

SIMBIOZELE MICORIZIENE VEZICULAR-ARBUSCULARE – SCURTĂ RETROSPECTIVĂ

VEZICULAR-ARBUSCULAR MYCORRHIZAL SYMBIOSIS – SHORT RETROSPECTIVE

Stoian Horea Vlad
USAMV Cluj-Napoca

Summary

During geological periods, mycorrhizal fungi have evolved with plants, being present as symbiotic partners with their root systems. By the year 1885, which marks the scientific discovery of mycorrhizal symbiosis by German researcher B. Frank, this type of association has gone through different stages of processing managed to specialize in certain ecological niches and completing their life cycles according to host plant requirements and affordability.

These issues, supplemented by a series of studies on the role and benefits of mycorrhizal symbiosis showed that the major influence they have on plant growth and development and internal processes regulating nature of ecosystems in which they are present.

Vesicular-arbuscular fungi have a major contribution to the absorption of nutrients (especially phosphorus) from soil through extraradicular hyphae - especially in those portions of soil from the plant was not available. Fungus hyphae acts similar to root-hairs from plant root surface.

Rezumat

Pe parcursul perioadelor geologice, funghi micorizieni au evoluat odată cu plantele, fiind prezente ca parteneri simbiotici sistemele radiculare ale acestora. Până în anul 1885, care marchează descoperirea științifică a simbiozelor micoriziene de către cercetătorul german B. Frank, acest tip de tip de asociații a trecut prin diferite stadii de transformare reușind să se specializeze pe anumite nișe ecologice și definitivându-și ciclurile de viață în funcție de cerințele și permisivitatea plantelor gazdă.

Aceste aspecte, completate cu o serie de studii cu privire la rolul și beneficiile existenței simbiozelor micoriziene au arătat influența majoră pe care o au acestea asupra creșterii și dezvoltării plantelor, cât și caracterul de reglare asupra proceselor interne din ecosistemele în care își duc existența.

Funghi vezicular-arbusculari au o contribuție majoră la absorbția elementelor nutritive (în special fosfor) din sol, cu ajutorul hifelor extraradiculare – mai ales din acele porțiuni de sol la care planta nu a avut acces. Hifele ciupercii acționează similar cu perișorii absorbantți de pe rădăcina plantei.

Cuvinte cheie: micoriză, simbioză, vezicule, arbusculi, hife extraradiculare, intraradicular hyphae

Keywords: mycorrhiza, symbiosis, vesicles, arbuscules, extraradicular hyphae, intraradicular hyphae

INTRODUCERE

Rădăcinile plantelor vasculare se află în contact intim cu un substrat, și chiar dacă acesta este solul, apa sau scoarța arborilor, funcțiile și dezvoltarea le sunt influențate de numeroși factori biotici sau abiotici. Un complex de microorganisme ocupă o varietate de nișe în acest substrat, iar acest fapt afectează rădăcinile, și prin asta performanțele plantelor, în numeroase moduri. Cele mai întâlnite organisme asociate cu plantele sunt fungii adaptați mediului de viață din sol, care formează asociații de tip rădăcină-ciupercă, denumite micorize (Peterson, 2004).

Termenul de micoriză a fost folosit, pentru prima dată, de către cercetătorul german B. FRANK, specialist în domeniul protecției speciilor forestiere, în anul 1885, care afirma că: „Anumite specii de pomi nu se hrănesc în mod regulat din sol, dar orice porțiune a întregului lor sistem radicular se află în simbioză cu un miceliu de ciupercă care servește ca mamă vitregă și ia plata pentru hrănirea pomului cu hrană din sol. Acest strat fungal acoperă complet rădăcina, acoperind de asemenea și întregul punct de creștere. Stratul crește în același timp cu rădăcina și se comportă în toate privințele ca o legătură organică, țesutul periferic aparținând rădăcinii. Întregul corp nu este format din rădăcina copacului sau ciupercă – singură, ci o uniune a două organisme care formează un organ morfologic omogen, similar cu talul unui lichen și poate fi cel mai bine numit o ciupercă-rădăcină – o micoriză... Aceasta (mantaua) nu acoperă doar rădăcina ci pătrunde prin hife, trecând prin epidermă, în interiorul rădăcinii... (totuși) aceste hife nu pătrund până în endoderm... Ele nu intră în lumina celulelor” (B. FRANK, 1885, citat de www.biologie.uni-hamburg.de).

Fungii micorizieni sunt simbioți în rădăcinile majorității plantelor evoluate. Aceste asociații variază ca structură și funcție, dar cele mai comune interacțiuni sunt de tip vezicular-arbuscular. Se estimează că procentul de plante terestre care formează acest tip de asociații depășește 80% - aici fiind incluse și multe specii cultivate (Harley and Harley, 1987).

Hifele și arbusculile au fost raportate în fosilele de *Aglaophyton* descoperite în situl de la Rhynie chert, fapt care plasează existența simbiozelor vezicular-arbusculare în Devonianul timpuriu (cca. 350-460 milioane de ani în urmă), aspect care demonstrează că aceste simbioze au contribuit la colonizarea cu succes a terenurilor de către plante (Remy et al., 1994).

Este posibil ca micorizele vezicular-arbusculare să fi fost descrise în anul 1842 de către Nageli, dar majoritatea desenelor acestuia doar se aseamănă cu fungii arbusculari. Frank (1885) a dat numele de “*mycorrhiza*” asociațiilor dintre rădăcinile arborilor din zona temperată și fungii ectomicorizieni. Într-o publicație din 1887, Frank prezintă o diferențiere între micorizele ectotrofe și cele endotrofe, dar care includea doar micorizele ericoide și orchidaceae. În anul 1897, Janse denumesc sporii intramatriceali “vezicule”, iar Gallaud (1905) denumesc celelalte structuri intracelulare: “arbusculi”. Numele de micorize vezicular-arbusculare a fost astfel stabilit și persistă și în momentul de față. Gallaud (1905), a făcut observații foarte exacte asupra arbusculilor și a concluzionat că acestea sunt înconjurate în întregime de o membrană gazdă, el fiind primul care a diferențiat tipuri de micorize vezicular-arbusculare: *Arum* și *Paris*.

Fungii vezicular-arbusculari sunt probabil cei mai prezenți în solurile agricole contabilizând circa 35-76% din biomasa microorganismelor din sol. Acești fungi sunt o componentă critică în sistemele agricole deoarece pot influența creșterea plantelor (Smith and Read, 1997), capacitatea de reproducție (Lu and Koide, 1994), toleranța la stresurile provocate de secetă (Gupta and Kumar, 2000) și sănătatea plantelor prin provocarea unor efecte antagonice și competitive în cazul unui atac de boli și dăunători (Gange and West 1994). Acest tip de colonizare poate influența rezistența plantei la stresurile biotice și abiotice (Subramanian et al. 1995). Fungii vezicular-arbusculari dezvoltă o rețea extinsă de hife (hife extraradiculare) cu sistemul radicular al plantei, fapt care este semnificativ prin prisma contribuției la îmbunătățirea texturii solului și a relației cu apa (Bethlenfalvay and Shuepp, 1994).

Beneficiul principal pentru planta gazdă, în simbiozele micoriziene, este creșterea asimilării nutrienților imobili, în mod special a fosforului (Jakobsen, 1999). Asociațiile de tip vezicular-arbusculare cresc acumularea azotului în țesuturile plantei gazdă, ca rezultat al competiției hifelor pentru azotul organic mineralizat. S-a observat o interacțiune între fungii micorizieni și alte microorganisme din sol implicate în ciclul de nutriție; exemplu bacteriile din genul *Rhizobium*.

Un rol important este acela de a micșora input-urile din sistemul de management al fermelor, optimizarea ciclurilor de nutriție – cu un minim impact ecologic negativ – asigurând producții mărite. De aceea acești fungi trebuie priviți ca o componentă de nelipsit din orice sistem agricol sustenabil.

BIOLOGIA ȘI DEZVOLTAREA GENERALĂ

Sporii formați de fungii veziculari – arbusculari sunt foarte mari (până la 500 μ m), cu cantități mari de lipide înmagazinate, cu pereți groși, rezistenți, care pot să conțină chitină în unele cazuri. Fiecare spor conține un număr mare de nucleu, între 800 și 35000 (Hosny et al., 1998). La unele specii, în special la cele din familia *Gigasporaceae*, spori pot să conțină organisme de tipul bacteriilor ca și endosimbionți, multe fiind înrudite cu genul *Burkholderia*. S-a descoperit că acest organism posedă gene bacteriene funcționale (Minerdi et al., 2002).

Pe măsură ce spori germinează, creșterea hifelor implicând unele diviziuni nucleare, sunt consumate rezerve de carbohidrați și lipide și se produc cantități limitate de ramificații – miceliu cenocitic, capabil de anastomoză. Dacă gazda lipsește (sau plantele învecinate nu sunt compatibile pentru colonizare), creșterea stagnează și în cele din urmă încetează ca urmare a lipsei moleculelor semnal din rădăcini, care au rolul de a stimula ramificarea hifelor (Giovannetti et al., 1993; Tamasloukht et al., 2003; Akiyama et al., 2006). Stoparea creșterii poate fi programată prin controlarea reacției citoplasmice și nucleare, respectiv a producerii septelor, fapt care permite sporilor și miceliului asociat să își păstreze viabilitatea și capacitatea de regenerare și colonizare un timp îndelungat. După stabilizarea simbiozei cu planta gazdă, creșterea miceliului are loc atât în interiorul rădăcinii cât și în sol, etapa următoare fiind formarea de noi spori polinucleați la capătul hifelor. Fungii veziculari-arbusculari sunt incapabili să își completeze ciclul de viață fără existența unei gazde cu care să stabilească o relație simbiotică, de aceea sunt greu de cultivat în lipsa gazdelor (Hildebrandt et al., 2006).

Miceliul provenit dintr-un singur spor nu rămâne independent. Anastomoza dintre hife, conform studiilor recente (Giovannetti et al., 1999; de la Providencia et al., 2005), are loc chiar dacă acestea provin din spori sau rădăcini colonizate, rezultând o continuitate citoplasmică și o migrare nucleară.

SISTEMATICĂ ȘI FILOGENIE

Până de curând s-a presupus că fungii veziculari-arbusculari sunt cel mai apropiați de subîncrengătura *Zygomycotina* din cauza hifelor aseptate și în ciuda absenței stadiilor sexuale tipice acest fapt nu a fost contestat până la utilizarea secvențelor de ADN, metodă care a impus reevaluarea acestor relații. Prima clasificare făcută de Linne a familiei

Endogonaceae (subîncrengătura *Zygomycotina*) nu făcea o corelație între taxonomia și filogenia grupului (Gerdemann and Trappe, 1974, 1975). Gerdemann și Trappe (1974, 1975) considerau clasificarea făcută de ei ca o “soluție temporară la o problemă taxonomică dificilă” dar era important deoarece au pus studiul fungilor veziculari-arbusculari pe o bază solidă, prin descrierea a patru genuri: *Gigaspora*, *Acaulospora*, *Glomus* și *Sclerocystis*. Numărul a crescut ulterior la cinci, prin adăugarea genului *Scutellospora*.

Clasificarea permitea cercetătorilor să descrie speciile studiate prin utilizarea unui limbaj științific comun. Până în 1993 au fost descrise circa 150 de specii taxonomia și filogenia grupului fiind revizuită continuu ca urmare a adăugării unor noi specii. Având în vedere lunga istorie a evoluției, numărul redus de fungi micorizieni este surprinzător comparativ cu numărul mare de plante colonizate. (Smith et al, 2008). Cu toate acestea, o singură specie poate, de fapt, să cuprindă o diversitate funcțională și genetică foarte mare.

Un nou ordin, *Glomales*, a fost separat din *Endogonales* (dar inclus încă în subîncrengătura *Zygomycotina*) și definirea lui ca grup monofilactic, conținând numai acei fungi pentru care “carbonul este dobândit în mod obligatoriu de la planta gazdă prin ramificațiile dichotomice intraradiculare ale arbusculilor” (Morton and Benny, 1990). Totuși, această încercare de definire a fungilor veziculari-arbusculari ca un grup separat a fost recunoscută ca fiind foarte restrictivă deoarece lansează o serie de ipoteze nedovedite fiziologic (Gianinazzi-Pearson et al., 1991; Smith and Smith, 1996) și creează câteva dificultăți practice. S-a presupus că arbusculul este o structură cheie de unificare și că este unicul loc de achiziționare a carbonului de către ciupercă. Acest fapt nu exclude cu siguranță rolul de regiuni de transfer pentru carbon a hifelor intercelulare și buclelor intracelulare. Există și alte dificultăți: definiția precizează că toate descrierile speciilor de fungi veziculari-arbusculari trebuie însoțite de dovada că acești fungi pot forma arbusculi ceea ce este problematic deoarece, în unele simbioze, predomină hifele buclate; există de asemenea și ciuperci la care dezvoltarea sporilor și morfologia vegetativă sunt tipice dar transferul de carbon atipic. Lăsând deoparte aceste probleme, caracterele rămase utilizate de Morton și Benny (1990) sunt bazate pe caracteristicile sporilor care sunt variate calitativ dar sunt stabile și distincte la fiecare specie. Structurile vegetative nu au fost folosite din cauza plasticității dezvoltării lor și a variației lor la diferite plante gazdă.

PLANTE NEMICORIZANTE

Presupusele plante non-micorize fac parte din grupurile de mușchi, ferigi și multe familii de angiosperme, distanțate din punct de vedere al relațiilor una de alta. În plus, unele familii au în componență atât membri capabili de asocieri de tip micorizian cât și membri non-micorizieni.

Evoluția independentă a plantelor cu filogenie înrudită, respectiv pierderea statutului micorizian, se bazează pe transformările celulare și fiziologice suferite în urma dezvoltării în condiții de mediu diferite. Familii ca *Brassicaceae*, *Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Polygonaceae*, *Juncaceae* și *Proteaceae* sunt recunoscute ca având membrii care nu formează asociații micoriziene (Smith and Read, 2008).

Cu toate că familiile care conțin un număr mare de specii pentru care absența colonizării este caracteristică sunt relativ rare, este necesară studierea condițiilor de mediu care ar fi putut duce la pierderea capacității de asociere simbiotică, mecanismele prin care fungii au fost îndepărtați, precum și mijloacele prin care aceste plante absorb nutrienții din sol și reușesc să concureze cu plantele micorize în condiții ecologice (Marschner, 1995; Lambers et al., 1998). Se consideră că o serie de factori (adaptarea la habitatele acvatice și creșterea în medii prea bogate, prea sărace sau perturbate) au condus la pierderea statutului micorizian. Aceste plante și-au dezvoltat în mod frecvent mecanisme compensatorii pentru asimilarea nutrienților, cum ar fi: rădăcini subțiri cu perișori foarte bine dezvoltați, forme diferite de rădăcină și anumite tipuri de exsudate care să mărească solubilitatea fosforului din sol.

PLANTE MICORIZANTE

Gama de plante care pot fi parteneri pentru fungii veziculari-arbusculari este extrem de largă, de aceea Gerdeman (1968) a afirmat “simbioza este omniprezentă încât este mai ușor de alcătuit lista cu familiile de plante la care nu se știe dacă apare decât alcătuirea unei liste la care a fost găsită”. Membrii celor mai multe familii de angiosperme și gimnosperme împreună cu formele sporofite ale ferigilor și mușchilor formează micorize arbusculare. Există excepții deoarece au fost descoperite dovezi ale colonizării în rădăcinile unora dintre speciile din cadrul acestor familii, colonizarea fiind reprezentată atât de arbusculi și vezicule, cât și de hife dispersate și vezicule. Fiziologia acestor interacțiuni nu a fost explorată complet dar se poate emite ipoteza că

aceste simbioze pot varia de la utilizarea carbonului organic în mod parazit, până la interacțiuni neutre până la simbioze mutualistice tipice.

Wang și Qiu (2006) au urmărit 3617 specii de plante din 263 de familii pentru a identifica existența colonizării indiferent de tipul acesteia. Studiul a oferit dovezile necesare pentru următoarea afirmație: dintre plantele terestre, luate ca un întreg, 80% din specii și 92% din familii au capacitatea potențială de a forma cel puțin un tip de asociație micoriziană. Pentru angiosperme, cifrele sunt 84% și 94%. Micorizele vezicular-arbusculare se prezintă ca un tip ancestral de simbioză, colonizând marea majoritate a speciilor terestre fiind prezente în toate liniile timpurii divergente ale grupurilor majore de plante. Celelalte tipuri de micorize apar în liniile cu o origine mai recentă. Micorizele orhidacee par să fi evoluat o singură dată spre deosebire de ectomicorize și micorize ericoide care au probabil origini independente în mai multe linii de plante nerelaționate între ele. Aceeași ipoteză se poate aplica și organismelor micoheterotrofe (plante aclorofile aflate în simbioză cu diferiți fungi, inclusiv specii din încregătura *Glomeromycota*) și plantelor non-micorize (Smith and Read, 2008).

MORFOLOGIE ȘI ANATOMIE

Asociațiile rădăcină – fungi vezicular-arbusculari sunt definite de trei componente; rădăcina, sistemul micelian din sol și sistemul micelian din interiorul apoplastului radicular. Cele două sisteme fungale oferă interfețele cu rol crucial implicate în asimilarea simbiotică a elementelor nutritive de către organismele partenere și în creșterea și dezvoltarea în medii diferite. Prima interfață are o variabilitate foarte mare, influențată de eterogenitatea solului, în timp ce a doua interfață este relativ constantă și controlată de homeostaza rădăcinii. Miceliul din sol este implicat în căutarea de noi plante gazdă și în procurarea elementelor nutritive necesare atât plantei cât și ciupercii, în timp ce interfețele intraradiculare se ocupă de transferul elementelor nutritive între simbionți (Smith and Read., 2008).

Gallaud (1905) a descris două tipuri de colonizare, diferențiate de structurile anatomice interne pe care le produc ciupercile vezicular-arbusculare.

Tipul de micoriză arbusculară considerat ca fiind “micoriza arbusculară tipică” este corespunzător tipului *Arum* descris de Gallaud. În aceste asociații ciuperca se răspândește relativ rapid în cortexul radicular prin hife intercelulare care se extind în lungul spațiilor intercelulare ocupate de aer. Ramificațiile laterale penetrează pereții

celulelor corticale și se ramifică dichotomic în lumenul celulei pentru a produce arbusculi caracteristice foarte ramificate. Buclele hifale pot fi formate în timpul penetrării straturilor exoderme ale rădăcinii dar nu sunt o componentă fundamentală a colonizării corticale.

Tipul *Paris*, al doilea tip de micorize descris de Gallaud (1905), este caracterizat de o dezvoltare extensivă a hifelor intracelulare buclate în interiorul celulelor corticale colonizate; răspândirea hifelor se face direct, dintr-o celulă în alta. Ramificațiile asemănătoare arbusculilor (ramificații arbusculare) cresc din aceste bucle dar creșterea intercelulară este foarte scăzută.

FACTORI CARE INFLUENȚEAZĂ FORMAREA SIMBIOZEI

Factori biotici

Influența factorilor genetici ai gazdei este foarte importantă pentru inițierea colonizării cu fungi veziculari-arbusculari iar alături de acești factori, structura și morfologia rădăcinii are un rol important în micorizare. Un alt aspect este microflora din jurul rădăcinilor și din sol, acestea influențând de asemenea formarea coloniilor de micorize.

Genotipul gazdei și tipul ciupercii

Rolul genotipului gazdei în ceea ce privește dezvoltarea micorizelor este puțin cunoscut, în comparație cu abilitatea fungilor veziculari-arbusculari de a coloniza și de a transfera diferite elemente nutritive către o largă varietate de plante. Eficiența aceleași specii de ciupercă micoriziană poate varia foarte mult între specii diferite de plante gazdă, deci unele asociații sunt mult mai eficiente decât altele. Eficacitatea simbiozei poate varia în interiorul aceleiași specii în funcție de condițiile de sol în care se află amplasată specia respectivă (spre exemplu variațiile de pH). Caracteristicile fiziologice și anatomice ale plantei gazdă influențează modul în care are loc colonizarea; de aceea plantele dependente de o cantitate mare de fosfor sunt mai susceptibile colonizării cu fungi veziculari-arbusculari decât cele mai puțin pretențioase. În funcție de cantitatea de perişori absorbantți pe care o posedă planta, colonizarea poate fi mai mult sau mai puțin eficientă.

Interacțiunea cu bacteriile

Colonizarea cu fungi veziculari-arbusculari afectează în mod favorabil populațiile de bacterii fixatoare de azot din rizosfera plantei pe

care o colonizează; iar creșterea și dezvoltarea plantei colonizată de ambele organisme este mult stimulată. Ipoteza ca micorizele să fie independente în orice moment, față de starea fiziologică a plantei gazdă, este greu de acceptat. În urma unui experiment efectuat de Azcon et al., (1978), cu hormoni sintetizați de diferite colonii de bacterii (*Azotobacter*, *Rhizobium*, *Pseudomonas*), s-a constatat că formarea asociațiilor micoriziene este influențată pozitiv în urma tratamentelor asupra rădăcinilor gazdă. Dintre hormonii utilizați în etapa de experimentare auxinele se disting prin influența pe care o au asupra formării rădăcinilor și asupra relaxării pereților celulari; giberelinele acționează asupra formării frunzelor și a rădăcinilor, iar citokininele sunt implicate în procesele de bază ale creșterii plantelor

Factori abiotici

Lumina. Sursa de energie a fungului simbiot se află în plantă și depinde în mod direct de modul în care aceasta își desfășoară procesul de fotosinteză și de abilitatea ei de a transloca produsele fotosintezei către rădăcină (Varma, 2008).

Lipsa sursei de lumină produce o restricție pentru dezvoltarea ciupercii, deci procesul ei evolutiv este încetinit, sporulația nu mai are loc, iar extinderea miceliului în sol și în rădăcină este redusă.

Temperatura. Din punct de vedere al proceselor de germinare al sporilor, penetrarea rădăcinilor de către hife și proliferarea acestora în interiorul celulelor corticale, temperatura poate fi un factor cu efect limitativ (Gavito et al., 2005).

PH-ul solului. Eficiența asociației ciupercă-plantă este determinată de adaptabilitatea partenerului fungal la un anumit nivel de pH al solului. PH-ul afectează atât germinația sporilor cât și dezvoltarea acestora. Relația dintre pH-ul solului și efectele micorizelor depinde de speciile gazdă, de tipul de sol, formele fosforului și speciile de fungi implicate

Salinitatea. În cazul unei salinități ridicate, s-a observat o scădere în producția structurilor de propagare (propagule) și în colonizarea fungilor veziculari-arbusculari (Pfeiffer and Bloss, 1988).

BENEFICII ALE SIMBIOZEI MICORIZIENE

Beneficii pentru plantă

Transportul elementelor nutritive

La majoritatea tipurilor de micorize, mișcarea carbohidraților, produși în timpul fotosintezei, se face de la planta gazdă (partenerul autotrof) la ciuperca simbiotă (partenerul heterotrof). În cazul absorbției elementelor nutritive din sol, transferul are o direcție inversă, de la ciupercă la planta gazdă (Jakobsen 1999). Contribuția fungilor vezicular-arbusculari la asimilarea nutrienților este absorbția elementelor nutritive (în special fosfor) din sol, cu ajutorul hifelor extraradiculare – în special din acele porțiuni de sol la care planta nu a avut acces. Hifele ciupercii acționează similar cu perișorii absorbanți de pe rădăcina plantei; în urma comparării diametrului perișorilor absorbanți (5-20 μm) cu cel al hifelor ciupercii (3-7 μm), perișorii absorbanți ar avea câștig de cauză, dar comparând lungimea și densitatea hifelor ciupercii cu cea a perișorilor absorbanți – ciuperca ar ieși în avantaj, deoarece depășește posibilitățile de extindere ale plantei cu 10 până la 100 de ori mai mult.

Microelementele sunt necesare plantelor în cantități mici, dar au o importanță deosebită pentru o creștere și o dezvoltare optimă, fiind componente ale enzimelor, pigmentilor și ale unor molecule biologice esențiale. Aceste elemente sunt cuprul, zincul, magneziul, cobaltul și manganul. Fungii vezicular-arbusculari ușurează accesul la aceste microelemente prin absorbția lor, majoritatea fiind ioni puțin mobili; în mod secundar, asimilează aceste elemente și le depozitează, ceea ce duce la o scădere a toxicității lor pentru plantă (Liu et al., 2000).

Fixarea azotului

Azotul este un nemetal, necesar în formarea aminoacizilor, purinelor și pirimidinelor, parte integrantă a multor enzime din sistemul plantei, iar în mod indirect în formarea proteinelor și a sintezei acizilor nucleici. Carența de azot are efecte asupra ritmului de creștere al plantelor, respectiv asupra clorofilei din frunze.

Procesul de fixare a azotului cu ajutorul simbiozei micoriziene la leguminoase se face pe baza exudaților atractanți pe care ciuperca îi eliberează în sol (ipoteză nestudiată complet). Totuși, în urma studierii comportamentului leguminoaselor în soluri deficitare în fosfor, s-a constatat că acestea formează nodozități doar în prezența fungilor vezicular-arbusculari (Ibijbijen et al., 1996).

Stresul provocat de secetă

Studiile desfășurate până în acest moment au confirmat faptul că plantele micorize posedă o mai mare rezistență în condiții de stres hidric. Explicația acestui fenomen este extinderea mare pe care o are miceliul ciupercii în sol, iar absorbția apei se face similar cu absorbția elementelor nutritive (Mohammadi Goltapeh et al., 2008).

Beneficii pentru ecosistem

Hifele ciupercii au un important rol în ciclul nutrienților, în acest mod prevenind apariția pierderilor din ecosistem, în special în perioada în care rădăcinile sunt inactice.

Fungii micorizieni asigură transportul și transferul carbonului primit de la plantele gazdă către alte microorganisme implicate în procesele biologice (proces de nutriție, procese de descompunere), prin acest fenomen asigurându-se o stabilitate în compoziția microflorei din sol (Van der Heijden et al., 1998).

Fructificațiile ciupercii (sporocarpi, spori, vezicule) pot fi utilizate ca sursă de hrană de către diferite nevertebrate, deoarece conțin o cantitate mare de proteine.

Structura solului influențează caracteristicile cu privire la regimul apei, procesele biochimice, depozitarea carbonului, rezistența la eroziune. Materia organică din sol are un rol major în formarea agregatelor de sol, ea fiind un rezultat al activității biologice din sol.

Rolul hifelor fungale este acela de a îngloba în țesătura miceliului particulele mici de sol, formând noi agregate; aceste agregate, au o stabilitate mai mare decât cele mari, fiind reținute în strânsă legătură de forța hifelor. Ciuperca secretă substanțe proteice asemănătoare lipiciului, o glicoproteină, care prin natura hidrofobă permite o creștere a cantității de aer, în raportul aer/apă (Miller and Jastrow, 2000). Un alt aspect favorabil al acestei proteine este reducerea dezagregării solului din cauza ciclurilor de umiditate-secetă (udare-uscare) prin întârzierea umectării. Rezultatul este crearea unui mediu superior în ceea ce privește favorabilitatea pentru creșterea și dezvoltarea plantelor.

Ecosistemele mature sunt caracterizate de o mișcare permanentă și ciclică a elementelor între partea biotică și abiotică din care sunt compuse. Micorizele au rolul de a regla compoziția și funcționarea comunităților de plante prin alocarea resurselor de hrană și influențarea creșterii plantelor cu care interacționează.

BIBLIOGRAFIE

1. Akiyama K., H. Hayashi, 2006, Strigolactones: chemical signals for fungal symbionts and parasitic weeds in plant roots. *Ann. Bot.* 97:925–931.
2. Azcon R., G. Azcon, C. De Aguilar, J. M. Barea, 1978, Effects of plant hormones present in bacterial cultures on the formation and responses to VA endomycorrhiza. *New Phytologist* 80:359–364.
3. Bethlenfalvay G. J., H. Schuepp, 1994, Arbuscular mycorrhizae and agrosystem stability. In: Gianinazzi S., H. Schuepp (eds) *Impact of arbuscular mycorrhizae on sustainable agriculture and natural ecosystems*. Birkhauser, Basel, pp 117–131.
4. de la Providencia I. E., F. A. de Souza, F. Fernandez, N. S. Delmas, S. Declerck, 2005, Arbuscular mycorrhizal fungi reveal distinct patterns of anastomosis formation and hyphal healing mechanisms between different phylogenetic groups. *New Phytologist* 165, 261–271.
5. Gallaud I., 1905, Études sur les mycorrhizes endotrophes. *Rev Gén Bot* 17:5–48; 66–83, 123–135; 223–239; 313–325; 425–433; 479–500
6. Gange A. C., H. M. West, 1994, Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and foliar-feeding insects in *Plantago lanceolata* L. *New Phytologist*. 128:79–87.
7. Gavito M. E., P. A. Olsson, H. Rouhier, 2005, Temperature constraints on the growth and functioning of root organ cultures with arbuscular the mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 168,179–188.
8. Gerdemann J. W., 1968, Vesicular-arbuscular mycorrhiza and plant growth. *Annual Review of Phytopathology* 6, 397–418.
9. Gerdemann J. W., J. M. Trappe, 1974, The *Endogonaceae* in the Pacific Northwest. *Mycologia Memoir* 5, 1–76.
10. Gerdemann J. W., J. M. Trappe, 1975, Taxonomy of the *Endogonaceae*. In *Endomycorrhizas*. Eds FE Sanders, B Mosse, PB Tinker pp. 35–51. Academic Press, London, UK.
11. Gianinazzi-Pearson V., S. E. Smith, S. Gianinazzi, F. A. Smith, 1991, Enzymatic studies on the metabolism of vesicular-arbuscular mycorrhizas. V. Is H⁺-ATPase a component of ATP hydrolysing enzyme activities in plant-fungus interfaces? *New Phytologist* 117, 61–74.
12. Giovannetti M., C. Sbrana, L. Avio, A. S. Citernesi, C. Logi, 1993, Differential hyphal morphogenesis in arbuscular mycorrhizal fungi during pre-infection stages. *New Phytologist*. 125: 587–593.
13. Giovannetti M., D. Azzolini, A. S. Citernesi. 1999. Anastomosis formation and nuclear and protoplasmic exchange in arbuscular mycorrhizal fungi. *Appl. Environ. Microbiol.* 65:5571–5575.
14. Gupta R., P. Kumar, 2000, The mycorrhizal plants in response to adverse environmental conditions. In: Mukerji K.G., B. P. Chamola, J. Singh (eds) *The mycorrhizal biology*. Kluwer, New York, pp 67–84.
15. Harley J. L., E. L. Harley, 1987, A check-list of mycorrhizal British Flora. *New Phytologist*. 105: 1–102.
16. Hildebrandt U., F. Ouziad, F-J. Marner, H. Bothe, 2006, The bacterium *Paenibacillus validus* stimulates growth of the arbuscular mycorrhizal

- fungus *Glomus intraradices* up to the formation of fertile spores. FEMS Microbiology Letters 254, 258–267.
17. Hosny M., V. Gianinazzi-Pearson, H. Duijue, 1998, Nuclear DNA content of 11 fungal species in Glomales. Genome, 422–428.
 18. Ibjibijen J., S. Urquiga, M. Ismaili, J. R. Alve, R. M. Boddey, 1996, Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth, mineral nutrition, and nitrogen fixation of three varieties of common bean (*Phaseolus vulgaris*). New Phytologist 134:353–360
 19. Jakobsen I., 1999, Transport of phosphorus and carbon in arbuscular mycorrhizas. in: Varma A., B. Hock (eds.) Mycorrhiza: structure, function, molecular biology, 2nd edn. Springer, Heidelberg, pp 535–542.
 20. Janse J. M., 1896., Les endophytes radicaux de quelques plantes Javanaises. Annales Jardin Botanique Buitenzorg 14: 53-201.
 21. Lambers H., F. S. I. Chapin, T. L. Ponce, 1998, Plant Physiological Ecology. Springer-Verlag, Berlin, Germany. 540 pp.
 22. Liu A., C. Hamel, R. I. Hamilton, B. L. Ma, D. L. Smith, 2000, Acquisition of Cu, Zn, Mn and Fe by the mycorrhizal maize (*Zea mays* L.) grown in soil at different P and micronutrient levels. Mycorrhiza 9:331–336
 23. Lu X. H., R. T. Koide, 1994, The effect of the mycorrhizal infection on components of plant-growth and reproduction. New Phytologist 128:211–218.
 24. Marschner H., 1995, Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press, London, UK.
 25. Miller R. M., J. D. Jastrow, 2000, Mycorrhizal fungi influence soil structure. in: Kapulnik Y., D. D. Douds (eds) Arbuscular mycorrhizae: molecular biology and physiology. Kluwer, Dordrecht, pp 3–18.
 26. Mohammadi Goltapeh E., Y. Rezaee Danesh, R. Prasad, A. Varma, 2008, Mycorrhizal Fungi: What We Know and What Should We Know?. In: Varma A., (eds.) Mycorrhiza: State of the Art, Genetics and Molecular Biology, Eco-Function, Biotechnology, Eco-Physiology, Structure and Systematics, 3rd. edn. Springer, Heidelberg. pp 3 – 28.
 27. Morton J. B., G. L. Benny, 1990, Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (*Zygomycetes*): a new order, *Glomales*, two new suborders, *Glominae* and *Gigasporineae*, and two new families, *Acaulosporaceae* and *Gigasporaceae*, with an emendation of *Glomaceae*. Mycotaxon 37: 471–491.
 28. Peterson R. L., H. B. Massicotte, L. H. Melville, 2004, Mycorrhizas: Anatomy and Cell Biology. CABI Publishing, Wallingford. 196 pp.
 29. Pfeiffer C. M., H. E. Bloss, 1988, Growth and nutrition of guayule (*Parthenium argentatum*) in a saline soil as influenced by vesicular–arbuscular mycorrhizae and phosphorus fertilization. New Phytologist 108:315–321
 30. Remy W., T. N. Taylor, H. Hass, H. Kerp, 1994, Four hundred million year old vesicular arbuscular mycorrhizae. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 91:11841–11843.
 31. Smith F. A., S. E. Smith, 1996, Mutualism and parasitism: diversity in function and structure in the ‘arbuscular’ (VA) mycorrhizal symbiosis. Advances in Botanical Research 22, 1–43.

32. Smith S. E., D. J. Read, 1997, Mycorrhizal symbiosis, 2nd edn. Academic, London. 605 pp.
33. Smith S. E., D. Read, 2008, Mycorrhizal Symbiosis, 3ed edn. Elsevier. 800 pp.
34. Tamasloukht M., N. Sejalon-Delmas, A. Kluever, A. Jauneau, C. Roux, G. Becard, P. Franken, 2003, Root factors induce mitochondrial-related gene expression and fungal respiration during the developmental switch from asymbiosis to presymbiosis in the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora rosea*. *Plant Physiol.* 131:1468–1478.
35. Varma A., (ed), 2008, Mycorrhiza: State of the Art, Genetics and Molecular Biology, Eco-Function, Biotechnology, Eco-Physiology, Structure and Systematics, 3rd edn. Springer, Heidelberg. 797 pp.
36. Wang B., Y. L. Qiu, 2006, Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizae in land plants. *Mycorrhiza* 16: 299–636.
37. *** www.biologie.uni-hamburg.de