

Komunikacija između biljaka putem mikorizne mreže

Špadina, Barbara

Undergraduate thesis / Završni rad

2015

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:480871>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2024-10-02**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

KOMUNIKACIJA IZMEĐU BILJAKA PUTEV MIKORIZNE MREŽE

INTERPLANT COMMUNICATION VIA COMMON MYCORRHIZAL
NETWORK

SEMINARSKI RAD

Barbara Špadina
Preddiplomski studij biologije
(Undergraduate Study of Biology)
Mentor: izv. prof. dr. sc. Mirta Tkalec

Zagreb, 2015.

SADRŽAJ

1. UVOD

2. INDUKCIJA OBRAMBENOG ODGOVORA PUTEM MIKORIZNE MREŽE

2.1. INTERAKCIJA ZDRAVIH I ZARAŽENIH BILJAKA PUTEM MIKORIZNE MREŽE

2.1.1. ODGOVOR NA GLJIVIČNU INFEKCIJU

2.1.2. ODGOVOR NA HERBIVORNI NAPAD

3. POTENCIJALNE PREDNOSTI KOJE DONOSI MIKORIZNA MREŽA

3.1. ALELOPATIJA

3.2. PRIJENOS HRANJIVIH TVARI

4. ZAKLJUČAK

5. LITERATURA

6. SAŽETAK

7. SUMMARY

1. UVOD

Komunikacija je izmjena informacija između dviju jedinki, a u biljnom svijetu razlikujemo dva tipa međusobne komunikacije. Ona može biti zračna - putem volatilnih signala koji se ispuštaju u atmosferu ili podzemna - putem mikoriznih mreža koje se razvijaju na korijenu biljaka i služe kao kanali za prijenos informacija. Cilj ovog rada jest razjasniti na koji način dolazi do podzemne komunikacije između biljaka putem mikoriznih mreža.

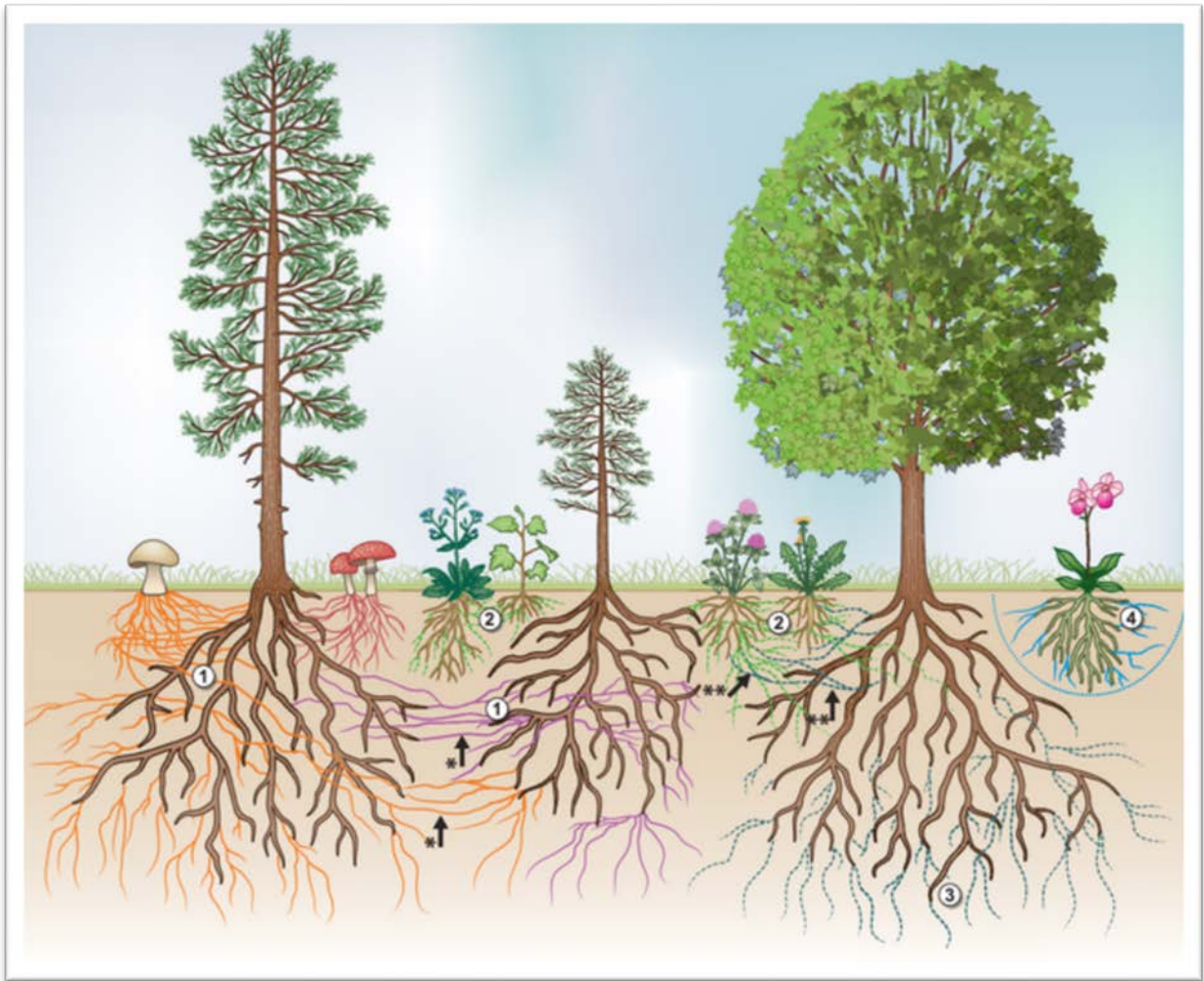
„*Common mycorrhizal networks*“, skraćeno CMN, su podzemna umreženja hifa koja sudjeluju u izmjeni tvari između biljaka i simbiotskih gljiva, a smatra se da posreduju i u komunikaciji između susjednih biljaka (Johnson i Gilbert 2014, Walder 2014, Babikova i sur. 2013a, Song i sur. 2010). Česta je pojava da biljni korijen stupa u simbiozu sa više različitih vrsta ektomikoriznih i arbuskularno mikoriznih gljiva, a zbog nespecifičnosti odabira, putem mikoriznih mreža se mogu povezivati pripadnici iste ili čak različitih biljnih vrsta. Mikorizne mreže dakle posreduju u interakciji i to između pripadnika više od dviju vrsta (Slika 1).

Mikoriza je simbiotski odnos između gljiva i biljaka, točnije korijena biljaka. To je mutualistički odnos u kojem i gljiva i biljka imaju koristi, odnosno gljive pomažu mobilizaciju i asimilaciju vode i slabo topivih hranjivih elemenata iz tla u korijen biljke, dok biljka zauzvrat opskrbljuje mikoriznu gljivu ugljikom koji joj služi za rast. Postoji više različitih tipova mikorize, no najčešći oblik koji sudjeluje u stvaranju podzemnih umreženja jest arbuskularna mikoriza. Kod više od 80% vaskularnih biljaka zastupljena je arbuskularna mikoriza, a vrste gljiva koje sudjeluju u ovom odnosu pripadaju koljenu Glomeromycota. Arbuskularna mikoriza je vrsta endomikorize, što znači da hife gljiva prodiru sve do stanica unutarne kore korijena biljaka gdje se formiraju karakteristične unutarstanične tvorevine zvane arbuskule čija je funkcija primanje hranjivih tvari u biljku, pri čemu se naglasak stavlja na unos fosfora kao teško topivog, limitirajućeg faktora. Smatra se da se gljive koje sudjeluju u stvaranju arbuskularne mikorize mogu vezati na bilo koju biljnu vrstu ili porodicu, za koje je naravno poznato da stupaju u simbiozu s gljivama, odnosno gljive nemaju specifičan i određen izbor domaćina (Van der Heijden i sur. 2015). Unatoč nespecifičnom izboru domaćina, arbuskularno-mikorizne gljive vrše svojevrstan oblik odabira i s nekim biljkama će radije stupiti u simbiozu nego s drugima. Ovakvo nespecifično stupanje gljiva u simbiozu s biljkama omogućuje stvaranje podzemnih mikoriznih mreža.

Uz arbuskularni tip mikorize, u podzemnim umreženjima sudjeluje i ektomikorizni tip. Za razliku od arbuskularne mikorize, kod ektomikorize hife gljiva ne prodiru kroz stanične stijenke biljnih stanica, već stvaraju takozvane Hartigove mreže između stanica epiderme i

kore korijena biljke. Iako u ektomikorizu stupa manji broj biljnih vrsta, one su ekološki raširenije te predstavljaju dominantne jedinice u ekološkoj zajednici u kojoj se nalaze, a to su najčešće vrste velikih stabala iz rodova *Pinus*, *Quercus*, *Betula* i *Fagus* (Van der Heijden i sur. 2015). Kao i arbuskularna mikoriza, ektomikoriza pomaže apsorpciju vode i nutrijenata iz tla u korijen biljke. Kako su zastupljene u različitim tipovima vegetacije pa tako i u različitim tipovima tla, ova dva tipa mikorize se razlikuju i po količini i omjeru nutrijenata koji unose u biljku te po utjecaju na sam sastav tla.

Mikoriza također utječe na biljne obrambene hormone, što rezultira metaboličkim promjenama u biljci. Posljedice su brojne pogodnosti za biljku kao što su povećanje biljne otpornosti na razne patogene i oboljenja (Song i sur. 2010). Mikoriza također utječe na lučenje biljnih volatilnih, odnosno zračnih signala (VOC - „volatile organic compounds“) koji pridonose privlačenju prirodnih herbivornih protivnika kao što su gusjenice, ose te razni parazitoidi (Babikova i sur. 2013a).



Slika 1: Crtež prikazuje hipotetsku zajednicu biljnih jedinki i mikoriznih gljiva koje tvore različite tipove podzemnih mikoriznih mreža. Različite boje predstavljaju različite vrste gljiva koje stupaju u mikorizu, dok crne strelice predstavljaju mjesta gdje dolazi do spajanja dviju različitih mreža. Pune crte označuju ektomikorizu, a one isprekidane arbuskularnu mikorizu. Brojevi označuju različite tipove podzemnih mikoriznih mreža, broj (1) označuje mrežu nastalu povezivanjem dvaju stabala, broj (2) mrežu nastalu spajanjem različitih vaskularnih biljaka, a broj (3) označuje spajanje različitih vaskularnih biljaka i stabla. Brojem (4) označena je zasebna mikorizna mreža orhideje. Iz crteža je vidljivo kako postoji mogućnost za spajanjem i interakcijom različitih biljnih porodica i vrsta pomoću mikorizne mreže (preuzeto iz Van der Heijden i sur. 2015).

2. INDUKCIJA OBRAMBENOG ODGOVORA PUTEM MIKORIZNE MREŽE

Biljke su sesilni organizmi i kao takvi su izloženi mnogobrojnim opasnostima, odnosno napadima raznih patogena i herbivora kojima ne mogu fizički pobjeći. Zbog toga su biljke razvile razne prilagodbe kako bi se obranile od neželjenih napadača. Taj biljni obrambeni mehanizam se najčešće svodi na produkciju raznih sekundarnih metabolita koji služe kao posrednici u interakciji između biljnih jedinki i okoliša. Biljni obrambeni sustav je vrlo varijabilan i uključuje mnoge strukturne i biokemijske prilagodbe, trajno prisutne, ali i inducirane. Inducirani obrambeni sustav može biti nespecifičan, pri čemu biljka akumulira i luči razne spojeve poput antimikrobnih i antiherbivornih reagensa koji pojačavaju njenu otpornost, i specifičan, pri čemu biljka sintetizira određene signalne molekule koje će podići cijeli organizam u stanje pripravnosti aktivirajući obrambene metaboličke puteve i na taj način pripremiti na opasnost i nezaražene dijelove biljke te povećati njihovu otpornost. U specifičnom obrambenom odgovoru često sudjeluju molekule jasmonske i salicilne kiseline koje spadaju u kategoriju VOC signala koji se prenose vaskularno i time alarmiraju zaraženi biljni organizam, ali i prelaze u atmosferu i mogu zračnim putem prenijeti informacije o napadu susjednim biljkama (Taiz i Zeiger, 2012.). Ono što je zanimljivo je da biljke mogu i podzemnim putem inducirati obrambene odgovore kod susjednih biljaka (Song i sur. 2010) što će se detaljnije razjasniti u sljedećem poglavlju.

2.1. INTERAKCIJA ZDRAVIH I ZARAŽENIH BILJAKA PUTEM MIKORIZNE MREŽE

Komunikacija između biljaka putem podzemne mikorizne mreže po prvi put je dokazana pokusima čiji rezultati ukazuju na prijenos informacija o napadu sa zaražene na zdravu biljku (Babikova i sur. 2013b). U zdravoj, nenapadnutoj i nezaraženoj biljci, ako je preko podzemne mikorizne mreže povezana s napadnutom i inficiranom biljkom, se tada induciraju određeni obrambeni odgovori što se uzima za potvrdu komunikacije između biljaka. Kemijski signali koje luči napadnuta i zaražena biljka putuju podzemnom mrežom i tako šire „vijest“ o napadu, odnosno riječ je o biokemijskom prijenosu signala koji za sobom nosi indukciju obrambenih odgovora koji utječu na biljno ponašanje, to jest pripremaju biljku na opasnost i pokreću njene obrambene mehanizme kako bi se minimalizirala potencijalna šteta (Babikova i sur. 2013b, Song i sur. 2010, Gorzelak i sur. 2015). Iako

postoje neke pretpostavke, kemijski signali koji posreduju komunikaciji između biljaka još nisu identificirani, no očekuje se kako će se daljnjim istraživanjima uspjeti odgonetnuti odgovor i na to pitanje.

2.1.1. ODGOVOR NA GLJIVIČNU INFEKCIJU

Na primjeru zaraženih-donor jedinki rajčice (*Lycopersicon esculentum* Mill.), inficiranih patogenom gljivicom *Alternaria solani* Sorauer koja uzrokuje lezije na listovima i plodovima rajčice i krumpira, i nezaraženih-primatelj jedinki rajčice dokazano je kako je moguća interakcija između biljaka putem mikorizne mreže (Song i sur. 2010). CMN mreža uspostavljena je pomoću pripadnika arbuskularno-mikorizne gljive *Glomus mosseae*. Mogućnost zračne komunikacije je isključena postavljanjem plastičnih vrećica na biljke, nepropusnih za volatilne signale.

Kako bi se dokazao prijenos obrambenih signala te signala koji induciraju otpornost, s inficirane biljke donora na zdravu biljku primatelja, mjerila se aktivnost 6 enzima u listovima rajčice koji sudjeluju u obrambenom sustavu biljaka (peroksidaza, polifenol oksidaza, hitinaza, β -1,3 glukanaza, fenilalanin amonijak-liaza i lipoksigenaza). Zabilježena je pojačana aktivnost navedenih enzima u listovima zdrave, nezaražene biljke koja je mikoriznom mrežom bila povezana s inficiranom biljkom donorom, dok je kod zdrave biljke povezane sa zaraženom biljkom samo putem korijenja zabilježena znatno niža razina otpornosti (Song i sur. 2010). Osamnaest sati nakon inokulacije patogena na zdravoj biljci donoru, u nezaraženoj biljci primatelju dolazi do aktivacije triju od šest promatranih gena. Aktivirani su geni koji nose kod za lipoksigenazu (LOX), β -1,3 glukanazu (PR-2) i fenilalanin amonijak-liazu (PAL) te je došlo do povećane koncentracije navedenih triju enzima u listovima zdrave biljke. LOX je jedan od ključnih enzima u biosintetskom putu jasmonske kiseline, a PAL sudjeluje u fenilpropanoidnom biosintetskom putu kojim nastaje i fenolni fitohormon salicilna kiselina. S obzirom da su jasmonska i salicilna kiselina te njihovi esteri poznati biljni signali/hormoni koji zračnim putem induciraju sistemski obrambeni sustav u biljaka (Taiz i Zeiger, 2012), dobiveni rezultati upućuju kako bi mogli posredovati i podzemnom prijenosu signala (Song i sur. 2010).

Na osnovi dobivenih mjerenja, Song i sur. (2010) su zaključili kako povezanost biljaka putem mikorizne mreže vodi ka povećanoj otpornosti na bolest, većoj aktivnosti obrambenih enzima te indukciji genske ekspresije vezane uz obrambeno stanje kod zdravih biljaka, dok je

kod onih biljaka koje nisu bile povezane mikoriznom mrežom razina aktivacije obrambenog sustava bila na znatno nižoj razini (kod biljaka povezanih samo putem korijenja) ili uopće nije ostvarena (kod biljaka koje su bile u potpunosti ograđene jedna od druge nepropusnom membranom).

2.1.2. ODGOVOR NA HERBIVORNI NAPAD

Babikova i sur. (2013b) su dali prvi eksperimentalni dokaz da se signalne molekule koje sudjeluju u indukciji obrambenih odgovora protiv herbivornih nametnika također prenose i putem mikoriznih mreža. U svom su eksperimentu jedinku graška (*Vicia faba* L.) zarazili lisnim ušima *Acyrtosiphon pisum* Harris, te okružili s dodatne četiri nezaražene biljke. Dvije od njih su sa zaraženom jedinkom bile umrežene putem CMN-a dvjema različitim metodama, dok druge dvije nisu. Za uspostavu mikorizne mreže korišten je inokulum vrste arbuskularno-mikorizne gljive *Glomus intraradices*, N.C. Schneck&G.S.Sm.

Analizom dobivenih podataka utvrđeno je kako je kod umreženih biljaka došlo do aktivacije sistemskog obrambenog mehanizma. Naime, jedinka graška izložena napadu lisnih uši je nakon određenog vremena počela lučiti volatilne signale izmijenjenog kemijskog sastava koji su djelovali repelentno na same lisne uši, a privlačno na njihovog prirodnog neprijatelja - parazitoidnu osu *Aphidius ervi* Haliday. Intrigantna činjenica je i da su zdrave biljke, povezane putem mikorizne mreže sa inficiranom jedinkom, jednako tako počele lučiti volatilne signale odbojne lisnim ušima i privlačne parazitoidnim osama, kao da su i same bile podvrgnute napadu lisnih ušiju. Komunikacija između biljaka zračnim putem je i u ovom eksperimentu dokinuta upotrebom plastičnih vrećica postavljenih na same biljke, čime se sva međubiljna komunikacija usmjerava u podzemne puteve. Metil-salicat, ester salicilne kiseline, je prepoznat kao ključni VOC signal koji utječe na ponašanje lisnih ušiju i parazitoidnih osa te se luči kao posljedica uspostavljene podzemne mikorizne mreže.

Zaključak Babikove i suradnika (2013b) jest da se putem mikorizne mreže prenijela informacija o napadu lisnih ušiju te je ta informacija u susjednim biljkama uzrokovala karakteristične obrambene i zaštitne odgovore. Odnosno, mogli bismo reći da je mikorizna mreža „posrednički obavještajni kanal“ koji omogućuje biljkama da se pripreme na moguće opasnosti i na taj način osiguraju vlastitu vijabilnost. Ono što ostaje nepoznato jest vrsta signalnih molekula putem kojih se informacija o napadu prenosi. Odgovor na to pitanje je

možda povezano s činjenicom da se lipidne komponente poput triacilglicerola, u miceliju arbuskularno mikoriznih gljiva aktivno prenose u oba smjera kroz hife. Točnije, lipidne komponente putuju iz smjera intraradikalnog micelija prema ekstraradikalnom i obrnuto (Bago i sur. 2002).

3. POTENCIJALNE PREDNOSTI KOJE DONOSI MIKORIZNA MREŽA

3.1. PRIJENOS HRANJIVIH TVARI

Hranjive tvari potrebne za rast i metaboličke aktivnosti biljke apsorbiraju korijenom iz tla. S obzirom da je korijenje susjednih biljaka međusobno povezano putem mikorizne mreže, nameće se pitanje da li te podzemne mreže hifa osim što pospješuju unos hranjivih tvari u biljku, posreduju i u razmjeni nutrijenata između povezanih biljaka i u kojoj mjeri.

Pošto je više biljaka povezano putem mikorizne mreže, te biljke dijele zajednički podzemni izvor nutrijenata i međusobno se natječu za te rezerve. U pokusima s biljkama na svjetlu i zasjenjenim biljkama, Fellbaum i suradnici (2014) su došli do zanimljivih zaključaka. Naime, iako je zasjenjenim biljkama bila ograničena stopa fotosinteze, a time i produkcija ugljika potrebna mikoriznim gljivama za rast, ako bi bile povezane putem mikorizne mreže sa nezasjenjenim biljkama, zasjenjene biljke bi zadržavale visoku stopu mikorizne kolonizacije, što znači da postoji mogućnost da je zasjenjena biljka preuzimala ugljik od nezasjenjene ili je pak iz vlastitih rezervi slala ugljik mikoriznim gljivama (Fellbaum i sur. 2014). Možemo pretpostaviti da očitavanjem signala koji odašilju susjedne zasjenjene biljke, odnosno biljke s manjkom ugljika, gljivice koje tvore mikoriznu mrežu koja veže zasjenjenu i nezasjenjenu biljku mogu priskočiti u pomoć i podijeliti dio svojeg ugljika. Iako ova teorija nije dokazana, ono što jest sigurno je da je i biljkama i gljivicama u interesu zadržati što veći postotak podzemnog umreženja pošto su koristi za oba organizma velike.

Također, promatranjem alokacije izotopa dušika i fosfora došlo se do zaključka kako mikorizne gljive imaju sposobnost diskriminacije, odnosno odabira u kojem smjeru će slati asimilirane nutrijente dušik i fosfor, pošto su primjetili kako nutrijenti putuju u većem postotku ka nezasjenjenim biljkama (Fellbaum i sur. 2014). Dakle, mikorizne mreže imaju mogućnost odabira kojoj biljci odaslati veću količinu nutrijenata te mogu usmjeravati nutrijente s obzirom na uvjete u kojima se biljka nalazi. Mogućnost selektirane alokacije nutrijenata ima veliki značaj i za mikorizne gljivice i za samu biljku pošto je riječ o

mutualističkom odnosu, no pitanje koje se između redaka nameće jest da li su u ovom slučaju gljivice te koje dominiraju ovim odnosom, odnosno usmjeravaju ga u vlastitu korist?

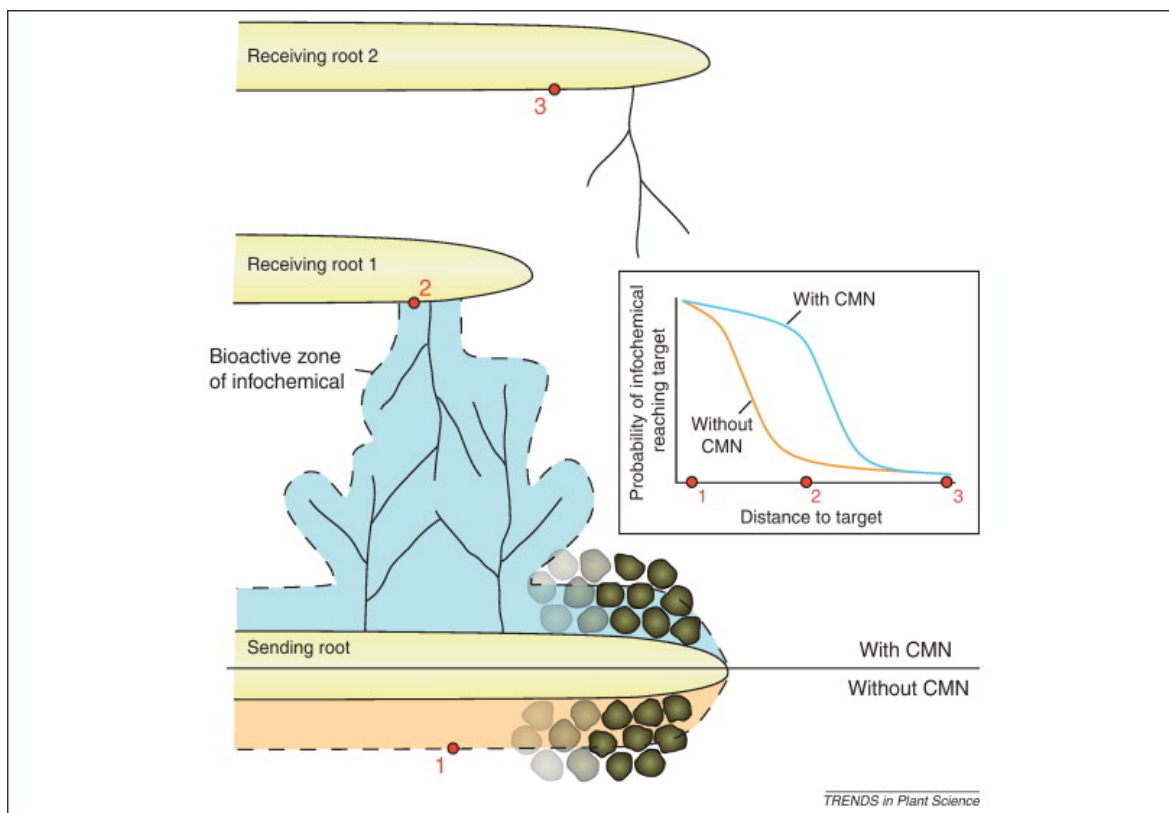
3.2. ALELOPATIJA

Alelopatija je posebna sposobnost biljnih organizama i oblik biljne interakcije u kojoj biljka kemijskim spojevima koje proizvodi utječe na rast i razvoj susjednih biljaka. Kemijski spojevi koji sudjeluju u alelopatiji spadaju u kategoriju sekundarnih metabolita, spojeva koji su nastali metaboličkim reakcijama iz primarnih metabolita, a najčešće su to volatilni i vaskularni signali, odnosno biljni hormoni. Alelopatija se javlja kao oblik obrambenog odgovora biljke na kompeticiju vezanu uz unos nutrijenata iz tla te se iz tog razloga može definirati i kao kemijsko sprečavanje konkurencije.

Mikorizne mreže pospješuju unos nutrijenata u biljku iz tla te posreduju prijenosu nutrijenata između susjednih biljaka (Fellbaum i sur. 2014). Postoji mogućnost da mikorizne mreže osim što utječu na translokaciju nutrijenata, utječu i na distribuciju alelopatičkih molekula. *Network Enhanced Bioactive Zone model*, skraćeno NEBaZ model kojeg su osmislili Barto i suradnici (2012) predlaže teoriju da mikorizne mreže povećavaju bioaktivnu zonu djelovanja alelopatičkih molekula čime se ubrzava i usmjerava njihov prijenos te one bivaju zaštićene od utjecaja tla gdje dolazi do degradacije alelopatičkih molekula i vezanja u netopive komplekse koje biljke ne mogu apsorbirati.

Na **Slici 2.** prikazan je zamišljeni teoretski model kako mikorizne mreže svojim razgranjenjima mogu proširiti bioaktivnu zonu djelovanja. Spajanjem korijenja dviju susjednih biljaka putem mikoriznih gljivica povećava se vjerojatnost prelaska signalnih molekula sa biljke koja šalje informacije do biljke koja te informacije, odnosno signalne molekule prima. Povećavaju se brzina i domet prijenosa signalnih molekula, što bi za posljedicu imalo akumulaciju alelopatičkih molekula čime se ograničava rast susjednih, kompetitivnih biljaka (Barto i sur. 2012).

Uz alelopatičke molekule u ovom obliku interakcije također sudjeluju i signalne molekule i biljni hormoni, te on uvelike ovisi o kvalitativnim i ekološkim svojstvima tla i aktivnosti mikrobne zajednice u tlu koji utječu na kemijsku aktivnost navedenih molekula (Barto i sur. 2012) Iako je zasada nepoznato koje točno signalne molekule prolaze mikoriznim mrežama, zabilježeno je da oko neprekinutih mikoriznih mreža u tlu dolazi do nakupljanja hidrofilnih i lipofilnih tvari u većim koncentracijama nego u tlu u kojem nema difuzije putem CMN-a (Barto i sur. 2011).



Slika 2. Predloženi NEBaZ model povećanja površine bioaktivne zone signalnih molekula putem CMN-a (preuzeto iz Barto i sur. 2012).

4. ZAKLJUČAK

S obzirom na iznesene činjenice, sa sigurnošću se može tvrditi kako je komunikacija između biljaka putem mikorizne mreže ostvariva i realna. Podzemnim mikoriznim putevima kolaju razni spojevi od molekula vode, preko limitirajućih nutrijenata poput dušika i fosfora, sve do posrednika u biljnoj komunikaciji – signala koji induciraju biljni obrambeni sustav.

Analizom navedenih eksperimenata se otvaraju mnogobrojna nova pitanja. Daljnja istraživanja bi se mogla usmjeriti ka kvalitativnoj i kvantitativnoj identifikaciji molekula koje posreduju ovakvom prijenosu te određivanju potencijalnih receptora ovih signalnih molekula na membranama gljivica. Ti receptori bi se u ovom slučaju mogli smatrati analozima osjetilnih organa koji posreduju u komunikaciji, dok bi signali koji se prenose bili simbolično oruđe komunikacije analogno govoru/jeziku kod ljudi. Uz to nameće se i pitanje da li vrijeme potrebno za indukciju obrambenog odgovora, to jest količina signalnih molekula ovisi o veličini i starosti biljke te stupnju razgranjenosti podzemne mikorizne mreže?

Također, trebalo bi posvetiti više pažnje pitanjima vezanim uz ekologiju ovakvih odnosa, njihov pozitivan ili negativan utjecaj na bioraznolikost zajednica u kojima se nalaze te njihov utjecaj na trofičke odnose u samoj zajednici. Komunikacija između biljaka putem mikorizne mreže utječe na povećanu otpornost biljaka na bolesti što povećava njihovu stopu preživljavanja i utječe na brojnost. Da nema komunikacije između biljaka putem mikorizne mreže, veći broj jedinki bio bi izložen napadima nametnika koji uvelike utječu na rast biljaka. Ovakav odnos i zajedništvo dakle ima utjecaja na distribuciju i brojnost mnogih članova biocenoze. Kako bi se omogućio uvid u informacije o ekološkim aspektima komunikacije između biljaka valjalo bi provesti terenska istraživanja. Također, trebalo bi provjeriti specifičnost ove komunikacije kako za biljne tako i za gljivične vrste. Pitanje je koji postotak biljaka u prirodi komunicira putem mikoriznih mreža, da li sve mikorizne biljke imaju tu mogućnost ili samo pripadnici određenih vrsta i porodica, i ako je tako koji su faktori koji utječu na to.

5. LITERATURA

- Babikova Z., Johnson D., Bruce T., Pickett J.A., Gilbert L. (2013a). How rapid is aphid-induced signal transfer between plants via common mycelial networks? *Communicative & Integrative Biology*, 6(6), e25904.
- Babikova Z., Gilbert L., Bruce J.A. Toby, Birkett Michael A., Caulfield John C., Woodcock Christine M., Pickett J., Johnson D. (2013b). Underground signals carried through common mycelial networks warn neighbouring plant of aphid attack. *Ecology Letters*, 16(7), 835-843.
- Bago B., Zipfel W., Williams R.M., Jun J., Arreola R., Lammers P.J. et al. (2002). Translocation and utilization of fungal storage lipid in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant Physiology*, 128(1), 108-124.
- Barto E.K., Hilker M., Müller F., Mohny B.K., Weidenhamer J.D., Rillig M.C. (2011). The fungal fast lane: common mycorrhizal networks extend bioactive zones of allelochemicals in soils. *PLoS ONE*, 6(11), e27195.
- Barto E.K., Weidenhamer J.D., Cipollini D., Rillig M.C. (2012). Fungal superhighways: do common mycorrhizal networks enhance below ground communication? *Trends in Plant Science* 17(11), 633–637.
- Fellbaum C. R., Mensah J. A., Cloos A. J., Strahan G. E., Pfeffer P. E., Kiers E. T., Bücking H. (2014). Fungal nutrient allocation in common mycorrhizal networks is regulated by the carbon source strength of individual host plants. *New Phytologist*, 203(2), 646–656.
- Fitter A. H., Graves J. D., Watkins N. K., Robinson D. & Scrimgeour C. (1998). Carbon transfer between plants and its control in networks of arbuscular mycorrhizas. *Functional Ecology*, 12(3), 406–412.
- Gorzalak M. A., Asay A. K., Pickles B. J., Simard S. W. (2015). Inter-plant communication through mycorrhizal networks mediates complex adaptive behaviour in plant communities. *AoB Plants*, 7, plv050.

- Johnson D., Gilbert L. (2014). Interplant signalling through hyphal networks. *New Phytologist*, 205(4), 1448–1453.
- Song Y. Y., Zeng R. S., Xu J. F., Li J., Shen X., Yihdego W. G. (2010). Interplant communication of tomato plants through underground common mycorrhizal networks. *PLoS ONE*, 5(10), e13324.
- Van der Heijden M. G. A., Martin F. M., Selosse M.-A., Sanders I. R. (2015). Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist*, 205(4), 1406–1423.
- Walder Florian (2014). Common arbuscular mycorrhizal networks : trade of carbon and soil nutrients between different plant species and their shared fungal symbiont. PhD Thesis, University of Basel, Faculty of Science.
- Wilson G. W. T., Hartnett D. C., Rice C. W. (2006). Mycorrhizal-mediated phosphorus transfer between tallgrass prairie plants *Sorghastrum nutans* and *Artemisia ludoviciana*. *Functional Ecology*, 20(3), 427–435.
- Taiz L, Zeiger E, 2012. *Plant physiology* 5th edition, 13, 302-306

6. SAŽETAK

Mikoriza je oblik mutualističkog odnosa uspostavljen između korijena biljaka i hifa gljiva. Posljedica tog odnosa jesu podzemna umreženja micelija koja spajaju pripadnike istih, ali i različitih vrsta. Smatra se kako su mikorizna podzemna umreženja kanali za prijenos informacija između biljaka, odnosno posreduju komunikaciji između biljaka. Mikorizne mreže provode biokemijske signale koji induciraju određene obrambene odgovore u biljkama. Nije još uvijek potvrđeno koji su to signali, ali se nagađa kako bi jasmonka i salicilna kiselina ili pak tvari lipofilnog karaktera mogle preuzeti tu ulogu. Putem podzemnih mikoriznih mreža biljke mogu proširiti područje bioaktivne zone djelovanja raznih signala koji sudjeluju u biljnom obrambenom sustavu, alelopatiji, otpornosti na razne bolesti i nametnike te se ovim mrežama mogu prenositi i nutrijenti poput fosfora, dušika i ugljika. Podzemne mikorizne mreže stoga imaju veliku ulogu u komunikaciji između biljaka koja je vrlo ključan element po pitanju obrane od napada nametnika i samog opstanka biljke.

7. SUMMARY

Mycorrhiza is a form of a mutualistic symbiotic relation established between the roots of plants and hyphae of fungi. Due to this relation, underground hyphal networks are moulded. In professional literature these types of hyphal networks are often called "common mycorrhizal networks"-CMN, which refers to the fact that they are a linkage between members of the same and also of different species. It is believed that common mycorrhizal networks are a channel that mediates communication between plants. Mycorrhizal networks conduit biochemical signals that induce specific defense responses in plants. Although these compounds remain unknown, there are some speculations that jasmonic and salicylic acid, or perhaps some lipid compounds could take the role. Through a network of underground mycorrhizal networks, plants can extend the bioactive zone for various signals involved in plant defense system, allelopathy, resistance to various diseases and pests. Also CMNs can transmit nutrients such as phosphorus, nitrogen and carbon. Therefore, the CMNs have a key role in interplant communication as they are a conduit for information that help plants thrive and survive.

