za biljke i djeluje kao katalizator u mnogim biološkim procesima, uključujući fotosintezu i disanje. Nedostatak željeza izaziva hlorozu biljaka i utiče na rast i razvoj. Mikrobiota korijena ublažava nedostatak željeza promjenama u izlučivanju biljnog kumarina i unosu željeza. Lučenje kumarina i korijenska mikrobna zajednica imaju velike efekte na transkripcijski odgovor biljke na nedostatak

željeza. Štaviše, interakcije između kumarina i komenzala poboljšavaju performanse biljke povećavajući apsorpciju željeza i regulaciju skupa gena vezanih za odbranu.

Mikrobiota korijena utiče na ravnotežu mineralnih hranjivih tvari i toleranciju na abiotički stres regulacijom razvoja difuzijskih barijera u endodermu, posebno taloženjem suberina. Ovaj proces ovisi o inhibiciji transdukcije signala apscisinske kiseline od strane mikroba. Dakle, mikrobi ne mogu samo direktno da podstiču apsorpciju mineralnih elemenata u biljke, ali i posredno pomažu u održavanju ravnoteže mineralne ishrane regulišući uspostavljanje difuzije barijera u endodermi korijena.

Djelovanje mikrobiote korijena na otpornost biljaka na bolesti – komenzali korijena pomažu biljkama da se odupru invaziji patogena kroz različite mehanizme, uključujući konkurenciju za nišu, lučenje enzima, antibiotika i indukciju sistemske otpornosti biljke domaćina. Fitopatogena bakterija *Pseudomonas syringae* patovar paradajz (Pst) inficira listove biljake, a pri tome zaražene biljke povećavaju lučenje jabučne kiseline iz svog korijena i tako privlače bakterije *Bacillus subtilis* u rizosferu, što rezultira jačim imunim odgovorom na Pst infekciju.

B. subtilis povećava aktivnost hlorofila, askorbinske kiseline, superoksid dismutaze, katalaze, peroksidaze, askorbat peroksidaze i glutation reduktaze, a istovremeno inhibira H_2O_2 i peroksidaciju lipida i tako pomaže rast bolesne biljke. Osim toga, *B. subtilis* u biljkama ublažava infekcije kroz povećanu aktivnost indol sirćetne kiseline i indol buterne kiseline, kao i snižene količine abscisinske kiseline. *B. subtilis* u simbiozi sa biljkama može modulirati metabolizam



pigmenata, hormona, antioksidansa i nutrijenata i tako povećati otpornost biljke na bolesti. *Aradopsis* biljke zaražene bakterijom *Hyaloperonospora arabidopsidis* koja uzrokuje plamenjaču, akumuliraju i privlače u rizosferu mikroorganizme *Xanthomonas* sp., *Stenotrophomonas* sp. i *Microbacterium* sp. koji poboljšavaju sistemsku otpornost i povećaju otpornost sljedeće generacije biljaka koje rastu na istom tlu.

Biljke sljedećih generacija imaju veći nivo jasmonske kiseline i promjene u profilima eksudacije korijena što je rezultat korisnih mikroorganizama koji doprinose otpornosti biljaka na bolesti. Ovaj fenomen u kojem biljke uzgajane na istom tlu kao i biljke prethodne generacije imaju koristi naziva se naslijeđe iz tla. S obzirom na prethodno navedeno, otpornost biljaka na patogene je barem dio regrutiranja korisnih mikroba iz tla.

Djelovanje mikrobiote korijena na otpornost biljaka na abiotički stres - mikrobiota korijena i mikroorganizmi rizosfere doprinose otpornosti biljaka na abiotički stres. Takva otpornost može biti rezultat direktnog djelovanja specifičnih članova korijenjskog mikrobioma na biljku ili kroz interakcije mikroorganizama.

Suša kao abiotički faktor je sve ozbiljniji problem u poljoprivredi, a mikrobiom korijena poboljšava adaptaciju biljaka na sušu. Istraživanja su pokazala da se struktura mikrobioma korijena riže dramatično promijeni u uslovima kratkotrajne suše, ali je uglavnom u stanju da se oporavi nakon ponovnog zalijevanja. Ipak, produžena suša uzrokuje teške i trajne posljedice na endosferne zajednice mikroorganizama. Nakon duže suše,

aktinobakterije su prisutne u većem broju i čine više od 80% postbakterijske zajednice. Značajno je da *Actinobacteria*, posebno rod *Streptomyces*, koriste različite mehanizme kao što je modulacija nivoa fitohormona, aktivnost antioksidativnih enzima, proizvodnja osmolita, održavanja osmotske ravnoteže i poboljšano uzimanje vode i nutrijenata te na taj način ublažavaju stres zbog nedostatka vode u usjevima.

Istraživanja su pokazala da u uslovima suše, *Actinobacteria* aktiviraju gene koji su uključeni u metabolizam i transport željeza što ukazuje da metabolizam željeza ima važnu ulogu u uslovima suše i dinamici mikrobioma rizosfere.

Također, mikroorganizmi mogu ublažiti i stres koji biljkama uzrokuje slano tlo. Zaslanjivanje tla koje nastaje zbog nekontrolisane upotrebe đubriva je globalna prijetnja poljoprivredi. Dva halofilna roda bakterija od značaja za biljke u uslovima visokog osmotskog pritiska su *Kushneria* i *Halomonas*. Ove bakterije su izolirane iz raznih slanih sredina, uključujući biljna tkiva i pripadajuću rizosferu halofita. Pokazalo se da razne vrste unutar oba roda proizvode biljne hormone i osmoprotektante.

Uloga mikrobiote korijena u regulaciji rasta i razvoja biljaka - pored modifikacije specifičnih fizioloških procesa kod biljaka mikroorganizmi direktno regulišu rast i razvoj biljaka. Različiti sojevi PGPR ispoljavaju stimulativni efekat na rast i razviće biljaka putem sinteze fitohormona. Fitohormoni (auksini, giberelini, citokinini, abscisinska kiselina, etilen) su organske supstance koje ne spadaju u hranjive tvari, ali u minimalnim koncentracijama učestvuju u regulaciji rasta i razvića.

Auksini, giberilini i citokinini pokazuju



pretežno stimulativno djelovanje, dok abscisinska kiselina i etilen djeluju inhibitorno na rast biljke. Hormoni povećavaju gustinu i dužinu korijenskih dlačica povećavajući na taj način površinu korijena, što doprinosi boljem usvajanju vode i mineralnih materija iz tla. Osim biljaka, ove hormone mogu sintetizirati i različite vrste mikroorganizama.

Auksini su grupa biljnih hormona koji stimuliraju rast biljnih organa. Najčešće prisutan prirodni auksin je indol-3-sirćetna kiselina (IAA), a bakterije iz rodova *Pseudomonas*, *Azotobacter* i *Bacillus* imaju sposobnost sinteze ovog hormona. Glavni prekursor sinteze IAA kod bakterija je aminokiselina triptofan. Neke vrste iz roda *Arthrobacter* mogu triptofan u eksudatima korijena pretvoriti u IAA i tako odgoditi cvjetanje. Stimulacija biljnog rasta kao rezultat produkcije giberelina utvrđena je kod vrsta *Acetobacter diazotrophicus* i *Herbaspirillum seropedicae*, *Bacillus* sp. *Azospirillum lipoferum* i *Azospirillum brasilense*. Giberelini su grupa biljnih

hormona koji utiču na mnoge razvojne procese kod viših biljaka, uključujući klijanje sjemena, rast stabla, cvjetanje i formiranje ploda. Mikroorganizmi, u asocijaciji sa biljkama, produkuju oko 30 spojeva iz grupe citokinina. Neke vrste bakterija i cijanobakterije sintetišu citokinine koji imaju ključnu ulogu u regulaciji ćelijskog ciklusa i razviću biljaka. Utvrđeno je da 90% rizosfernih mikroorganizama odlikuje sposobnost produkcije citokinina u in vitro uslovima.

Iako su specifični molekularni mehanizmi na osnovi kojih mikrobi djeluju na regulaciju rasta i razvoja biljaka još uvijek nejasni, nema sumnje da je mikrobna zajednica uključena u rast i razvoj biljaka. Kada budemo raspolagali sa više podataka i informacija o ovim mehanizmima postiće se svrsishodna upotreba mikroorganizama.



Sažetak – biljne interakcije i adaptacije na bakterije i viruse

Biljke su složena staništa za raznolike mikrobne zajednice, uključujući bakterije i viruse. Ovi mikroorganizmi mogu biti prisutni na površini biljaka (epifiti) ili unutar biljnih tkiva (endofiti). Rizosfera, kao zona tla koja okružuje korijen biljke, sadrži najveću koncentraciju mikroorganizama, dok filosfera obuhvata mikrobe na nadzemnim dijelovima biljke. Mikroorganizmi u ovim zajednicama igraju ključnu ulogu u različitim aspektima biljnog rasta, ishrane, otpornosti na stres i interakcijama s patogenima.

Bakterije u rizosferi i filosferi imaju višestruke funkcije, uključujući fiksaciju azota, otapanje fosfata, proizvodnju siderofora i regulaciju rasta biljaka putem fitohormona poput indol-3-sirćetne kiseline (IAA). U rizosferi, korijenski eksudati bogati šećerima, aminokiselinama i organskim kiselinama oblikuju mikrobiom. Biljke aktivno regrutiraju korisne bakterije poput rodova *Pseudomonas*, *Bacillus* i *Rhizobium*, koji poboljšavaju usvajanje nutrijenata i otpornost na abiotičke i biotičke stresove. U filosferi, bakterije su adaptirane nepovoljnim uslovima, uključujući UV zračenje i oskudicu vode, te imaju značajnu ulogu u zaštiti biljke od patogena.

Endofiti, kao bakterije koje žive unutar biljnih tkiva, pružaju dodatnu zaštitu od biotičkog stresa i djeluju kao promotori rasta biljaka. Njihova uloga uključuje modulaciju hormonalnog statusa biljke, smanjenje etilena putem ACC deaminaze i pojačanje otpornosti na patogene. Simbiotski azot-fiksatori, poput bakterija roda *Rhizobium*, imaju ključnu ulogu u osiguravanju esencijalnih hranjivih tvari biljkama, posebno mahunarkama, putem stvaranja kvržica na korijenu.

Fitopatogeni mikroorganizmi, uključujući bakterije, gljive i viruse, uzrokuju značajne promjene u biljkama koje se očituju kao simptomi poput nekroza, deformacija tkiva i gubitka prinosa. Virusi, kao obligatni biotrofi, ometaju metabolizam biljaka, izazivajući promjene u fotosintezi, disanju i sintezi proteina. Neke bakterije, poput *Pseudomonas syringae* i *Xanthomonas campestris*, te gljive poput *Botrytis cinerea*, uzrokuju značajne ekonomske gubitke uslijed bolesti biljaka.

Odbrambeni mehanizmi biljaka uključuju prepoznavanje patogena putem gena otpornosti (R gena) i molekularno posredovane odbrambene reakcije. Biljke regrutiraju korisne mikroorganizme iz rizosfere putem promjena u korijenskim eksudatima kao odgovor na stres. Na primjer, bakterije roda *Bacillus* potiču sistemsku otpornost biljke, dok gljive mikorize poboljšavaju usvajanje nutrijenata i toleranciju na abiotičke stresove poput suše i saliniteta.

Uticaj mikrobioma korijena na adaptaciju biljaka očituje se kroz povećanu otpornost na abiotičke i biotičke stresove, bolje iskorištavanje nutrijenata i poboljšani rast. Specifične bakterije, poput *Actinobacteria* i *Pseudomonas*, proizvode fitohormone, regulišu osmotsku ravnotežu i moduliraju antioksidativne mehanizme, čime ublažavaju učinke stresa. Dodatno, biljke kroz naslijeđe iz tla prenose otpornost na sljedeće generacije biljaka, što ukazuje na dugoročan uticaj mikrobioma rizosfere.

Mikorize su višestruke asocijacije između gljiva (specijalizirane za život u tlu i biljkama) i korijena (ili drugog organa koji dolazi u kontakt sa tlom) biljke, a koje su prvenstveno odgovorne za prenos nutrijenata. Izrazi simbiotski i mutualistički korišteni su naizmjenično za opisivanje mikoriznih asocijacija. Simbioze gljiva su definisane kao „sve asocijacije u kojima gljive dolaze u kontakt sa živim domaćinom iz kojeg dobivaju na različite načine metabolite ili hranjive tvari“. Međutim, ova definicija isključuje asocijacije miko-heterotrofnih biljaka koje su u potpunosti ovisne o simbiozi sa gljivom. Mikorize se ne mogu univerzalno kategorizirati kao mutualističke asocijacije, jer su koristi gljiva minimizirane u asocijacijama miko-heterotrofnih biljaka.

Mutualističke asocijacije uključuju širok spektar direktnih i indirektnih, ili simbiotskih i nesimbiotskih asocijacija, od kojih mnoge pored funkcije prenosa nutrijenata imaju i funkcije u drugim procesima. Sve mikorizne asocijacije su simbiotske, ali neke nisu mutualističke. Termin mikorizna asocijacija obuhvata punu raznolikost mikoriza, isključujući i sve druge povezanosti biljaka i gljiva.

Većina mikoriza se javlja u korijenu, ali prisutne su i u podzemnim stablima određenih biljaka i talusu briofita. Gotovo sve kopnene biljke formiraju simbiotske asocijacije sa mikoriznim gljivama. Mikorize se javljaju kod 90% kopnenih biljaka koje

rastu u prirodnim i kultivisanim ekosistemima (Slika 12.1). Općenito, ova simbioza se zasniva na dvosmjernom prenosu hranjivih tvari, odnosno organskog ugljika biljnog porijekla koji podržava rast gljiva, a gljive isporučuju hranjive tvari iz tla biljkama. Do 80% biljnog azota i fosfora daju mikorizne gljive te rast i preživljavanje mnogih biljaka zavisi od ovih simbionta. Procjene sugerisu da postoji oko 50.000 vrsta gljiva koje formiraju mikorizne asocijacije sa oko 250.000 biljnih vrsta. Prema tome, gljive igraju ključnu ulogu u kopnenim ekosistemima jer regulišu cikluse nutrijenata i ugljenika te utiču na strukturu tla i multifunkcionalnost ekosistema.



Slika 12.1 Ljubičasti šiljorep (*Limodorum abortivum* (L.)) Sv. koja stupa u vezu sa ektomikoriznim vrstama iz roda *Russula*



Nemikorizno stanje se rijetko javlja u prirodi. Konstitutivno nemikorizno stanje javlja se kod relativno malog broja biljaka koje su izgubile sposobnost formiranja bilo koje vrste mikorizne simbioze (nedomaćini), a fakultativno u određenim uslovima tla npr., primjena velikih količina gnojiva.

Patogene asocijacije također uključuju asocijacije gljiva sa biljkama, ali se razlikuju od mikorize, jer gljive ne vrše prenos hranjivih tvari u biljku i vrlo su štetne za svoje biljne domaćine, što rezultira simptomima bolesti. Patogene gljive obično nisu specijalizovane za efikasno prikupljanje mineralnih hranjivih tvari iz tla.

Razvoj molekularnih metoda uveliko je pomagao razumijanju biologije, evolucije i biodiverziteta mikoriznih asocijacija. Paralelno s tim, u toku su istraživanja o ulozi mikoriza u vezi sa održivim rastom biljaka i održavanjem biljnog biodiverziteta u prirodnim kopnenim ekosistemima.

12.1. Mikorizne asocijacije

Iako su različiti tipovi mikoriza klasificirani prema morfološkim karakteristikama u morfološke kategorije, čini se da ove kategorije imaju i biološku važnost, jer su veoma konzistentne unutar biljnih i gljivičnih taksonomskih kategorija i svaka ima karakteristične fiziološke attribute. Poznato je najmanje sedam vrsta mikoriza, pri čemu su neke vrlo slične. Rane morfološke klasifikacije razlikovale su mikorize prema položaju gljiva u korijenu i svrstale ih u tri glavne grupe:

- **ektomikoriza** - gljive formiraju ovojnicu na površini korijena, a njihove hife rastu prema vani i između vanjskih kortikalnih ćelija;
- **endomikoriza** - hife gljiva prodiru u kortikalne ćelije korijena i mogu kolonizirati ćelije, pri čemu ostaju obavijene plazma membranom

Tabela 12.1 Tipovi mikoriznih asocijacija i broj taksonomskih kategorija biljaka i gljiva koje učestvuju u njihovom formiranju

Mikorizne asocijacije	Glavne grupe biljaka	Broj biljnih vrsta	Glavne grupe gljiva	Broj gljivičnih vrsta
Arbuskularna mikoriza (AM)	Većina bilja, trava i veliki broj drveća, rogoza i jetrenjače	200.000	Glomeromycota	300–1.600
Ektomikoriza (EM)	Pinaceae i angiosperme (uglavnom grmlje i drveće)	6.000	Basidiomycota i Ascomycota	20.000
Mikoriza orhideja (ORM)	Orhideje	20-35.000	Basidiomycota	25.000
Erikoidna mikoriza (ERM)	Pripadnici porodice Ericaceae	3.900	Uglavnom Ascomycota, neke Basidiomycota	> 150
Nemikorizne biljne vrste	Brassicaceae, Crassulaceae, Orobanchaceae, Proteaceae i dr.	51.500	-	0



domaćina;

- *ektendomikoriza* - kombinacija osobina ektomikorize i endomikorize.

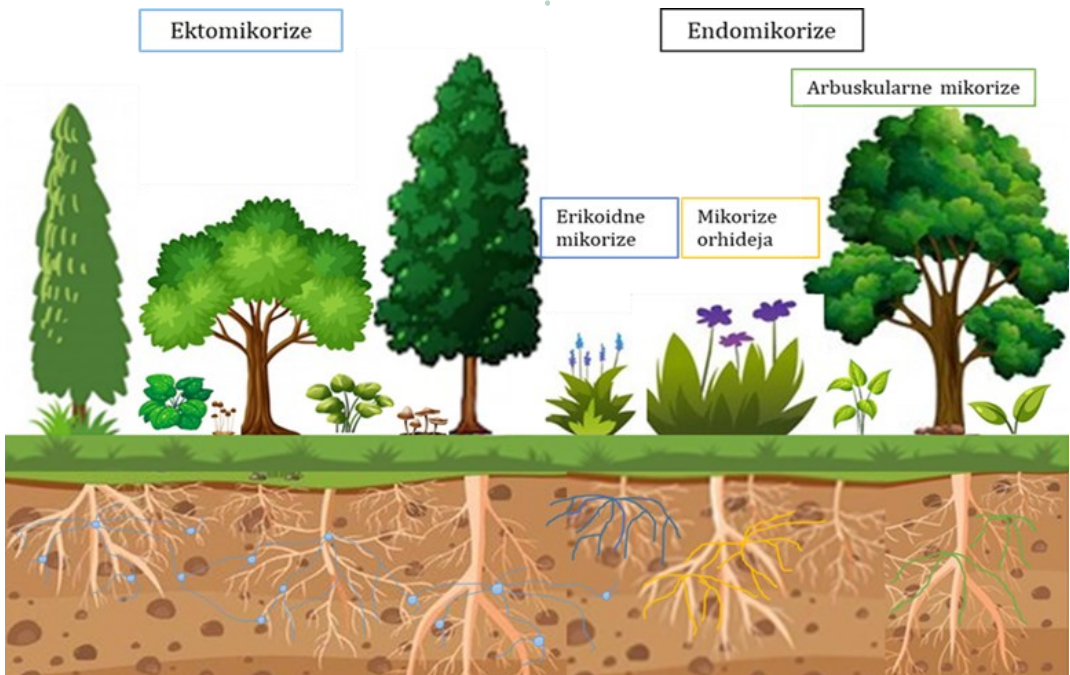
Danas se zna da postoje različiti tipovi endomikoriznih asocijacija (Tabela 12.1, Slika 12.2) uključujući:

- *arbuskularnu mikorizu* (AM);
- *erikoidnu mikorizu* (OM);
- *arbutoidnu mikorizu* (ORM);
- *mikorizu orhideja* (ERM).

Svaka od ovih asocijacija ima specifične anatomske karakteristike i povezana je s različitim grupama biljaka i gljiva. Stoga, termin „endomikoriza” obuhvata više filogenetski i funkcionalno različitih tipova simbioza. Mikorizne asocijacije su veoma rasprostranjene u carstvu biljaka. Procjenjuje se da oko 74% svih biljnih vrsta

formira AM sa gljivama iz klase Glomeromycota, oko 2% biljaka formira EM asocijacije, a oko 10% biljaka formira mikorizu orhideja i oko 1,4% erikoidne asocijacije. Neke biljne vrste, kao npr. topola i eukaliptUS mogu formirati dvojne simbiotske asocijacije, npr. sa AM i EM gljivama. Niže kopnene biljke, npr. rogoz i jetrenjača povezuju se sa AM, EM ili ERM gljivama. Nasuprot tome, broj gljivičnih vrsta uključenih u simbiozu je manje jasan i varira ovisno o tipu mikorize.

Mikorizne asocijacije su veoma rasprostranjene u carstvu biljaka. Procjenjuje se da oko 74% svih biljnih vrsta formira AM sa gljivama iz klase Glomeromycota, oko 2% biljaka formira EM asocijacije, a oko 10% biljaka formira mikorizu orhideja i oko 1,4% erikoidne asocijacije. Neke biljne vrste, kao npr. topola



Slika 12.2 Glavni tipovi mikoriznih asocijacija

Morfološke razlike između ektomikoriza, koje uglavnom uključuju drveće i grmlje i endomikoriza, koje uključuju erikoidne mikorize (ograničene na Ericaceae), mikorize orhideja (ograničene na Orchidaceae) i najrasprostranjenije arbuskularne mikorize



i eukaliptus mogu formirati dvojne simbiotske asocijacije, npr. sa AM i EM gljivama. Niže kopnene biljke, npr. rogoz i jetrenjača povezuju se sa AM, EM ili ERM gljivama. Nasuprot tome, broj gljivičnih vrsta uključenih u simbiozu je manje jasan i varira ovisno o tipu mikorize.

12.1.1. Arbuskularne mikorizne asocijacije

Arbuskularne mikorize (vezikularne arbuskularne mikorizne) najčešće su asocijacije korijenskih gljiva. Ove mikorizne asocijacije predstavljaju bazalni mikorizni tip koji je evoluirao prije 450 miliona godina. Arbuskularne mikorize (AM) se nazivaju "endomikorizom", jer gljiva formira intraradikalne strukture tj. unutar korijena biljaka. Naziv "arbuskularni" potiče od karakterističnih struktura, arbuskula koje se javljaju u kortikalnim ćelijama korijena biljaka, kao i nekih mikotala koloniziranih AM gljivama. Zajedno sa skladišnim vezikulama koje se nalaze unutar ili između ćelija, ove strukture se smatraju dijagnostičkim karakterom za AM asocijacije.

Arbuskularne mikorizne gljive klasificirane su u poseban monofiletski tip gljiva, Glomeromycota (Tabela 12.1). Oni su obavezni biotrofi i zavise od zaliha organskog ugljika porijeklom od biljaka koji se prenosi u formi heksoze. AM gljive karakterizira micelij koji raste kroz tlo i veže se za korijen biljke domaćina. Micelij u korijenu raste između i unutar kortikalnih ćelija bez oštećenja integriteta ćelija. Prelaskom u unutrašnje kortikalne slojeve formiraju se specijalizirane strukture unutar ćelija, slične haustoriju, koje se nazivaju

arbuskule. One su mjesto odvijanja razmjene metabolita između gljive i citoplazme domaćina. Karakteristične vezikule se obično formiraju kasnije kao terminalne ili interkalarne otekline u kortikalnim ćelijama i funkcionišu kao organi za skladištenje nutrijenata. Arbuskule se mogu identificirati standardnim mikroskopskim postupcima i njihova brojnost je obično povezana sa stepenom kolonizacije mladog korijena AM gljivama.

Arbuskuli se teže identificiraju u starim korijenima, jer su često odsutni ili u mikorizama bez prisustva arbuskula. Kolonizacija biljaka koje nisu domaćini glomeromiceta ponekad se označava kao vezikularna mikorizna kolonizacija ili endofitska aktivnost. Ukupna arhitektura korijena koloniziranog AM gljivama se površno ne razlikuje od arhitekture nekoloniziranih korijena iste vrste. Kolonizacija može nastati iz spora, iz hifa koje rastu iz korijena u neposrednoj blizini, ili u nekim slučajevima iz odumrlih dijelova korijena. AM gljive su povezane sa velikim brojem biljnih porodica raznih staništa kao što su: tropska, arktičko-alpska, mezička i sušna staništa.

Ove gljive su multifunkcionalne u datim ekosistemima. Kolonizacija korijena AM gljivama poboljšava rast i produktivnost nekoliko poljoprivrednih kultura, povećavanjem unosa nutrijenata, povećanom tolerancijom na različite biotičke i abiotičke stresove, te poboljšava fizička, hemijska i biološka svojstva tla. Arbuskularne mikorize također djeluju kao bioprotektori protiv patogenih i toksičnih stresova.

Sposobnost formiranja AM asocijacija procjenjuje se za oko 80% postojećih



terestičnih biljaka, uključujući, paprati i druge pteridofite, kao i većinu golosjemenjača i kritosjemenjača, uključujući drveće i grmlje, kao i biljke umjerenih i tropskih ekosistema, uključujući poljoprivredne sisteme.

Postoje dvije glavne vrste arbuskularne mikorize koje je Gallaud (1905.) nazvao asocijacijama tipa *Arum* i *Paris*. Kod biljaka sa AM asocijacijama tipa *Paris* hife rastu kao zavojnice unutar ćelija, dok kod biljaka sa *Arum* AM asocijacijama hife formiraju kolonije koje se šire prvenstveno linearnim rastom duž uzdužnih vazdušnih kanala između ćelija korteksa. Morfološke i funkcionalne kategorije asocijacija koje formiraju gljive glomeromiceta u biljnim organima su:

- **tipična uravnotežena AM** u organima mladih biljaka sa zastupljenom, ravnomjernom kolonizacijom korijena hifama i karakterističnim obrascima rasta i arbuskulama (često);
- **starija uravnotežena AM** u korijenima starijih biljaka sa standardnim obrascima kolonizacije hifa, ali bez arbuskula (vrlo često). Uravnotežene mikorizne asocijacije su one u kojima oba organizma primaju tvari kroz recipročnu razmjenu;
- **endofitska asocijacija** u korijenu biljaka koji nisu domaćini i drugim biljnim organima sa difuznim rastom hifa što rezultira rijetkom, nedosljednom kolonizacijom bez arbuskula. Mnoge gljive mogu brzo kolonizirati korteks korijena bez simptoma bolesti, uključujući patogene ili nekrotrofne gljive sa latentnim fazama, kao i korisne gljive koje pružaju zaštitu od patogena, ali ih nije lako kategorizirati.

- **eksploatatorska AM** javlja se kod djelomično ili potpuno miko-heterotrofičnih biljaka sa intenzivnom kolonizacijom reduciranih korijena ili stabljika specijaliziranim hifama koje formiraju karakteristične asocijacije u kojima u nekim slučajevima nedostaju arbuskule (ograničeno na određene porodice biljaka).

12.1.2. Ektomikorizne asocijacije

Ektomikorizne asocijacije (EM) su važne u mnogim staništima, ali su ograničene na određene porodice biljaka (Tabela 12.1, Slika 12.2). Formiranje ektomikoriznih asocijacija često omogućava opstanak u staništima u kojima simbionti ne bi mogli rasti pojedinačno.

Najstariji fosili pružaju jasne dokaze da su ektomikorizne asocijacije evoluirale prije 130 milijuna godina. Ove asocijacije se javljaju kod nekih porodica drvenastih golosjemenjača (npr. Pinaceae) i kritosjemenjača (npr. Dipterocarpaceae, Betulaceae) koje dominiraju u sjevernim umjerenim, borealnim i tropskim šumama sa karakterističnim klimatskim uslovima i tlom siromašnim nutrijentima.

Ektomikorizne asocijacije igraju važnu ulogu u zaštiti biljaka od stresa (suša, patogeni, zagađenje teškim metalima, itd.), a uglavnom poboljšavaju unos vode i hranljivih tvari u biljku iz tla.

Gljivične vrste koje učestvuju u ektomikoriznim asocijacijama čine oko 30% mikrobne biomase u šumskom tlu. Ove gljive predstavljaju raznoliku grupu vrsta iz bazidiomiceta, askomiceta i zigomiceta.



Smatra se da je broj gljivičnih vrsta ektomikoza mnogo veći nego AM gljiva i procjenjuje se da postoji oko 20.000 EM gljiva (Tabela 12.1). Ova procjena je zasnovana na nizu osobina, uključujući morfološke, molekularne i izotopske studije koje pokazuje raznolikost ektomikoriznih asocijacija.

Većina EM gljiva je, za razliku od AM gljiva, barem djelomično saprotrofna, jer se mogu uzgajati vještački na agar podlogama bez biljke domaćina. Međutim, gubitak enzima koji razgrađuju lignocelulozu većinu EM gljiva čini ovisnim o fotoasimilaciji biljke domaćina u poljskim uslovima. Procjenjuje se da oko 6.000 biljnih vrsta formira asocijacije sa EM gljivama. Mnoge EM gljive imaju širok raspon domaćina, dok su neke specifične i koloniziraju određene domaćine ili rodove biljnih domaćina. Različite vrste EM gljiva imaju različite uloge u tlu. Neke vrste gljiva proizvode enzime koji pomažu usvajanje organskih hranjivih tvari iz tla.

Druge vrste EM gljiva stimuliraju unos fosfora (P) iz apatita izlučivanjem organskih kiselina u tlo. Velike količine oksalne kiseline pronađene su u tlu sakupljenom u mikrostaništu koje je kolonizirala EM gljiva *Gautieria monticola*. Sadržaj oksalne kiseline bio je u pozitivnoj korelaciji sa sadržajem fosfora u tlu, što sugerira da je oksalna kiselina bila uključena u oslobađanje P iz aluminium i željezo fosfata u tlu. S tim u vezi dokazano je da inokulacija biljnih vrsta *Eucalyptus globulus*, *E. urophylla*, *Pinus elliotii* i *P. radiata* sa EM gljivom *Scleroderma* povećava rast sadnica do 105%.



Kod ektomikorize, nakon kontakta i prepoznavanja između biljke domaćina i EM gljive, gljiva formira strukturu nazvanu omotač (plašt) koji nastaje proliferacijom

hifa koje obavijaju korijen biljke. Nakon formiranja plašta, hife prodiru između epidermalnih i kortikalnih ćelija formirajući složen međućelijski sistem. Ovaj složeni mrežni sistem hifa, nazvan i Hartigova mreža, uspostavlja kontaktnu površinu između biljke i gljive preko koje se odvija razmjena nutrijenata i organskog ugljika. U ovom slučaju postoji mala ili nikakva intracelularna penetracija.

Odnos između debljine Hartigove mreže i odgovora biljnog domaćina u smislu povećanog rasta podržavaju hipotezu da je Hartigova mreža primarna zona prenosa hranjivih tvari u ovim asocijacijama. Hife koje rastu iz koloniziranog korijena biljke formiraju opsežan micelij koji se, u nekim slučajevima, može proširiti na značajne udaljenosti u okolno tlo.

Ektomikorizne gljive su klasificirane u tipove na osnovu opsega i obrazaca agregacije njihovog micelija. Ova široka klasifikacija je korisna u kontekstu razumijevanja uloge EM gljiva u ishrani biljaka fosforom, budući da je micelij primarno mjesto usvajanja hranjivih tvari iz tla i njihove translokacije u EM asocijacijama biljka-gljiva. Shodno tome, jedini put za usvajanje nutrijenata (uključujući P) u kolonizirane vrhove korijena je preko EM gljiva, iako važnost apoplasnih ili simplasnih puteva kroz plašt ovisi o aspektima strukture i razvoja plašta, te stoga varira za različite gljive. Kod nekih biljaka razvoj Hartigove mreže je neznatan ili izostaje, ali eksperimentalno je potvrđeno da se te asocijacije ponašaju na tipično mikorizni način, kao na primjer kod *Pisonia*. Kod ektendomikorize ovojnica može biti smanjena ili odsutna,

Hartigova mreža je obično dobro razvijena,

ali hife u ovim asocijacijama prodiru u ćelije biljke. Ista vrsta gljiva može formirati ektomikorizu na jednoj vrsti biljaka i ektendomikorizu na drugim biljkama. Arbutoidne mikorize posjeduju ovojnicu, vanjske hife i obično dobro razvijenu Hartigovu mrežu. Osim toga, postoji ekstenzivni intracelularni razvoj hifa u biljnim ćelijama, zbog čega ih svrstavaju u jedan od tipova endomikoriza. Arbutoidna mikoriza je kao i erikoidna mikoriza pronađena u biljnom redu Ericales. Gljive arbutoidnih mikoriza su bazidiomicete, često i iste vrste gljiva koje formiraju ektomikorizne asocijacije. Glavna razlika između arbutoidne i ektomikorizne asocijacije je u tome što hife kod arbutoidne mikorize prodiru u vanjske kortikalne ćelije i ispunjavaju ih zavojnicama, što nije slučaj sa hifama kod ektomikorizne asocijacije.

Međutim, ne koloniziraju sve EM gljive korijene svih potencijalno EM biljnih vrsta, što ukazuje na stepen specifičnosti domaćina. Kao i kod AM asocijacija, mehanizmi koji određuju specifičnost slabo su još uvijek istraženi. Molekularne studije ukazuju da niz malih proteina i hormona koji se izlučuju iz biljaka i gljiva igraju ključnu ulogu u signalnom prepoznavanju, ali mehanizmi specifičnosti domaćina ostaju nepoznati.

Oko 3% vaskularnih biljaka, uglavnom šumskih vrsta iz porodica Fagaceae, Betulaceae, Pinaceae, Eucalyptus i neke drvenaste mahunarke formiraju ektomikoriznu asocijaciju (Tabela 12.1, Slika 12.2). Uprkos relativno malom broju biljnih vrsta koje formiraju ektomikorize, ove mikorizne asocijacije igraju ključnu ulogu u šumskim ekosistemima i široko su rasprostranjene.

Postoje dvije osnovne morfološke kategorije ektomikoriznih asocijacija:

- *Asocijacije tipične za skrivenosjemenjače*, kao što su vrste iz rodova *Eucalyptus*, *Betula*, *Populus*, *Fagus* i *Shorea* sa Hartigovom mrežom ograničenom na epidermalne ćelije, i
- *Asocijacije tipične za golosjemenjače*, kao što su vrste iz porodice Pinaceae gdje Hartigova mreža zauzima više slojeva ćelija u korteksu.

Postoji nekoliko izuzetaka od ovog pravila, kao što je angiosperm *Dryas integrifolia*, koji ima kortikalnu Hartigovu mrežu. Ove kategorije su rezultat anatomske karakteristike korijena domaćina i ista gljiva može formirati oba tipa sa različitim biljnim domaćinima.

Sposobnost EM gljiva da pristupe organskom P i nerastvorljivim anorganskim izvorima važna je strategija koja je vjerovatno bila evolutivni odgovor na sve veći značaj organskih hranljivih tvari kako su se tla razvijala. Iako mnoge EM gljive mogu razgraditi složene organske tvari u tlu, malo je dokaza da one dobivaju organski ugljik (C) za rast iz ovih izvora. Umjesto toga, organski C uzimaju iz fotosintetizirajućih biljaka, a kao izvor koriste saharozu iz biljnih ćelija koju hidroliziraju u heksoze. Ishrana fosforom je opsežno proučavana u AM biljkama, sa mnogo manjim interesom za azot (N), dok je kod EM biljaka obrnuto. Razlog je nedostatak uvjerljivih dokaza da AM gljive značajnije učestvuju u opskrbi biljaka azotom. Međutim, EM gljive imaju određenu ulogu u unosu fosfata i njegovoj translokaciji u biljne simbiote.

Prevladavanje i postojanost mikoriza svih tipova u današnjoj vegetaciji govori o ekološkim i evolucijskim prednostima



simbioza za većinu biljaka. Međutim, neke biljne vrste (npr. iz porodice Brassicaceae, uključujući *Arabidopsis thaliana*, većina vrsta Proteaceae, kao i *Lupinus* spp.) izgubile su sposobnost formiranja mikorize i razvile su druge strategije za sticanje P, kao što je formiranje klastera korijena i pojačano izlučivanje organskih anjona.

12.1.3. Mikoriza orhideja i erikoidne mikorizne asocijacije

Druge vrste mikoriznih asocijacija su ograničene na biljke iz porodica Orchidaceae ili Ericaceae (Tabela 12.1), dok neke porodice kritosjemenjača obično imaju nemikorizno korijenje (NM).

Gljive koje učestvuju u mikoriznim asocijacijama sa orhidejama obično žive kao saprotrofi u tlu ili formiraju endofitske asocijacije sa korijenom orhideja. Sjeme orhideja je izuzetno malo (0,3-14 μg) i u prirodnim ekosistemima sadnice većine orhideja u potpunosti zavise od kolonizacije gljivama. Mikorizna asocijacija je kritično važna za vrijeme klijanja orhideja, jer sjeme orhideje praktično da nema rezervu hranjivih tvari i snadbijeva se ugljikom iz gljivičnih simbionata. Protokorm orhideje je jedinstvena struktura koja se formira dok sjeme klija i predstavlja mjesto za smještaj i regulaciju rasta svog mikoriznog simbionta. Ova struktura je također odgovorna za formiranje apikalnog meristema izdanka, što omogućava razvoj biljke. Protokorm ima izvanredna fiziološka svojstva – može ograničiti rast gljivičnih hifa na bazalne ćelije protokorma koje preuzimaju hranjive tvari od simbionta.

Hife gljiva koje dolaze u kontakt sa ćelijama protokorma imaju mnogo mitohondrija i

vakuola, čime se povećava njihov simbiotski metabolički kapacitet. Gljive koje formiraju mikorizu sa orhidejama pripadaju bazidiomicetama iz rodova *Cetatosidium*, *Sebacina*, *Tulasnella* i *Russula*.

Većina orhideja se povezuje sa saprofitima ili patogenim gljivama, dok se nekoliko njih povezuje sa ektomikoriznim gljivama. Biljke iz porodice Orchidaceae su djelomično ili potpuno ahlorofilne u nekom dijelu svog životnog ciklusa i oslanjaju se na hranjive tvari i ugljik koje dobijaju iz simbiotskih gljiva. Podjela orhideja na osnovu toga da li su potpuno ahlorofilne ili su u jednom dijelu svog životnog ciklusa zelene, takođe se ogleda i u identitetima njihovih gljivičnih simbionata.

Gljivični simbionti zelenih orhideja su visoko efikasni saprofiti koji uglavnom pripadaju rodu *Rhizoctonia*, dok simbionti ahlorofilnih orhideja imaju veći afinitet za formiranje ektomikoriza sa autotrofnim biljkama.

Posljednjih godina, molekularnom identifikacijom utvrđeno je da mnoge orhideje imaju gljivične simbionte specifične za domaćina (obično između jednog i 10 taksona po orhideji, kod nekih i malo više). Nove vrste gljiva koje koloniziraju orhideje se kontinuirano opisuju kao npr. vrste iz roda *Atractiellales* i ukupan broj gljiva koje formiraju mikorizu sa orhidejama može biti čak preko 25.000 (Tabela 12.1).

Još manje se zna o gljivama koje formiraju erikoidne mikorizne asocijacije (ERM) sa vrstama iz porodice Ericaceae, sa pripadajućim rodovima kao što su *Erica* sp., *Calluna* sp., *Rhododendron* sp. ili *Vaccinium* sp., koje uglavnom naseljavaju kisela i neplodna vrijetna staništa. Erikoidne gljive pripadaju redu Helotiales (Ascomycetes) i saprotrofi su u tlu.



Za neke Basidiomycete se smatra da učestvuju u erikoidnim mikoriznim asocijacijama, a određene gljive mogu istovremeno formirati i erikoidne i ektomikorizne asocijacije s različitim biljnim domaćinima. U erikoidnoj mikoriznoj asocijaciji formiraju se labave mreže hifa oko vanjske strane korijenske dlake iz koje hife prodiru kroz zidove kortikalnih ćelija i formiraju gusto pakovane intracelularne zavojnice u ćeliji.

Procjenjuje se da više od 129 vrsta gljiva (po nekim autorima i preko 150) iz reda Helotiales učestvuje u formiranju erikoidne mikorize sa preko 3900 vrsta biljaka iz porodice Ericaceae. Štaviše, otkriveno je da su Sebaciales (Basidiomycetes) također široko rasprostranjene erikoidne mikorizne gljive, a pretpostavlja se da vrste iz reda Trechisporales mogu učestvovati u formiranju erikoidnih asocijacija.

Prema tome, procjene sugerišu da 40.000 - 50.000 vrsta gljiva formira mikorizne asocijacije (Tabela 12.1), što predstavlja oko 0,5-10% od ukupnog broja (0,5-10 miliona) vrsta gljiva za koje se procjenjuje da su prisutne u tlu.

Važno je napomenuti da se biljke, također, povezuju sa širokim spektrom gljivičnih endofita koji mogu biti korisni u određenim uslovima. Iako poboljšavaju rast biljaka i pružaju otpornost na stres i patogene, endofitske gljive ne formiraju specijaliziranu kontaktnu površinu biljka-gljiva za razmjenu resursa i trenutno se ne smatraju mikoriznim simbiontima.

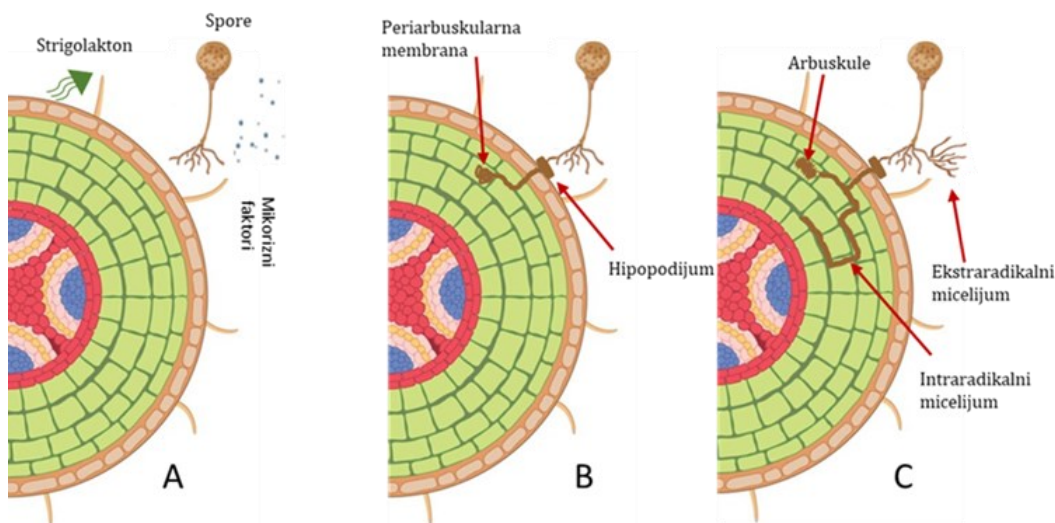
12.2. Mehanizmi kolonizacije u mikoriznim asocijacijama

Nakon recipročne signalizacije i prepoznavanja, subapikalni region mladih bočnih korijena je najčešće mjesto kontakta biljke i gljive. Velika razvojna plastičnost ovog područja je glavni preduslov za smještaj simbionata, što je posebno izraženo kod postembrionalnih ćelija protokorma u mikoriznoj asocijaciji orhideja.

Razmjena hemijskih signala između biljaka i arbuskularnih gljiva (AM) dovodi do stvaranja arbuskularne mikorizne asocijacije. Početni korak u ovoj asocijaciji je oslobađanje strigolaktona u rizosferu putem korijena biljke (Slika 12.3A). Strigolakton pospešuje klijanje spora i stimuliše grananje hifa kod AM gljiva koje proizvode mikorizne faktore, uključujući lipo-hitoooligosaharide i hitooligosaharide. Ove mikorizne faktore prepoznaju biljke domaćini i aktiviraju signalni put simbioze u korijenu, što dovodi do oscilacija u sadržaju kalcija.

Fizički kontakt između AM gljiva i površine korijena biljke omogućava formiranje globularne gljivične strukture, tzv. *hyphopodium* (Slika 12.3B), također nazvanog i *appresorium*, čiji je prodor olakšan signalima koje oslobađa biljni kutin. Ova razgranata ekspanzija hifa čini veliku kontaktnu površinu sa epidermalnim ćelijama bočnih korijena (Slika 12.3B). Budući da su ćelijski zidovi epidermisa penetrirani, hife gljive rastu intercelularno ili intracelularno šireći se kroz korteks korijena. Konačno, u unutrašnjim ćelijama korteksa, formiraju se visoko razgranate strukture hifa, nazvane arbuskule (Slika





Slika 12.3 Mehanizam kolonizacije u arbuskularnoj mikoriznoj asocijaciji - A) Signalizacija korijena biljke domaćina, oslobađanjem strigolaktona, koji potiče klijanje gljivičnih spora i stimulira grananje ekstraradikalnog micelija arbuskularne gljive, koja proizvodi mikorizne faktore (lipo-hitoooligosaharida i hitooligosaharida) koje prepoznaje biljka domaćin, B) i C) Fizički kontakt između površine korijena i arbuskularne gljive omogućava formiranje hipopodijuma, što rezultira međućelijskom proliferacijom intraradikalnog micelija u ćelije korteksa i do intracelularnog razvoja arbuskula okruženih periarbuskularnom membranom.

12.3C) koje djeluju kao haustorije. Intracelularne hife i arbuskule su uvijek odvojene od citoplazme biljne ćelije apoplastičnom kontaktnom površinom okruženom perifungalnom membranom nastalom invaginacijom ćelijske membrane biljke (Slika 12.4).

Smatra se da je periarbuskularna kontaktna površina sa tubularnim ekspanzijama glavno mjesto razmjene nutrijenata.

Razvoj hipopodijuma može biti povezan sa nesposobnošću AM gljiva da enzimski aktivno „probiju“ ćelijski zid korijena biljke i posljedičnom potrebom da se izazovu odgovori adaptacije u domaćinu (uključujući sklapanje aparata za prepenetraciju i slabljenje ćelijskog zida ispod hipopodijuma). Penetracija u epidermalne ćelije dešava se nekoliko sati nakon kontakta simbionata, za razliku od direktnog prodiranja u zidove epidermalnih ćelija hifa

gljiva orhideja i erikoidnih gljiva, koje eksprimiraju brojne enzime razgrađujući tako zidove biljnih ćelija tokom interakcije sa biljkom.

Kod erikoidnih mikoriznih asocijacija, hife prodiru u debele epidermalne ćelijske zidove korijena biljaka iz porodice Ericaceae bez razvoja prividnih adhezivnih struktura. Unutar epidermalnih ćelija formiraju se gusti zavojci hifa odvojeni od citoplazme ćelije apoplastičnom kontaktnom površinom (zeleno) i produžetkom plazma membrane biljne ćelije (narančasto) (Slika 12.4).

Kod mikoriza orhideja, simbiotske gljive se mogu razviti u klijavom sjemenu i korijenu sadnica. Najbolje opisan proces kolonizacije je u protokormima, postembrionalnim strukturama u obliku gomolja koje se razvijaju klijanjem sjemena. U ovom slučaju, hife prodiru u epidermalne ćelije dlake i stižu do kortikalnog parenhima gdje



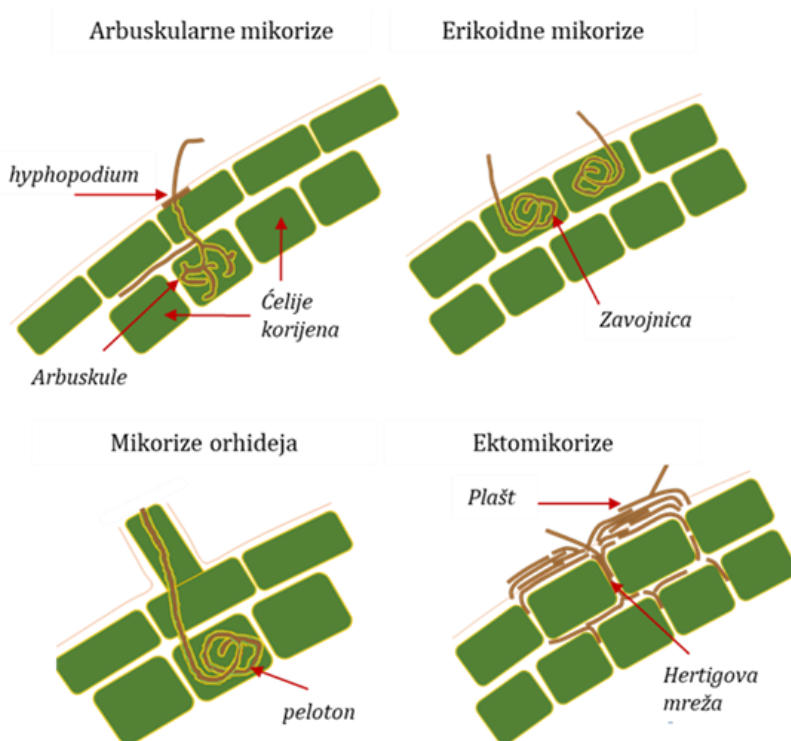
formiraju velike zavojnice hifa, nazvane 'pelotoni', unutar membranom ograničene kontaktne površine (Slika 12.4).

Kod ektomikoriznih asocijacija (EM) intenzivna proliferacija hifa između i ispod epidermalnih ćelija povezana je sa slabljenjem kohezije biljnog ćelijskog zida. Vjeruje se da gljivična kolonizacija apoplastičnog prostora ovisi o hemijskoj degradaciji pektina srednje lamele u kombinaciji sa mehaničkim silama koje nastaju rastom vrha hifa. Kod ektomikorize, subapikalne epidermalne ćelije izbijajućih bočnih korijena su meta hifa koje se nalaze u tlu. Proliferacijom hifa stvara se pseudoparenhimatozno tkivo poznato kao 'plašt', koji proguta cijeli vrh korijena (Slika 12.4). Unutrašnje hife plašta se dalje razvijaju između epidermalnih ćelija, dosežući različite dubine u kortikalnom tkivu (ovisno o biljci domaćinu). Takve

intraradikalne hife nikada ne prodiru u lumen ćelije, a Hartigova mreža formira međućelijsku kontaktnu površinu.

U svim slučajevima značajna količina gljivičnog micelija, bilo međućelijskog kao u ektomikoriznoj asocijaciji, ili u samom lumenu biljnih ćelija kao u AM, ERM i ORM asocijaciji, smještena je u tkivima domaćina. To podrazumijeva značajno reprogramiranje razvoja biljaka u koordinaciji sa rastom gljiva.

U slučaju ektomikorize, ovo reprogramiranje prvenstveno uključuje korijenske meristeme koji u početku stvaraju novi obrazac rekurzivnog dihotomnog grananja i na kraju zaustavljaju svoju aktivnost kako ih pokriva gljivični omotač. Smatra se da promjene signalizacije korijenskog auksina od strane kolonizirajuće EM gljive igraju glavnu ulogu u ovim razvojnim procesima.



Slika 12.4 Glavne ćelijske karakteristike mikoriznih asocijacija



Intenzivno grananje korijena biljaka primijećeno je i kod erikoidnih i kod arbuskularnih mikoriza od najranije interakcije sa simbiotskim gljivama. Međutim, najupečatljivije razvojne promjene koje karakteriziraju sve endomikorizne interakcije (AM, ERM i ORM) javljaju se unutar koloniziranih ćelija sa pojavom de novo sastavljenih ćelijskih odjeljaka koji sadrže komponente ćelijskog zida obloženog membranom ćelije domaćina (Slika 12.4).

Zajednička karakteristika svih mikoriznih asocijacija je da hife gljiva nikada nemaju direktan pristup citoplazmi ćelije domaćina i da su ograničene na apoplastični prostor unutar različitih simbiotskih kontaktnih površina. Kontaktne površine su također glavna mjesta razmjene tvari te tako predstavljaju funkcionalno jezgro svih mikoriznih simbioza.

Kod arbuskularnih mikoriza, stvaranje simbiotske kontaktne površine uveliko zavisi od zajedničkog simbiotskog signalnog puta – CSSP signalizacije, što je slučaj i sa drugim biljnim simbiozama, kao što su simbiotska fiksacija azota i aktinorize. Kod AM biljka otkriven je osnovni skup gena koji je neophodan za uspostavljanje simbioze i on uključuje CSSP članove signalnog puta koji su očuvani kod svih AM biljnih vrsta.

Ovaj simbiotski alat također uključuje faktore transkripcije koji koordiniraju ekspresiju niza biljnih gena uključenih u specifične simbiotske funkcije, kao što su transport fosfata, sinteza i transport lipida. Brojne strukturne sličnosti uočene između AM, ERM i ORM upućuju na moguće slične signalne i razvojne procese u svim endomikoriznim interakcijama.

Nadalje, razvoj apoplastičnih kontaktnih površina i uloga pojedinih članova CSSP-a

zajednička je i za druge interakcije, kao što su biljka-mikroorganizam, simbioza mahunarki i rizobiuma, kod nekih bakterijskih i gljivičnih endofitskih asocijacija ili biotrofnih patogenih interakcija.

12.2.1. Strategije za uspješnu kolonizaciju

Mikorizna kolonizacija zahtijeva reprogramiranje metabolizma cijele biljke da bi se održala tako uska funkcionalna povezanost. Detaljna analiza ekspresije biljnih gena opisana je kod mnogih AM biljaka, kao npr. kod fosfatnog transporter gena *MtPT4* kod vrste *Medicago truncatula*. Neki od gena identificirani su kao AM-specifični i trenutno se koriste kao markeri funkcionalnosti simbioze. Nasuprot tome, u EM asocijaciji otkriveno je da je ekspresija gena opsežnije regulisana kod gljiva (do 20% analiziranog transkripta) nego kod biljaka (2–5% analiziranog transkripta).

Isto tako kod AM i kod EM poseban interes postojao je za gene uključene u odbranu biljaka. Komponente ćelijskog zida mikoriznih gljiva mogu biti prepoznate od strane biljke domaćina kao molekularni obrasci povezani sa mikroorganizmima (MAMP) koji izazivaju imunološki odgovor biljaka. Aktivacija takvih odbrambenih odgovora tokom ranog formiranja AM otkrivena je u nekoliko studija. Ova aktivacija je objašnjena kao oblik prajminga kod biljaka koji doprinosi takozvanoj otpornosti izazvanom mikorizom i dovodi do smanjene osjetljivosti AM biljaka na biotrofne i nekrotrofne patogene, nematode, insekte i viruse.



Molekule povezane sa hitinom imaju ključnu ulogu u aktivaciji odbrambenog odgovora kod biljaka. Signali zasnovani na hitinu pokreću različite reakcije kod biljaka u zavisnosti od dužine njihove hitinske osnove.

Hitinski oligomeri kratkog lanca (tetrameri i pentameri) su moćni pokretači CSSP signalizacije kod AM biljaka, a tu ulogu kod mahunarki imaju i derivati oligomera hitina koji nose lateralne supstitucije kao što su sulfatne grupe i lipidni rep.

Nasuprot tome, duže molekule (kao što su hito-oktameri) aktiviraju imunitet izazvan molekularnim uzorkom povezanim sa patogenom, signalizaciju protein kinaze aktiviranu mitogenom, oslobađanje reaktivnih vrsta kisika i povećanu ekspresiju odbrambenih gena. Rani odgovori biljaka na EM gljive, također, uključuju nespecifičnu odbranu širokog spektra, kao npr. povećane aktivnosti enzima hitinaze i peroksidaze tokom prodiranja hifa u apoplastični prostor korteksa korijena.

Također, kod AM i EM asocijacija smatra se da biljni hormoni igraju glavnu ulogu u uspostavljanju simbioze.

Gljivični produkti su glavni akteri koji moduliraju odgovore biljaka. Neki od produkata ulaze u ćeliju domaćina i ometaju regulaciju gena. Zabilježena je translokacija AM gljivičnog proteina (SP7) u jedro biljne ćelije, gdje on stupa u interakciju sa faktorom transkripcije koji je povezan sa

patogenezo i ometa imunološki odgovor biljke. Još jedan AM efektor (RiCRN1) lokaliziran je u jedru biljke domaćina i smatra se da je ključan za napredovanje simbioze i razvoj arbuskula.

Kod EM pretpostavlja se da efektor MiSSP7 ometa aktivaciju odbrambenog odgovora biljaka potiskivanjem gena koji reaguju na jasmonsku kiselinu. Također, kod ERM i OM gljiva identificirano je nekoliko manjih proteina koji mogu djelovati kao efektori u modulaciji biljnih gena.

Biljne i gljivične strategije u kojima učestvuju molekularni alati (kao što su MAMP-ovi i efektori) i procesi (imunitet pokrenut uzorkom i efektorom) naglašavaju njihovu fundamentalnu ulogu tokom patogenih interakcija.

Trenutni izazov je identificirati regulatorne mehanizme koji prave razliku između odgovora biljaka aktiviranih napadima patogena i odgovora koje omogućavaju uspostavljanje dugotrajne korisne interakcije sa mutualističkim simbiontima.

Ove spoznaje će biti od ključnog značaja za razumijevanje kako mikorizne gljive regulišu imunitet biljaka i doprinose povećanoj odbrani domaćina od drugih biotičkih stresova.



12.3. Uloga mikoriznih asocijacija u promociji rasta i razvoja biljaka

Mikorizna asocijacija većine biljaka sa arbuskularno mikoriznim (AM) gljivama igra ključnu ulogu u mnogim mikrobiološkim i ekološkim procesima. U mikoriznoj asocijaciji, gljivični partner omogućava biljci domaćinu apsorpciju ne samo fosfora (P) i azota (N), već i neke elemente u tragovima kao što su cink (Zn), bakar (Cu) i željezo (Fe). AM gljive također učestvuju u povećanju unosa vode, otpornosti biljaka i biološkoj kontroli biljnih patogena, adaptaciji na različite stresove životne sredine poput suše, saliniteta i izloženosti teškim metalima, povećavajući proizvodnju hormona rasta i određenih enzima.

Nadalje, mikorizne gljive mogu uticati na atmosfersku fiksaciju CO₂ od strane biljke domaćina, djelujući na povećanje kretanja fotoasimilata od nadzemnih dijelova do korijena. Uspostavljanje simbiotskih odnosa obično zahtijeva međusobno prepoznavanje i visok stepen koordinacije na morfološkim i fiziološkim nivoima, što zahtijeva stalne ćelijske i molekularne interakcije između oba partnera.

Mikorizne asocijacije ključne su za rast i razvoj biljaka putem sljedećih mehanizama:

- *Povećanje apsorpcije* - gljive proširuju korijenski sistem biljaka, povećavajući unos vode i hranjivih tvari, posebno fosfora, ključnog za fotosintezu i prijenos energije;
- *Poboljšana dostupnost* hranjivih tvari - mikorize razgrađuju organske tvari i mineraliziraju hranjive sastojke, čineći ih

biljkama dostupnijima;

- *Otpornost na stres* - mikorizne biljke bolje podnose sušu i zagađenje zahvaljujući očuvanju vlage i stabilizaciji hranjivih tvari;
- *Poboljšanje strukture tla* - gljive formiraju agregate koji pospješuju prozračivanje i infiltraciju vode, stvarajući povoljnije uslove za rast korijena;
- *Zaštita od patogena* - mikorize štite biljke konkurencijom za resurse i proizvodnjom antimikrobnih supstanci;
- *Ciklus hranjivih tvari* - doprinose kruženju hranjivih tvari u ekosistemu i održavanju ravnoteže između tla i biljaka;
- *Povezivanje biljaka* - endomikoriza omogućava međusobnu razmjenu hranjivih tvari između biljaka, podržavajući njihov rast;
- *Stimulacija rasta* - mikorizne gljive proizvode hormone rasta i povećavaju količinu organske tvari u tlu, poboljšavajući rast, biomasu i reproduktivni uspjeh biljaka.

Mikorizne asocijacije vitalne su za održiv rast biljaka i mogu značajno uticati na poljoprivrednu produktivnost i zdravlje ekosistema.

12.3.1. Mikorizne asocijacije i mineralna ishrana

Pretjerano korištenje tla može imati veliki uticaj na ukupni biodiverzitet, što može imati posljedice na funkcionisanje ekosistema. Istaknuta uloga mikoriznih asocijacija je prenos hranjivih tvari, kao npr. organskog ugljika.

Općenito se vjeruje da kolonizacija AM



gljivama potiče unos hranjivih tvari u biljke. Arbuskularna mikorizna asocijacija može značajno povećati koncentraciju različitih makrohranjivih i mikrohranjivih tvari, što dovodi do povećane proizvodnje fotosintetata, a time i povećane akumulacije biomase. AM asocijacije stimuliraju unos anorganskih hranjivih tvari u gotovo svim vrstama biljaka, posebno fosfata. AM asocijacije su posebno važne za biljke koje rastu na tlu koje je siromašno hranjivim tvarima. Osim makronutrijenata, AM gljive povećavaju fitoraspoloživost cinka i bakra. Prema tome, razvijajući simbiozu sa korijenom biljke kako bi dobili esencijalne hranjive tvari iz domaćina, one zauzvrat osiguravaju mineralne hranjive tvari biljci, kao npr. N, K, Ca, Zn i S.

Povećane fotosintetske aktivnosti i druge funkcije lista direktno su povezane sa AM asocijacijama koje podstiču unos azota, fosfora i ugljika. Dakle, AM gljive pružaju nutritivnu potporu biljkama čak i u stresnim uslovima životne sredine. Na primjer, zabilježen je povećan sadržaj N, P i Fe u *Pelargonium graveolens* L. u uslovima suše.

U mikoriznoj asocijaciji biljaka pistacije sa AM gljivama također su zabilježene visoke koncentracije P, K, Zn i Mn pri sušnim uslovima. U uslovima povećanog saliniteta kod biljke *Euonymus japonica* zabilježen je poboljšani unos P, Ca i K u slučaju asocijacije sa gljivičnim simbiontom.

Osim toga, simbioza sa AM gljivama poboljšava unos P i N u tkiva *Chrysanthemum morifolium*, a kod *Leymus chinensis* masu sadnica povećanjem sadržaja vode i međucelijskog sadržaja CO₂, P i N. Vjeruje se da AM gljive poboljšavaju unos gotovo svih esencijalnih hranjivih tvari i smanjuju unos Na i Cl, što dovodi do

stimulacije rasta. Prema tome, AM gljive imaju sposobnost apsorpcije hranjivih tvari iz tla, posebno N i P, što može učinkovito pospješiti rast biljaka domaćina. U određeni uslovima azot je glavni ograničavajući faktor rasta biljaka. AM gljive imaju sposobnost ubrzati razgradnju organskih tvari u tlu i direktno apsorbirati azot iz nje.

AM gljive nakon uspostavljanja simbioze i formiranja ekstraradikalnog micelija, koji se pruža do okolne rizosfere i na taj način povećava površinu korijena, pomažu u poboljšanju unosa hranjivih tvari. U uslovima stresa salinitetom, AM gljive značajno utiču na povećanje koncentracije P i N te na omjer N:P u izdancima biljaka.

Općeprihvaćeno je da gljive imaju sposobnost uzimanja značajne količine azota iz mrtvih i raspadnutih tvari, što povećava njihovu sposobnost rasta i preživljavanja. Osim toga, velika biomasa i povećani zahtjevi za azotom AM gljive čini glavnim apsorbentom i skladištem azota, i daje im ključnu ulogu u ciklusu kruženja N. Ekstraradikalne hife AM gljiva mogu apsorbirati i asimilirati anorganski azot i smatra se da približno 20-75% ukupnog unosa N u biljke obezbjeđuju AM simbionti. Povećani unos N u biljke kolonizirane AM gljivama rezultira većim sadržajem hlorofila. Simbioza sa AM gljivama poboljšava nakupljanje C i N i asimilaciju N u uslovima povišenih koncentracija CO₂.

Na primjer, u mikoriznoj simbiozi AM gljiva i biljka masline zabilježen je povećan rast, akumulacija mikro- i makronutrijenata i njihova raspodjela u sadnicama uzgojenih u uslovima opterećenosti tla Mn. Dostupnost hranjivih tvari biljkama i održavanje omjera Ca i Na značajni su atributi korisnih aspekata kolonizacije AM simbionata.



Poboljšani rast i sadržaj proteina, Fe i Zn zabilježeni su i u mikoriznoj asocijaciji sa leblebijom (*Cicer arietinum*). Zabilježena je i pojačana aktivnost K^+ transportera u mikoriznim korijenima *Lotus japonicus*. U nekoliko provedenih meta analiza navedeno je da gljivična asocijacija povećava sadržaj makronutrijenata, kao što su N, P, K, Ca i Mg u *Antirrhinum majus* u uslovima suše. Arbuskularne mikorizne gljive, kao što su *Glomus mosseae* i *Rhizophagus irregularis*, pokazuju poboljšanu translokaciju teških metala u izdanke biljke. Mikronutrijente kao što su Zn i Cu čija je difuzija u tlu ograničena, biljke apsorbiraju uz pomoć mikoriznih hifa.

12.3.2. Mikorizne asocijacije i prinos biljaka

Korisni mikroorganizmi rizosfere ne samo da mogu poboljšati status hranjivih tvari u usjevu, već također mogu poboljšati kvalitet usjeva. Npr. jagoda u simbiotskoj asocijaciji sa AM gljivama pokazala je povećani sadržaj specijaliziranih metabolita što je rezultiralo poboljšanim antioksidativnim svojstvima.

AM gljive mogu poboljšati kvalitet usjeva stimulirajući proizvodnju karotenoida i određenih hlapljivih spojeva. Povećan sadržaj šećera, organskih kiselina, vitamina C, flavonoida i minerala zabilježen je u plodovima citrusnog voća kao rezultat mikorizne asocijacije sa AM gljivom *Glomus versiforme*. Mikorizna simbioza potiče pojačano nakupljanje antocijana, hlorofila, karotenoida, ukupnih topivih fenola, tokoferola i dr. mineralnih tvari te poboljšava biosintezu fitohemikalija u jestivim biljkama i čini ih prikladnim za lanac proizvodnje zdrave hrane.



12.4. Mikorizne asocijacije i abiotički stres

Arbuskularne mikorizne gljive imaju ključnu ulogu u jačanju otpornosti biljaka na abiotičke stresove (Tabela 12.2). Dosadašnje studije su pokazale da smanjenje abiotičkog stresa u arbuskularnim mikoriznim asocijacijama može biti rezultat sposobnosti AM gljiva da održavaju pH tla.

12.4.1. Suša

Suša na biljke utiče na više načina, kao npr., nedostatak vode u korijenu smanjuje brzinu transpiracije i izaziva oksidativni stres. Suša ima štetne efekte na rast biljaka, jer utiče na aktivnost enzima, unos jona i asimilaciju hranjivih tvari.

Međutim, postoje dokazi da mikorizne asocijacije ublažavaju stres od suše u različitim usjevima, kao npr. kod pšenice, ječma, kukuruza, soje, jagode i luka. Tolerancija biljaka na sušu mogla bi biti prvenstveno posljedica velikog volumena tla u koje se pruža korijenje i ekstraradikalne hife gljiva. Vjeruje se da takva simbiotska povezanost reguliše razne fizičko-biohemijske procese u biljkama, kao što su: povećana osmotska adaptacija, stomatalna regulacija kontrolisanjem metabolizma ABA, pojačano nakupljanje prolina ili povećan sadržaj glutaciona (Tabela 12.2). Simbiotski odnos različitih biljaka sa AM gljivama može u konačnici povećati površinu i učinkovitost korijena, indeks lisne površine i biomasu u trenutnim uslovima suše.

Tabela 12.2 Odgovori biljaka koloniziranih gljivičnim simbiontom na različite abiotičke stresore

Stres	Vrsta domaćina	Vrsta gljivičnog simbionta	Odgovor
Suša	<i>Glycine max</i>	Arbuskularne mikorizne gljive (AM)	Povećani sadržaj prolina u listu, intenzitet fotosinteze, indeks lisne površine, relativna brzina rasta i suha težina sjemena
	<i>Triticum aestivum</i>	<i>Glomus mosseae</i> , <i>Glomus fasciculatum</i> , <i>Gigaspora decipiens</i>	Povećani parametri rasta biljaka i ukupni pigmenti hlorofila
	<i>Triticum aestivum</i>	<i>Glomus mosseae</i>	Povećan osmotski potencijal, sadržaj hlorofila, aktivnost antioksidativnih enzima, sadržaj askorbinske kiseline, enzima metabolizama N i P i sadržaj N, P i K
	Salata <i>Solanum lycopersicum</i>	<i>Rhizophagus irregularis</i> , <i>Glomus intraradices</i>	Povećana proizvodnja biomase, akumulacija i sinteza ABA, i proizvodnju strigolaktona
Visoka temperatura	<i>Triticum aestivum</i>	<i>Rhizophagus irregularis</i> , <i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Funneliformis geosporum</i> , <i>Claroideoglomus claroideum</i>	Povećan broj zrna, raspodjela i sadržaj hranjivih tvari u korijenu
	<i>Zea mays</i>	<i>Rhizophagus intraradices</i> , <i>Funneliformis mosseae</i> , <i>F. geosporum</i>	Povećana dužina lista, broj listova, visina biljke, sadržaj hlorofila, brzina fotosinteze i brzina transpiracije
	<i>Solanum lycopersicum</i>	<i>Rhizophagus irregularis</i>	Povećani fotosintetski kapacitet, brojnost akvaporina i status fosforilacije
Kadmij (Cd)	<i>Trigonella foenum-graecum</i>	<i>Glomus monosporum</i> , <i>G. clarum</i> , <i>Gigaspora nigra</i> i <i>Acaulospora laevis</i>	Povećana aktivnost antioksidativnih enzima i sadržaja malondialdehida
Kadmij (Cd) i cink (Zn)	<i>Cajanus cajan</i>	<i>Rhizophagus irregularis</i>	Povećana biomasa korijena, hranjivih tvari (P, N, Mg, Fe) i biosinteza prolina
Salinitet	<i>Cucumis sativus</i>	<i>Glomus etunicatum</i> , <i>Glomus intraradices</i> , <i>Glomus mosseae</i>	Povećana biomasa, fotosinteza, sinteza pigmenata i pojačana aktivnost antioksidativnih enzima
	<i>Solanum lycopersicum</i>	<i>Rhizophagus irregularis</i>	Povećana površina lista, broj listova i sadržaj hormona rasta
	<i>Oryza sativa</i>	<i>Claroideoglomus etunicatum</i>	Poboljšani kvantni prinos PSII, ukupna fotosintetska brzina i stomatalna provodljivost
	<i>Solanum lycopersicum</i>	<i>Glomus intraradices</i>	Povećana suha masa, unos jona, parametri rasta i sadržaj hlorofila



12.4.2. Salinitet

Opće je poznato da je **zaslanjivanje tla** sve veći ekološki problem koji predstavlja ozbiljnu prijetnju globalnoj sigurnosti hrane. Poznato je da stres izazvan salinitetom smanjuje rast biljaka i utiče na vegetativni razvoj te neto stopu asimilacije, što rezultira smanjenom produkcijom prinosa. Također salinitet utiče i na prekomjerno stvaranje reaktivnih vrsta kisika. U posljednje vrijeme kao jedna od predloženih strategija za postizanje poboljšane proizvodnje na zaslanjenim tlima je upotreba AM gljiva (Tabela 12.2).

U nekoliko studija zabilježena je učinkovitosti AM gljiva i povećanje rasta i prinosa kod biljaka izloženih stresu zbog saliniteta. Nedavno su zabilježeni i pozitivni učinci AM simbioze na fiziološke parametre, kao što su brzina fotosinteze, stomatalna provodnost i učinkovitost korištenja vode u uslovima saliniteta. Arbuskularna mikoriza značajno poboljšava brzinu fotosinteze, izmjenu gasova, povećava sadržaj hlorofila i učinkovitost korištenja vode u *Ocimum basilicum* L. u slanim uslovima.

Allium sativum u mikoriznoj asocijaciji sa AM gljivama pokazale su poboljšana svojstva rasta uključujući indeks lisne površine te ježu i suhu biomasu u uslovima saliniteta. Nadalje, biljke u arbuskularnoj mikoriznoj asocijaciji pokazuju pojačanu sintezu jasmonske i salicilne kiseline te povećan sadržaj nekoliko važnih anorganskih tvari. Na primjer, koncentracije ukupnog P, Ca, N, Mg i K bile su veće kod biljaka *Cucumis sativus* tretiranim AM gljivama u poređenju sa nekoloniziranim biljkama u zaslanjenom tlu. U slučaju mikorize sa AM gljivama biljke *Capsicum annuum* imaju povećani sadržaj hlorofila i apsorpciju Mg i N te smanjen



transport Na u slanim uslovima. Arbuskularna mikorizna asocijacija može učinkovito regulisati sadržaj ključnih regulatora rasta. Primjećena je povećana koncentracija citokinina kod biljaka sa mikoriznim kolonizacijom što ima za posljedicu povećanu translokaciju fotosintetata u uslovima saliniteta. Povećana produkcija strigolaktona u arbuskularnim mikoriznim asocijacijama kod salate (*Lactuca* sp.) značajno ublažava različite štetne efekte saliniteta.

Biljke kolonizirane AM gljivama, u uslovima povišenog saliniteta, imaju sposobnost smanjenja oksidativnog stresa suzbijanjem peroksidacije lipidne membrane. Nadalje, primijećeno je da kolonizacija biljaka sa AM gljivama pospješuje nakupljanje različitih organskih kiselina što rezultira pojačanom regulacijom procesa osmoregulacije u biljkama uzgojenim pod stresnim uslovima saliniteta.

12.4.3. Teški metali

Teški metali mogu se akumulirati u tlu, usjevima, voću i povrću predstavljajući opasnost po zdravlje ljudi. Općenito se vjeruje da mikorizne asocijacije u tlima kontaminiranim teškim metalima pozitivno utiču na odbrambeni sistem biljke i promovišu njen rast i razvoj (Tabela 12.2).

Biljke koje se uzgajaju na tlu kontaminiranim Cd i Zn pokazuju značajno smanjenje rasta izdanaka i korijena, hlorozu listova, pa čak i smrt. U tlu kontaminiranim aluminijom AM simbioza pozitivno je uticala na unos hranjivih tvari u biljke pšenice. U mnogim studijama dokazan je pozitivan učinak AM simbioza u promicanju otpornosti biljaka koje se uzgajaju u tlima

kontaminiranim teškim metalima.

Teški metali mogu biti imobilisani u gljivičnim hifama koje imaju sposobnost njihovog fiksiranja u ćelijskom zidu i pohranjivanja u vakuoli ili ih mogu helirati sa nekim drugim tvarima u citoplazmi i na taj način smanjiti toksičnost metala za biljke. Pozitivni efekti AM gljiva na rast i razvoj biljaka u stresnim uslovima najčešće su posljedica njihove sposobnosti da povećaju unos važnih hranjivih tvari, poput Cu, Zn i P i na taj način smanje toksičnost drugih metala u biljkama.

Smanjena koncentracija toksičnih metala u biljnom tkivu može biti i posljedica helacije od strane simbionta u rizosferi tla. AM gljive vežu Cd i Zn u ćelijskom zidu hifa plašta i kortikalnim ćelijama čime ograničavaju njihov unos u tkivo biljke što rezultira njenim poboljšanim rastom i prinosom.

Mikoriza može izmjeniti unos različitih metala u biljke iz rizosfere i njihovo kretanje iz zone korijena prema nadzemnim dijelovima. Micelij različitih AM gljiva ima visoku sposobnost kationske izmjene i apsorpcije metala. Vjeruje se da AM gljive regulišu unos i nakupljanje ključnih anorganskih hranjivih tvari. Na primjer, zabilježen je povećani unos silicija (Si) u spore i hife *Rhizophagus irregularis* te njihov prenos do korijena biljke domaćina. Važno je naglasiti da se toksičnost i pokretljivost Cd može smanjiti kolonizacijom korijena biljaka AM simbiotima koji povećavaju pH tla ili vezivanjem kadmija na glomalinal, glikoprotein koji produkuju hife i spore AM gljiva u tlu i korijenju. Tolerancija lucerke (*Medicago sativa* L.) kolonizirane AM gljivom na kadmij smatra se posljedicom modifikacije hemijskih oblika kadmija u različitim biljnim tkivima. Tolerancija na

teške metale kod biljaka koje ulaze u mikorizne asocijacije su rezultat različitih procesa koji se odvijaju u njihovim gljivičnim simbiotima, kao što su imobilizacija metalnih spojeva, taloženje polifosfatnih granula u tlu, adsorpcija na hitin ćelijskog zida gljiva i helacija teških metala unutar ćelija gljivičnog simbionta.

12.4.4. Temperatura

Kako se temperatura tla povećava, reakcije biljnih zajednica mogu u velikoj mjeri ovisiti o interakcijama sa gljivičnim simbiotima. Toplinski stres značajno utiče na rast i razvoj biljaka, jer uzrokuje:

- *gubitak snage biljke i inhibiciju klijanja sjemena;*
- *usporenu stopu rasta;*
- *smanjenu proizvodnju biomase;*
- *uvenuće listova i reproduktivnih organa;*
- *otpadanje i starenje listova;*
- *oštećenje kao i promjena boje ploda;*
- *smanjenje prinosa i smrt ćelija;*
- *pojačan oksidativni stres.*

Općenito, biljke kolonizirane AM gljivama pokazuju bolji rast pri temperaturnom stresu u poređenju sa biljkama bez gljivičnog simbionta (Tabela 12.2). Pozitivne promjene u rastu i razvoju biljaka u uslovima visoke temperature uočene su u mikoriznoj asocijaciji biljaka sa gljivom *Glomus fasciculatum*.

Veliki broj studija sugerise da AM gljive mogu povećati otpornost biljke u uslovima niske temperature. AM gljive mogu zadržavati vlagu u biljci domaćinu, povećati specijalne metabolite biljke i dovesti do jačanja imunološkog sistema te povećati



sadržaj proteina i na taj način pomoći biljci u borbi protiv niskih temperatura. Simbiotski gljivični partneri povećavaju sposobnost očuvanja vode kao i učinkovitost njezine upotrebe te povećavaju potencijal izmjene gasova i osmotsku adaptaciju.

AM asocijacije povećavaju sintezu hlorofila što dovodi do povećane koncentracije različitih metabolita u biljkama izloženim niskim temperaturama. AM simbionti u paradajzu i drugom voću mijenjaju sadržaj proteina tokom izloženosti stresu uzrokovanom niskim temperaturama.

12.4.5. Mikorizne asocijacije i kombinovani abiotički stresovi

Opće je prihvaćeno da AM simbionti mogu ublažiti različite stresove ili kombinaciju stresova koji uključuju sušu, salinitet, temperaturu, nedostupnost hranjivih tvari i kontaminaciju tla toksičnim metalima. Na primjer, izloženost biljaka kombinovanim stresorima poput suše i slanosti uzrokuje pojačanu proizvodnju reaktivnih vrsta kisika (ROS), što može biti vrlo štetno za biljke.

Detoksifikaciju reaktivnih vrsta kisika obavljaju enzimi kao što su: superoksid dismutaza, katalaza, peroksidaza i glutathion reduktaza. Biljke paradajza kolonizirane sa gljivom *Sclerotinia sclerotiorum* u kombinovanim uslovima suše i slanosti pokazale su poboljšanu proizvodnju biomase, odnos vode u listovima, stomatalnu provodljivost u odnosu na biljke bez mikoriznog simbionta. Prema tome, gljivični simbionti stimuliraju proizvodnju i aktivnost enzima i ključni su za poboljšanje rasta biljaka i prinosa u stresnim abiotičkim uslovima. Mikorizna simbioza štiti biljke od abiotičkih stresova koristeći različite

procesе kao što su: poboljšana brzina fotosinteze, unos i akumulacija mineralnih hranjivih tvari, pojačana regulacija aktivnosti antioksidativnih enzima i promjene u ekosistemu rizosfere. Sličnosti među mehanizmima tolerancije na različite stresore mogu nastati kao odgovor na kombinovane adaptacije stresnim uslovima posredovane gljivičnim simbiotima.

Pretpostavlja se da su gljivični simbionti posrednici izmjene profila fitohormona, unosa i asimilacije minerala, nakupljanja kompatibilnih osmolita i specijalnih metabolita, te pojačane regulacije antioksidativnog sistema kao uobičajenih mehanizama induciranih tokom različitih stresora.

Međutim, specifični mehanizmi poput kompartmentacije i sekvenciranja toksičnih jona, proizvodnje fitohelatina i ekspresije proteina mogu biti karakteristični i pokazati različite promjene u zavisnosti od vrste stresa i vrste gljivičnog simbionta.

Promjene karakteristika korijena mogu poboljšati otpornost na osmotski stres u značajnom stepenu. Na primjer, otpornost koloniziranog ricinusa na salinitet nastaje kao rezultat promjena izmjene plinova i razine nekih ključnih metabolita.

Navedene karakteristike mikoriznih asocijacija mogu biti od velike agronomske važnosti za proizvodnju i upravljanje različitim usjevima. Međutim, potrebna su opsežna istraživanja kako bi se otkrila uloga gljivičnih simbionata u suzbijanju učinaka kombiniranih stresora.



12.5. Arbuskularne mikorizne gljive kao biognojiva

Biognojiva su mješavina prirodnih tvari koje se koriste za poboljšanje plodnosti tla. Ova gnojiva su vrlo korisna za zdravlje tla, kao i za rast i razvoj biljaka. Provedene studije o AM gljivama ističu njihove nebrojene koristi za zdravlje tla i produktivnost usjeva. Stoga se široko vjeruje da bi AM gljive u bliskoj budućnosti mogle zamijeniti anorganska gnojiva, jer mikorizna primjena može učinkovito smanjiti kvantitativno korištenje hemijskih gnojiva.

Kontinuirana upotreba anorganskih gnojiva, herbicida i fungicida pokazala je razne negativne posljedice za tlo, biljke i ljudsko zdravlje, kroz njihov štetni uticaj na kvalitet prehrambenih proizvoda, zdravlje tla te ekosisteme vode i zraka. Vjeruje se da AM gljive mogu smanjiti upotrebu hemijskih gnojiva i do 50% u poljoprivrednoj proizvodnji, ali ta procjena ovisi o biljnoj vrsti i vrsti abiotičkog stresora.

Mnoge studije naglašavaju korisnu ulogu AM gljiva u poboljšanju rasta biljaka u stresnim uslovima. Prethodno se o AM gljivama uglavnom raspravljalo kao o korisnim entitetima za unos hranjivih tvari iz tla. Međutim, odnedavno se jasno sugerise da se biljke kolonizirane AM gljivama mogu učinkovito boriti protiv različitih stresora životne sredine, kao što su slanost, suša, nedostatak hranjivih tvari, temperaturni stres, i na taj način povećati prinos usjeva u nepovoljnim uslovima.

Poticanje upotrebe AM gljiva od neizmjerne je važnosti za moderne globalne poljoprivredne sisteme i njihovu održivost. Upotreba gljivičnih simbionata u poljoprivredi može značajno smanjiti primjenu sintetičkih gnojiva i drugih hemikalija, podstičući tako bio-zdravu poljoprivredu.

Povećanje rasta i produktivnosti usjeva podsretstvom gljivičnih simbionata može biti korisno u prevazilaženju sve većih potreba za hranom usljed globalnog porasta populacije na Zemlji. Osim toga, na taj način podstiču se ekološki prihvatljive tehnologije za produkciju biomase u poljoprivredi.



Sažetak – biljne interakcije i adaptacije na gljive

Mikorize predstavljaju složene asocijacije između gljiva i biljaka, koje se prvenstveno manifestiraju kroz korijen i imaju ključnu ulogu u prenosu nutrijenata. Ove asocijacije se često opisuju kao simbiotske, a u većini slučajeva i mutualističke, iako postoje izuzeci poput miko-heterotrofnih biljaka koje u potpunosti ovise o gljivama. Mikorizne asocijacije uključuju širok spektar funkcija, od poboljšanja ishrane biljaka do zaštite od stresa, što ih čini ključnim komponentama kopnenih ekosistema.

Mikorize su prisutne kod 90% kopnenih biljaka u prirodnim i kultiviranim ekosistemima. Glavne vrste mikoriznih asocijacija uključuju arbuskularne mikorize (AM), ektomikorize (EM), mikorize orhideja (OM) i erikoidne mikorize (ERM). AM gljive su najrasprostranjenije i evoluirale su prije 450 miliona godina. One su ključne za apsorpciju fosfora i drugih nutrijenata, dok EM gljive dominiraju u šumskim ekosistemima i olakšavaju unos fosfora i azota. Mikorize orhideja i erikoidne mikorize specifične su za biljke iz porodica Orchidaceae i Ericaceae i imaju važnu ulogu u adaptaciji na ekstremne uslove tla.

U mikoriznim asocijacijama gljive formiraju specijalizirane strukture unutar korijena, poput arbuskula kod AM gljiva ili Hartigove mreže kod EM gljiva, koje omogućavaju razmjenu nutrijenata. Gljive osiguravaju fosfor, azot i mikroelemente biljkama, dok biljke pružaju gljivama organski ugljik. Ove asocijacije poboljšavaju rast biljaka, povećavaju otpornost na abiotičke stresove i doprinose strukturiranju tla.

Mikorize regulišu cikluse nutrijenata i ugljika, što ih čini ključnim za održivost ekosistema. Njihova sposobnost da smanjuju toksičnost metala u kontaminiranom tlu, povećavaju toleranciju biljaka na sušu, salinitet i visoke temperature te poboljšavaju fotosintezu i akumulaciju biomase čini ih nezamjenjivima u poljoprivredi i šumarstvu.

Molekularne metode omogućile su dublje razumijevanje simbioze biljaka i gljiva, otkrivajući ključne gene i signalne puteve uključene u formiranje mikoriznih asocijacija. Arbuskularne mikorize, primjerice, koriste signalizaciju strigolaktona za uspostavljanje simbioze. Gljivični efektori, poput SP7 proteina kod AM gljiva, moduliraju biljne imunološke odgovore i omogućavaju stabilne interakcije. Osim toga, mikorizne gljive induciraju otpornost biljaka na patogene i abiotičke stresove putem povećane aktivnosti antioksidativnih enzima.

Mikorizne gljive imaju potencijal da zamijene hemijska gnojiva, smanjujući njihov negativan uticaj na životnu sredinu. Njihova primjena kao biognojiva može značajno povećati održivost poljoprivrednih praksi, omogućavajući efikasniju upotrebu resursa i povećanje prinosa usjeva. AM gljive, na primjer, poboljšavaju apsorpciju fosfora i azota, povećavajući otpornost biljaka na stres i smanjujući troškove proizvodnje.

Literatura

- Abad, P. and Williamson, V.M., 2010. Plant nematode interaction: a sophisticated dialogue. In *Advances in botanical research*, 53, pp. 147-192. Academic Press.
- Abbas, F., Hammad, H.M., Ishaq, W., Farooque, A.A., Bakhat, H.F., Zia, Z., Fahad, S., Farhad, W. and Cerdà, A., 2020. A review of soil carbon dynamics resulting from agricultural practices. *Journal of environmental management*, 268, p.110319.
- Abdelhameed, R. E. and Rabab, A. M., 2019. Alleviation of cadmium stress by arbuscular mycorrhizal symbiosis. *International journal of phytoremediation*, 21(7), pp.663-671. doi: 10.1080/15226514.2018.1556584
- Achatz, M., Morris, E. K., Müller, F., Hilker, M., & Rillig, M. C. 2014. Soil hypha-mediated movement of allelochemicals: arbuscular mycorrhizae extend the bioactive zone of juglone. *Functional Ecology*, 28(4), 1020-1029.
- Addicott, F. T. 1982. Abscission. University of California Press.
- Agati, G., & Tattini, M. 2010. Multiple functional roles of flavonoids in photoprotection. *New Phytologist*
- Agerer, R., 2001. Exploration types of ectomycorrhizae: a proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance. *Mycorrhiza*, 11, pp.107-114.
- Akhmetzhanova, A.A., Soudzilovskaia, N.A., Onipchenko, V.G., Cornwell, W.K., Agafonov, V.A., Selivanov, I.A. and Cornelissen, J.H., 2012. A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union: Ecological Archives E093-059. *Ecology*, 93(3), pp.689-690.
- Al-Karakis, G.N., 2002. Benefit, cost, and phosphorus use efficiency of mycorrhizal field-grown garlic at different soil phosphorus levels. *Journal of plant nutrition*, 25(6), pp.1175-1184.
- Anderson, J.M., Chow, W.S., & Park, Y.I. 1995. The grand design of photosynthesis: acclimation of the photosynthetic apparatus to environmental cues. *Photosynthesis Research*
- Arimura, G.-i., Ozawa, R., Shimoda, T., Nishioka, T., Boland, W., & Takabayashi, J. 2000. Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. *Nature*, 406(6795), 512-515.
- Armstrong, L. and Peterson, R.L., 2002. The interface between the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* and root cells of *Panax quinquefolius*: a Paris-type mycorrhizal association. *Mycologia*, 94(4), pp.587-595.
- Artiola, J.F., Walworth, J.L., Musil, S.A. and Crimmins, M.A., 2019. Soil and land pollution. In *Environmental and pollution science* (pp. 219-235). Academic Press.
- Artyukhin, A.B., Zhang, Y.K., Akagi, A.E., Panda, O., Sternberg, P.W. and Schroeder, F.C., 2018. Metabolomic “dark matter” dependent on peroxisomal β -oxidation in *Caenorhabditis elegans*. *Journal of the American Chemical Society*, 140(8), pp.2841-2852.
- Assunção, A.G., Schat, H. and Aarts, M.G., 2003. *Thlaspi caerulescens*, an attractive model species to study heavy metal hyperaccumulation in plants. *New Phytologist*, 159(2), pp.351-360.
- Babikova, Z., Gilbert, L., Bruce, T. J., Birkett, M., Caulfield, J. C., Woodcock, C., ... & Johnson, D. 2013. Underground signals carried through common mycelial networks warn neighbouring plants

of aphid attack. *Ecology letters*, 16(7), 835-843.

- Bais, H. P., Park, S. W., Weir, T. L., Callaway, R. M., & Vivanco, J. M. 2004. How plants communicate using the underground information superhighway. *Trends in plant science*, 9(1), 26-32.
- Bais, H. P., Walker, T. S., Stermitz, F. R., Hufbauer, R. A., & Vivanco, J. M. 2002. Enantiomeric-dependent phytotoxic and antimicrobial activity of ($\pm$)-catechin. A rhizosecreted racemic mixture from spotted knapweed. *Plant Physiology*, 128(4), 1173-1179.
- Barcala, M., García, A., Cabrera, J., Casson, S., Lindsey, K., Favery, B., García-Casado, G., Solano, R., Fenoll, C. and Escobar, C., 2010. Early transcriptomic events in microdissected Arabidopsis nematode-induced giant cells. *The Plant Journal*, 61(4), pp.698-712.
- Barker, D.G., Chabaud, M., Russo, G. and Genre, A., 2017. Nuclear Ca²⁺ signalling in arbuscular mycorrhizal and actinorhizal endosymbioses: on the trail of novel underground signals. *New Phytologist*, 214(2), pp.533-538.
- Barney, J. N., Sparks, J. P., Greenberg, J., Whitlow, T. H., & Guenther, A. 2009. Biogenic volatile organic compounds from an invasive species: impacts on plant–plant interactions. *Plant Ecology*, 203, 195-205.
- Bar-Or, C., Kapulnik, Y. and Koltai, H., 2005. A broad characterization of the transcriptional profile of the compatible tomato response to the plant parasitic root knot nematode *Meloidogyne javanica*. *European journal of plant pathology*, 111, pp.181-192.
- Baum, T.J., Hussey, R.S. and Davis, E.L., 2007. Root-knot and cyst nematode parasitism genes: the molecular basis of plant parasitism. *Genetic Engineering: Principles and Methods*, pp.17-43.
- Begum, N., Qin, C., Ahanger, M. A., Raza, S., Khan, M. I., Ashraf, M., ... and Zhang, L., 2019. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant growth regulation: implications in abiotic stress tolerance. *Frontiers in plant science*, 10, 1068.
- Beneventi, M.A., da Silva, O.B., de Sá, M.E.L., Firmino, A.A.P., de Amorim, R.M.S., Albuquerque, É.V.S., da Silva, M.C.M., da Silva, J.P., Campos, M.D.A., Lopes, M.J.C. and Togawa, R.C., 2013. Transcription profile of soybean-root-knot nematode interaction reveals a key role of phytohormones in the resistance reaction. *BMC genomics*, 14, pp.1-17.
- Bennett, R. N., & Wallsgrove, R. M. 1994. Secondary metabolites in plant defense mechanisms. *New Phytologist*, 127, 617-633.
- Bharti, R. and Sharma, R., 2022. Effect of heavy metals: An overview. *Materials Today: Proceedings*, 51, pp.880-885.
- Blaxter, M.L., De Ley, P., Garey, J.R., Liu, L.X., Scheldeman, P., Vierstraete, A., Vanfleteren, J.R., Mackey, L.Y., Dorris, M., Frisse, L.M. and Vida, J.T., 1998. A molecular evolutionary framework for the phylum Nematoda. *Nature*, 392(6671), pp.71-75.
- Boardman, N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*
- Bohnert, H.J., Nelson, D.E., & Jensen, R.G. 1995. Adaptations to environmental stresses. *The Plant Cell*
- Bonfante, P. and Genre, A., 2010. Mechanisms underlying beneficial plant–fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature communications*, 1(1), p.48.
- Borland, A. M., Wulschleger, S. D., Weston, D. J., Hartwell, J., Tuskan, G. A., & Yang, X. 2015. Climate-resilient agroforestry: physiological responses to climate change and engineering of

- crassulacean acid metabolism (CAM) as a mitigation strategy. *Plant, Cell & Environment*, 38(9), 1833-1849.
- Bortoloti, G.A. and Baron, D., 2022. Phytoremediation of toxic heavy metals by Brassica plants: A biochemical and physiological approach. *Environmental Advances*, 8, p.100204.
- Bouarab, K., Melton, R., Peart, J., Baulcombe, D., & Osbourn, A. 2002. A saponin-detoxifying enzyme mediates suppression of plant defences. *Nature*, 418(6900), 889-892.
- Bradbury, J. W., & Vehrencamp, S. L. 1998. *Principles of animal communication* (Vol. 132). Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Brady, N. C., & Weil, R. R. 2008. *The Nature and Properties of Soils*. Prentice Hall.
- Brosnan, J. T., & Brosnan, M. E. 2006. The sulfur-containing amino acids: An overview. *The Journal of Nutrition*, 136(6), 1636S-1640S. <https://doi.org/10.1093/jn/136.6.1636S>
- Brundrett, M., 2004. Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biological reviews*, 79(3), pp.473-495.
- Brundrett, M., Bougher, N., Dell, B., Grove, T. and Malajczuk, N., 1996. *Working with mycorrhizas in forestry and agriculture* (Vol. 32, p. 374). Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research.
- Brundrett, M.C. and Abbott, L.K., 2002. Arbuscular mycorrhizas in plant communities. In *Microorganisms in plant conservation and biodiversity* (pp. 151-193). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Brundrett, M.C. and Tedersoo, L., 2018. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 220(4), pp.1108-1115.
- Brundrett, M.C., 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New phytologist*, 154(2), pp.275-304.
- 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, pp.37-77.
- Burgess, T., Dell, B. and Malajczuk, N., 1994. Variation in mycorrhizal development and growth stimulation by 20 *Pisolithus* isolates inoculated on to *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. *New Phytologist*, 127(4), pp.731-739.
- Butcher, R.A., 2017. Decoding chemical communication in nematodes. *Natural product reports*, 34(5), pp.472-477.
- Cabral, C., Sabine, R., Ivanka, T. and Bernd, W., 2016. Arbuscular mycorrhizal fungi modify nutrient allocation and composition in wheat (*Triticum aestivum* L.) subjected to heat-stress. *Plant Soil*, 408(1-2), pp.385-399. doi: 10.1007/s11104-016-2942-x
- Caillaud, M.C., Dubreuil, G., Quentin, M., Perfus-Barbeoch, L., Lecomte, P., de Almeida Enger, J., Abad, P., Rosso, M.N. and Favery, B., 2008. Root-knot nematodes manipulate plant cell functions during a compatible interaction. *Journal of plant physiology*, 165(1), pp.104-113.
- Cairney, J.W., 2011. Ectomycorrhizal fungi: the symbiotic route to the root for phosphorus in forest soils. *Plant and Soil*, 344, pp.51-71.
- Calvo-Polanco, M., Sanchez-Romera, B., Aroca, R., Asins, M. J., Declerck, S., Dodd, I. C.,...and Ruiz-Lozano, J. M., 2016. Exploring the use of recombinant inbred lines in combination with beneficial

- microbial inoculants (AM fungus and PGPR) to improve drought stress tolerance in tomato. *Environ. Exp. Bot.*, 131, pp.47–57. doi: 10.1016/j.envexpbot.2016.06.015
- Canadell, J., Jackson, R. B., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A., Sala, O. E., & Schulze, E. D. 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*, 108, 583-595.
- Casarrubia, S., Daghino, S., Kohler, A., Morin, E., Khouja, H.R., Daguerre, Y., Veneault-Fourrey, C., Martin, F.M., Perotto, S. and Martino, E., 2018. The hydrophobin-like OmSSP1 may be an effector in the ericoid mycorrhizal symbiosis. *Frontiers in Plant Science*, 9, p.325672.
- Castagnone-Sereno, P., Semblat, J.P. and Castagnone, C., 2009. Modular architecture and evolution of the map-1 gene family in the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Molecular Genetics and Genomics*, 282(5), pp.547-554.
- Cavagnaro, T.R., Jackson, L.E., Six, J., Ferris, H., Goyal, S., Asami, D. and Scow, K.M., 2006. Arbuscular mycorrhizas, microbial communities, nutrient availability, and soil aggregates in organic tomato production. *Plant and soil*, 282, pp.209-225.
- Chan, Y., 2008. Increasing soil organic carbon of agricultural land. *Primefact*, 735, pp.1-5.
- Chandra, R., Dubey, N.K. and Kumar, V., 2017. *Phytoremediation of environmental pollutants*. CRC Press.
- Chapin, F. S., Matson, P. A., & Mooney, H. A. 2002. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. Springer.
- Chaudhry, H., Nisar, N., Mehmood, S., Iqbal, M., Nazir, A. and Yasir, M., 2020. Indian Mustard Brassica juncea efficiency for the accumulation, tolerance and translocation of zinc from metal contaminated soil. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 23, p.101489.
- Chaves, M. M., Flexas, J., & Pinheiro, C. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 103(4), 551-560.
- Chen, Y.L., Kang, L.H., Malajczuk, N. and Dell, B., 2006. Selecting ectomycorrhizal fungi for inoculating plantations in south China: effect of Scleroderma on colonization and growth of exotic Eucalyptus globulus, E. urophylla, Pinus elliottii, and P. radiata. *Mycorrhiza*, 16, pp.251-259.
- Chen, Y.T., Wang, Y. and Yeh, K.C., 2017. Role of root exudates in metal acquisition and tolerance. *Current opinion in plant biology*, 39, pp.66-72.
- Cobbett, C. S. 2000. Phytochelatins and their roles in heavy metal detoxification. *Plant Physiology*, 123 (3), 825-832. <https://doi.org/10.1104/pp.123.3.825>
- Cobbett, C. S., & Goldsbrough, P. B. 2002. Phytochelatins and metallothioneins: Roles in heavy metal detoxification and homeostasis. *Annual Review of Plant Biology*, 53, 159-182. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.53.100301.135154>
- Coley, P. D., & Barone, J. A. 1996. Herbivory and Plant Defenses in Tropical Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 305-335.
- Colpaert, J.V., Van Tichelen, K.K., Van Assche, J.A. and Van Laere, A., 1999. Short-term phosphorus uptake rates in mycorrhizal and non-mycorrhizal roots of intact Pinus sylvestris seedlings. *The New Phytologist*, 143(3), pp.589-597.
- Cook, C.D.K. 1996. Aquatic and Wetland Plants of India. Oxford University Press.
- Cook, D.E., Lee, T.G., Guo, X., Melito, S., Wang, K., Bayless, A.M., Wang, J., Hughes, T.J., Willis, D.K., Clemente, T.E. and Diers, B.W., 2012. Copy number variation of multiple genes at Rhg1 mediates nematode resistance in soybean. *science*, 338(6111), pp.1206-1209.

- Copolovici, L., & Niinemets, Ü. 2016. Environmental impacts on plant volatile emission. *Deciphering chemical language of plant communication*, 35-59.
- Corso, M., An, X., Jones, C.Y., Gonzalez-Doblas, V., Schwartzman, M.S., Malkowski, E., Willats, W.G., Hanikenne, M. and Verbruggen, N., 2021. Adaptation of *Arabidopsis halleri* to extreme metal pollution through limited metal accumulation involves changes in cell wall composition and metal homeostasis. *New Phytologist*, 230(2), pp.669-682.
- Cotton, J.A., Lilley, C.J., Jones, L.M., Kikuchi, T., Reid, A.J., Thorpe, P., Tsai, I.J., Beasley, H., Blok, V., Cock, P.J. and den Akker, S.E.V., 2014. The genome and life-stage specific transcriptomes of *Globodera pallida* elucidate key aspects of plant parasitism by a cyst nematode. *Genome biology*, 15, pp.1-17.
- Cox, D.E., Dyer, S., Weir, R., Cheseto, X., Sturrock, M., Coyne, D., Torto, B., Maule, A.G. and Dalzell, J.J., 2019. ABC transporter genes ABC-C6 and ABC-G33 alter plant-microbe-parasite interactions in the rhizosphere. *Scientific Reports*, 9(1), p.19899.
- Crisford, A., Calahorra, F., Ludlow, E., Marvin, J.M., Hibbard, J.K., Lilley, C.J., Kearn, J., Keefe, F., Johnson, P., Harmer, R. and Urwin, P.E., 2020. Identification and characterisation of serotonin signalling in the potato cyst nematode *Globodera pallida* reveals new targets for crop protection. *PLoS Pathogens*, 16(10), p.e1008884.
- Curtis, R.H., 2007. Plant parasitic nematode proteins and the host-parasite interaction. *Briefings in Functional Genomics and Proteomics*, 6(1), pp.50-58.
- Custodio, L., Garcia-Caparros, P., Pereira, C.G. and Castelo-Branco, P., 2022. Halophyte plants as potential sources of anticancer agents: a comprehensive review. *Pharmaceutics*, 14(11), p.2406.
- Czaja, L.F., Hogekamp, C., Lamm, P., Maillet, F., Martinez, E.A., Samain, E., Dénarié, J., Küster, H. and Hohnjec, N., 2012. Transcriptional responses toward diffusible signals from symbiotic microbes reveal MtNFP-and MtDMI3-dependent reprogramming of host gene expression by arbuscular mycorrhizal fungal lipochitooligosaccharides. *Plant Physiology*, 159(4), pp.1671-1685.
- Čepulytė, R., Danquah, W.B., Bruening, G. and Williamson, V.M., 2018. Potent attractant for root-knot nematodes in exudates from seedling root tips of two host species. *Scientific Reports*, 8(1), p.10847.
- Daba, A.W. and Qureshi, A.S., 2021. Review of soil salinity and sodicity challenges to crop production in the lowland irrigated areas of Ethiopia and its management strategies. *Land*, 10(12), p.1377.
- Davis, E.L., Hussey, R.S., Baum, T.J., Bakker, J., Schots, A., Rosso, M.N. and Abad, P., 2000. Nematode parasitism genes. *Annual review of phytopathology*, 38(1), pp.365-396.
- de Almeida Enger, J. and Gheysen, G., 2013. Nematode-induced endoreduplication in plant host cells: why and how?. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 26(1), pp.17-24.
- de Almeida Enger, J., Vieira, P., Rodiuc, N., de Sa, M.F.G. and Enger, G., 2015. The plant cell cycle machinery: Usurped and modulated by plant-parasitic nematodes. In *Advances in botanical research* (Vol. 73, pp. 91-118). Academic Press.
- Dearnaley, J.D., Martos, F. and Selosse, M.A., 2012. 12 Orchid mycorrhizas: molecular ecology, physiology, evolution and conservation aspects. In *Fungal associations* (pp. 207-230). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

- Demmig-Adams, B., & Adams, W.W. 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science*
- Devine, K. and Jones, P., 2003. Investigations into the chemoattraction of the potato cyst nematodes *Globodera rostochiensis* and *G. pallida* towards fractionated potato root leachate. *Nematology*, 5(1), pp.65-75.
- Ditzler, C.A. and Tugel, A.J., 2002. Soil quality field tools: experiences of USDA-NRCS soil quality institute. *Agronomy journal*, 94(1), pp.33-38.
- Dixon, R. A. 2001. Natural products and plant disease resistance. *Nature*, 411(6839), 843-847.
- Doyle, E.A. and Lambert, K.N., 2002. Cloning and characterization of an esophageal-gland-specific pectate lyase from the root-knot nematode *Meloidogyne javanica*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 15(6), pp.549-556.
- Dubreuil, G., Magliano, M., Deleury, E., Abad, P. and Rosso, M.N., 2007. Transcriptome analysis of root-knot nematode functions induced in the early stages of parasitism. *New Phytologist*, 176(2), pp.426-436.
- Duceppe, M.O., Lafond-Lapalme, J., Palomares-Rius, J.E., Sabeh, M., Blok, V., Moffett, P. and Mimee, B., 2017. Analysis of survival and hatching transcriptomes from potato cyst nematodes, *Globodera rostochiensis* and *G. pallida*. *Scientific reports*, 7(1), p.3882.
- Duffus, J.H., 2002. "Heavy metals" a meaningless term?(IUPAC Technical Report). *Pure and applied chemistry*, 74(5), pp.793-807.
- Duke, N. C. 1992. Mangrove floristics and biogeography. In *Tropical Mangrove Ecosystems* (pp. 63-100). American Geophysical Union.
- Dutta, T.K., Powers, S.J., Gaur, H.S., Birkett, M. and Curtis, R.H., 2012. Effect of small lipophilic molecules in tomato and rice root exudates on the behaviour of *Meloidogyne incognita* and *M. graminicola*. *Nematology*, 14(3), pp.309-320.
- Dyer, S., Weir, R., Cox, D., Cheseto, X., Torto, B. and Dalzell, J.J., 2019. Ethylene Response Factor (ERF) genes modulate plant root exudate composition and the attraction of plant parasitic nematodes. *International journal for parasitology*, 49(13-14), pp.999-1003.
- Egerton-Warburton, L. and Allen, M.F., 2001. Endo-and ectomycorrhizas in *Quercus agrifolia* Nee. (Fagaceae): patterns of root colonization and effects on seedling growth. *Mycorrhiza*, 11, pp.283-290.
- Escobar, C., Brown, S. and Mitchum, M.G., 2011. Transcriptomic and proteomic analysis of the plant response to nematode infection. *Genomics and molecular genetics of plant-nematode interactions*, pp.157-173.
- Escudero Martinez, C.M., Guarneri, N., Overmars, H., van Schaik, C., Bouwmeester, H., Ruyter-Spira, C. and Goverse, A., 2019. Distinct roles for strigolactones in cyst nematode parasitism of *Arabidopsis* roots. *European Journal of Plant Pathology*, 154, pp.129-140.
- Faegri, K., & van der Pijl, L. 1979. *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press.
- Fatehi Pouladi, S., Anderson, B.C., Wootton, B. and Rozema, L., 2016. Evaluation of phytodesalination potential of vegetated bioreactors treating greenhouse effluent. *Water*, 8(6), p.233.
- Fiorilli, V., Vannini, C., Ortolani, F., Garcia-Seco, D., Chiapello, M., Novero, M., Domingo, G., Terzi, V., Morcia, C., Bagnaresi, P. and Moulin, L., 2018. Omics approaches revealed how arbuscular mycorrhizal symbiosis enhances yield and resistance to leaf pathogen in wheat. *Scientific*

- Fleming, T.R., Maule, A.G. and Fleming, C.C., 2017. Chemosensory responses of plant parasitic nematodes to selected phytochemicals reveal long-term habituation traits. *Journal of nematology*, 49(4), p.462.
- Flexas, J., & Medrano, H. 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*
- Flores, H. E., Vivanco, J. M., & Loyola-Vargas, V. M. 1999. 'Radicle'biochemistry: the biology of root-specific metabolism. *Trends in plant science*, 4(6), 220-226.
- Flowers, T. J., & Colmer, T. D. 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist*, 179(4), 945-963.
- Fournier, J., Teillet, A., Chabaud, M., Ivanov, S., Genre, A., Limpens, E., de Carvalho-Niebel, F. and Barker, D.G., 2015. Remodeling of the infection chamber before infection thread formation reveals a two-step mechanism for rhizobial entry into the host legume root hair. *Plant physiology*, 167(4), pp.1233-1242.
- Foyer, C. H., & Noctor, G. 2005. Redox homeostasis and antioxidant signaling: A metabolic interface between stress perception and physiological responses. *Plant Cell*, 17, 1866-1875.
- Franklin, K.A., & Whitelam, G.C. 2005. Phytochromes and shade-avoidance responses in plants. *Annals of Botany*
- Frost, C. J., Appel, H. M., Carlson, J. E., De Moraes, C. M., Mescher, M. C., & Schultz, J. C. 2007. Within-plant signalling via volatiles overcomes vascular constraints on systemic signalling and primes responses against herbivores. *Ecology Letters*, 10(6), 490-498.
- Fudali, S.L., Wang, C. and Williamson, V.M., 2013. Ethylene signaling pathway modulates attractiveness of host roots to the root-knot nematode *Meloidogyne hapla*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 26(1), pp.75-86.
- Fuller, V.L., Lilley, C.J. and Urwin, P.E., 2008. Nematode resistance. *New Phytologist*, 180(1), pp.27-44.
- Fuller, V.L., Lilley, C.J., Atkinson, H.J. and Urwin, P.E., 2007. Differential gene expression in Arabidopsis following infection by plant-parasitic nematodes *Meloidogyne incognita* and *Heterodera schachtii*. *Molecular Plant Pathology*, 8(5), pp.595-609.
- Galeas, M.L., Zhang, L.H., Freeman, J.L., Wegner, M. and Pilon-Smits, E.A., 2007. Seasonal fluctuations of selenium and sulfur accumulation in selenium hyperaccumulators and related nonaccumulators. *New Phytologist*, 173(3).
- Gao, Z., Sasaki, K. and Qiu, X., 2018. Structural memory effect of Mg–Al and Zn–Al layered double hydroxides in the presence of different natural humic acids: process and mechanism. *Langmuir*, 34(19), pp.5386-5395.
- García-Lafuente, A., Guillamón, E., Villares, A., Rostagno, M. A., & Martínez, J. A. 2009. Flavonoids as anti-inflammatory agents: Implications in cancer and cardiovascular disease. *Inflammation Research*, 58(9), 537-552. <https://doi.org/10.1007/s00011-009-0037-3>
- Garg, N. and Singh, S., 2017. Arbuscular mycorrhiza *Rhizophagus irregularis*, and silicon modulate growth, proline biosynthesis and yield in *Cajanus cajan*, L. Millsp. (pigeon pea) genotypes under cadmium and zinc stress. *J. Plant Growth Regul.*, 37, pp.1-18. doi: 10.1007/s00344-017-9708-4
- Genney, D.R., Anderson, I.C. and Alexander, I.J., 2006. Fine-scale distribution of pine ectomycorrhizas

and their extramatrical mycelium. *New Phytologist*, 170(2), pp.381-390.

- Genre, A. and Bonfante, P., 2007. Check-in procedures for plant cell entry by biotrophic microbes. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 20(9), pp.1023-1030.
- Genre, A. and Bonfante, P., 2012. 3 The Interface Between Plants and Mycorrhizal Fungi: Nutrient Exchange, Signaling and Cell Organization. In *Fungal Associations* (pp. 39-49). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Genre, A., Chabaud, M., Balzergue, C., Puech-Pagès, V., Novero, M., Rey, T., Fournier, J., Rochange, S., Bécard, G., Bonfante, P. and Barker, D.G., 2013. Short-chain chitin oligomers from arbuscular mycorrhizal fungi trigger nuclear Ca^{2+} spiking in *Medicago truncatula* roots and their production is enhanced by strigolactone. *New Phytologist*, 198(1), pp.190-202.
- Genre, A., Chabaud, M., Timmers, T., Bonfante, P. and Barker, D.G., 2005. Arbuscular mycorrhizal fungi elicit a novel intracellular apparatus in *Medicago truncatula* root epidermal cells before infection. *The Plant Cell*, 17(12), pp.3489-3499.
- Genre, A., Lanfranco, L., Perotto, S. and Bonfante, P., 2020. Unique and common traits in mycorrhizal symbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 18(11), pp.649-660.
- Ghori, N.H., Ghori, T., Hayat, M.Q., Imadi, S.R., Gul, A., Altay, V. and Ozturk, M., 2019. Heavy metal stress and responses in plants. *International journal of environmental science and technology*, 16, pp.1807-1828.
- Ghugre, S.A., Nikalje, G.C., Kadam, U.S., Suprasanna, P. and Hong, J.C., 2023. Comprehensive mechanisms of heavy metal toxicity in plants, detoxification, and remediation. *Journal of Hazardous Materials*, 450, p.131039.
- Giovannetti, M., Mari, A., Novero, M. and Bonfante, P., 2015. Early *Lotus japonicus* root transcriptomic responses to symbiotic and pathogenic fungal exudates. *Frontiers in Plant Science*, 6, p.147328.
- Givnish, T. J. 1987. Comparative Studies of Leaf Form: Assessing the Relative Roles of Selective Pressures and Phylogenetic Constraints. *New Phytologist*, 106, 131-160.
- Givnish, T.J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*
- Gleason, C.A., Liu, Q.L. and Williamson, V.M., 2008. Silencing a candidate nematode effector gene corresponding to the tomato resistance gene Mi-1 leads to acquisition of virulence. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 21(5), pp.576-585.
- Goellner, M., Wang, X. and Davis, E.L., 2001. Endo- β -1, 4-glucanase expression in compatible plant-nematode interactions. *The Plant Cell*, 13(10), pp.2241-2255.
- Goggin, F.L., Williamson, V.M. and Ullman, D.E., 2001. Variability in the response of *Macrosiphum euphorbiae* and *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) to the tomato resistance gene Mi. *Environmental Entomology*, 30(1), pp.101-106.
- Goicoechea, N. and Antol, M. C., 2017. Increased nutritional value in food crops. *Microbiol. Biotechnol.*, 10, pp.1004–1007. doi: 10.1111/1751-7915.12764
- Goicoechea, N., Bettoni, M., Fuertes-Mendizábal, T., Gonzalez-Murua, C. and Aranjuelo, I., 2016. Durum wheat quality traits affected by mycorrhizal inoculation, water availability and atmospheric CO₂ concentration. *Crop Past. Sci.*, 67, pp.147–155. doi: 10.1071/CP15212
- Gorzelak, M. A., Asay, A. K., Pickles, B. J., & Simard, S. W. 2015. Inter-plant communication through

- mycorrhizal networks mediate complex adaptive behaviour in plant communities. *AoB plants*, 7, plv050.
- Goverse, A., Overmars, H., Engelbertink, J., Schots, A., Bakker, J. and Helder, J., 2000. Both induction and morphogenesis of cyst nematode feeding cells are mediated by auxin. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 13(10), pp.1121-1129.
- Grace, J. 1988. Plant Response to Wind. *Agricultural and Forest Meteorology*, 47, 287-302.
- Gratani, L. 2014. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Frontiers in Plant Science*
- Grelet, G.A., Johnson, D., Paterson, E., Anderson, I.C. and Alexander, I.J., 2009. Reciprocal carbon and nitrogen transfer between an ericaceous dwarf shrub and fungi isolated from *Picea rhiza bicolorata* ectomycorrhizas. *New Phytologist*, 182(2), pp.359-366.
- Griffiths, R.P., Baham, J.E. and Caldwell, B.A., 1994. Soil solution chemistry of ectomycorrhizal mats in forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 26(3), pp.331-337.
- Grigore, M.N., 2020. *Handbook of Halophytes*. Springer International Publishing.
- Grill, E., Winnacker, E. L., & Zenk, M. H. 1987. Phytochelatins: The principal heavy-metal complexing peptides of higher plants. *Science*, 230(4726), 674-676. <https://doi.org/10.1126/science.230.4726.674>
- Grundler, F., Schnibbe, L. and Wyss, U., 1991. In vitro studies on the behaviour of second-stage juveniles of *Heterodera schachtii* (Nematoda: Heteroderidae) in response to host plant root exudates. *Parasitology*, 103(1), pp.149-155.
- Guo, X., Zhang, S., Shan, X.Q., Luo, L.E.I., Pei, Z., Zhu, Y.G., Liu, T., Xie, Y.N. and Gault, A., 2006. Characterization of Pb, Cu, and Cd adsorption on particulate organic matter in soil. *Environmental Toxicology and Chemistry: An International Journal*, 25(9), pp.2366-2373.
- Gupta, S.K., Goyal, M.R. and Singh, A. eds., 2018. *Engineering practices for management of soil salinity: agricultural, physiological, and adaptive approaches*. CRC Press.
- Gust, A.A., Pruitt, R. and Nürnberger, T., 2017. Sensing danger: key to activating plant immunity. *Trends in plant science*, 22(9), pp.779-791.
- Gutierrez, O.A., Wubben, M.J., Howard, M.E.L.I.S.S.A., Roberts, B.R.I.T.T.A.N.Y., Hanlon, E.D.W.A.R.D. and Wilkinson, J.R., 2009. The role of phytohormones ethylene and auxin in plant-nematode interactions. *Russian Journal of Plant Physiology*, 56, pp.1-5.
- Haegeman, A., Bauters, L., Kyndt, T., Rahman, M.M. and Gheysen, G., 2013. Identification of candidate effector genes in the transcriptome of the rice root knot nematode *Meloidogyne graminicola*. *Molecular Plant Pathology*, 14(4), pp.379-390.
- Hajiboland, R., Aliasgharzadeh, N., Laiegh, S. F. and Poschenrieder, C., 2010. Colonization with arbuscular mycorrhizal fungi improves salinity tolerance of tomato *Solanum lycopersicum* L. plants. *Plant Soil*, 331, pp.313-327. doi: 10.1007/s11104-009-0255-z
- Hajiboland, R., Dashtebani, F. and Aliasgharzad, N., 2015. Physiological responses of halophytic C₄ grass, *Aeluropus litoralis* to salinity and arbuscular mycorrhizal fungi colonization. *Photosynthetica*, 53 (4), pp.572-584. doi: 10.1007/s11099-015-0131-4
- Hasan, M.K., Cheng, Y., Kanwar, M.K., Chu, X.Y., Ahammed, G.J. and Qi, Z.Y., 2017. Responses of plant proteins to heavy metal stress - a review. *Frontiers in plant science*, 8, p.1492.

- Hasanuzzaman, M., Shabala, S. and Fujita, M. eds., 2019. *Halophytes and climate change: adaptive mechanisms and potential uses*. Wallingford: CABI.
- Hashem, A., Alqarawi, A. A., Radhakrishnan, R., Al-Arjani, A. F., Aldehaish, H. A., Egamberdieva, D.,... and Abd_Allah, E. F., 2018. Arbuscular mycorrhizal fungi regulate the oxidative system, hormones and ionic equilibrium to trigger salt stress tolerance in *Cucumis sativus* L. *Saudi journal of biological sciences*, 25(6), pp.1102-1114. doi: 10.1016/j.sjbs.2018.03.009
- Hassan, S., Behm, C.A. and Mathesius, U., 2010. Effectors of plant parasitic nematodes that re-program root cell development. *Functional Plant Biology*, 37(10), pp.933-942.
- Hawes, M., Allen, C., Turgeon, B. G., Curlango-Rivera, G., Minh Tran, T., Huskey, D. A., & Xiong, Z. 2016. Root border cells and their role in plant defense. *Annual Review of Phytopathology*, 54, 143-161.
- Heil, M., & Silva Bueno, J. C. 2007. Within-plant signaling by volatiles leads to induction and priming of an indirect plant defense in nature. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(13), 5467-5472.
- Heil, M., Lion, U., & Boland, W. 2008. Defense-inducing volatiles: in search of the active motif. *Journal of chemical ecology*, 34, 601-604.
- Henneron, L., Balesdent, J., Alvarez, G., Barré, P., Baudin, F., Basile-Doelsch, I., Cécillon, L., Fernandez-Martinez, A., Hatté, C. and Fontaine, S., 2022. Bioenergetic control of soil carbon dynamics across depth. *Nature Communications*, 13(1), p.7676.
- Hetherington, A. M., & Woodward, F. I. 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424, 901-908.
- Hewezi, T. and Baum, T.J., 2013. Manipulation of plant cells by cyst and root-knot nematode effectors. *Molecular plant-microbe Interactions*, 26(1), pp.9-16.
- Hogarth, P. J. 2015. *The Biology of Mangroves and Seagrasses*. Oxford University Press.
- Horel, Á., Zsigmond, T., Farkas, C., Gelybó, G., Tóth, E., Kern, A. and Bakacsi, Z., 2022. Climate change alters soil water dynamics under different land use types. *Sustainability*, 14(7), p.3908.
- Howe, G. A., & Jander, G. 2008. Plant immunity to insect herbivores. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 59, 41-66.
- Hu, Y., You, J., Li, C., Pan, F. and Wang, C., 2019. Assessing the effects of water extract of *Narcissus tazetta* bulb on hatching, mortality, chemotaxis and reproduction of the soybean cyst nematode, *Heterodera glycines*. *Nematology*, 22(1), pp.53-62.
- Hu, Y., You, J., Li, C., Williamson, V.M. and Wang, C., 2017. Ethylene response pathway modulates attractiveness of plant roots to soybean cyst nematode *Heterodera glycines*. *Scientific reports*, 7(1), p.41282.
- Huey, C. J., Gopinath, S. C., Uda, M. N. A., Zulhaimi, H. I., Jaafar, M. N., Kasim, F. H., and Yaakub, A. R. W., 2020. Mycorrhiza: a natural resource assists plant growth under varied soil conditions. *3 Biotech*, 10, pp.1-9. doi.org/10.1007/s13205-020-02188-3
- Ibrahim, H.M., Hosseini, P., Alkharouf, N.W., Hussein, E.H., Gamal El-Din, A.E.K.Y., Aly, M.A. and Matthews, B.F., 2011. Analysis of gene expression in soybean (*Glycine max*) roots in response to the root knot nematode *Meloidogyne incognita* using microarrays and KEGG pathways. *BMC genomics*, 12, pp.1-16.
- Imhof, S., 1999. Root morphology, anatomy and mycotrophy of the achlorophyllous *Voyria aphylla*

- (Jacq.) Pers.(Gentianaceae). *Mycorrhiza*, 9(1), pp.33-39.
- International Organization for Standardization, ISO Standard 11265 Soil Quality. Determination of the Specific Electrical Conductivity.
- Ivanov, S., Austin, J., Berg, R.H. and Harrison, M.J., 2019. Extensive membrane systems at the host–arbuscular mycorrhizal fungus interface. *Nature Plants*, 5(2), pp.194-203.
- Jacob, J. and Mitreva, M., 2011. Transcriptomes of plant-parasitic nematodes. *Genomics and Molecular Genetics of Plant-Nematode Interactions*, pp.119-138.
- Jacquemyn, H., Brys, R., Waud, M., Busschaert, P. and Lievens, B., 2015. Mycorrhizal networks and coexistence in species-rich orchid communities. *New Phytologist*, 206(3), pp.1127-1134.
- Jammes, F., Lecomte, P., de Almeida-Enger, J., Bitton, F., Martin-Magniette, M.L., Renou, J.P., Abad, P. and Favery, B., 2005. Genome-wide expression profiling of the host response to root-knot nematode infection in Arabidopsis a. *The Plant Journal*, 44(3), pp.447-458.
- Javaid, A., 2007. Allelopathic interactions in mycorrhizal associations. *Allelopathy Journal*, 20(1), p.29.
- Jeong, P.Y., Jung, M., Yim, Y.H., Kim, H., Park, M., Hong, E., Lee, W., Kim, Y.H., Kim, K. and Paik, Y.K., 2005. Chemical structure and biological activity of the Caenorhabditis elegans dauer-inducing pheromone. *Nature*, 433(7025), pp.541-545.
- Jones, H. G. 1998. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany*, 49, 387-398.
- Jones, J.D. and Dangl, J.L., 2006. The plant immune system. *nature*, 444(7117), pp.323-329.
- Jordan, B.R. 2002. Molecular response of plant cells to UV-B stress. *Functional Plant Biology*
- Jung, S.C., Martinez-Medina, A., Lopez-Raez, J.A. and Pozo, M.J., 2012. Mycorrhiza-induced resistance and priming of plant defenses. *Journal of chemical ecology*, 38, pp.651-664.
- Jwa, N.S. and Hwang, B.K., 2017. Convergent evolution of pathogen effectors toward reactive oxygen species signaling networks in plants. *Frontiers in Plant Science*, 8, p.288515.
- Kabata-Pendias, A., 2010. *Trace Elements in Soils and Plants* (4th ed.). CRC Press
- Kaczmarek, A., MACKEnZiE, K., KETTLE, H. and BLOK, V.C., 2014. Influence of soil temperature on Globodera rostochiensis and Globodera pallida.
- Kagi, J. H. R., & Schaffer, A. 1988. Biochemistry of metallothionein. *Biochemistry*, 27(23), 8509-8515. <https://doi.org/10.1021/bi00424a001>
- Kamel, L., Tang, N., Malbreil, M., San Clemente, H., Le Marquer, M., Roux, C. and Frei dit Frey, N., 2017. The comparison of expressed candidate secreted proteins from two arbuscular mycorrhizal fungi unravels common and specific molecular tools to invade different host plants. *Frontiers in Plant Science*, 8, p.233173.
- Kammerhofer, N., Radakovic, Z., Regis, J.M., Dobrev, P., Vankova, R., Grundler, F.M., Siddique, S., Hofmann, J. and Wiczorek, K., 2015. Role of stress-related hormones in plant defence during early infection of the cyst nematode Heterodera schachtii in Arabidopsis. *New Phytologist*, 207(3), pp.778-789.
- Kanyuka, K. and Rudd, J.J., 2019. Cell surface immune receptors: the guardians of the plant's extracellular spaces. *Current opinion in plant biology*, 50, pp.1-8.
- Karalija, E., Selović, A., Dahija, S., Demir, A., Samardžić, J., Vrobel, O., Zeljković, S.Ć. and Parić, A., 2021. Use

of seed priming to improve Cd accumulation and tolerance in *Silene sendtneri*, novel Cd hyper-accumulator. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 210, p.111882.

- Karban, R. 2021. Plant communication. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 52, 1-24.
- Kartzinel, T.R., Trapnell, D.W. and Shefferson, R.P., 2013. Highly diverse and spatially heterogeneous mycorrhizal symbiosis in a rare epiphyte is unrelated to broad biogeographic or environmental features. *Molecular Ecology*, 22(23), pp.5949-5961.
- Keyes, W. J., O'malley, R. C., Kim, D., & Lynn, D. G. 2000. Signaling organogenesis in parasitic angiosperms: xenognosin generation, perception, and response. *Journal of Plant Growth Regulation*, 19, 217-231.
- Khalloufi, M., Martínez-Andújar, C., Lachaâl, M., Karray-Bouraoui, N., Pérez-Alfocea, F. and Albacete, A., 2017. The interaction between foliar GA₃ application and arbuscular mycorrhizal fungi inoculation improves growth in salinized tomato *Solanum lycopersicum* L. plants by modifying the hormonal balance. *J. Plant Physiol.*, 214, pp.134–144. doi: 10.1016/j.jplph.2017.04.012
- Klessig, D.F., Manohar, M., Baby, S., Koch, A., Danquah, W.B., Luna, E., Park, H.J., Kolkman, J.M., Turgeon, B.G., Nelson, R. and Leach, J.E., 2019. Nematode ascaroside enhances resistance in a broad spectrum of plant–pathogen systems. *Journal of Phytopathology*, 167(5), pp.265-272.
- Kloppholz, S., Kuhn, H. and Requena, N., 2011. A secreted fungal effector of *Glomus intraradices* promotes symbiotic biotrophy. *Current biology*, 21(14), pp.1204-1209.
- Kobae, Y., Kameoka, H., Sugimura, Y., Saito, K., Ohtomo, R., Fujiwara, T. and Kyojuka, J., 2018. Strigolactone biosynthesis genes of rice are required for the punctual entry of arbuscular mycorrhizal fungi into the roots. *Plant and Cell Physiology*, 59(3), pp.544-553.
- Kobayashi, H., Takase, H., Suzuki, Y., Tanzawa, F., Takata, R., Fujita, K., ... & Konno, T. 2011. Environmental stress enhances biosynthesis of flavor precursors, S-3-(hexan-1-ol)-glutathione and S-3-(hexan-1-ol)-L-cysteine, in grapevine through glutathione S-transferase activation. *Journal of experimental botany*, 62(3), 1325-1336.
- Koo, B.J., Chen, W., Chang, A.C., Page, A.L., Granato, T.C. and Dowdy, R.H., 2010. A root exudates based approach to assess the long-term phytoavailability of metals in biosolids-amended soils. *Environmental Pollution*, 158(8), pp.2582-2588.
- Kottke, I., Haug, I., Setaro, S., Suárez, J.P., Weiß, M., Preußing, M., Nebel, M. and Oberwinkler, F., 2008. Guilds of mycorrhizal fungi and their relation to trees, ericads, orchids and liverworts in a neotropical mountain rain forest. *Basic and Applied Ecology*, 9(1), pp.13-23.
- Kumar, R., Bhardwaj, A. K., Chandra, K. K., Dixit, B. and Singh, A. K., 2024. Diverse role of mycorrhiza in plant growth and development. *Solovyov-studies*, 72(2), pp.37.
- Kumar, V., Singh, J. and Kumar, P., 2019. Heavy metals accumulation in crop plants: Sources, response mechanisms, stress tolerance and their effects. *Contaminants in agriculture and environment: health risks and remediation*, 1, p.38.
- Kusuma, A., & Riniarti, M. 2018. The addition of soil conditioner substances to accelerate ectomycorrhiza colonization and growth of *Shorea javanica*. *Silva Lestari*, 6(1), 16–23.
- Kutsch, W.L., Bahn, M. and Heinemeyer, A. eds., 2009. *Soil carbon dynamics: an integrated methodology*. Cambridge University Press.
- Lambers, H. and Teste, F.P., 2013. Interactions between arbuscular mycorrhizal and non-mycorrhizal plants: do non-mycorrhizal species at both extremes of nutrient availability play the same

- game. *Plant Cell Environ*, 36(11), pp.1911-1915.
- Lambers, H., Raven, J.A., Shaver, G.R. and Smith, S.E., 2008. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in ecology & evolution*, 23(2), pp.95-103.
- Lang, G. A. 1987. Dormancy: A New Universal Terminology. *HortScience*, 22, 817-820.
- Larcher, W. 2003. *Physiological Plant Ecology*. Springer.
- Lau, O.S., & Deng, X.W. 2010. Plant hormone signaling lightens up: integrators of light and hormones. *Current Opinion in Plant Biology*
- Lau, O.S., & Deng, X.W. 2010. Plant hormone signaling lightens up: integrators of light and hormones. *Current Opinion in Plant Biology*
- Leivar, P., & Quail, P.H. 2011. PIFs: pivotal components in a cellular signaling hub. *Trends in Plant Science*
- Leopold, D.R., 2016. Ericoid fungal diversity: challenges and opportunities for mycorrhizal research. *Fungal Ecology*, 24, pp.114-123.
- Lettice, E.P. and Jones, P.W., 2016. Effect of soil and soil bacteria on hatching activity towards potato cyst nematodes (*Globodera* spp.). *Nematology*, 18(7), pp.803-810.
- Levin, D. A. 1973. The Role of Trichomes in Plant Defense. *Quarterly Review of Biology*, 48, 3-15.
- Li, X., Huang, S. and McBride, M.B., 2021. Rhizosphere effect on Pb solubility and phytoavailability in Pb-contaminated soils. *Environmental Pollution*, 268, p.115840.
- Ligrone, R., Carafa, A., Lumini, E., Bianciotto, V., Bonfante, P. and Duckett, J.G., 2007. Glomeromycotean associations in liverworts: a molecular, cellular, and taxonomic analysis. *American Journal of Botany*, 94(11), pp.1756-1777.
- Lin, A. J., Zhang, X. H., Wong, M. H., Ye, Z. H., Lou, L. Q. and Wang, Y. S., 2007. Increase of multi-metal tolerance of three leguminous plants by arbuscular mycorrhizal fungi colonization. *Environ. Geochem. Health*, 29, pp.473-481. doi: 10.1007/s10653-007-9116-y
- Liu, S., Kandath, P.K., Warren, S.D., Yeckel, G., Heinz, R., Alden, J., Yang, C., Jamai, A., El-Mellouki, T., Juvalé, P.S. and Hill, J., 2012. A soybean cyst nematode resistance gene points to a new mechanism of plant resistance to pathogens. *Nature*, 492(7428), pp.256-260.
- Lombi, E., Zhao, F.J., Dunham, S.J. and McGrath, S.P., 2000. Cadmium accumulation in populations of *Thlaspi caerulescens* and *Thlaspi goesingense*. *The New Phytologist*, 145(1), pp.11-20.
- Louche, J., Ali, M.A., Cloutier-Hurteau, B., Sauvage, F.X., Quiquampoix, H. and Plassard, C., 2010. Efficiency of acid phosphatases secreted from the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum* to hydrolyse organic phosphorus in podzols. *FEMS microbiology ecology*, 73(2), pp.323-335.
- Luginbuehl, L.H. and Oldroyd, G.E., 2017. Understanding the arbuscule at the heart of endomycorrhizal symbioses in plants. *Current Biology*, 27(17), pp.R952-R963.
- Luo, Q., Wang, S., Sun, L.N., Wang, H., Bao, T. and Adeel, M., 2017. Identification of root exudates from the Pb-accumulator *Sedum alfredii* under Pb stresses and assessment of their roles. *Journal of Plant Interactions*, 12(1), pp.272-278.
- Maillet, F., Poinot, V., André, O., Puech-Pagès, V., Haouy, A., Gueunier, M., Cromer, L., Giraudet, D., Formey, D., Niebel, A. and Martinez, E.A., 2011. Fungal lipochitooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza. *Nature*, 469(7328), pp.58-63.

- Manohar, M., Tenjo-Castano, F., Chen, S., Zhang, Y.K., Kumari, A., Williamson, V.M., Wang, X., Klessig, D.F. and Schroeder, F.C., 2020. Plant metabolism of nematode pheromones mediates plant-nematode interactions. *Nature Communications*, 11(1), p.208.
- Manosalva, P., Manohar, M., Von Reuss, S.H., Chen, S., Koch, A., Kaplan, F., Choe, A., Micikas, R.J., Wang, X., Kogel, K.H. and Sternberg, P.W., 2015. Conserved nematode signalling molecules elicit plant defenses and pathogen resistance. *Nature communications*, 6(1), p.7795.
- Mansoor, S., Ali, A., Kour, N., Bornhorst, J., AlHarbi, K., Rinklebe, J., Abd El Moneim, D., Ahmad, P. and Chung, Y.S., 2023. Heavy metal induced oxidative stress mitigation and ROS scavenging in plants. *Plants*, 12(16), p.3003.
- Marella, H.H., Nielsen, E., Schachtman, D.P. and Taylor, C.G., 2013. The amino acid permeases AAP3 and AAP6 are involved in root-knot nematode parasitism of Arabidopsis. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 26(1), pp.44-54.
- Martin, F., Kohler, A., Murat, C., Veneault-Fourrey, C. and Hibbett, D.S., 2016. Unearthing the roots of ectomycorrhizal symbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 14(12), pp.760-773.
- Martinez-Medina, A., Flors, V., Heil, M., Mauch-Mani, B., Pieterse, C.M., Pozo, M.J., Ton, J., van Dam, N.M. and Conrath, U., 2016. Recognizing plant defense priming. *Trends in plant science*, 21(10), pp.818-822.
- Martínez-Medina, A., Pescador, L., Fernández, I., Rodríguez-Serrano, M., García, J.M., Romero-Puertas, M.C. and Pozo, M.J., 2019. Nitric oxide and phytoglobin PHYTOGB1 are regulatory elements in the *Solanum lycopersicum*-*Rhizophagus irregularis* mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 223(3), pp.1560-1574.
- Martino, E., Morin, E., Grelet, G.A., Kuo, A., Kohler, A., Daghighi, S., Barry, K.W., Cichocki, N., Clum, A., Dockter, R.B. and Hainaut, M., 2018. Comparative genomics and transcriptomics depict ericoid mycorrhizal fungi as versatile saprotrophs and plant mutualists. *New Phytologist*, 217(3), pp.1213-1229.
- Martos, F., Munoz, F., Pailler, T., Kottke, I., Gonneau, C. and Selosse, M.A., 2012. The role of epiphytism in architecture and evolutionary constraint within mycorrhizal networks of tropical orchids. *Molecular Ecology*, 21(20), pp.5098-5109.
- Masler, E.P. and Perry, R.N., 2018. Hatch, survival and sensory perception. In *Cyst nematodes* (pp. 44-73). Wallingford UK: CAB International.
- Masler, E.P., Rogers, S.T. and Hooks, C.R., 2017. Behavioural differences of Heterodera glycines and Meloidogyne incognita infective juveniles exposed to root extracts in vitro. *Nematology*, 19(2), pp.175-183.
- Mathur, S., Sharma, M. P. and Jajoo, A., 2016. Improved photosynthetic efficacy of maize *Zea mays* plants with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) under high temperature stress. *J. Photochem. Photobiol. B*, 180, pp. 149–154. doi: 10.1016/j.jphotobiol.2018.02.002
- Mauch-Mani, B., Baccelli, I., Luna, E., & Flors, V. 2017. Defense priming: an adaptive part of induced resistance. *Annual review of plant biology*, 68, 485-512.
- Mayer, M.G., Rödelasperger, C., Witte, H., Riebesell, M. and Sommer, R.J., 2015. The orphan gene dauerless regulates dauer development and intraspecific competition in nematodes by copy number variation. *PLoS genetics*, 11(6), p.e1005146.
- McBride, M.B., Kelch, S.E., Schmidt, M.P., Sherpa, S., Martinez, C.E. and Aristilde, L., 2019. Oxalate-

- enhanced solubility of lead (Pb) in the presence of phosphate: pH control on mineral precipitation. *Environmental Science: Processes & Impacts*, 21(4), pp.738-747.
- McGonigle, T.P., Miller, M.H., Evans, D.G., Fairchild, G.L. and Swan, J.A., 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New phytologist*, 115(3), pp.495-501.
- McGrath, P.T. and Ruvinsky, I., 2019. A primer on pheromone signaling in *Caenorhabditis elegans* for systems biologists. *Current opinion in systems biology*, 13, pp.23-30.
- Mello, A. and Balestrini, R., 2018. Recent insights on biological and ecological aspects of ectomycorrhizal fungi and their interactions. *Frontiers in Microbiology*, 9, p.322018.
- Michalak, A. 2006. Phenolic compounds and their antioxidant activity in plants growing under heavy metal stress. *Polish Journal of Environmental Studies*, 15(4), 523-530.
- Midzi, J., Jeffery, D. W., Baumann, U., Rogiers, S., Tyerman, S. D., & Pagay, V. 2022. Stress-induced volatile emissions and signalling in inter-plant communication. *Plants*, 11(19), 2566.
- Miozzi, L., Vaira, A.M., Catoni, M., Fiorilli, V., Accotto, G.P. and Lanfranco, L., 2019. Arbuscular mycorrhizal symbiosis: plant friend or foe in the fight against viruses?. *Frontiers in Microbiology*, 10, p.456610.
- Mirshad, P. P. and Puthur, J. T., 2016. Arbuscular mycorrhizal association enhances drought tolerance potential of promising bioenergy grass *Saccharum arundinaceum*, Retz. *Environ. Monit. Assess*, 188, pp.425. doi: 10.1007/s10661-016-5428-7
- Mishra, B. and Chandra, M., 2022. Evaluation of phytoremediation potential of aromatic plants: A systematic review. *Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants*, 31, p.100405.
- Mishra, S., Srivastava, S., Tripathi, R. D., Kumar, R., Seth, C. S., & Gupta, D. K. 2006. Lead detoxification by coontail (*Ceratophyllum demersum* L.) involves induction of phytochelatins and antioxidant system. *Plant Physiology and Biochemistry*, 44(1), 25-37. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2006.02.003>
- Mitra, G.N., 2015. Regulation of nutrient uptake by plants. *New Delhi: Springer*, 10, pp.978-981.
- Mittler, R. 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*
- Miura, C., Yamaguchi, K., Miyahara, R., Yamamoto, T., Fuji, M., Yagame, T., Imaizumi-Anraku, H., Yamato, M., Shigenobu, S. and Kaminaka, H., 2018. The mycoheterotrophic symbiosis between orchids and mycorrhizal fungi possesses major components shared with mutualistic plant-mycorrhizal symbioses. *Molecular plant-microbe interactions*, 31(10), pp.1032-1047.
- Mohammadi, K., 2011. *Soil, plant and microbe interactions*. LAP LAMBERT Academic Publishing.
- Mohammadi, K., Khalesro, S., Sohrabi, Y. and Heidari, G., 2011. A review: beneficial effects of the mycorrhizal fungi for plant growth. *J. Appl. Environ. Biol. Sci*, 1(9), pp.310-319.
- Molina, R., Massicotte, H. and Trappe, J.M., 1992. Specificity phenomena in mycorrhizal symbioses: community-ecological consequences and practical implications.
- Montesinos-Navarro, A., Segarra-Moragues, J.G., Valiente-Banuet, A. and Verdú, M., 2012. The network structure of plant–arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 194(2), pp.536-547.
- Morelli, G., & Ruberti, I. 2002. Light and shade in the photocontrol of *Arabidopsis* growth. *Trends in Plant Science*
- Morkunas, I., Woźniak, A., Mai, V.C., Rucińska-Sobkowiak, R. and Jeandet, P., 2018. The role of heavy

metals in plant response to biotic stress. *Molecules*, 23(9), p.2320.

- Mujahidah, S., Sukarno, N., Kanti, A. and Sudiana, I.M., 2019. Identification of Ectomycorrhiza-Associated Fungi and Their Ability in Phosphate Solubilization. *Jurnal Biologi Indonesia*, 14(2).
- Mukhopadhyay, R., Sarkar, B., Jat, H.S., Sharma, P.C. and Bolan, N.S., 2021. Soil salinity under climate change: Challenges for sustainable agriculture and food security. *Journal of Environmental Management*, 280, p.111736.
- Munns, R., & Tester, M. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 651-681.
- Muthukumar, T. and Udaiyan, K., 2000. Arbuscular mycorrhizas of plants growing in the Western Ghats region, Southern India. *Mycorrhiza*, 9, pp.297-313.
- Nahar, K., Kyndt, T., Hause, B., Höfte, M. and Gheysen, G., 2013. Brassinosteroids suppress rice defense against root-knot nematodes through antagonism with the jasmonate pathway. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 26(1), pp.106-115.
- Nehls, U., Wiese, J. and Hampp, R., 2000. External super concentration as a signal controlling gene expression. *Current Advances in Mycorrhizae Research. American Phytopathological Society, St. Paul, MN*, pp.19-26.
- Nicol, P., Gill, R., Fosu-Nyarko, J. and Jones, M.G., 2012. De novo analysis and functional classification of the transcriptome of the root lesion nematode, *Pratylenchus thornei*, after 454 GS FLX sequencing. *International journal for parasitology*, 42(3), pp.225-237.
- Ning, S., Zhang, L., Ma, J., Chen, L., Zeng, G., Yang, C., Zhou, Y., Guo, X. and Deng, X., 2020. Modular and scalable synthesis of nematode pheromone ascarosides: implications in eliciting plant defense response. *Organic & Biomolecular Chemistry*, 18(26), pp.4956-4961.
- Ninkovic, V. 2010. Volatile interaction between undamaged plants: a short cut to coexistence. *Plant communication from an ecological perspective*, 75-86.
- Nobel, P.S. 1988. Environmental biology of agaves and cacti. Cambridge University Press
- Nombela, G., Williamson, V.M. and Muñiz, M., 2003. The root-knot nematode resistance gene Mi-1.2 of tomato is responsible for resistance against the whitefly *Bemisia tabaci*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 16(7), pp.645-649.
- Nurhayat, O.D. and Putra, I.P., 2022. The species of Amanita mushroom at Haurbentes Research Forest, West Java. *Jurnal Penelitian Kehutanan Wallacea*, 11(1), pp.33-43.
- O'Connor, P.J., Smith, S.E. and Smith, F.A., 2002. Arbuscular mycorrhizas influence plant diversity and community structure in a semiarid herbland. *New Phytologist*, 154(1), pp.209-218.
- Ochola, J., Coyne, D., Cortada, L., Haukeland, S., Ng'ang'a, M., Hassanali, A., Opperman, C. and Torto, B., 2021. Cyst nematode bio-communication with plants: implications for novel management approaches. *Pest management science*, 77(3), pp.1150-1159.
- Oerke, E. C. 2006. Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, 144(1), 31-43.
- Oldroyd, G.E., 2013. Speak, friend, and enter: signalling systems that promote beneficial symbiotic associations in plants. *Nature Reviews Microbiology*, 11(4), pp.252-263.
- Ontl, T.A. and Schulte, L.A., 2012. Soil carbon storage. *Nature Education Knowledge*, 3(10).
- Osakabe, Y., Osakabe, K., Shinozaki, K. and Tran, L.S.P., 2014. Response of plants to water stress. *Frontiers in plant science*, 5, p.86.

- Özderin, S., 2020. Determination of mycorrhizal developments in *Pinus pinea* (stone pine) seedlings inoculated with *Tuber aestivum* (summer truffle). *Türler ve Habitatlar*, 1(2), pp.124-130.
- Pal, A. and Pandey, S., 2016. Role of arbuscular mycorrhizal fungi on plant growth and reclamation of barren soil with wheat (*Triticum aestivum* L.) crop. *Int. J. Soil Sci.*, 12, pp.25–31. doi: 10.3923/ijss.2017.25.31
- Paracer, S. and Ahmadjian, V., 2000. *Symbiosis: an introduction to biological associations*. Oxford University Press, USA.
- Pareja, M., & Pinto-Zevallos, D. M. 2016. Impacts of induction of plant volatiles by individual and multiple stresses across trophic levels. *Deciphering chemical language of plant communication*, 61-93.
- Park, J.Y., Joo, H.J., Park, S. and Paik, Y.K., 2019. Ascaroside pheromones: chemical biology and pleiotropic neuronal functions. *International journal of molecular sciences*, 20(16), p.3898.
- Patel, N., Hamamouch, N., Li, C., Hewezi, T., Hussey, R.S., Baum, T.J., Mitchum, M.G. and Davis, E.L., 2010. A nematode effector protein similar to annexins in host plants. *Journal of experimental botany*, 61(1), pp.235-248.
- Pavithra, D. and Yapa, N., 2018. Arbuscular mycorrhizal fungi inoculation enhances drought stress tolerance of plants. *Ground Water Sust. Dev.* 7, pp. 490–494. doi: 10.1016/j.gsd.2018.03.005
- Peng, K., Luo, C., You, W., Lian, C., Li, X. and Shen, Z., 2008. Manganese uptake and interactions with cadmium in the hyperaccumulator-*Phytolacca Americana* L. *Journal of Hazardous Materials*, 154(1-3), pp.674-681.
- Perotto, S., Rodda, M., Benetti, A., Sillo, F., Ercole, E., Rodda, M., Girlanda, M., Murat, C. and Balestrini, R., 2014. Gene expression in mycorrhizal orchid protocorms suggests a friendly plant–fungus relationship. *Planta*, 239, pp.1337-1349.
- Peterson, R.L., Massicotte, H.B. and Melville, L.H., 2004. *Mycorrhizas: anatomy and cell biology*. NRC Research Press.
- Petitot, A.S., Dereeper, A., Agbessi, M., Da Silva, C., Guy, J., Ardisson, M. and Fernandez, D., 2016. Dual RNA-seq reveals *Meloidogyne graminicola* transcriptome and candidate effectors during the interaction with rice plants. *Molecular Plant Pathology*, 17(6), pp.860-874.
- Plett, J.M., Daguerre, Y., Wittulsky, S., Vayssières, A., Deveau, A., Melton, S.J., Kohler, A., Morrell-Falvey, J.L., Brun, A., Veneault-Fourrey, C. and Martin, F., 2014. Effector MiSSP7 of the mutualistic fungus *Laccaria bicolor* stabilizes the *Populus* JAZ6 protein and represses jasmonic acid (JA) responsive genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(22), pp.8299-8304.
- Plett, J.M., Kemppainen, M., Kale, S.D., Kohler, A., Legué, V., Brun, A., Tyler, B.M., Pardo, A.G. and Martin, F., 2011. A secreted effector protein of *Laccaria bicolor* is required for symbiosis development. *Current Biology*, 21(14), pp.1197-1203.
- Pons, T.L., & Pearcy, R.W. 1994. Nitrogen reallocation and photosynthetic acclimation in response to partial shading in soybean plants. *Physiology Plantarum*
- Porcel, R., Redondogómez, S., Mateosnaranjo, E., Aroca, R., Garcia, R. and Ruizlozano, J. M., 2015. Arbuscular mycorrhizal symbiosis ameliorates the optimum quantum yield of photosystem II and reduces non-photochemical quenching in rice plants subjected to salt stress. *J. Plant Physiol.*, 185, pp.75–83. doi: 10.1016/j.jplph.2015.07.006
- Porrás-Alfaro, A. and Bayman, P., 2011. Hidden fungi, emergent properties: endophytes and microbiomes. *Annual review of phytopathology*, 49, pp.291-315.

- Portillo, M., Cabrera, J., Lindsey, K., Topping, J., Andrés, M.F., Emiliozzi, M., Oliveros, J.C., García-Casado, G., Solano, R., Koltai, H. and Resnick, N., 2013. Distinct and conserved transcriptomic changes during nematode-induced giant cell development in tomato compared with Arabidopsis: a functional role for gene repression. *New Phytologist*, 197(4), pp.1276-1290.
- Postma, W.J., Slootweg, E.J., Rehman, S., Finkers-Tomczak, A., Tytgat, T.O., van Gelderen, K., Lozano-Torres, J.L., Roosien, J., Pomp, R., van Schaik, C. and Bakker, J., 2012. The effector SPRYSEC-19 of *Globodera rostochiensis* suppresses CC-NB-LRR-mediated disease resistance in plants. *Plant physiology*, 160(2), pp.944-954.
- Postnikova, O.A., Hult, M., Shao, J., Skantar, A. and Nemchinov, L.G., 2015. Transcriptome analysis of resistant and susceptible alfalfa cultivars infected with root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *PLoS One*, 10(2), p.e0118269.
- Pourcel, L., Routaboul, J. M., Cheynier, V., Lepiniec, L., & Debeaujon, I. 2007. Flavonoid oxidation in plants: From biochemical properties to physiological functions. *Trends in Plant Science*, 12(1), 29-36. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2006.11.006>
- Pozo, M.J., López-Ráez, J.A., Azcón-Aguilar, C. and García-Garrido, J.M., 2015. Phytohormones as integrators of environmental signals in the regulation of mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 205(4), pp.1431-1436.
- Pressel, S., Bidartondo, M.I., Ligrone, R. and Duckett, J.G., 2010. Fungal symbioses in bryophytes: new insights in the twenty first century. *Phytotaxa*, 9(1), pp.238-253.
- Qi, F., Kuppusamy, S., Naidu, R., Bolan, N.S., Ok, Y.S., Lamb, D., Li, Y., Yu, L., Semple, K.T. and Wang, H., 2017. Pyrogenic carbon and its role in contaminant immobilization in soils. *Critical reviews in environmental science and technology*, 47(10), pp.795-876.
- Qin, T., Feng, J., Zhang, X., Li, C., Fan, J., Zhang, C., Dong, B., Wang, H. and Yan, D., 2023. Continued decline of global soil moisture content, with obvious soil stratification and regional difference. *Science of The Total Environment*, 864, p.160982.
- Quentin, M., Abad, P. and Favery, B., 2013. Plant parasitic nematode effectors target host defense and nuclear functions to establish feeding cells. *Frontiers in plant science*, 4, p.46071.
- Radhakrishnan, G.V., Keller, J., Rich, M.K., Vernié, T., Mbadinga Mbadinga, D.L., Vigneron, N., Cottret, L., Clemente, H.S., Libourel, C., Cheema, J. and Linde, A.M., 2020. An ancestral signalling pathway is conserved in intracellular symbioses-forming plant lineages. *Nature Plants*, 6(3), pp.280-289.
- Rahman, M.M., Mostofa, M.G., Keya, S.S., Siddiqui, M.N., Ansary, M.M.U., Das, A.K., Rahman, M.A. and Tran, L.S.P., 2021. Adaptive mechanisms of halophytes and their potential in improving salinity tolerance in plants. *International journal of molecular sciences*, 22(19), p.10733.
- Ramovš, V. 2013. *Mechanisms behind interplant communication-" How do plants talk?"* (Master's thesis). Utrecht University.
- Rani, B., 2016. Effect of arbuscular mycorrhiza fungi on biochemical parameters in wheat *Triticum aestivum* L. under drought conditions. *Doctoral dissertation*, CCSHAU, Hisar.
- Rasmann, S., Ali, J.G., Helder, J. and van der Putten, W.H., 2012. Ecology and evolution of soil nematode chemotaxis. *Journal of chemical ecology*, 38, pp.615-628.
- Razo-Belman, R., & Ozuna, C. 2023. Volatile Organic Compounds: A Review of Their Current Applications as Pest Biocontrol and Disease Management. *Horticulturae*, 9(4), 441.
- Read, D.J. and Perez-Moreno, J., 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems—a journey

towards relevance?. *New phytologist*, 157(3), pp.475-492.

- Read, D.J., Duckett, J.G., Francis, R., Ligrone, R. and Russell, A., 2000. Symbiotic fungal associations in 'lower'land plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 355(1398), pp.815-831.
- Reeves, R.D., Baker, A.J., Jaffré, T., Erskine, P.D., Echevarria, G. and van Der Ent, A., 2018. A global database for plants that hyperaccumulate metal and metalloid trace elements. *New Phytologist*, 218(2), pp.407-411.
- Rillig, M.C. and Mummey, D.L., 2006. Mycorrhizas and soil structure. *New phytologist*, 171(1), pp.41-53.
- Rinaldi, A.C., Comandini, O. and Kuyper, T.W., 2008. Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. *Fungal diversity*, 33, pp.1-45.
- Rodriguez, R.J., White Jr, J.F., Arnold, A.E. and Redman, A.R.A., 2009. Fungal endophytes: diversity and functional roles. *New phytologist*, 182(2), pp.314-330.
- Rosenblueth, M. and Martínez-Romero, E., 2006. Bacterial endophytes and their interactions with hosts. *Molecular plant-microbe interactions*, 19(8), pp.827-837.
- Roth, R., Hillmer, S., Funaya, C., Chiapello, M., Schumacher, K., Lo Presti, L., Kahmann, R. and Paszkowski, U., 2019. Arbuscular cell invasion coincides with extracellular vesicles and membrane tubules. *Nature plants*, 5(2), pp.204-211.
- Ruiz, L.V., Anderson, I.C. and Alexander, I.J., 2004. Interaction between an isolate from the *Hymenoscyphus ericae* aggregate and roots of *Pinus* and *Vaccinium*. *New Phytologist*, pp.183-192.
- Ruiz-Lozano, J. M., Aroca, R., Zamarreño, Á.M., Molina, S., Andreo-Jiménez, B., Porcel, R., et al., 2015. Arbuscular mycorrhizal symbiosis induces *strigolactone* biosynthesis under drought and improves drought tolerance in lettuce and tomato. *Plant Cell Environ*, 39(2), pp.441-452. doi: 10.1111/pce.12631
- Rupam Kapoor, R.K., Bhoopander Giri, B.G. and Mukerji, K.G., 2004. Improved growth and essential oil yield and quality in *Foeniculum vulgare* Mill on mycorrhizal inoculation supplemented with P-fertilizer.
- Rutter, W.B., Hewezi, T., Abubucker, S., Maier, T.R., Huang, G., Mitreva, M., Hussey, R.S. and Baum, T.J., 2014. Mining novel effector proteins from the esophageal gland cells of *Meloidogyne incognita*. *Molecular plant-microbe interactions*, 27(9), pp.965-974.
- Ryan, A. and Jones, P., 2004. The effect of mycorrhization of potato roots on the hatching chemicals active towards the potato cyst nematodes, *Globodera pallida* and *G. rostochiensis*. *Nematology*, 6(3), pp.335-342.
- Ryan, M., Tibbett, M., Edmonds-Tibbett, T., et al. 2012. Carbon trading for phosphorus gain: the balance between rhizosphere carboxylates and arbuscular mycorrhizal symbiosis in plant phosphorus acquisition. *Plant, Cell and Environment* 35, 2170– 2180.
- Ryan, N.A., Deliopoulos, T., Jones, P. and Haydock, P.P.J., 2003. Effects of a mixed-isolate mycorrhizal inoculum on the potato–potato cyst nematode interaction. *Annals of Applied Biology*, 143(1), pp.111-119.
- Sacco, M.A., Koropacka, K., Grenier, E., Jaubert, M.J., Blanchard, A., Goverse, A., Smant, G. and Moffett, P., 2009. The cyst nematode SPRYSEC protein RBP-1 elicits Gpa2-and RanGAP2-dependent plant cell death. *PLoS pathogens*, 5(8), p.e1000564.

- Sage, R. F. 2004. The evolution of C4 photosynthesis. *New Phytologist*, 161, 341-370.
- Saito, K., Kurosawa, M., Tatsuguchi, K., Takagi, Y., & Murakoshi, I. 2000. Modulation of primary and secondary metabolism in transgenic tobacco plants overexpressing an oat cysteine proteinase inhibitor. *Plant Physiology*, 124(4), 1213-1220. <https://doi.org/10.1104/pp.124.4.1213>
- Santini, L., Munhoz, C.D.F., Bonfim Jr, M.F., Brandao, M.M., Inomoto, M.M. and Vieira, M.L.C., 2016. Host transcriptional profiling at early and later stages of the compatible interaction between *Phaseolus vulgaris* and *Meloidogyne incognita*. *Phytopathology*, 106(3), pp.282-294.
- Sara, O., Ennajeh, M., Zrig, A., Gianinazzi, S. and Khemira, H., 2018. Estimating the contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to drought tolerance of potted olive trees (*Olea europaea*). *Acta Physiol. Plant*, 40, pp. 1–81. doi: 10.1007/s11738-018-2656-1
- Schat, H., Llugany, M. and Bernhard, R., 2020. Metal-specific patterns of tolerance, uptake, and transport of heavy metals in hyperaccumulating and nonhyperaccumulating metallophytes. In *Phytoremediation of contaminated soil and water* (pp. 171-188). CRC press.
- Schenk, H. J., & Seabloom, E. W. 2010. Evolutionary ecology of plant signals and toxins: a conceptual framework. *Plant communication from an ecological perspective*, 1-19.
- Schmitt, J., & Wulff, R.D. 1993. Light spectral quality, phytochrome and plant competition. *Trends in Ecology & Evolution*
- Schoonmaker, A. L., Teste, F. P., Simard, S. W., & Guy, R. D. 2007. Tree proximity, soil pathways and common mycorrhizal networks: their influence on the utilization of redistributed water by understory seedlings. *Oecologia*, 154, 455-466.
- Schroeder, F.C., 2015. Modular assembly of primary metabolic building blocks: a chemical language in *C. elegans*. *Chemistry & biology*, 22(1), pp.7-16.
- Schuman, M. C., Valim, H. A., & Joo, Y. 2016. Temporal dynamics of plant volatiles: Mechanistic bases and functional consequences. *Deciphering Chemical Language of Plant Communication*, 3-34.
- Schut, A.G. and Reymann, W., 2023. Towards a better understanding of soil nutrient dynamics and P and K uptake. *Plant and Soil*, 492(1), pp.687-707.
- Sculthorpe, C.D. 1967. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Edward Arnold.
- Selosse, M.A., Setaro, S., Glatard, F., Richard, F., Urcelay, C. and Weiß, M., 2007. Sebaciniales are common mycorrhizal associates of Ericaceae. *New Phytologist*, 174(4), pp.864-878.
- Seth, C.S., Misra, V. and Chauhan, L.K.S., 2012. Accumulation, detoxification, and genotoxicity of heavy metals in Indian mustard (*Brassica juncea* L.). *International journal of phytoremediation*, 14(1), pp.1-13.
- Shahidi, F., & Yeo, J. 2018. Bioactivities of phenolics by focusing on suppression of chronic diseases: A review. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(6), 1573. <https://doi.org/10.3390/ijms19061573>
- Shakya, M., Gottel, N., Castro, H., Yang, Z.K., Gunter, L., Labbé, J., Muchero, W., Bonito, G., Vilgalys, R., Tuskan, G. and Podar, M., 2013. A multifactor analysis of fungal and bacterial community structure in the root microbiome of mature *Populus deltoides* trees. *PloS one*, 8(10), p.e76382.
- Sharma, A. and Mehta, V., 2019. Mycorrhizal Fungi. *Acta Scientific Agriculture*, 3(9), pp.96-97.
- Shukla, N., Kaur, P. and Kumar, A., 2016. Molecular aspects of plant-nematode interactions. *Indian Journal of Plant Physiology*, 21, pp.477-488.

- Siddique, S., Coomer, A., Baum, T. and Williamson, V.M., 2022. Recognition and response in plant–nematode interactions. *Annual Review of Phytopathology*, 60, pp.143-162.
- Sikder, M.M. and Vestergård, M., 2020. Impacts of root metabolites on soil nematodes. *Frontiers in plant science*, 10, p.501535.
- Skuza, L., Szućko-Kociuba, I., Filip, E. and Božek, I., 2022. Natural molecular mechanisms of plant hyperaccumulation and hypertolerance towards heavy metals. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(16), p.9335.
- Smith SE, Smith FA. 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
- Smith, F.A. and Smith, S.E., 1997. Tansley review no. 96 structural diversity in (vesicular)–arbuscular mycorrhizal symbioses. *The New Phytologist*, 137(3), pp.373-388.
- Smith, H. 2000. Light quality and plant development. *Annual Review of Plant Biology*, 51, 491-520.
- Smith, H. 2000. Phytochromes and light signal perception by plants—an emerging synthesis. *Nature*
- Smith, H., & Whitelam, G.C. 1997. The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. *Plant, Cell & Environment*
- Smith, J.E., Johnson, K.A. and Cázares, E., 1998. Vesicular mycorrhizal colonization of seedlings of Pinaceae and Betulaceae after spore inoculation with *Glomus intraradices*. *Mycorrhiza*, 7, pp.279-285.
- Smith, M. J., & Harper, D. G. 1995. Animal signals: models and terminology. *Journal of theoretical biology*, 177(3), 305-311.
- Smith, S. E., & Read, D. J. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press.
- Smith, S.E., Anderson, I.C. and Smith, F.A., 2015. Mycorrhizal associations and phosphorus acquisition: from cells to ecosystems. *Annual plant reviews volume 48: Phosphorus metabolism in plants*, 48, pp.409-439.
- Smith, W.K., & Geller, G.N. 1980. Leaf structure and reflectance in relation to water and light environments. *American Journal of Botany*
- Sobczak, M., Fudali, S. and Wiczonek, K., 2011. Cell wall modifications induced by nematodes. *Genomics and molecular genetics of plant-nematode interactions*, pp.395-422.
- Song, Y. Y., Ye, M., Li, C., He, X., Zhu-Salzman, K., Wang, R. L., ... & Zeng, R. S. 2014. Hijacking common mycorrhizal networks for herbivore-induced defence signal transfer between tomato plants. *Scientific reports*, 4(1), 3915.
- Spalding, M., Kainuma, M., & Collins, L. 2010. *World Atlas of Mangroves*. Earthscan.
- Sparks, D.L., 2019. Fundamentals of soil chemistry. *Encyclopedia of Water: Science, Technology, and Society*, pp.1-11.
- Sperdouli, I., 2022. Heavy metal toxicity effects on plants. *Toxics*, 10(12), p.715.
- Sposito, G., 2008. *The chemistry of soils*. Oxford university press.
- Sprent, J. I. 2001. *Nodulation in Legumes*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Stein, R.J., Höreth, S., de Melo, J.R.F., Syllwasschy, L., Lee, G., Garbin, M.L., Clemens, S. and Krämer, U., 2017. Relationships between soil and leaf mineral composition are element-specific, environment-dependent and geographically structured in the emerging model *Arabidopsis*

- halleri. *New phytologist*, 213(3), pp.1274-1286.
- Stone, J.K., Bacon, C.W. and White Jr, J.F., 2000. An overview of endophytic microbes: endophytism defined. *Microbial endophytes*, pp.17-44.
- Strack, D., Fester, T., Hause, B., Schliemann, W. and Walter, M.H., 2003. Arbuscular mycorrhiza: biological, chemical, and molecular aspects. *Journal of chemical ecology*, 29, pp.1955-1979.
- Subramanian, K.S. and Charest, C., 1999. Acquisition of N by external hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus and its impact on physiological responses in maize under drought-stressed and well-watered conditions. *Mycorrhiza*, 9, pp.69-75.
- Sun, J., Miller, J.B., Granqvist, E., Wiley-Kalil, A., Gobbato, E., Maillet, F., Cottaz, S., Samain, E., Venkateshwaran, M., Fort, S. and Morris, R.J., 2015. Activation of symbiosis signaling by arbuscular mycorrhizal fungi in legumes and rice. *The Plant Cell*, 27(3), pp.823-838.
- Takeda, N., Kistner, C., Kosuta, S., Winzer, T., Pitzschke, A., Groth, M., Sato, M., Kaneko, T., Tabata, S. and Parniske, M. 2007. Proteases in plant root symbiosis. *Phytochemistry* 68: 111-121.
- Tamas, M. J., Sharma, S. K., Ibstedt, S., Jacobson, T., & Christen, P. 2014. Heavy metals and metalloids as a cause for protein misfolding and aggregation. *Biomolecules*, 4(1), 252-267. <https://doi.org/10.3390/biom4010252>
- Tarkka, M.T., Herrmann, S., Wubet, T., Feldhahn, L., Recht, S., Kurth, F., Mailaender, S., Boenn, M., Neef, M., Angay, O. and Bacht, M., 2013. OakContig DF 159.1, a reference library for studying differential gene expression in *Quercus robur* during controlled biotic interactions: use for quantitative transcriptomic profiling of oak roots in ectomycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 199(2), pp.529-540.
- Taylor, D.L., Hollingsworth, T.N., McFarland, J.W., Lennon, N.J., Nusbaum, C. and Ruess, R.W., 2014. A first comprehensive census of fungi in soil reveals both hyperdiversity and fine-scale niche partitioning. *Ecological monographs*, 84(1), pp.3-20.
- Tedersoo, L., Bahram, M., Pölme, S., Kõljalg, U., Yorou, N.S., Wijesundera, R., Ruiz, L.V., Vasco-Palacios, A.M., Thu, P.Q., Suija, A. and Smith, M.E., 2014. Global diversity and geography of soil fungi. *science*, 346(6213), p.1256688.
- Tedersoo, L., Bahram, M., Toots, M., Diedhiou, A.G., Henkel, T.W., Kjølner, R., Morris, M.H., Nara, K., Nouhra, E., Peay, K.G. and Polme, S., 2012. Towards global patterns in the diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi. *Molecular Ecology*, 21(17), pp.4160-4170.
- Teillet, A., Dybal, K., Kerry, B.R., Miller, A.J., Curtis, R.H. and Hedden, P., 2013. Transcriptional changes of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* in response to *Arabidopsis thaliana* root signals. *PloS one*, 8(4), p.e61259.
- Teixeira, P.J.P., Colaïanni, N.R., Fitzpatrick, C.R. and Dangl, J.L., 2019. Beyond pathogens: microbiota interactions with the plant immune system. *Current opinion in microbiology*, 49, pp.7-17.
- Teste, F. P., Simard, S. W., Durall, D. M., Guy, R. D., & Berch, S. M. 2010. Net carbon transfer between *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* seedlings in the field is influenced by soil disturbance. *Journal of Ecology*, 98(2), 429-439.
- Tilman, D. 1982. Resource Competition and Community Structure. Princeton University Press.
- Tomlinson, P. B. 1986. The Botany of Mangroves. Cambridge University Press.
- Topalović, O., Hussain, M. and Heuer, H., 2020. Plants and associated soil microbiota cooperatively

- suppress plant-parasitic nematodes. *Frontiers in microbiology*, 11, p.491484.
- Toth, R., Doane, C., Bennett, E. and Alexander, T., 1990. Correlation between host-fungal surface areas and percent colonization in VA mycorrhizae. *Mycologia*, 82(4), pp.519-522.
- Trudgill, D.L. and Blok, V.C., 2001. Apomictic, polyphagous root-knot nematodes: exceptionally successful and damaging biotrophic root pathogens. *Annual review of phytopathology*, 39(1), pp.53-77.
- Tuomi, J., Kytöviita, M.M. and Härdling, R., 2001. Cost efficiency of nutrient acquisition and the advantage of mycorrhizal symbiosis for the host plant. *Oikos*, 92(1), pp.62-70.
- Twomey, U., Warrior, P., Kerry, B.R. and Perry, R.N., 2000. Effects of the biological nematicide, DiTera, on hatching of *Globodera rostochiensis* and *G. pallida*. *Nematology*, 2(3), pp.355-362.
- Usharani, B. and Vasudevan, N., 2017. Root exudates of *Cyperus alternifolius* in partial hydroponic condition under heavy metal stress. *Pharmacognosy research*, 9(3), p.294.
- Valladares, F., & Niinemets, Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*
- Van Der Heijden, M.G., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglou, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A. and Sanders, I.R., 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396(6706), pp.69-72.
- Van Der Heijden, M.G., Martin, F.M., Selosse, M.A. and Sanders, I.R., 2015. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New phytologist*, 205(4), pp.1406-1423.
- Van Zanten, M., et al. 2020. Coping with warmth: how plants adapt to rising temperatures. Utrecht University
- Vanholme, B., De Meutter, J., Tytgat, T., Van Montagu, M., Coomans, A. and Gheysen, G., 2004. Secretions of plant-parasitic nematodes: a molecular update. *Gene*, 332, pp.13-27.
- Vayssières, A., Pěnčík, A., Felten, J., Kohler, A., Ljung, K., Martin, F. and Legué, V., 2015. Development of the poplar-Laccaria bicolor ectomycorrhiza modifies root auxin metabolism, signaling, and response. *Plant Physiology*, 169(1), pp.890-902.
- Vercauteren, I., de Almeida Enger, J., De Groodt, R. and Gheysen, G., 2002. An *Arabidopsis thaliana* pectin acetyltransferase gene is upregulated in nematode feeding sites induced by root-knot and cyst nematodes. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 15(4), pp.404-407.
- Vergara, C., Araujo, K.E.C., Souza, S.R.D., Schultz, N., Saggin Júnior, O.J., Sperandio, M.V.L. and Zilli, J.É., 2018. Plant-mycorrhizal fungi interaction and response to inoculation with different growth-promoting fungi. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 54, p.e25140.
- Vives-Peris, V., De Ollas, C., Gómez-Cadenas, A. and Pérez-Clemente, R.M., 2020. Root exudates: from plant to rhizosphere and beyond. *Plant cell reports*, 39(1), pp.3-17
- Vohnik, M., 2020. Ericoid mycorrhizal symbiosis: theoretical background and methods for its comprehensive investigation. *Mycorrhiza*, 30(6), pp.671-695.
- Von Reuss, S.H. and Schroeder, F.C., 2015. Combinatorial chemistry in nematodes: modular assembly of primary metabolism-derived building blocks. *Natural product reports*, 32(7), pp.994-1006.
- Voß, S., Betz, R., Heidt, S., Corradi, N. and Requena, N., 2018. RiCRN1, a crinkler effector from the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis*, functions in arbuscule development. *Frontiers in microbiology*, 9, p.412719.

- Walker, J.F., Aldrich-Wolfe, L., Riffel, A., Barbare, H., Simpson, N.B., Trowbridge, J. and Jumpponen, A., 2011. Diverse Helotiales associated with the roots of three species of Arctic Ericaceae provide no evidence for host specificity. *New Phytologist*, 191(2), pp.515-527.
- Walker, T. S., Bais, H. P., Halligan, K. M., Stermitz, F. R., & Vivanco, J. M. 2003. Metabolic profiling of root exudates of *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 51(9), 2548-2554.
- Wallander, H., 2000. Uptake of P from apatite by *Pinus sylvestris* seedlings colonised by different ectomycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 218, pp.249-256.
- Walmsley, A. and Cerdà, A., 2017. Soil macrofauna and organic matter in irrigated orchards under Mediterranean climate. *Biological Agriculture & Horticulture*, 33(4), pp.247-257.
- Wang, B. and Qiu, Y.L., 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, 16, pp.299-363.
- Wang, C., Lower, S. and Williamson, V.M., 2009. Application of Pluronic gel to the study of root-knot nematode behaviour. *Nematology*, 11(3), pp.453-464.
- Wang, C., Masler, E.P. and Rogers, S.T., 2018. Responses of *Heterodera glycines* and *Meloidogyne incognita* infective juveniles to root tissues, root exudates, and root extracts from three plant species. *Plant Disease*, 102(9), pp.1733-1740.
- Wang, E., Schornack, S., Marsh, J.F., Gobbato, E., Schwessinger, B., Eastmond, P., Schultze, M., Kamoun, S. and Oldroyd, G.E., 2012. A common signaling process that promotes mycorrhizal and oomycete colonization of plants. *Current Biology*, 22(23), pp.2242-2246.
- Wang, M., Zhang, S., Guo, X., Xiao, L., Yang, Y., Luo, Y., Mishra, U. and Luo, Z., 2024. Responses of soil organic carbon to climate extremes under warming across global biomes. *Nature Climate Change*, 14(1), pp.98-105.
- Wang, Y.Y., Sikandar, A., Zhao, Y.S., Zhao, J., Liu, D., Zhu, X.F., Liu, X.Y., Fan, H.Y., Chen, L.J. and Duan, Y.X., 2020. Effect of culture filtrate of *Sinorhizobium fredii* Sneb183 on the activity and behavior of soybean cyst nematode (*Heterodera glycines* ichinohe, 1952). *Applied Ecology & Environmental Research*, 18(1).
- Wetzel, R.G. 2001. Limnology: Lake and River Ecosystems. Academic Press.
- Whipps, J.M., 2004. Prospects and limitations for mycorrhizas in biocontrol of root pathogens. *Canadian journal of botany*, 82(8), pp.1198-1227.
- Williamson, V.M. and Gleason, C.A., 2003. Plant–nematode interactions. *Current opinion in plant biology*, 6(4), pp.327-333.
- Wink, M. (Ed.). 2010. Annual Plant Reviews Volume 40: Biochemistry of Plant Secondary Metabolism. Blackwell Publishing Ltd.
- Wu, J., Wang, J., Hui, W., Zhao, F., Wang, P., Su, C. and Gong, W., 2022. Physiology of plant responses to water stress and related genes: A review. *Forests*, 13(2), p.324.
- Wubben, M.J., Su, H., Rodermel, S.R. and Baum, T.J., 2001. Susceptibility to the sugar beet cyst nematode is modulated by ethylene signal transduction in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 14(10), pp.1206-1212.
- Wyszkowski, M. and Brodowska, M.S., 2020. Content of trace elements in soil fertilized with potassium and nitrogen. *Agriculture*, 10(9), p.398.
- Wyszkowski, M. and Brodowska, M.S., 2020. Phytoextraction with maize of soil contaminated with

copper after application of mineral and organic amendments. *Agronomy*, 10(10), p.1597.

- Xiang, Y., Rillig, M.C., Peñuelas, J., Sardans, J., Liu, Y., Yao, B. and Li, Y., 2024. Global responses of soil carbon dynamics to microplastic exposure: a data synthesis of laboratory studies. *Environmental Science & Technology*, 58(13), pp.5821-5831.
- Xu, J., Sun, J., Du, L., & Liu, X. 2013. Comparative transcriptome analysis of cadmium responses in *Solanum nigrum* and *Solanum torvum*. *New Phytologist*, 199(4), 1101-1114. <https://doi.org/10.1111/nph.12335>
- Yan, Z., Ding, W., Xie, G., Yan, M., Han, Y. and Xiong, X., 2023. Quantitative relationship between soil pH and electrical conductivity values and cadmium phytoavailability for Chinese cabbage under simulated conditions. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 266, p.115566.
- Yang, B., Wang, J., Zheng, X. and Wang, X., 2023. Nematode Pheromones: Structures and Functions. *Molecules*, 28(5), p.2409.
- Yang, Y., Liu, H., Dai, Y., Tian, H., Zhou, W. and Lv, J., 2021. Soil organic carbon transformation and dynamics of microorganisms under different organic amendments. *Science of the Total Environment*, 750, p.141719.
- Yu, Y., Zhang, Y.K., Manohar, M., Artyukhin, A.B., Kumari, A., Tenjo-Castano, F.J., Nguyen, H., Routray, P., Choe, A., Klessig, D.F. and Schroeder, F.C., 2021. Nematode signaling molecules are extensively metabolized by animals, plants, and microorganisms. *ACS Chemical Biology*, 16(6), pp.1050-1058.
- Zagorchev, L., Seal, C. E., Kranner, I., & Odjakova, M. 2013. A central role for thiols in plant tolerance to abiotic stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 14(4), 7405-7432. <https://doi.org/10.3390/ijms14047405>
- Zare, M., Azam, S. and Sauchyn, D., 2022. Impact of climate change on soil water content in southern Saskatchewan, Canada. *Water*, 14(12), p.1920.
- Zhang, F., Anasontzis, G.E., Labourel, A., Champion, C., Haon, M., Kemppainen, M., Commun, C., Deveau, A., Pardo, A., Veneault-Fourrey, C. and Kohler, A., 2018. The ectomycorrhizal basidiomycete *Laccaria bicolor* releases a secreted β -1, 4 endoglucanase that plays a key role in symbiosis development. *New Phytologist*, 220(4), pp.1309-1321.
- Zhang, F., Jia-Dong, H. E., Qiu-Dan, N. I., Qiang-Sheng, W. U. and Zou, Y. N., 2018. Enhancement of drought tolerance in trifoliate orange by mycorrhiza: changes in root sucrose and proline metabolisms. *Not. Bot. Horti. Agrobot. Cluj-Napoca*, 46, pp. 270. doi: 10.15835/nbha46110983
- Zhang, H., Wu, A., Fu, H., Zhang, L., Liu, H., Zheng, S., Wan, H. and Xu, Z., 2017. Efficient removal of Pb (II) ions using manganese oxides: the role of crystal structure. *RSC advances*, 7(65), pp.41228-41240.
- Zhao ZhiWei, Z.Z., Xia YongMei, X.Y., Qin XinZheng, Q.X., Li XiWu, L.X., Cheng LiZhong, C.L., Sha Tao, S.T. and Wang GuoHua, W.G., 2001. Arbuscular mycorrhizal status of plants and the spore density of arbuscular mycorrhizal fungi in the tropical rain forest of Xishuangbanna, southwest China.
- Zhao, L., Ahmad, F., Lu, M., Zhang, W., Wickham, J.D. and Sun, J., 2018. Ascarosides promote the prevalence of ophiostomatoid fungi and an invasive pathogenic nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Journal of chemical ecology*, 44, pp.701-710.
- Zhao, L., Zhang, X., Wei, Y., Zhou, J., Zhang, W., Qin, P., Chinta, S., Kong, X., Liu, Y., Yu, H. and Hu, S., 2016. Ascarosides coordinate the dispersal of a plant-parasitic nematode with the metamorphosis of

its vector beetle. *Nature Communications*, 7(1), p.12341.

- Zhao, R., Guo, W., Bi, N., Guo, J., Wang, L., Zhao, J. and Zhang, J., 2015. Arbuscular mycorrhizal fungi affect the growth, nutrient uptake and water status of maize (*Zea mays* L.) grown in two types of coal mine spoils under drought stress. *Applied Soil Ecology*, 88, pp.41-49. doi: 10.1016/j.apsoil.2014.11.016
- Zhao, X., Zhang, J., Chen, C., Yang, J., Zhu, H., Liu, M. and Lv, F., 2014. Deep sequencing-based comparative transcriptional profiles of *Cymbidium hybridum* roots in response to mycorrhizal and non-mycorrhizal beneficial fungi. *BMC genomics*, 15, pp.1-22.
- Zhao, Y., Cao, J. and Chen, P., 2023. Enhanced Effect of Phytoextraction on Arsenic-Contaminated Soil by Microbial Reduction. *Applied Sciences*, 13(19), p.10921.
- Zheng, Q., Putker, V. and Goverse, A., 2021. Molecular and cellular mechanisms involved in host-specific resistance to cyst nematodes in crops. *Frontiers in Plant Science*, 12, p.641582.
- Zhou, D., Godinez-Vidal, D., He, J., Teixeira, M., Guo, J., Wei, L., Van Norman, J.M. and Kaloshian, I., 2021. A G-lectin Receptor Kinase is a Negative Regulator of Arabidopsis Immunity Against Root-Knot Nematode *Meloidogyne incognita*. *bioRxiv*, pp.2021-09.
- Zhu, J. K. 2001. Plant salt tolerance. *Trends in Plant Science*, 6(2), 66-71.
- Zia, A., van den Berg, L., Ahmad, M.N., Riaz, M., Zia, D. and Ashmore, M., 2018. Controls on accumulation and soil solution partitioning of heavy metals across upland sites in United Kingdom (UK). *Journal of environmental management*, 222, pp.260-267.

INDEKS POJMOVA (A–Ž)

A

Adaptacija na hladnoću (28, 30, 31)
Adaptacija na kombinovani stres (56, 265)
Adaptacija na manjak minerala (86, 87, 88)
Adaptacija na niske temperature (28, 31, 33)
Adaptacija na plavljenje (59, 61, 62, 63)
Adaptacija na preplavljivanje (59, 61, 62, 63)
Adaptacija na salinitet (50, 54, 56, 263)
Adaptacija na smrzavanje (34, 37)
Adaptacija na sušu (43, 44, 47, 262)
Adaptacija na svjetlost (2, 12, 14, 16, 18)
Adaptacija na toplinu (22, 24, 25)
Adaptacija na višak minerala (90, 91, 97, 104)
Aktivacija biljnog imuniteta (160, 177, 191)
Akumulacija teških metala (91, 97, 104, 263)
Alelopatija (194, 195, 196)
Alkalni stres (88, 98, 101)
Antioksidativni odgovor (47, 177, 229)
Apoplast (6, 87)
Apsorpcija mineralnih jona (75, 86, 226)
Atrakcija oprašivača (132, 137, 139)
Autoindukcija (204, 210)
Azotofiksacija (223)
Azotna ishrana (82, 223)

B

Bakterijska kolonizacija (220, 222, 223, 235)
Biljna kompeticija (130, 194)
Biljna komunikacija (203, 204, 207, 210, 212, 214)
Biljna memorija (177)
Biljna mikoriza (247, 249, 250, 253)
Biljni fitohormoni (18, 63, 87, 160, 227)
Biljni imunitet (47, 160, 177, 191)
Biljni mikrobiom (216, 235, 241)
Biljni mutualizam (124, 125, 259)
Biljna patogenezna (229)
Biljni parazitizam (129, 198, 200)

Biotički stres (122, 132, 156, 180, 194, 216, 246)

Biosinteza flavonoida (47, 229)
Biosinteza fitohormona (18, 63, 227)
Biotransformacija metala (104)
Biotrofni parazitizam (200)

C

Cirkadijalni ritam (10, 11)
Citokinin (18, 63, 160)
Cirkulacija vode (13, 14, 59)
Citozaštita (47, 229)
Cirkulacija hranjiva (75, 79, 81)
Crvena svjetlost (6, 7)
Celuloza (31, 33)

D

Defanzivni metaboliti (163, 164)
De-etiolacija (6, 8)
Diferencijacija tkiva (227)
Dinamika ugljika (79, 83)
Disperzija sjemena (144, 146)
Dormantnost (6, 87, 144)
Dugodanična biljka (10, 143, 249)
Dvostruka membrana (31, 33)

E

Ekofiziologija (2, 12, 22, 28)
Ekološka strategija (15, 44, 62, 107)
Efektori (187)
Ektomikoriza (250)
Endofitske bakterije (220, 223)
Epigenetička promjena (18, 170)
Epifitske bakterije (222)
Etilen (18, 63, 227)
Evapotranspiracija (12, 13)

F

Fenotipska plastičnost (44, 170, 203)
Fitohormoni (18, 63, 87, 160, 227)
Fitopatogeni (229)
Fitoreceptori (6, 7, 8, 9, 10)
Fitoremedijacija (104)
Fitotropizam (8)
Flavonoidi (47, 229)
Fotosinteza (2, 4, 14, 24, 44)
Fotoinhibicija (15, 18, 25)
Fotomorfogeneza (5, 6, 7, 8)
Fotoperiodizam (3, 10, 249)
Fitoreceptori (6, 7, 8, 9, 10)
Fototropin (8)
Fruktoza (24, 83)

G

Germinacija sjemena (6, 10, 87, 144)
Gljivična mikoriza (246, 247, 249)
Gljivični patogen (229)
Gravitropizam (117, 119)

H

Heliofitne vrste (1, 2, 12)
Herbicidna otpornost (160, 170)
Herbivorija (156, 158, 160, 163, 164, 165, 170, 177)
Hidrotropizam (65)
Homeostaza minerala (75, 86, 88, 90, 104)
Hormonska signalizacija (18, 63, 227)
Hromatski stres (102)
Hrom (102)
Hranidbeni odnosi (186, 196)

I

Indirektna odbrana (165)
Infekcija korijena (184, 185)
Inhibicija elongacije (8, 47)
Interakcija biljka–bakterija (216, 220, 222, 225)

Interakcija biljka–gljiva (246, 247, 249, 250)
Interakcija biljka–insekt (132, 160, 169, 171, 172)
Interakcija biljka–nematoda (180, 181, 183, 186, 191)
Interakcija biljka–parazitska biljka (198, 200)
Interakcija biljka–virus (232)
Izbjegavanje sjene (16, 18)
Izduživanje hipokotila (6, 8, 18)

J

Jasmonati (18, 63, 160, 227)
Jednodanična biljka (10, 249)
Jednosupnica (9, 13)
Juvenilna faza (44, 75)
Juglone (195)
Jonski transport (75, 88, 90)
Jačina svjetlosti (2, 12, 15)
Jonska izmjena (87, 88)

K

Karnivorna biljka (150, 151, 153)
Kompeticija (130, 194)
Komunikacija među biljkama (203, 204, 207, 210, 212, 214)
Komensalizam (127, 203)
Kutikula (13, 14, 24)
Kriptohrom (7)
Ksilem (2, 13, 65, 86)
Kombinovani stres (56, 265)
Klijanje sjemena (6, 10, 87, 144)
Kolonizacija bakterijama (220, 222, 235)
Korijenski sistem (13, 75, 79, 183)
Kompetitivna prednost (194)
Kompetitivna isključenost (194)

L

Listopadna biljka (34, 44)
Listna anatomija (13, 15)
Lignifikacija (13, 14, 25)
Lokalizovana odbrana (160, 163)

Lateralni korijen (75, 183)
Ljuska sjemena (144, 146)
Limfocitna reakcija (191)
Lov domena (8, 9)
Luminiscencija (10, 229)
Listna površina (14, 15)
Limfocitna reakcija (191)

M

Mikoriza (246, 247, 249, 250, 253, 259, 262, 263, 265, 266)
Mikorizni stres (262, 263)
Mineralna ishrana (75, 79, 259)
Mutualizam (124, 125, 259)
Mehanička stimulacija (107, 108, 112, 114)
Membranska adaptacija (33)
Metabolizam flavonoida (47, 229)
Molekulska signalizacija (160, 227)
Mikroklima (15, 44, 249)
Mikrobiom korijena (235, 241)
Mikorizne gljive (246, 249)
Morfološka adaptacija (13, 14, 61)
Motilitet bakterija (225)

N

Neutralizam (130)
Nematoda (180, 181, 183, 186, 191)
Niska temperatura (28, 31, 33)
Niskotemperaturni stres (28, 31, 33)
Nitratna ishrana (82, 223)
Nodulacija (223)
Nutrijentna efikasnost (79, 259)
Nutrijentna konkurencija (194, 259)
Nosioči gena otpornosti (191)
Novčasta biljka (246)
Nizvodna signalizacija (18, 170)
Neutralne interakcije (130)

O

Odbrambeni metaboliti (163, 164)
Odbrana od herbivora (160, 163, 164, 165)

Odbrana od patogena (47, 191, 229)
Osmotska prilagodba (44, 54)
Osmotski stres (43, 44, 47, 56)
Oprašivanje (132, 137, 139, 140, 142, 143, 144)
Organska materija tla (79, 80, 83)
Organski kiselinski stres (88)
Olovo (100)
Oštećenje DNA (229)
Oštećenje ćelijske stijenke (13, 25, 47)

P

Parazitizam (129, 198, 200)
Parazitska biljka (198, 200)
Patogeneza (229)
Percepcija sjene (16, 18)
Percepcija temperature (22, 30, 34)
Plavljenje (59, 61, 62, 63)
Pothlađivanje (28, 30, 31)
Promjena membrane (33)
Primarna metaboliti (14, 24, 83)
Prijenos signala (160, 227)
Prilagodba na vjetar (112, 114)
Prilagodba na svjetlost (2, 12, 14, 16, 18)
Prilagodba na stres (43, 47, 104, 160, 229)
Prilagodba na UV-B (10, 47)
Prinos biljke (259, 262)
Prolin (44, 47, 54, 263)

R

Reaktivne vrste kisika (47, 229)
Razgradnja organskih materija (79, 80, 83)
Regeneracija tkiva (31, 33, 170)
Regulacija cirkadijalnih ritmova (10, 11, 249)
Relokacija kloroplasta (8, 24)
Rizobakterije (220, 223, 225)
Rizodermis (75, 183)
Rizosfera (75, 220, 235)
Rizotron (79, 81)
Rizom (75, 183)
Root-shoot odnos (75, 170, 227)
ROS signalizacija (47, 229)

Rast biljaka (2, 12, 14, 79, 259, 262)
Rasijavanje sjemena (144, 146)
Raspadanje mikorize (265)

S

Salinitet (50, 54, 56, 263)
Signalizacija fitohormonima (18, 63, 227)
Simbioza (124, 223, 246, 249)
Sjeme – dormantnost (144)
Sjeme – klijanje (87, 144)
Skiofitna biljka (2, 12, 16)
Specifični efektori (187)
Stres – aluminij (98)
Stres – hrom (102)
Stres – kadmij (97)
Stres – kombinovani (56, 265)
Stres – mineralni manjak (86, 87, 88)
Stres – mineralni višak (90, 91, 97, 104)
Stres – nikal (103)
Stres – olovo (100)
Stres – suša (43, 44, 47, 262)
Stres – teški metali (91, 97, 104, 263)
Stres – toplota (22, 24, 25)
Stres – višak vlage (59, 61, 62, 63)
Stres – željezo (88, 101)
Strukturna barijera (13, 14, 25)
Suckanje soka (183, 186)
Sukulentna biljka (14, 15, 24)
Simbiotska azotofiksacija (223)

T

Termotolerancija (22, 24, 25)
Transpiracija (13, 14, 24)
Transport hranjiva (75, 79, 86)
Tropizam (8, 117)
Trunkiranje signala (18, 170)
Tkivna diferencijacija (227)
Tolerancija na stres (43, 47, 104, 160, 229)
Toksin (164, 171, 229)
Turgorski pritisak (13, 14, 24)
Tipovi mikorize (246, 249, 250, 253)

U

UVR8 receptor (10)
Učestalost oprašivača (132, 137, 139)
Uklanjanje ROS (47, 229)
Uptake nutrijenata (75, 79, 80, 82, 86)
Utjecaj gravitacije (117)
Utjecaj svjetlosti (2, 3, 12, 14)
Usvajanje fosfora (80, 87)
Usvajanje kalija (81, 88)
Usvajanje vode (13, 14, 24)
Uzajamno djelovanje biljka–biljka (194, 203)

V

Vakuola (13, 14, 24)
Vegetativna propagacija (31, 33)
Venski sistem biljke (13, 14)
Vrste mineralnog stresa (86, 88, 90, 104)
Vrste simbioze (124, 223, 246)
Vrste mikorize (246, 249, 250, 253)
Vrste trofičkih odnosa (124, 156, 194, 203)
Voda – deficit (43, 44, 47)
Voda – višak (59, 61, 62, 63)
VOC komunikacija (204, 210)

Z

Zeitlupe receptori (9)
Zajednica biljaka (194, 203)
Zasićenje svjetlosti (2, 12)
Zelena svjetlost (6, 7, 24)

Ž

Životni ciklus nematoda (181, 183)
Živi pokrov (44, 262)

