

# Pregled korisne mikrobnje populacije rizosfere

---

**Horvat, Martina**

**Master's thesis / Diplomski rad**

**2014**

*Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj:* **Josip Juraj Strossmayer University of Osijek, Faculty of agriculture / Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Poljoprivredni fakultet**

*Permanent link / Trajna poveznica:* <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:151:843266>

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

*Download date / Datum preuzimanja:* **2024-11-03**



Sveučilište Josipa Jurja  
Strossmayera u Osijeku

**Fakultet  
agrobiotehničkih  
znanosti Osijek**

*Repository / Repozitorij:*

[Repository of the Faculty of Agrobiotechnical  
Sciences Osijek - Repository of the Faculty of  
Agrobiotechnical Sciences Osijek](#)

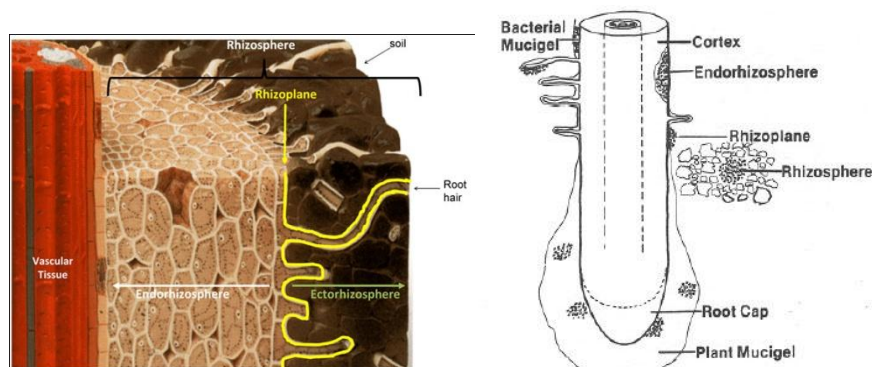


## 1. UVOD

Rizosfera obuhvaća zonu tla uz korijen biljke što uključuje tkivo i samu površinu korijena koja je pod njegovim direktnim utjecajem. Također predstavlja područje odvijanja složenih interakcija između mikroorganizama, biljaka i tla. Interakcijom tla i rizosferne mikroflore dolazi do stimulativnog efekta na mikroorganizme koji je poznat pod nazivom „rizosferni efekt“. Bakterije i gljive su najznačajnije zajednice mikroorganizama u rizosferi. Rizosferu naseljavaju mikroorganizmi čija je uloga razgradnja različitih korijenskih izlučevina i priprema biljnih asimilata. Najzastupljenije bakterije u rizosferi tla su vrste iz rodova *Pseudomonas*, *Agrobacterium*, *Arthrobacter*, *Azospirillum* i *Rhizobium*, a u anaerobium uvjetima *Desulfovibrio* i *Clostridium*. Brojni mikroorganizmi izražavaju pozitivan efekt na biljku uključujući fiksatore dušika, endomikorizne i ektomikorizne gljive, fosfomobilizatore i gljive. Mikroorganizmi koji negativno utječu na rast biljke su patogene gljive, oomicete, bakterije i nematode. Rizosfera pruža kompleksnu i dinamičnu mikroklimu gdje korisne bakterije i gljive, u suradnji s korijenom osnivaju jedinstvene zajednice koje imaju značajan potencijal za detoksikaciju štetnih organskih spojeva ali i za druge vrlo bitne procese kao što je primjerice fiksacija atmosferskog dušika.

## 2. PODJELA RIZOSFERE

Zanimanje za mikroorganizme u tlu poraslo je 1904. godine, kada je otkrivena simbioza između kvržičnih bakterija i leguminoza. Tada se uvodi pojam rizosfera - dio zemljišta koji je pod utjecajem biljnog korijena (Hiltner, 1904.). Rizosfera predstavlja vruću točku („hot spot“) za kolonizaciju mikroorganizama ali i za njihovu aktivnost (Tilak i sur., 2005.). Rizosfera se formira oko svakog korijena i prati njegov rast, pri tome korijen mijenja fizikalna, kemijska i biološka svojstva (Mrkovački, 2012.). U rizosferi se nalazi puno organske tvari, koje izlučuju biljke, dok s druge strane u njoj se nalazi i najveća količina mineralnih biljnih asimilativa za potrebe viših biljaka (Milaković, 2013.). Oko korjenovih dlačica je najveća biogenost jer se oko njih stvara neka vrsta mikrobiološkog filtra kroz koji prolaze sve izlučevine korijena, koje mikroorganizmi koriste za svoje potrebe. Mikroflora rizosfere razgrađuje izlučevine korijena ali i priprema biljne asimilative, i ima važnu ulogu u procesima tla koji određuju produktivnost biljke (Tilak i sur., 2005.). Rizosfernu mikrofloru predstavljaju asporogene i sporogene bakterije, aktinomicete, gljive, kvržične bakterije, fiksatori atmosferskog dušika, nitrifikatori i mnogi drugi predstavnici korisnih mikroorganizama tla. Raspored mikroorganizama prema udaljenosti od korijena nazivamo rizosferni profil. Rizosferni profil se sastoji od zone korijena, rizosfere i okolnog tla (edafosfera) (Barea i sur., 2005.). Barea navodi tri komponente rizosfernog profila: rizosferu, rizoplanu i sam korijen (Slika 1.). U rizosferi postoje još i tri odvojene komponente (Barea i sur., 2005.), a to su: ektorizosfera, endorizosfera i rizoplana (Killham, 1994.).



Slika 1. Podjela rizosfere

[www.heartspring.net/compost\\_tea\\_disease\\_control.html](http://www.heartspring.net/compost_tea_disease_control.html)

### 2.1. Ektorizosfera

Ektorizosfera predstavlja prvenstveno sloj tla uz korijenov sustav. Nalazi se svega nekoliko milimetara od korjenove površine. Ektorizosfera uključuje područje epiderme i kortikalne stanice korijena. Ova zona predstavlja dio tla u kontaktu s korijenom, proteže se od rizoplane prema tlu (Killham, 1994.).

### 2.2. Endorizosfera

Endorizosfera predstavlja višeslojnu mikrosredinu. Endorizosfera uključuje različite slojeve stanica samog korijena, epidermalni sloj tkiva biljaka, a to uključuje i korjenove dlačice i kortikalne stanice.

### 2.3. Rizoplana

Rizoplana se nalazi na površini korijena (Singer, 2006.) i vanjskom sloju čestica tla na koje se pridržavaju bakterije i hife gljiva (Sylvia, 2005.). Rizoplana se nalazi u bliskom kontaktu sa sitnim korijenjem i nalazi se svega nekoliko mikrona od površine korijena. Ovdje možemo naći vrlo različite skupine mikroorganizama.

### 3. NAJZNAČAJNIJI KORISNI MIKROORGANIZMI RIZOSFERE

Tlo predstavlja ogromni životni prostor za kopnene mikroorganizme (Milaković, 2013.). Tlo je sastavljeno od mineralnog dijela kao osnove i organskih tvari (Vukadinović i Vukadinović, 2011.). Od minerala najviše su zastupljeni sljedeći elementi: silicij, aluminij, željezo, nešto manje ima kalcija, magnezija, kalija i natrija (Vukadinović i Vukadinović, 2011.). U minimalnim količinama ima fosfora i sumpora. Od ostalih elemenata najviše su zastupljeni kisik, ugljik i dušik (Vukadinović i Vukadinović, 2011.). Za kvalitetu tla veliku važnost ima sadržaj alkalnih elemenata (Ca, K, Mg, Na), a naročito kalcija koji čini osnovu svakog plodnog tla (Vukadinović i Vukadinović, 2011.).

Bez mikroorganizama tlo bi bilo mrtvo tlo (Vukadinović i Vukadinović, 2011.). U tlu je zastupljen velik broj mikroorganizmima, koji čine veoma funkcionalne mikrobiocenoze koje su prilagođene uvjetima u tlu i zajedno s florom i faunom daju tlu svojstva živog organizma (Jarak, 2005.). Mikroorganizmi čine od 0,1 do 3 % cjelokupne organske tvari u tlu. Najviše mikroorganizama ima u gornjim slojevima, a s dubinom tla broj se smanjuje. Uloga mikroorganizama u razlaganju organske tvari i nastajanju humusa je vrlo važna. Osnovna uloga je mineralizacija organske tvari. Zatim sudjeluju u kruženju tvari i energije u prirodi, a imaju osobine koje koristi čovjek (Milaković, 2013.). Glavna uloga mikroorganizama u tlu je transformacija organske tvari i stvaranje humusa odnosno humifikacija, zatim mineralizacija humusa odnosno dehumifikacija, što dovodi do stvaranja biljnih asimilativa (Milaković, 2013.). Mikroorganizmi omogućuju odvijanje procesa humifikacije i dehumifikacije zauzimajući centralno mjesto u kruženju neophodnih hranjivih makro i mikroelemenata (Mrkovački, 2012.). U procesima humifikacije i dehumifikacije najveća uloga pripada bakterijama i gljivama heterotrofne prirode, oni su odgovorni za biorazgradnju i kruženje tvari (Milaković, 2013.). Na raspored mikroorganizama najviše utječu ekološki čimbenici primjerice temperatura, vlaga, organska tvar (Milaković, 2013.). Najveća brojnost i aktivnost je u sloju tla od 0-30 cm gdje ima i najviše organske tvari, dovoljno vlage i kisika (Milaković, 2013.). Tu su najviše zastupljeni aerobni mikroorganizmi čija aktivnost je i najvažnija za biljnu proizvodnju. Dublji slojevi tla su siromašniji hranjivim tvarima, ekološki uvjeti su nepovoljniji te je brojnost mikroorganizama manja. Brojnost mikroorganizama smanjuje se povećanjem nadmorske visine. U tlima na većoj nadmorskoj visini manje je organske tvari, tla su plića, veće je variranje ekoloških čimbenika, slabija je vegetacija, manja su ulaganja ljudskog rada, a

sve to utječe na smanjenje broja mikroorganizama (Milaković, 2013.). Mikroorganizmi na plodnost zemljišta utječu direktno i indirektno. Direktno djelovanje uključuje procese izumiranja i mineralizacije mikroorganizama pri čemu u zemljištu ostaju biljna hraniva. Indirektno djelovanje obuhvaća sudjelovanje mikroorganizama u mineralizaciji biljnih i životinjskih ostataka u tlu i razlaganju teže razgradivih minerala (Barea i sur., 2005.). Brojnost i mikrobiološka aktivnost u rizosferi ovise o količini i sastavu korijenskih izlučevina, habitusa i starosti korijena (Dobbelaere i sur., 2003.). Mikroorganizmi koji naseljavaju tlo utječu na zdravstveno stanje usjeva kao i na prinos (Welbaum i sur., 2004.). S obzirom da većina mikroorganizama koji žive u tlu za svoje potrebe zahtijeva organske izvore hranjivih tvari i energije, pravilo je da tla s većim sadržajem organske tvari sadrže i veći broj mikroorganizama (Bo i sur., 2007.). Zastupljenost mikroorganizama u rizosferi je različita, najveći je broj amonifikatora, zatim celulolitičkih bakterija, gljiva i fiksatora dušika (Hu i sur., 1999.). Broj ovih mikroorganizama se smanjuje ukoliko je zona udaljenija od korijena biljke. Dinamika ispitivanih grupa mikroorganizama u pojedinim zonama ukazuje na postojanje specifičnih odnosa između mikroorganizama različitih grupa, kako u istoj zoni, tako i između različitih zona (korijenska, prikorijenska, rizosfera, tlo) (Hu i sur., 1999.). Singh i Ram (1987.) ističu da postoji pozitivna korelacija između ukupnog broja mikroorganizama u zemljištu i aktivnosti enzima dehidrogenaze. Beese i sur. (1994.) su ispitivali enzimatsku aktivnost tla na kojemu je uzgajana pšenica u plodoredu i monokulturi i usporedili je sa enzimatskom aktivnošću tla bez vegetacije. Zaključili su da je u tlu na kojem se odvijala smjena usjeva bila veća aktivnost enzima nego u zemljištu pod monokulturom, dok je vrlo slaba aktivnost bila u nekultiviranom tlu. Novija istraživanja ukazuju kako brojnost i enzimatska aktivnost mikroorganizama ne moraju uvijek biti u pozitivnoj korelaciji, jer faktori sredine daleko više utiču na brojnost nego na samu aktivnost mikroorganizama (Singh i Rengel, 2007.). Rezultati istraživanja Mrkovački i sur. (2012.) se podudaraju sa istraživanjima Liang i sur. (2003.) koji su istraživali brojnost i kvalitativni sastav mikroorganizama u rizosferi kukuruza uzgajanog u monokulturi, poslije graška na tlu tipa černozem. Istraživanjem je utvrđeno da je najveća brojnost celulolitskih mikroorganizama, aminoheterotrofa, gljiva i miksobakterija bila u rizosferi kukuruza uzgajanog u monokulturi i da im brojnost raste na kraju vegetacije. Nadalje, dugogodišnjim uzgojem biljaka bez gnojidbe smanjuje se prinos ali i mikrobiološka aktivnost, ali je u plodoredu ipak viša nego u monokulturi. Pored toga variranje brojnosti pojedinih grupa mikroorganizama u tlu ovisi i od godine, što pokazuje da i vremenski uvjeti tijekom uzimanja

uzorka i tijekom vegetacije mogu značajno doprinijeti njihovoj aktivnosti (Mrkovački i sur., 2012.).

Bakterije koje potiču rast biljaka (Plant Growth Promoting Rhizobacteria) su bakterije koje žive slobodno u tlu a pozitivno utječu na rast biljaka. Definiraju se kao bakterije koje poboljšavaju biljni rast i sposobne su to činiti time što koloniziraju korijen biljaka (Kloepper i Schroth, 1978.). Također bakterije koje promiču rast biljaka se nazivaju i rizobakterije koje poboljšavaju zdravlje biljaka (PHPR, *Plant Health Promoting Rhizobacteria*) ili bakterije koje poboljšavaju nodulaciju (NPR, *Nodule Promoting Rhizobacteria*). U tom smislu korištenje bakterija koje potiču rast biljaka pronašlo je potencijalnu ulogu u razvoju održivih sistema biljne proizvodnje (Sturz i Nowak, 2000, Shoebitz i sur., 2009.). Prema odnosima s biljkama, bakterije koje potiču rast biljaka se mogu podijeliti u dvije grupe: simbiotske bakterije i one koje su slobodne u rizosferi (Khan, 2005.). Također se mogu podijeliti u dvije grupe prema mjestu gdje su locirane odnosno koje žive unutar biljne stanice, formiraju kvržice i smještene su unutar tih specijaliziranih struktura i koje žive van biljnih stanica i ne formiraju kvržice, ali ipak potiču biljni rast (Gray i Smith, 2005.). Somers i sur. (2004.) podijelili su bakterije koje potiču rast biljaka prema njihovoj aktivnosti na: biofertilizatore (povećavaju dostupnost hranljivih tvari biljkama); fitostimulatore (stimuliraju rast biljaka putem produkcije hormona); rizomedijatore (razlažu organske polutante) i biopesticide (kontroliraju bolesti biljaka produkcijom antibiotika i antifungalnih metabolita). Različite se bakterije koje potiču rast biljaka danas koriste širom svijeta u cilju povećanja biljne proizvodnje (Burd i sur., 2000.). Bakterije koje potiču rast biljaka su predmet mnogobrojnih istraživanja, čiji je glavni cilj pronalaženje adekvatnog načina njihove primjene u poljoprivredi, hortikulturi, šumarstvu i zaštiti životne sredine (Zahir i sur., 2004.).

Primjenom bakterija koje potiču rast biljaka smanjuje se mogućnost toksikacije zemljišta i podzemnih voda, povećava se sadržaj organske tvari zemljišta povećanjem brojnosti i aktivnosti mikroorganizama u rizosferi kultiviranih biljaka, i postiže se visok ekonomski efekt uštedom čistog dušika u količini od 30-60 kg /ha.

Mikroorganizmi koji izazivaju pozitivan efekt na biljke ubrajamo u korisnu mikrobnu populaciju rizosfere. Najznačajniji korisni mikroorganizmi rizosfere su: biološki fiksatori, fosfomobilizatori i mikorizne gljive.

### 3.1. Biološki fiksatori dušika

Biološki fiksatori dušika procesom vezanja atmosferskog dušika opskrbljuju biljku reduciranim dušikom, a od nje uzimaju tvari potrebne za svoj razvoj. Ako u tlu postoji dovoljna količina raspoloživog dušika, tako da su zadovoljene potrebe biljke domaćina i bakterija, rast kvržica se smanjuje uz opadanje njihovog broja (Vukadinović i Vukadinović, 2011.). Biološkom fiksacijom dušika se osigurava biljkama dovoljna količina dušičnog hranjiva, a u potpunosti se udovoljava zahtjevima gospodarenja tlom kao što su: produktivnost, sigurnost, zaštita prirodnih resursa, ekonomičnost (Redžepović i sur., 2007.). Biološka fiksacija dušika igra glavnu ulogu u održivosti poljoprivrede i procjeni rizobne raznolikosti, također doprinosi bioraznolikosti tla mikroorganizama (Alberon i sur., 2005.). Važna uloga biološke fiksacije dušika je u plodnosti tla. Godišnje mikroorganizmi povezuju oko 175 milijuna tona dušika, dok od toga 80% fiksiraju kopneni mikrobn organizmi (Wani i sur., 1994.). Više je tipova organizama koji mogu vezati dušik iz atmosfere. To su slobodno živuće heterotrofne bakterije, slobodnoživuće fotoautotrofne bakterije i simbiotske bakterije. Od aerobnih, slobodno živućih fiksatora dušika poznati su *Azotobacter*, *Azospirillum* i *Beijerinckia* s više vrsta, a od anaerobnih *Clostridium pasteurianum* te fakultativno anaerobnih *Klebsiella* (Vukadinović i Vukadinović, 2011.). Dok su kod simbiotskih bakterija zastupljene *Rhizobium*, *Bradyrhizobium* i *Frankia* (Vukadinović i Vukadinović, 2011.) Simbiotska fiksacija dušika se inicira i održava aktivnom izmjenom kemijskih signala između biljke domaćina i bakterija tla (Fox i sur., 2007.). Genetski faktori oba simbionta sudjeluju u stvaranju simbiotskog odnosa koji započinje međusobnim prepoznavanjem bakterije i biljke nakon čega slijedi infekcija biljaka bakterijama, što na kraju rezultira formiranjem kvržica na korijenovom sustavu biljaka unutar kojih će se odvijati procesi simbiotske fiksacije atmosferskog dušika (Topol i Kanižai Šarić, 2013.). Proces fiksacije dušika zahtijeva aktivnost enzima nitrogenaze koji djeluje kao katalizator u procesu redukcije molekule dušika i njegove promjene u amonijak i osigurava za to potrebnu energiju i elektrone (Postgate, 1982.). Simbiotski odnos temelji se na uzajamnoj koristi oba člana simbioze.



Leguminoze kroz produkte fotosinteze opskrbljuju bakterije ugljikom odnosno energijom, dok zauzvrat bakterije opskrbljuju leguminoze dušikom uglavnom u obliku amonijaka (Howard i Rees, 1996.). Struktura zrelih kvržica, unutar kojih se odvija ova fiksacija, razvijena je kako bi udovoljila izmjeni hranjiva između oba partnera simbioze (Mylona i sur., 1995.).

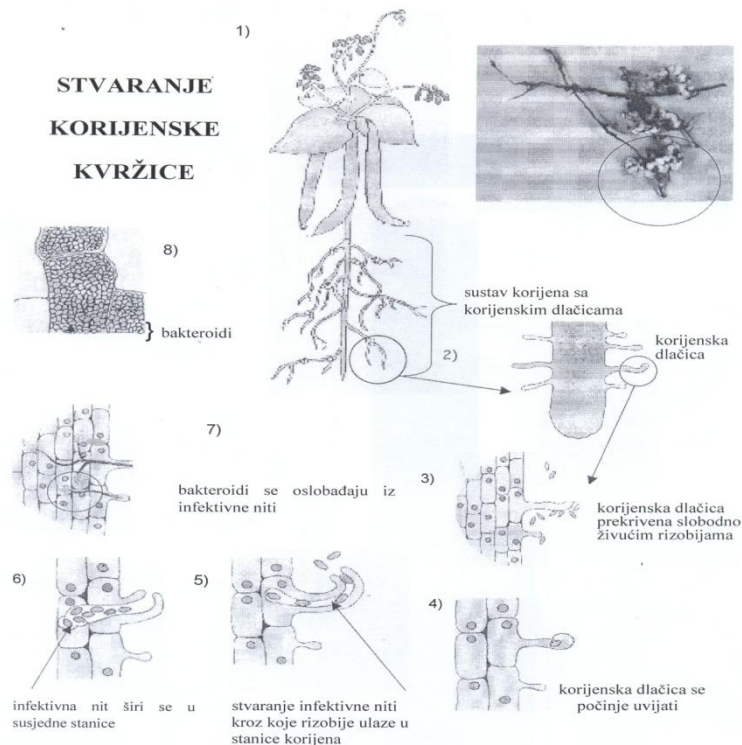
### 3.1.1. Simbiotski fiksatori

U simbiotskoj biološkoj fiksaciji elementarnog dušika sudjeluju mikroorganizmi koji žive u simbiozi s leguminozama – kvržične bakterije. Beijerinck je 1888. godine prvi pokazao da noduli na korijenu *Leguminosae* sadrže bakterije koje fiksiraju atmosferski dušik. Najznačajniji tip simbiotske fiksacije dušika za poljoprivredna tla je fiksacija dušika koja nastaje kao rezultat simbioze između bakterija iz rodova *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Sinorhizobium*, *Azorhizobium* i *Mesorhizobium* s većinom biljaka iz porodice *Leguminosae* (Topol i Kanižai Šarić, 2013.). Kvržične bakterije nalazimo u tlu, imaju štapičasti oblik, slobodno žive i ne fiksiraju dušik. Sudjeluju u međusobnom prepoznavanju, infekciji, nodulaciji te odvijanju samog procesa fiksacije dušika iz atmosfere (Topol i Kanižai Šarić, 2013.). Za poljoprivrednu proizvodnju vrlo je značajna simbioza kvržičnih bakterija iz rodova *Rhizobium* i *Bradyrhizobium* i mahunarki čime se biološki veže atmosferski dušik koji se odmah koristi za sintezu bjelančevina i na taj se način sprječava opasnost od onečišćenja podzemnih voda nitratima koja se inače javljaju kod intenzivne primjene mineralnih dušičnih gnojiva (Friščić i sur., 2011.) s toga će ovi rodovi biti i detaljnije i prikazani.

#### 3.1.1.1. Rod *Rhizobium* i *Bradyrhizobium*

*Rhizobium* (gr. *rhiza*-korijen, *bios*-život, tj. život na korijenju) su bakterije koje su štapičastog oblika, žive slobodno u tlu i ne fiksiraju dušik. Opisane su kao Gram-negativne bakterije, vrlo pokretljive. Prva poznata vrsta identificirana je 1889. godine pod nazivom *Rhizobium leguminosarum*, i sve druge naknadno identificirane vrste su postavljene u rod *Rhizobium*. Međutim, naprednim metodama analiza je mjenjana ova klasifikacija i sada postoji mnogo drugih rodova.

*Rhizobium* bakterije ne mogu samostalno fiksirati dušik pa im je potrebna biljka domaćin za simbiozu. Ove bakterije su zemljišne bakterije koje imaju sposobnost uspostavljanja simbiotskog odnosa s leguminoznim biljkama pri čemu se stvaraju kvržice na korijenu leguminoza kao posljedica infekcije ovim bakterijama. U nodulama se uz pomoć enzima nitrogenaze vrši usvajanje atmosferskog dušika i prevođenje u oblike pristupačne biljkama i višim mikroorganizmima (Sarić i sur., 1993.).



Slika 2. Stvaranje korijenske kvržice

Inertna skripta Mikrobiologija, Milaković 2013.

Nakon što se zasije leguminoza pozitivnim kemotaksisom dolazi do kontakta između korijena i bakterije. Bakterije prodiru u tkivo korijena, množe se i stvaraju infektivnu nit s kojom prodiru sve do centralnog cilindra korijena (Slika 2.). Nadražuju okolne stanice i stvaraju kvržice u kojima se razmnožavaju. U početku dok prodiru u tkivo leguminoza bakterije se ponašaju kao paraziti, od biljke koriste gotovu hranu, ali kad dođe do nodulacije (stvaranja kvržica) onda počinju fiksirati elementarni dušik i u obliku amonijaka ga predaju biljci. Tada se uspostavlja mutualistički simbiotski odnos.

Krajem vegetacije korijen i nodule se raspadaju a bakterije dolaze u tlo. One jedan dio života provode u tlu, a drugi u simbiozi s leguminozama. Pored toga što fiksiraju dušik kvržične bakterije izlučuju u tlo poliuronide koji doprinose sljepljivanju čestica tla, stoga se nazivaju popravljajuće strukture tla (Milaković, 2013.).



Slika 3. Izgled korijenske kvržice na korijenu soje

<http://tloznanstvo.com.hr/nitrobakterin.html>

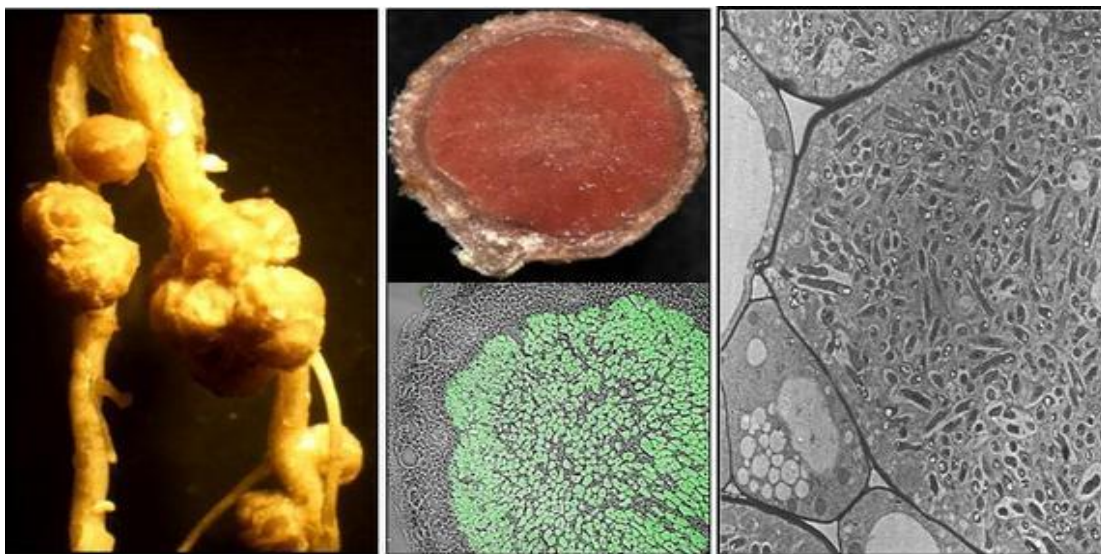
Primjenom rizobakterija koje fiksiraju atmosferski dušik kao biognojiva u ratarskoj i povrtarskoj proizvodnji zadovoljavaju se osnovni principi u sustavu integralne poljoprivrede i kontrole plodnosti zemljišta, kao i principi zdravlja, ekologije i ekonomske isplativosti. Ova grupa mikroba osim toga utječu stimulatивно na rast biljaka produkcijom bioloških tvari (vitamina, hormona, giberelina i auksina). Za naša tla važna je i vrsta *Rhizobium meliloti* koja živi u simbiozi sa lucernom. Lucerna je višegodišnja biljka pa se proces biološke fiksacije dušika neprekidno odvija, te su velike i količine fiksiranog dušika, oko 290 kg ha<sup>-1</sup> godišnje. *R. meliloti* je osjetljiv na pH tako da je u tlima sa pH ispod 6 malobrojna, a ispod pH 5,5 je nema (Milaković, 2013.). Kvržice su elipsoidne ili koraljne, raspoređene po cijelom korijenu. Kod starijih biljaka više ih ima na bočnim mlađim korijenima dok na centralnom korijenu dolazi do njihovog propadanja (Milaković, 2013.). Kanižai i sur. (2007.) su u dvogodišnjim poljskim pokusima komparacije parametara neinokulirane i inokulirane lucerne s efektivnim sojem *Sinorhizobium meliloti* u ekološkom uzgoju zaključili da je prinos zelene mase, prinos suhe tvari, koncentracija N (% ST) i prinos bjelančevina značajno veći u inokulirane lucerne negoli u lucerne koja nije inokulirana s visokoefektivnim sojem kvržičnih bakterija.

Istraživači su zaključili kako je predstjetvena inokulacija sjemena lucerne s efektivnim sojem *Sinorhizobium meliloti* neophodna u ostvarivanju većih, održivijih prinosa, osim toga dušik fiksiran kroz korjenske nodule leguminoznih biljaka je jeftiniji, prirodaniji i učinkovitiji u iskorištavanju od strane biljke domaćina.

*Bradyrhizobium* vrste su Gram-negativni bacili s jednim subpolarnim ili polarnim bičem (Saharan i Nehra, 2011.). Kao i *Rhizobium* vrste, *Bradyrhizobium* vrste imaju sposobnost fiksacije atmosferskog dušika i prevođenja u pristupačni oblik koji je dostupan korištenje i za druge organizme. *Bradyrhizobium* vrste pripadaju u sporo rastuće sojeve za razliku od *Rhizobium* vrsta, koje se smatraju brzo rastućim sojevima (Saharan i Nehra, 2011.). Generacijsko vrijeme kod, *Bradyrhizobium sp.* je preko 6 sati zatim nastaju manje kolonije oko 1 mm na površini hranjive podloge nakon 7 dana uzgoja u laboratoriju dok kod *Rhizobium* vrste generacijsko vrijeme je od 2 do 4 sata i nastaju velike kolonije promjera 2-4 mm na površini agara nakon tri do pet dana uzgoja u laboratoriju (Saharan i Nehra, 2011.).

*Bradyrhizobium japonicum* je spororastuća vrsta koja u simbiozi sa sojom živi i formira kvržice. Ona fiksira i do 180 kg N ha<sup>-1</sup>, a proizvodi i tvari rasta kao što su giberelini i indoli. Na jednoj biljci u ovisnosti od sorte i bakterijskog soja može se formirati oko 10-50 kvržica. Efektivni sojevi formiraju krupne ovalne kvržice na centralnom korijenu koje su na presjeku crvene, zbog sadržaja leghemoglobina. U našim poljoprivrednim tlima brojnost *Bradyrhizobium japonicum* je mala pa se prilikom proizvodnje soje mora unositi u tlo u vidu bakteriološkog preparata. Uspostavljanjem efektivnih simbiotskih odnosa dobija se bolji porast biljaka, veći sadržaj proteina u zrnu i veći prinos. Stoga se *B. japonicum* vrlo često koristi u mnogim mikrobiološkim istraživanjima. Predstjetvena bakterizacija sjemena soje biopreparatima kvržičnih bakterija *Bradyrhizobium japonicum* kod nas uobičajena je agrotehnička mjera. Zahvaljujući njoj soja veže 10-160 kg atmosferskog dušika po hektaru. Prema navodima iz brojne literature (Redžepović i sur., 1990.a; 1990.b; 1991.), na opstanak inokuluma, kao i na formiranje kvržica na biljci, veliki utjecaj imaju fizikalno – kemijska svojstva tla i to: pH tla, vlažnost, salinitet, količina dušika u tlu, interakcija metala. Tate (1995.) navodi kako je moguće ostvarenje simbioznog odnosa između leguminoza i simbioznih fiksatora dušika, kao i učinkovita nodulacija u uvjetima niske vlage u tlu, no gustoća populacije ima tendenciju pada u odnosu na stres uvjetovan niskom vlagom.

Nadalje utvrđeno je kako no-tillage varijanta povoljnije utječe na sposobnost nodulacije simbioznih fiksatora dušika u odnosu na standardnu obradu tla i višekratno tanjuranje što nije bio slučaj kod vrijednosti za komponente prinosa (Jug i sur., 2005.). Primjena herbicida utječe inhibitorno i na simbiozne bakterije *B. japonicum* pri čemu je smanjena nodulacija, od 5 - 21 % (Milošević i sur., 2000.). Nodulacija korijena soje je pokazatelj uspješnosti simbioze između biljke i *B. japonicum* (Slika 4.). Poznato je da se različiti sojevi *B. japonicum* međusobno znatno razlikuju po svojoj simbioznoj učinkovitosti stoga je selekcija visoko učinkovitih sojeva od presudnog značaja u proizvodnji preparata za bakterizaciju (Sikora i Redžepović, 2000.).



Slika 4. Simbioza soje sa bakterijom *Bradyrhizobium japonicum*

Lijevo: kvržice koje proizlaze iz simbiozne interakcije *B. japonicum* sa svojim domaćinom soje

Centar: Sekcija kroz korijenski čvor. Crvena boja potječe iz biljnog porijekla proteina leghemoglobin koji reverzibilno veže kisik (vrh). Kolonizacija biljnih stanica *B. japonicum* izražavaju zeleni fluorescentni protein (dolje).

Desno: Fiksacija dušika *B. japonicum* bacteroidima u zaraženom korijenu soje

<http://www.micro.biol.ethz.ch/research/vorholt/fischer>

Milaković i sur. (2011.) su ispitivali djelotvornost različitih adhezivnih tvari na nodulacijsku sposobnost i komponente prinosa soje. Najbolji učinak na ispitane parametre utvrđen je primjenom šećera i meda dok s karboksimetil celulozom nije zabilježen ovakav utjecaj.

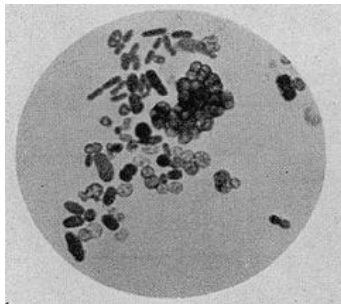
U istraživanjima je korišten mikrobiološki preparat osječkog Poljoprivrednog fakulteta Nitrobakterin<sup>S</sup> koji sadrži više autohtonih visokoučinkovitih sojeva *B. japonicum* na sterilnom tresetu. Preparat sadrži  $10 \times 10^9$  CFU/g treseta a sojevi su izolirani na području Osječko-baranjske županije. Drugačiji rezultati su utvrdili su Elegba i Rennie (1984.) u čijim se istraživanjima karboksimetil celuloza, uz arapsku gumu, pokazala kao najbolji adhezivni agens koji veže preko  $10^6$  vijabilnih stanica rizobija po sjemenu i formira preko 100 kvržica po biljci. Med i šećer, u istom istraživanju, su se pokazali također kao dobre adhezivne tvari s čijom primjenom je zabilježeno 94 tj. 83 kvržice po biljci soje što je 58 tj. 53% više u odnosu na kontrolu. Primjena ispitanih adhezivnih sredstava nije utjecala na povećanje suhe nadzemne i podzemne mase soje (Milaković i sur., 2011.). Primjenom šećera i meda kao adheziva u sklopu predstetvene bakterizacije sjemena soje povećava se broj i masa suhe tvari kvržica po biljci. Stoga se njihovom primjenom povećava se broj mahuna, masa 1000 zrna a samim time i prinos soje (Milaković i sur., 2011.).

### 3.1.2. Nesimbiotski fiksatori

Nesimbiotskim fiksatorima pripadaju bakterije roda *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Klebsiella*, koje se koriste za inokulaciju neleguminoznih biljaka kao što su primjerice kukuruz, pšenica, krumpir, šećerna repa i suncokret (Milošević i Govedarica, 2001.). To su mikroorganizmi koji žive slobodno u rizosferi biljke. Također su sposobni fiksirati atmosferski dušik te ga ostavljaju u tlu ili vodi gdje ga koriste biljke i drugi mikroorganizmi za svoj rast (Milaković, 2013.). Inokulacijom sa ovim fiksatorima dušika moguće je povećanje prinosa ratarskih biljaka (Milošević i Govedarica, 2001.). Istraživanja primjene nesimbiotskih fiksatora (*Azotobacter*, *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Klebsiella* i dr.) kao biofertilizatora u proizvodnji pšenice, kukuruza i šećerne repe pokazuju da, u ovisnosti od soja, postoji mogućnost zamjene mineralnog dušika od 20-60 kg po hektaru (Milošević i sur., 2003.).

### 3.1.2.1. Rod *Azotobacter*

Rod *Azotobacter* je Gram-negativna bakterija koju nalazimo u neutralnim i alkalnim tlima (Gandora i sur., 1998; Martyniuk, 2003.) i u vodi (Tejera i sur., 2005; Kumar i sur., 2007.). Stanice su velike i ovalne 1,5-2,0  $\mu\text{m}$  u promjeru. Javljaju se pojedinačno, u parovima ili nepravilnim oblicima a ponekad i u lancima različitih duljina. Raspon pH za rast ovih bakterija je 4,8-8,5. *Azotobacter* može koristiti nitrate i amonijeve soli i neke aminokiseline kao izvor dušika (Beijerinck, 1901.).



Slika 5. a) *Azotobacter* <http://en.wikipedia.org/wiki/Azotobacter>

b) *Azotobacter* na hranjivoj podlozi

[http://agritech.tnau.ac.in/org\\_farm/orgfarm\\_biofertilizertechnology.html](http://agritech.tnau.ac.in/org_farm/orgfarm_biofertilizertechnology.html)

*Azotobacter chroococcum*, otkrio je i opisao u 1901. godine nizozemski mikrobiolog i botaničar Martinus Beijerinck. *Azotobacter chroococcum*, kao nesimbiotski fiksator atmosferskog dušika obogaćuje tlo ovim elementom pretvarajući ga u oblike pristupačne biljkama te tako utječe na povećanje prinosa. Mnogi autori navode da je zastupljenost *A. chroococcum* kao nesimbiotskog fikastora pouzdan indikator plodnosti tla, vrlo se sporadično javlja u istraživanim tipovima tala i to samo u ljetnom razdoblju kod aluvijalno neoglejnog tla i rendzine u oba sloja tla i kreće se od 37,33 do 96% fertilnih zrnaca, a kod močvarnog glejnog oko 80% fertilnih zrnaca samo u površinskom sloju (Vasilj i sur., 2007.). Uzrok dobre zastupljenosti vrste *A. chroococcum* u ovim tipovima tala je u povoljnim kemijskim svojstvima tla te dobroj prokorigenjenosti tla što je poticajno za rast i razvoj te grupe mikroorganizama (Vasilj i sur., 2007.). Za takvu zastupljenost *A. chroococcum* značajnu ulogu igraju izlučevine korijena koje služe kao izvor ugljika odnosno energije. Zbog toga se rizosfera smatra glavnom zonom aerobne asimbiotske fiksacije dušika u tlu (Killham, 1994.). Istraživanja pokazuju da je *Azotobacter* najosetljivija grupa mikroba na primjenu herbicida, te



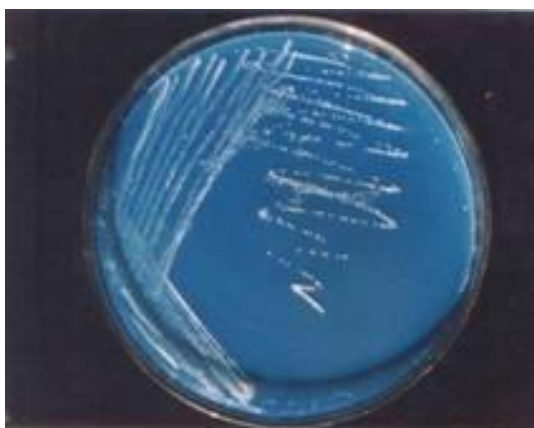
može biti pouzdan bioindikator biogenosti tla jer burno reagira na promenu bilo kojeg faktora u zemljištu kao eko sustavu. (Milošević i sur., 2004.). Pri inokulaciji pšenice sa nesimbiotskim fiksatorima (*A. chroococcum*) i aktinomicetama uz dodatak mineralnog dušikovog gnojiva, Jarak i sur. (2006.) su zbilježili povećanje u prinosu (8-11%) kod inokuliranih biljaka pšenice. Također, u istom istraživanju, u rizosferi inokuliranih biljaka broj azotobaktera, aktinomiceta i dehidrogenazna aktivnost su bili značajno povećani. U istraživanjima Govedarice i sur. (1998.) utvrđeno je da je inokulacija s *A. chroococcum* utjecala na povećanje prinosa zrna kukuruza i da je efekt ovisio od soja, hibrida i primijenjenih količina NPK gnojiva. Također je utvrđen utjecaj bakterizacije na prinos zrna po jedinici površine, odnosno hektaru. Ovi rezultati pokazuju mogućnost zamjene određene količine mineralnih dušikovih gnojiva sa biofertilizatorima koji bi sadržali visoko efektivne proizvodne sojeve diazotrofa (Milošević i Govedarica 2001, Govedarica i sur. 2002.). Bakterizacijom kukuruza sa sojevima *A. chroococcum*, *Azotobacter vinelandii*, *Azospirillum lipoferum*, *Bacillus megatherium*, *Bacillus subtilis* i dr. u ovisnosti od količine primijenjenog mineralnog dušika dobiveno je povećanje ukupnog broja mikroorganizama, broja azotobaktera i bakterija iz ciklusa kruženja fosfora, kao i prinosa zrna kukuruza (Cvijanović i sur., 2007.). Jarak i sur. (2011.) su u svojim istraživanjima utvrdili da se inokulacijom sa sojevima *Azotobacter* može utjecati na povećanje prinosa kukuruza za više od 10%, kao da se povećala ukupna mikrobiološka aktivnost.

### 3.1.2.2. Rod *Azospirillum*

*Azospirillum* su Gram-negativne bakterije, imaju oblik štapića, promjera su 1 µm, te su vrlo pokretne. Pokretan u tekućim medijima sa jednim polarnim bičem. Ova skupina obuhvaća deset vrsta a svaka je klasificirana prema biokemijskim i molekularnim karakteristikama.: *A. lipoferum* i *A. brasilense* (Tarrand i sur., 1978.), *A. mazonense* (Magalhaesi i sur., 1983.), *A. halopraeferens* (Reinhold i sur., 1987.), *A. irakense* (Khammas i sur., 1989.), *A. largimobile* (Dekhil i sur., 1997.), *A. doebereineriae* (Eckert i sur., 2001.), *A. oryzae* (Xie i sur., 2005.), *A. melinis* (Peng i sur., 2006.) i *A. canadensis* (Mehnaz i sur., 2007.).



*Azospirillum brasilense* fiksira atmosferski dušik u zoni korijena, obogaćujući tlo dušikom. Također producira hormone rasta auksine i citokinine koji utječu na morfologiju korijena, a time i poboljšavaju unos hranjivih tvari iz tla (Barea i sur., 2005.). Poboljšava klijavost, povećava imunitet biljke i prinos (El-Katatny, 2009.). *Azospirillum* spp. je jedan od najčešćih diazotrofa u rizosferi i koristi se kao inokulant u proizvodnji kukuruza. U istraživanjima Mrkovači i sur. (2012.) dokazano je da koristeći *A. lipoferum* i *A. indigens* kao inokulant, oni utječu na povećanje prinosa kukuruza.



Slika 6. *Azospirillum brasilense*

[http://agritech.tnau.ac.in/org\\_farm/orgfarm\\_biofertilizertechnology.html](http://agritech.tnau.ac.in/org_farm/orgfarm_biofertilizertechnology.html)

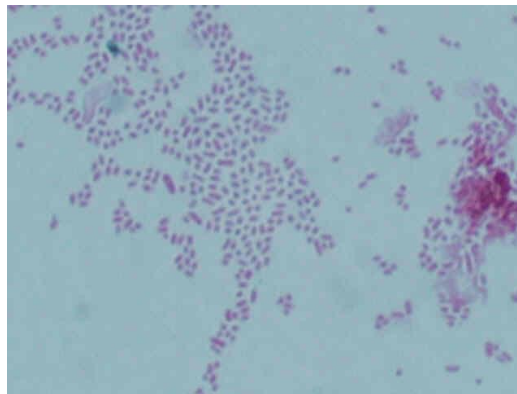
Gholami i sur. (2009.) su ispitali utjecaj šest sojeva bakterija koje potiču rast biljaka na klijanje, rast i prinos biljaka kukuruza. Svi sojevi izuzev *Azospirillum lipoferum* povećali su klijavost sjemena za 18,5% u odnosu na kontrolu. Poljski i laboratorijski pokusi su pokazali da diazotrofi značajno utječu na povećanje kvalitete zrna, biomasu, sadržaj dušika u zemljištu i na prinos.

U radu El-Katatny (2009.) ispitan je utjecaj rizosferne bakterije *Azospirillum brasilense* koja potiče rast biljaka, te plijesni *Trichoderma harzianum* T24, koja se upotrebljava za biološko suzbijanje štetnika, na proizvodnju enzima, fiksaciju dušika te njihovu ulogu u stimulaciji rasta mladica rajčice. Mikroorganizmi su inokulirani u obliku slobodnih ili imobiliziranih zrna. Sva su svježe pripremljena zrna imala veću sposobnost enkapsulacije (EC/%) od suhih zrna, a enkapsulacija nije znatno utjecala na proizvodnju enzima. Zrna sa stanicama bakterija ili plijesni uspješno su korištena u tri uzastopna ciklusa

rasta u svježoj sterilnoj podlozi, pri čemu se poboljšala proizvodnja enzima. Zajedničkim je uzgojem *A. brasilense* i *T. harzianum* (slobodnih ili imobiliziranih), u polučvrstoj podlozi bez dušika, omogućena fiksacija dušika i nakon dodavanja pektina, hitina ili karboksimetil celuloze. Dodatkom ovih izvora ugljika u sterilnu zemlju povećavala se fiksacija dušika, bilo uporabom suhih enkapsuliranih zrna *A. brasilense*, bilo primjenom *A. brasilense* uz plijesan *Trichoderma*. Primjenom svih vrsta inokuluma povećan je rast mladica rajčice, a prisutnost *A. brasilense* ubrzala je razvoj korijenja. Koinokulacija bakterije *Azospirillum* s drugim mikroorganizmima ima veliku mogućnost primjene u obogaćivanju tla i pospješivanju rasta biljaka (El-Katatny, 2009.).

### 3.1.2.3. Rod *Acetobacter*

*Acetobacter* su Gram-negativne bakterije. Stanice su elipsoidnog i štapićastog oblika, ravne ili blago zakrivljene. Promjera su 0,6-0,8  $\mu\text{m}$  od 1,0-4,0  $\mu\text{m}$ , javljaju se pojedinačno, u paru ili u lancima (Beijerinck, 1898.). Optimalan pH za rast je 5,4 - 6,3 (Beijerinck, 1898.). *Acetobacter* je stekao važnost kao inokulant za šećernu trsku (Gillis i sur., 1989.; Muthukumarasamy i sur., 2000.).



Slika 7. *Acetobacter*

<http://terpconnect.umd.edu/~asmith/emsarapay/intro.html>

Ova bakterija uspješno kolonizira različite vrste šećerne trske u Indiji, gdje je kemijska gnojidba dušikom u potpunosti izbjegnuta najmanje dvije uzastopne godine i zamijenjena organskim gnojivima (Ashbolt i Inkerman, 1990.). Obitelj *Acetobacteriaceae* uključuje rodove: *Acetobacter*, *Gluconobacter*, *Gluconoacetobacter* i *Acidomonas*.

### 3.2. Fosfomobilizatori

Fosfor je glavni element u nukleinskim kiselinama i staničnoj membrani. Jedan je od ograničavajućih faktora za primarnu proizvodnju u vodenim ekosustavima. Biljke ga asimiliraju u formi fosfata. Ciklus fosfora je manje složen od ciklusa dušika. Fosfor se smatra ključnim elementom u kruženju energije u stanici, ulazi u sastav koenzima koji imaju veliku funkcionalnu važnost. Za ishranu biljaka od velike važnosti je dinamika odvijanja procesa mineralizacije i imobilizacije, a koji su pod kontrolom mikroorganizama (Cross i Schlesinger, 1995.).

Fosfomobilizatori su mikroorganizmi koji imaju sposobnost oslobađanja fosfata odnosno oslobađaju fosfor iz anorganskih spojeva primjerice iz kalcijevog fosfata. Fosfomobilizatori su i mikroorganizmi koji koriste ortofosfate za svoj rast u uvjetima kada se mineralizira organska tvar sa malom količinom fosfora. Mikrobiološki fosfor podliježe mineralizaciji do oslobađanja ortofosfata čija sudbina zatim ovisi o ekološkim uvjetima i svojstvima tla (Hajnal i sur., 2004.). Bakterije koje sintetiziraju fosfataze (*Bacillus*, *Pseudomonas*, *Azotobacter*, *Enterobacter*, *Serratia*, *Streptomyces*) naseljavaju korijen biljaka i značajno utječu na mineralizaciju organskih spojeva fosfora na njegovoj površini i mogu se koristiti u poljoprivrednoj proizvodnji kao zamjena fosfornih mineralnih gnojiva (Okon and Hadar, 1987-cit. po Đorđević i sur. 2000.). Najučinkovitiji mikroorganizmi koji se ubarajaju u skupinu fosfomobilizatora su među bakterijama: *Bacillus* i *Pseudomonas*, te među gljivama *Aspergillus* i *Penicillium*.

### 3.2.1. Rod *Bacillus*

Štapićaste bakterije ili bacili (lat. *bacillus* – štapić) mogu biti različite duljine i promjera. Ako se nakon diobe štapići ne razdvajaju, zovu se diplobacili (u paru), streptobacili (lanac) ili palisade (poredani usporedno) (Saharan i Nehra, 2011.). Vrste roda *Bacillus* su aerobi ili fakultativni anaerobi, mnogi od njih proizvode enzime i antibiotike. Efektivnost bakterizacije ovim rodom ovisi o vrsti i soju bakterija, hibrida kukuruza kao i godini istraživanja (Hajnal i sur., 2004.). Bakterizacija sjemena kukuruza, s pojedinačnim i združenim sojevima *A. chroococcum* i *Bacillus megaterium*, izazvala je povećanje mikrobiološke aktivnosti i povećanje prinosa kod oba ispitivana hibrida kukuruza. Istraživanja pokazuju da je selekciju *A. chroococcum* i *B. megaterium* potrebno vršiti na nivou genotipa biljke, kako bi se za svaki hibrid odabrali najefektivniji sojevi. Primjenom bakterizacije u proizvodnji kukuruza može se dobiti jeftinija i ekološki visoko kvalitetna hrana. Rezultati istraživanja pokazuju da su ispitivani sojevi *A. chroococcum* i *B. megaterium*, pojedinačno i združeno, djelovali uglavnom stimulatивно, povećavajući aktivnost dehidrogenaze u rizosfernom zemljištu (Hajnal i sur., 2004.).

Po Govedarici i sur. (1999) inokulacija sjemena kukuruza sa *B. megaterium* (Slika 8.) utječe pozitivno na dužinu, masu i sadržaj dušika u biljci kao i na sadržaj fosfora i dušika u tlu.



Slika 8. *Bacillus megaterium*

[http://www.magma.ca/~scimat/B\\_mega101.jpg](http://www.magma.ca/~scimat/B_mega101.jpg)

U istraživanjima Yazdani i sur., (2009.) utvrđeno je da bakterizacijom sa fosfat otapajućim mikroorganizmima (PSM, *Phosphate Solubilization Microorganisms*) i

bakterijama koje potiču rast kod kukuruza značajno povećava porast kukuruza i prinos zrna, te da može smanjiti upotrebu fosfornih mineralnih gnojiva do 30%. Inokulacija sjemena kukuruza mikroorganizmima koji proizvodi fosfataze (*Bacillus*, *Pseudomonas*, *Azotobacter*, *Enterobacter*, *Serratia*, *Streptomyces*) utječe na aktivnost fosfomonoesteraza u njihovoj rizosferi, kao i na sadržaj ukupnog dušika i fosfora i na taj način na povećanje pristupačnog fosfora i prinosa biljaka.



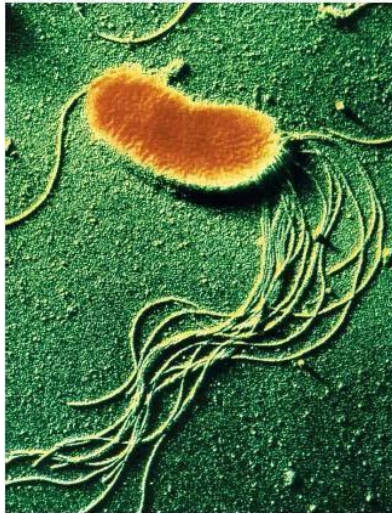
Slika 9. *Bacillus* sp.

<http://www.psmicrographs.co.uk/bacteria-on-grape-skin--bacillus-sp--/science-image/80014307>

### 3.2.2. Rod *Pseudomonas*

*Pseudomonas fluorescens* pripada štapićastim, asporogenim, Gram-negativnim bakterijama, koje su kao saprofitni oblici široko rasprostranjene u tlima i vodama. Promjer bakterije je 0,5-1,0  $\mu\text{m}$  u dužinu, rastu prilično brzo. Pokreću se uz pomoć jednog ili više polarnih bičeva (Migula, 1894.). Ime ove bakterije dolazi od njegove proizvodnje topivog fluorescentnog pigmenta. Ovi mikrobi imaju više polarnih bičeva za promicanje i koriste siderofore za pomoć u prikupljanju željeza (Slika 10.) i borave oko korijena biljaka ili usjeva. Ove bakterije dobivaju određene hranjive tvari iz biljaka koje se nalaze u neposrednoj blizini, a za uzvrat, pomažu biljkama na nekoliko načina. Oni uništavaju određene vrste toksina i zagađivača, uključujući stiren, policikličke aromatske ugljikovodike i trinitrotoluen (TNT). Oni također mogu zaštititi biljke od uzročnika infekcija stvaranjem sekundarnih metabolita kao što su antibiotici i vodikov cijanid koji ubijaju druge bakterije i gljivice. Teoretski bi *P. fluorescens* mogla biti dobra alternativa sintetičkim pesticidima zbog svoje toksičnosti na ličinke i kukuljice vektorskih komaraca, dvije glavna problema u poljoprivrednoj praksi. *Pseudomonas* sp. povećava topivost anorganskih oblika fosfora oko aktivne zone korijena.

Mobiliziraju fosfor i poboljšavaju tlak biljke i prinos za 15 – 29% (Migula, 1894.). Pozitivno djeluju na sve poljoprivredne kulture, a vrlo su učinkovite kada se primjenjuju s rizobium bakterijama.



Slika 10. *Pseudomonas fluorescens*

[http://web.mst.edu/~microbio/BIO221\\_2009/P\\_fluorescens.html](http://web.mst.edu/~microbio/BIO221_2009/P_fluorescens.html)

Prema istraživanjima Đorđević i sur. (2000.) inokulacija sjemena kukuruza s *Pseudomonas* utječe pozitivno na dužinu biljaka, masu suhe tvari korijena i nadzemnog dijela biljke. Također, bakterizacija sjemena kukuruza utječe je na povećanje količine fosfora u korijenu, dok je u nadzemnom djelu biljke količina fosfora manja ili na nivou kontrole. Svi ispitani rodovi *Bacillus*, *Micrococcus*, *Enterobacter*, *Serratia*, *Pseudomonas* i *Flavobacterium* utječu na povećanje ukupnog fosfora u biljkama kukuruza, a povećanja preko 100 % u prosjeku izazvali su *Bacillus* (soj 26), *Pseudomonas* i *Flavobacterium*. *Pseudomonas sp.* posjeduju mnoge osobine koje ih čine dobrim biokontrolnim agensima (Weller, 1988.). Te osobine su odlika sposobnosti da ubrzano rastu u proizvodnji *in vitro*, te se mogu brzo iskoristiti za masovnu proizvodnju (Weller, 1988.). Proizvode i široki spektar bioaktivnih metabolita kao što su antibiotici, siderofori, hlapljive tvari. Prilagođavaju se stresnom okolišu i agresivno se natječu s drugim mikroorganizmima (Weller, 1988.). Prema Kloepper i sur. (2004.), primjena *Pseudomonas sp.* može povećati prinos biljke i za 144%.

### 3.3. Mikorize

Mikorize su visoko razvijene, mutualističke zajednice između gljiva i korijenja biljaka u tlu (Brundrett, 2009.). Naziv mikoriza u doslovnom prijevodu znači “gljivino korijenje“. Korjenove dlačice su većeg obujma za razliku od hifa koje su tanje i mogu ući u najsitnije pore u tlu te se povećava učinkovitost upijanja hranjivih tvari i vode (Slika 11.). Zbog mogućnosti lakšeg primanja hranjiva iz tla mikoriza je vrlo važna za kruženje hranjiva u prirodi. Mosse (1975.), je sugerirao da se mikoriza ne smije smatrati samo kao odnos biljka - gljiva, već kao odnos biljka-gljiva-tlo. Mikorize imaju važnu ulogu u razgradnji detritusa ali povećavaju i njegovu sposobnost uzimanja hranjiva iz tla, tako što prodiru u veći volumen tla i povećavaju ukupnu površinu biljke koja je aktivna za asimilaciju hranjiva (Smith i Read, 2008.). Mikorize imaju sposobnost skladištenja vode što omogućuje opskrbu biljke tokom sušnog razdoblja. Prednosti mikorize su zdraviji i gušći korijenski sustav, veći i brojniji urod, smanjenja potreba za zalijevanjem i gnojdbom, veća otpornost na sušu, smanjenja potreba za navodnjavanjem te zaštita od bolesti (Smith i Read, 2008.). Inokulacijom mikoriznih gljiva na korijen viših biljaka ostvaruje se prijenos mikrobiološki vezanog dušika i na biljke koje ne pripadaju porodici leguminoza (Vukadinović i Vukadinović, 2011.).



Slika 11. Uzorak korijenja sa mikorizom

<http://www.agroklub.com>

Mikorizne gljive luče hormone rasta koji potiču korijenje na rast i grananje te enzime koji omogućavaju uzimanje minerala iz organskih oblika (Smith i Read, 2008.). Također proizvode i antibiotike te štite biljke od patogenih gljiva i bakterija u tlu, teških metala i soli.



### 3.3.1. Podjela mikoriza

Postoje dvije glavne skupine mikoriza: ektomikoriza i endomikoriza, te prijelazni oblik: ektoendomikoriza (Novak, 1998.).

#### 3.3.1.1. Ektomikoriza

U ektomikorizi micelij formira gust omotač oko korijena. Hife se šire iz tog omotača u tlo i znatno povećavaju upijanje vode i minerala. Također, hife urastaju u srž korijena ali ne probijaju njegove stanice, već tvore mrežu u međustaničnim prostorima koja omogućava izmjenu nutrijenata između gljive i biljke. U usporedbi s "običnim" korijenjem, korijenje s ektomikorizom je u pravilu gušće, veće i razgranatije (Slika 12.). Takvo korijenje ne razvija dlačice koje bi bile suvišne uz veliku površinu micelija, jer se rizosfera povećava do 1000 %. Ektomikorize su vrlo važne u poljoprivredi i šumarstvu (Novak, 1998.).



Slika 12. Prikaz formirane ektomikorize

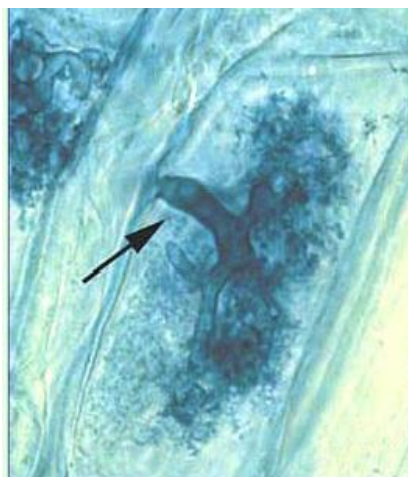
<http://lv.wikipedia.org/wiki/Mikoriza>

Ektomikoriza je prisutna isključivo u drvenastim vrstama, posebno kod rodova *Fagus* i *Pinus*. Neki rodovi gljiva kao što su krasnice (*Russula*), pupavke (*Amanita*), vrganji (*Boletus*) i mliječnice (*Lactarius*) žive simbiotski. Oko korijena se nalazi "omotač" od micelija. Hife gljiva ne ulaze u same stanice, ali često oko njih čine Hartigovu mrežu. Ektomikoriza također olakšava apsorpciju fosfata (Novak, 1998.).



### 3.3.1.2. Endomikoriza

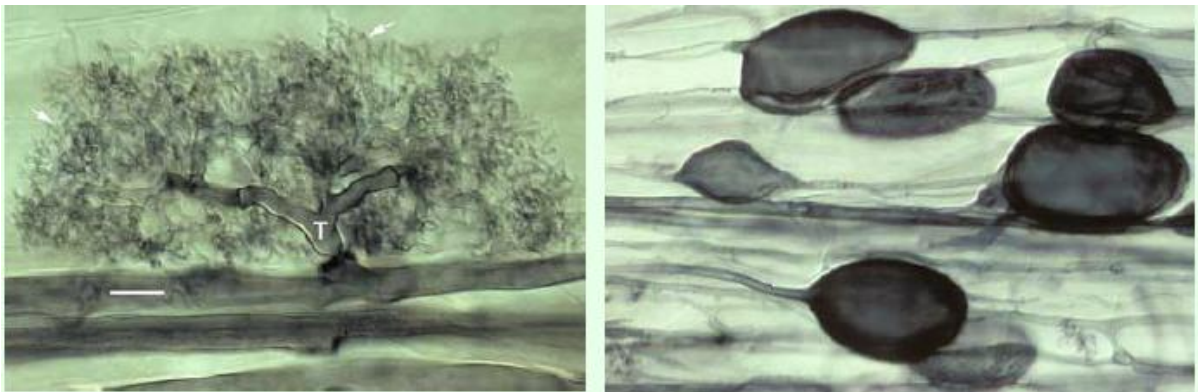
Endomikoriza se razlikuje od ektomikorize po tome što nema gust omotač oko korijena (Novak, 1998.). Takvo korijenje izgleda kao "normalno" s dlačicama i potreban je mikroskop da bi se vidjele sitne hife koje se šire iz korijena u tlo. Hife se šire unutar korijena ali ne probijaju membranu. Ovaj tip mikorize je puno češći od ektomikorize, pa ga nalazimo u simbiozi s više od 90% biljnih vrsta (Novak, 1998.). Endomikoriza se javlja i kod drvenastih i zeljastih biljaka (Slika 13.). Endomikorize imaju važnu ulogu u jačanju biljke, rastu i prinosu jer povećavaju opskrbu fosfora u biljci domaćinu te ujedno povećavaju i otpornost na stres i bolesti. Najčešći i najvažniji tip endomikorize je arbuskularna mikoriza (AM) ili vezikularno - arbuskularna mikoriza (VA). Uspostavljanje arbuskularne mikorize počinje izmjenom signala između gljive i biljke. Nakon toga dolazi do ekspresije gena za simbiozu te grananja hife i korijena. Kad hifa dođe do korijena na vrhu hife formira se apresorij, pomoću kojeg hifa ulazi u korijen sve do unutarnje kore gdje se u stanicama formiraju arbuskuli. Arbuskuli se koriste za razmjenu hranjivih tvari između biljaka i gljive (Novak, 1998.) ili grade strukture za skladištenje organskih tvari – vezikule (Slika 14.) (Smith i Read, 2008.). Vezikule predstavljaju hipertrofirane nitaste tvorevine micelija, vrećastog oblika i nalaze se na vrhu hife (Smith i Read, 2008.). Samo 80% vezikularno-arbuskularnih mikoriznih gljiva tvore vezikule (Peterson i sur., 2004.). One mogu biti intra ili intercelularno, a predstavljaju „organe“ za skladištenje rezervne hrane (Cayrol, 1991.).



Slika 13. Endomikorizna gljiva u stanici domaćina

<http://www.pmf.ni.ac.rs>

Praktična primjena vezikularno – arbuskularne mikorize može imati posebno značenje pri uzgoju povrća iz presadnica, pri uzgoju u zaštićenom prostoru, kod mikropropagacije, a indirektno i za zaštitu povrća (Novak, 1998.). Ovaj tip mikorize je posebno važan za povrtnu kulturu, jer je većina povrtnih vrsta sposobna uspostaviti takav tip mikorize, osim vrsta koje pripadaju porodicama *Brassicaceae* i *Chenopodiaceae* (Novak, 1998.). Vezikularno-arbuskularne mikorizne gljive imaju veliki potencijal za održivu poljoprivredu (Novak, 1998.). Da bi se uzgojile arbuskularne mikorizne gljive potrebna je inokulacija arbuskularnih mikoriznih gljiva s biljkama domaćinima. Kao gljivični vezikularno-arbuskularne mikorizni inokulum mogu se koristiti spore prikupljene iz tla. Međutim spore u tlu nisu uvijek aktivne za kolonizaciju biljaka. Kao inokulum za uspostavu ciljane mikorize najčešće se koriste endomikorizne gljive rodova: *Glomus*, *Gigaspora*, *Scutelospora*, *Acaulospora*, *Sklerocystis* i *Entrophosphora* (Schenk i Perez, 1988.).



Slika 14. Prikaz arbuskula (lijevo) i vezikula (desno) vrste *Glomus* u stanicama kore korijena

<http://www.pmf.ni.ac.rs>

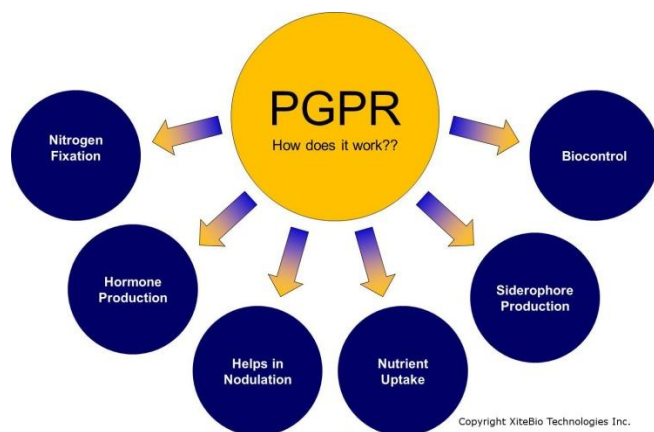
### 3.3.1.3. Ektoendomikoriza

Ektoendomikoriza predstavlja prijelazni tip mikoriza kod kojeg hife micelija obavijaju korijenje izvana, ali jednim djelom prodiru u stanice korijenja. To su specifične mikorize koje nisu toliko česte u prirodi kao ektomikorize i endomikorize (Novak, 1998.).

U zajednici sa mikoriznim korijenima i mikoriznim gljivama žive bakterije (Mycorrhiza helper bacteria) koje poboljšavaju njezino funkcioniranje (Garbaye, 1994; Frey-Klett i sur., 2007.). Ove bakterije predstavljaju kozmopolitsku grupu mikroorganizama značajnu za mikoriznu simbiozu. Pretpostavlja se da nisu samo pojedinačne vrste, već mikrobne zajednice, evoluirale da žive u bliskoj zajednici s mikoriznim gljivama. Ove bakterije pripadaju taksonomski raznolikim grupama bakterija i prisutne su na različitim staništima (Tarkka i Frey-Klett, 2008.). Pretpostavlja se da ove bakterije pomažu na slijedeće načine: pospješuju klijanje gljivnih propagula svojim eksudatima, pospješuju rast micelija, pomažu u prepoznavanju domaćina i povećavaju osjetljivost korijena kroz kontroliranu produkciju enzima koji vrše digestiju staničnog zida, omogućavajući povećano prodiranje hifa gljiva u korijen i olakšavajući njihovo širenje unutar tkiva korijena što bi moglo potencijalno da vodi do povećane mikorizacije (Garbaye, 1994; Brule i sur., 2001; Frey-Klett i sur., 2007; Tarkka i Frey-Klett, 2008.). Bakterije koje pomažu mikorizi također pospješuju funkcioniranje mikorizne simbioze kroz fiksaciju atmosferskog dušika, mobilizaciju mineralnih hraniva i zaštitu biljaka od patogena (Tarkka i Frey-Klett, 2008.).

## 4. NAČINI PRIMJENE KORISNIH MIKROORGANIZAMA RIZOSFERE

Poznati su mehanizmi primjene korisnih mikroorganizama rizosfere odnosno bakterija koje potiču rast biljaka koje mogu dovesti do zdravijih biljaka i boljih prinosa:



Slika 15. Načini primjene PGPR

<http://blog.xitebio.ca/6-ways-bacteria-promote-healthier-plants/#.Uh9ibftTZRU>

### 4.1. Biološka fiksacija dušika

Biološka fiksacija dušika igra glavnu ulogu u održivosti poljoprivrede i procjeni rizobne raznolikosti te značajno doprinosi bioraznolikosti tla mikroorganizama (Alberon i sur., 2005.). Bakterije koje potiču rast biljaka fiksiraju dušik u rizosferi neleguminoznih biljaka bez direktnog kontakta s biljkom i nazivaju se slobodni fiksatori dušika (Glick i sur., 1999.). Slobodni fiksatori dušika pripadaju rodovima *Azotobacter*, *Beijerinckia*, *Derxia*, *Azoarcus* (Reinhold-Hurek i sur., 1993.), *Azospirillum* (Bashan i de- Bashan, 2010.), *Burkholderia* (Estrada de los Santos i sur., 2001.), *Gluconacetobacter* (Fuentes-Ramírez i sur., 2001.) i *Pseudomonas* (Mirza i sur., 2006.). Slobodni fiksatori dušika mogu pozitivno utjecati na rast mnogih neleguminoznih biljaka kao što je to kod rotkve (Antoun i sur., 1998.), riže (Mirza i sur., 2006.), kukuruza (Hajnal, 2010.) ali i leguminoznih biljaka, primjerice crvene djeteline (Stamenov, 2009.). Na taj način biljne kulture se mogu uzgajati s manjom upotrebom kemijskih gnojiva (Bhattacharjee i sur., 2008.). Endofitni mikroorganizmi koji kolonizuju unutrašnje biljno tkivo korijena, stabljike ili lista, su također sposobni fiksirati

dušik i na taj način pozitivno utjecati na rast biljke (James i Olivares, 1997.). Mikroorganizmi koji sudjeluju u procesu simbiozne fiksacije dušika, bakterije iz rodova *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Sinorizobium*, *Mesorhizobium*, *Allorizobium* i *Azorhizobium* prodiru u korijen ili stabljiku leguminoznih biljaka, formirajući kvržice (Gage, 2004; Wang i sur., 2010.).

Složen proces nodulacije zahtijeva mnoge hormone i enzime koje proizvode mikrobi tla, a ne samo *Rhizobium* vrsta (Saharan, 2011.). Primjena bakterija koje potiču rast biljaka povećava nodulaciju i fiksaciju dušika kod soje (*Glycine max* (L.) Merr.) (Zhang i sur., 1999.). Dakle, utvrđeno je da je primjena preparata koji sadrže bakterije koje potiču rast biljaka utjecala na povećanje nodulacije, fiksaciju dušika, rast i prinos usjeva biljaka (Saharan, 2011.).

#### 4.2. Proizvodnja biljnih hormona

Bakterije koje potiču rast biljaka sintetiziraju i izdvajaju fitohormone koji se nazivaju hormoni biljnog rasta. Fitohormoni su organske tvari koje u vrlo malim koncentracijama utječu na sve biokemijske i fiziološke procese u biljci (Fuentes-Ramírez i Caballero-Mellado, 2006.). Biljke se opskrbljuju hormonima na dva načina: endogeno; proizvodnjom od vlastitog tkiva i egzogeno; hormonima koji su generirani od strane bakterija koje potiču rast biljaka (Baca i Elmerich, 2007.). Bakterije koje potiču rast biljaka produciraju auksine (IAA), gibereline i citokinine koji mogu stimulirati rast biljke (Bottini i sur., 2004; Spaepen i sur., 2008.). Produkcija fitohormona bakterijama koje potiču rast biljaka smatra se jednim od najvažnijih mehanizama kojim oni utječu na rast biljaka (Spaepen i sur., 2007.). Veliki broj vrsta gljiva i bakterija može proizvoditi fitohormone (Tsavkelova i sur., 2006.). Fiziološki najaktivniji fitohormon u biljkama je indol-octena kiselina, koja je odgovorna za stimulaciju izduživanja stanica, njihovu diobu i diferencijaciju (Salisbury, 1994.). Glick i sur. (1999.) i Kumar i sur. (2002.) su utvrdili da bakterije koje potiču rast biljaka proizvode indol-octenu kiselinu i druge metabolički aktivne tvari i na taj način dolazi do povećanja dužine korijena, visine nadzemnog dijela biljke i njenog prinosa. Od bakterija koje potiču rast biljaka koje proizvode indol-octenu kiselinu bakterije roda *Azospirillum* najviše su istraživane (Dobbelaere i sur., 1999.). 80 % bakterija izoliranih iz rizosfere može sintetizirati indol-octenu kiselinu (Mrkovački i Bjelić, 2011.).

Hormoni interakcijom sa specifičnim ciljnim tkivima uzrokuju fiziološke reakcije, kao što su rast ili sazrijevanje ploda (Saharan i Nehra, 2011.). Svaka reakcija je rezultat dva ili više hormona koji djeluju zajedno.

#### 4.3. Poboljšanje hranjivih tvari

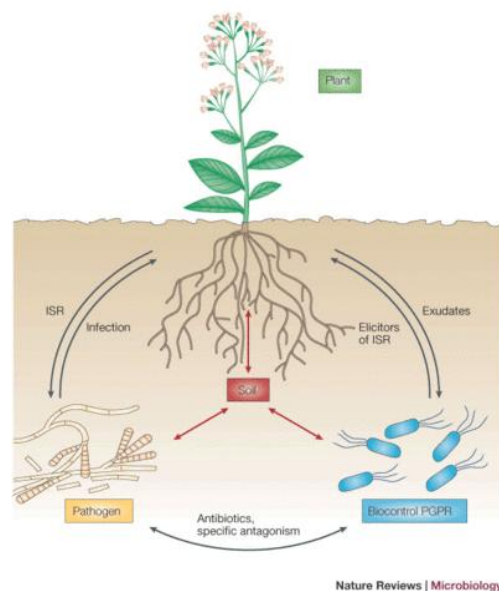
Bakterije koje potiču rast biljaka mogu poboljšati dostupnost hranjivih tvari u tlu i poticati biljke da učinkovitije koriste hranjive tvari. Vlaga u zemljištu također utječe na kolonizaciju rizosfere s bakterijama koje potiču rast biljaka (Mrkovački i Bijelić, 2011.). Također je uočeno da je maksimalno povećanje klijanja i prinosa najčešće bilo u biljaka bakteriziranih s bakterijama koje potiču rast biljaka sojevima izoliranih iz rizosfere biljke domaćina. Pokazano je da je efikasnost inokulacije veća primjenom „homolognih” sojeva bakterija tj. sojevima koji su izolirani s biljne vrste koja će se inokulirati (Mrkovački i sur. 2003.). Također bakterije koje potiču rast biljaka mogu povećati dostupnost drugih hranjivih tvari kao što su fosfati, sumpor, željezo i bakar.

#### 4.4. Proizvodnja siderofora

Siderofori su prirodni spojevi koje stvaraju mikroorganizmi sa svrhom prijenosa željeza iz okoline u stanicu. Siderofori su također i spojevi koji se vežu za željezo u tlu. Specifični membranski receptori gram-negativnih i gram-pozitivnih bakterija procesom aktivnog transporta kroz membranu prepoznaju ne siderofore željeza (Boukhalfa i Crumbliss., 2002.). Siderofori sadrže kelate željeznog iona s visokim afinitetom, omogućujući njegovu stabilnost i izdvajanje minerala iz većine organskih kompleksa (Wandersman i Delepelaire, 2004.). Važnost siderofora usko je povezana s željezom, koji je bitan element za različite biološke procese (Crisa i Walsh, 2012.). Proizvodnja siderofora daje konkurentne prednosti bakterijama koje promiču rast biljaka jer mogu kolonizirati korijenje, uključujući druge mikroorganizme iz ekološke niše (Haas i Defago, 2005.). Proizvodnja siderofora u tlu igra glavnu ulogu u određivanju sposobnosti različitih mikroorganizama na poticanje rast i razvoja biljaka.

#### 4.5. Biofertilizatori i biokontrolni agensi

Praktična primjena bakterija koje promiču rast je moguća u poljoprivredi u obliku biofertilizatora ili biokontrole biljnih patogena. Biofertilizatori su preparati koji sadrže odabrane kulture mikroorganizama. Koriste se za inokulaciju sjemena i rasada ili se unose u zemljište kako bi se intenzivirali određeni mikrobiološki procesi kojima se povećava sadržaj pristupačnih hranjiva za biljku (Jarak i Đurić 2008; Mrkovački i sur., 2012b.). U biofertilizatore ubrajamo biofertilizatore koji poboljšavaju fiksaciju dušika, slobodne i asocijativne dušične fiksatore (*Azotobacter*), cijanobakterije, te biofertilizatori koji poboljšavaju opskrbu biljaka fosforom (*Bacillus*, *Penicillium*, *Aspergillus*, *Pseudomonas*). Pozitivan efekt na prinos i opskrba biljaka dušikom i fosforom postignut je u proizvodnji pšenice, riže, kukuruza i drugih ratarskih i povrtlarskih biljnih vrsta, primjenom višestrukih preparata za inokulaciju koji su sadržavali smjesu fiksatora dušika i fosfomineralizatora i taj efekt bio je veći nego u slučaju njihove pojedinačne primjene (Bashan, 1998; Govedarica i sur., 1999.). Primjenom biofertilizatora koji sadrže bakterije koje potiču rast biljaka smanjuje se upotreba skupih dušičnih gnojiva, omogućava se biljci lakše usvajanje fosfora, zatim se utječe na pravac i dinamiku mikrobioloških procesa koji utječu na održavanje i povećanje plodnosti zemljišta (Mrkovački i sur., 2012.).



Slika 16. Interakcija između biokontrole PGPR, biljke, patogena i tla  
[http://microbewiki.kenyon.edu/index.php/Plant\\_Growth\\_Promoting\\_Bacteria](http://microbewiki.kenyon.edu/index.php/Plant_Growth_Promoting_Bacteria)

Pod pojmom biokontrolni agensi smatra se upotreba mikroorganizama za suzbijanje bolesti i time se nastoji poboljšati cjelokupno zdravlje biljke (Handelsman i Stabb, 1996.). Omogućavanje da se mikroorganizmima kolonizira korijenje biljaka domaćina može biti ekološka alternativa skupim pesticidima u borbi protiv korova, kao i gljivične i bakterijske infekcije. Bakterije koje potiču rast biljaka su autohtoni na tlo i biljke u rizosferi te stoga imaju važnu ulogu u biokontroli biljnih patogena (Slika 16.). Isto tako mogu suzbiti široki spektar bolesti uzrokovane bakterijama, gljivicama i nematodama. Bakterije koje potiču rast biljaka pružaju i zaštitu od virusnih bolesti. Neke od rizobakterija također možemo koristiti i u integriranoj biljnoj proizvodnji. Veća primjena bakterija koje promiču rast biljaka u poljoprivredi je moguća zbog biokontrole biljnih štetnika i biofertilizacije (Siddiqui, 2006.).

#### 4.6. Značaj primjene rizobakterija u biljnoj proizvodnji

Razvojem metoda u mikrobiologiji povećava se i mogućnost primijene većeg broja rizobakterija u biljnoj proizvodnji. Tako je sve prisutnija primjena mikrobioloških preparata za bakterizaciju koje sadrže rizobakterije kao dopuna ili zamjena mineralnim gnojivima. Njihovom primjenom moguće je smanjiti određene količine mineralnih gnojiva što se odražava na ekološke i ekonomske pokazatelje u biljnoj proizvodnji. Također ovi preparati mogu se koristiti za revitalizaciju zemljišta (Jarak i sur., 2008.). Preparati za bakterizaciju koji sadrže bakterije koje potiču rast biljaka koriste se bakterije iste vrste s većim brojem sojeva ili kombinacija mikroorganizama koji žive u korisnim zajednicama. Neki sojevi bakterija izravno reguliraju fiziologiju biljaka, dok drugi povećavaju raspoloživost minerala i na taj način nastoje povećati rast.

Efekt primjene mikroorganizama u biljnoj proizvodnji ovisi o biljnoj vrsti, vrsti mikroorganizama, količini i vrsti gnojiva, vremenu i mjestu uzorkovanja. Primjenom bakterija u biljnoj proizvodnji povećava se broj i enzimatska aktivnost mikroorganizama što povećava proizvodnu sposobnost zemljišta (Govedarica, 1986; Cvijanović, 2002.).



## 5. ZAKLJUČAK

Rizosfera je zona tla uz korijen, koju naseljavaju brojni mikroorganizmi koji okružuju površinu korijena i površinski međuprostor. Mikroorganizmi rizosfere su pod direktnim utjecajem korijenskih izlučevina i sjemena stoga dolazi do simbioze između mikroorganizama i biljke. Zbog povoljnih uvjeta za razvoj u rizosferi je broj mikroorganizama i do sto puta veći u odnosu na okolno tlo. U rizosferi tla najviše su zastupljene bakterije iz rodova *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Agrobacterium*, *Arthrobacter*, *Azospirillum* i *Rhizobium*, a u anaerobnim uvjetima *Desulfovibrio* i *Clostridium*. Brojni mikroorganizmi izražavaju pozitivan efekt na biljku uključujući fiksatore dušika, endomikorizne i ektomikorizne gljive, fosfomobilizatore i gljive. Pošto su u rizosferi bakterije najbrojnije, smatra se da one u najvećoj mjeri utječu na fiziologiju same biljke. Slobodni fiksatori dušika mogu pozitivno utjecati na rast mnogih neleguminoznih biljaka kao što je to zastupljeno kod rotkve, riže, kukuruza ali i leguminoznih, primjerice crvene djeteline. Na taj način biljne kulture se mogu uzgajati sa manjom upotrebom kemijskih gnojiva. Bakterije koje promiču rast fiksiraju atmosferski dušik u rizosferi neleguminoznih biljaka bez direktnog kontakta sa biljkom. Primjenom bakterija koje potiču rast biljaka smanjuje se mogućnost toksikacije zemljišta i podzemnih voda, povećava se sadržaj organske tvari zemljišta povećanjem brojnosti i aktivnosti mikroorganizama u rizosferi kultiviranih biljaka.

## 6. POPIS LITERATURE

Rad iz časopisa:

1. Antoun, H., Prévost, D. (2005.): Ecology of plant growth promoting rhizobacteria. Z. A. Siddiqui (ed.), PGPR: Biocontrol and Biofertilization 1–38.
2. Antoun, H., Beauchamp, C.J., Goussard, N., Chabot, R., Lalande, R., (1998.) : Potential of *Rhizobium* and *Bradyrhizobium* species as plant growth promoting rhizobacteria on non-legumes: Effect on radishes (*Raphanus sativus* L). Plant and Soil, 204 (Suppl 1):57–67.
3. Ashbolt, N. J., Inkerman, P.A., (1990.): Acetic acid bacterial biota of the pink sugarcane mealy bug, *Saccharococcus sacchari*, and its environs. Applied and Environmental Microbiology, 56 (Suppl 3): 707–712.
4. Baca, B.E., Elmerich, C. (2007.): Microbial production of plant hormones. In: Elmerich C, Newton WE (eds) Associative and endophytic nitrogen-fixing bacteria and cyanobacterial associations. Springer, Dordrecht, pp 113–143.
5. Barea, J. M., Pozo, M. J., Rosario Azco´n and Concepcio´n Azco´n-Aguilar (2005.): Microbial co-operation in the rhizosphere, Journal of Experimental Botany, Vol. 56, No. 417, pp. 1761–1778, July 2005
6. Bashan, Y., de-Bashan, L.E, (2002a.): Reduction of bacterial speck (*Pseudomonas syringae* pv. tomato) of tomato by combined treatments of plant growth-promoting bacterium, *Azospirillum brasilense*, streptomycin sulfate, and chemothermal seed treatment. European Journal of Plant Pathology, 108: 821-829.
7. Bashan, Y., Holguin, G. (1998): Proposal for the division of plantgrowth-promoting rhizobacteria into two classifications: biocontrol-PGPB (Plant Growth-Promoting Bacteria) andPGPB. Soil Biol. Biochem. 30: 1225-1228.
8. Beijerinck, M. M. (1898.): Uber die Arten der Essigbakterien. Zentralbl. Bakteriol. Parasitenkd. Infektionskr. Hyg. Abt. II 4: 209-216.
9. Beijerinck, M.W. (1901.): ueber oligonitrophile Mikroben. Zentralbl.Bakteriol. Parasitenkd. Infektionskr. Hyg. Abt II 7: 561-582.

10. Beese, F., Hartman, A., Beck, T., Rackwitz, R., & Zelles, L. (1994.): Microbial community structure and activity in agricultural soils under different management. *Z. Pflanz. Bodenk.* 157, 187-195.
11. Bhattacharjee, S., Lee, L-Y., Oltmanns, H., Cao, H., Veena, Cuperus, J., Gelvin, S. B. (2008.): AtImpa-4, an Arabidopsis importin  $\alpha$  isoform, is preferentially involved in Agrobacterium-mediated plant transformation. *Plant Cell* 20: 2661–2680.
12. Bo, L., Gumpertz, M. L., Shuijin, H., & Ristaino, J. B. (2007.): Long-term effects of organic and synthetic soil fertility amendments on soil microbial communities and the development of Southern blight. *Soil Biology and Biochemistry*, 39(9), 2302-2316.
13. Bottini, R., Cassan, F., Picolli, P. (2004.): Gibberellin production by bacteria and its involvement in plant growth promotion. *Appl Microbiol Biotechnol.* 2004;65:497–503.
14. Boukhalfa, H. And Crumbliss A.L. (2002.): Chemical aspects of siderophore mediated iron transport. *Bio. Metals* 15:325-339.
15. Brundrett, M., (2009.): Mycorrhizas in Natural Ecosystems. *Advances in ecological research* Vol 21. pp 171-313.
16. Burd, G., Dixon, D. G., Glick, B. R. (2000.): Plant growth promoting bacteria that decrease heavy metal toxicity in plants. *Can. J. Microbiol.* 46: 237-245.
17. Cayrol, J. C. (1991.): Propriétés nématicides des endomycorhizes à vésicules et arbuscules P.H.M. *Revue Horticulture* 321, 33-42.
18. Cross, A.F. and Schlesinger, W.H. (1995): A literature review and evaluation of the Hedley fractionation: Applications to the biogeochemical cycle of phosphorus in natural ecosystems. *Geoderma*, 64, 197-214.
19. Crosa, J. H. And Walsh C. T. (2002.): Genetics and assembly line enzymology of siderophore biosynthesis in bacteria. *Microbiol Mol. Biol. Rev* 66, 223-249.
20. Cvijanović G. (2002): Utjecaj diazotrofa na prinose i mikrobiološku aktivnost u tlu kod kukuruza, pšenice i soje. Doktorska disertacija, Poljoprivredni fakultet Novi sad,

21. Dekhil, S. B., Cahill, M., Stackebrandt, E., Li, S., (1997.): Transfer of *Conglomeromonas largomobilis* subsp. *largomobilis* to the genus *Azospirillum* as *Azospirillum argomobile* comb. nov., and elevation of *Conglomeromonas largomobilis* subsp. *parooensis* to the new type species of *Conglomeromonas*, *Conglomeromonas parooensis* sp. nov. *Systematic and Applied Microbiology*,20: 72-77.
22. Dobereiner, J. (1988. ): Isolation and identification of root associated diazotrophs. *Plant and soil*. 110-207.
23. Dobbelaere, S., Croonenborghs, A., Thys, A., Vande Broek, A., Vanderleyden, J. (1999): Phytostimulatory effect of *Azospirillum brasilense* wild type and mutant strains altered in IAA production on wheat, *Plant Soil*, 212 155–164.
24. Dobbelaere, S., Vanderleyden, J., Okon, Y., (2003.): Plant growth promoting effects of diazotrophs in the rhizosphere. *Crit. Rev. Plant Sci*. 22:107-149.
25. Eckert, B., Weber, O. B., Kirchof, G., Halbritter, A., Stoffels, M., Hartmann, A. (2001.): *Azospirillum doebereineriae* sp. nov., a nitrogen-fixing bacterium associated with the C4-grass *Miscanthus*. *International Journal of Systematic Evolutionary Microbiology*,51 (Suppl 1): 17-26.
26. Estrada-de los Santos, P., Bustillos-Cristales, R. and Caballero-Mellado, J. (2001.). *Burkholderia*, a genus rich in plant-associated nitrogen fixers with wide environmental and geographic distribution. *Applied and Environmental Microbiology* 67:2790-2798.
27. Fox, J. E., Gullledge, J., Engelhaupt, E., Burow, M. E., McLachlan, J. A. (2007.): Pesticides reduce symbiotic efficiency of nitrogen-fixing rhizobia and host plants. *Proceedings of the National Academy of Science of the United State of America* 104: 10282-10287.
28. Frey-Klett, P., Garbaye, J., Tarkka, M. (2007.:) The mycorrhiza helper bacteria revisited. *New Phytol* 176:22–36.
29. Fuentes-Ramírez, L. E., Bustillos-Cristales, R., Tapia-Hernández, A., Jiménez-Salgado, T., Wang, E. T., Martínez-Romero, E. & Caballero-Mellado, J. (2001). Novel nitrogen-fixing acetic acid bacteria, *Gluconacetobacter johannae* sp. nov. and *Gluconacetobacter azotocaptans* sp. nov., associated with coffee plants. *Int J Syst Evol Microbiol* 51, 1305–1314.

30. Fuentes-Ramírez, L. E., Caballero-Mellado, J. (2006.): Bacterial biofertilizers. In: Siddiqui ZA, editor. PGPR: biocontrol and biofertilization. Netherlands: Springer; 2006. pp. 143–172.
31. Gage, D. J. (2004.): Infection and invasion of roots by symbiotic, nitrogen-fixing rhizobia during nodulation of temperate legumes. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 68: 280–300.
32. Gandora, V., Gupta, R. D., Bhardwaj, K. K. R. (1998.): Abundance of *Azotobacter* in great soil groups of North-West Himalayas. *Journal of the Indian Society of Soil Science* 46(3): 379–383.
33. Gholami, A., Shahsavani, S., S. Nezarat (2009.): The effect of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on germination, seedling growth and yield of maize. *Int J Bio Life Sci.* 1(1): 35-38.
34. Garbaye, J. (1994.): Mycorrhiza helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. *New Phytol* 128: 197–210.
35. Gillis, M., Kersters, K., Hoste, B., Janssens, D., Kroppenstedt, R.M., Stephan, M. P., Teixeira, K. R. S., Dobereiner, J., De Ley, J. (1989.): *Acetobacter diazotrophicus* sp. nov., a nitrogen fixing acetic acid bacterium associated with sugarcane. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 39: 361–364.
36. Glick, B. R., Patten, C. L., Holguin, G., Penrose, D. M. (1999.): Biochemical and genetic mechanisms used by plant growth-promoting bacteria. Imperial College Press, London, UK
37. Hajnal-Jafari T. (2010.): Uticaj inokulacije na prinose i mikrobiološku aktivnost u zemljištu pod usevom kukuruza. Doktorska disertacija. Poljoprivredni fakultet, Novi Sad.
38. Haas D. And Defago G. (2005.): Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads. *Nat. Rev. Microbiol.* 3, 307-319.
39. Hiltner, L. (1904.): Über neuere erfahrungen und probleme auf dem gebiet der boden bakteriologie und unter besonderer berucksichtigung der grundung und branche. *Arb. Deut. Landw. Ges.* 98: 59-78.

40. Howard, J. B., Rees, D.C. (1996.): Structural basis of biological nitrogen fixation. *Chem. Rev.*, 96: 2965-2982.
41. Hu, S., van Bruggen, A. H. C., & Grünwald, N. J. (1999.): Dynamics of bacterial populations in relation to carbon availability in a residue-amended soil. *Appl. Soil Ecol.* 13, 21-30.
42. James, E. K., Reis, V.M., Olivares, F. L., Baldani, J.I., Dobereiner, J. (1994.): Infection of sugar cane by the nitrogen-fixing bacterium *Acetobacter diazotrophus*. *Journal of experimental botany* 45, 757-66.
43. Jarak, M., Milošević N., Milić, V., Mrkovački N., Đurić, S., Marinković J. (2005.): Mikrobiološka aktivnost – pokazatelj plodnosti i degradacije zemljišta, ekonomika poljoprivrede, 4.
44. Jarak, M., Protić, R. i Čolo, J. (2006.): Response of wheat to Azotobacter-actinomycetes inoculation and nitrogen fertilizers. *Romanian Agricult. Research*, 23, 37-41, 2006.
45. Jarak, M., Jevic, M., Durie, S., (2008.): Zastupljenost končastih gljiva i Aktinomiceta u rizosferi pšenice gajene na zemljištu različite sabijenosti. *Traktori i pogonske mašine*, Vol.13.No.2.p.99-103.
46. Johansson, J. F., Paul, L. R., Finlay, R. D. (2004.): Microbial interaction in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture, *FEMS Microbiol. Ecol.* 48: 1-13.
47. Jug, D., Blažinkov, M., Redžepović, S., Jug, I., Stipešević, B. (2005.): Utjecaj različitih varijanata obrade tla na nodulaciju i prinos soje. *Poljoprivreda* 11 (2): 38-43
48. Kanižai G., Milaković, Z., Šeput, M., Bukvić, Ž., Kralik, D. (2007.): Učinak bakterizacije sjemena lucerne (*Medicago sativa L.*) na komponente prinosa u ekološkom uzgoju. *Faculty of Agriculture, Cereal Research Communications* 36: 587-590.
49. Katanić M., Orlović S., Galić Z., Kovačević B., Kraigher H. (2009.): Mycorrhization of poplars (*Populus sp.*). *Topola* 183/184: 95-113.
50. Khammas, K. M., Ageron, E., Grimont, P. A., Kaiser, P. (1989.): *Azospirillum irakense* sp. nov., a nitrogen-fixing bacterium associated with rice roots and rhizosphere soil. *Research in Microbiology*, 140 (Suppl 9): 679-693.

51. Khan, A. G. (2005.): Role of soil microbes in the rhizosphere of plants growing on trace metal contaminated soils in phytoremediation. *J. Trace Elem. Med. Biol.* 18: 355-364.
52. Kloepper, J. W., Schroth, M. N. (1978.): Plant growth promoting rhizobacteria on radishes. In: Angers (Ed.) *Proceedings of the Fourth International Conference on Plant Pathogenic Bacteria*. Gibert-Clarey Tours 879-882.
53. Kumar, N.R., Arasu, V.T., Gunasekaran, P., (2002.): Genotyping of antifungal compounds producing plant growth-promoting rhizobacteria, *Pseudomonas fluorescens*. *Current Science*, 82 (Suppl 12): 1465-1466.
54. Liang, B. C., McConkey, B. G., Schoenau, J., Curtin, D., Campbell, C. A., Moulin, A. P., & Lafond, G. P. (2003.): Effect of tillage and crop rotations on the light fraction organic carbon and carbon mineralization in Chernozemic soils of Saskatchewan. *Canadian Journal of Soil Science*, 83(1), 65-72.
55. Magalhães, F.M., Baldani, J.I., Souto, S.M., Kuykendall, Jr., Döbereiner, J.A., (1983.): New acid-tolerant *Azospirillum* species. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 55 (Suppl 4): 417-430.
56. Martyniuk, S., Martyniuk M. (2003.): Occurrence of *Azotobacter* Spp. in Some Polish Soils". *Polish Journal of Environmental Studies* 12 (3): 371–374.
57. Mehnaz, S., Weselowski, B., Lazarovits, G., (2007.): *Azospirillum canadense* sp. nov., a nitrogen-fixing bacterium isolated from corn rhizosphere. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 57: 620-624.
58. Migula, Š. (1894.): *Über Ein Neues sustav der Bakterien*. *Arb. Bakteriolog. Inst. Karlsruhe* 1: 235-238.
59. Milošević, N., Govedarica, M., Jarak, M. (2000.): Mikrobiološka svojstva zemljišta oglednog polja Rimski šančevi. *Zb. Radova, Naučni institut za ratarstvo i povrtarstvo, Novi Sad*, 33: 13-20.
60. Mirza, S., Muthana, M., Fairburn, B., Slack, L. K., Hopkinson, K., Pockley, A. G. (2006.): The stress protein gp96 is not an activator of resting rat bone marrow-derived dendritic cells, but is a co-stimulator and activator of CD-3+ T cells. *Cells stres & Chaperones* 11:364-378.

61. Mosse, B. (1975.): Specificity in VA mycorrhizas. In Endomycorrhizas, ed. F.E. Sanders, .Mosse, and P.B.Tinker, pp. 469-484. Academic Press N.Y.
62. Mrkovački, N., Čačić, N., Kovačev, L., Mezei S. (2002.): Respose of sugar beet to inoculation with *A. chroococcum* in field trials. *Agrochemica*, XLVI, 1-2, 18-26.
63. Mrkovački, N., Bjelić, D. (2011.): Rizobakterije koje promovišu biljni rast (PGPR)i njihov efekat na kukuruz, Institut za ratarstvo i povrtarstvo, Maksima Gorkog 30, 21000 Novi Sad, Srbija. *Ratar. Povrt. / Field Veg. Crop Res.* 48: 305-312.
64. Mrkovački, N., Jarak, M., Đalović, I., Jocković, Đ. (2012b): Značaj i efekat primene PGPR na mikrobiološku aktivnost u rizosferi kukuruza. *Ratar. Povrt. / Field Veg. Crop Res.* 49, 3,335–344.
65. Muthukumarasamy, R., Revathi, G., Vadivelu, M. (2000.): *Acetobacter diazotrophicus*: prospects and potentialities–An overview. In *Recent Advances in Biofertilizer Technology, Society for Promotion & Utilization Resources & Technology*, New Delhi. Edited by Yadav AK, Motsara MR, Ray Chaudhury S, 126–153
66. Mylona, P., Pawlowski, K., Bisseling, T. (1995.): Symbiotic Nitrogen Fixation. *The Plant Cell*. Vol. 7: 869-885. American Society of Plant Physiologists
67. Pan, G., Smith, P., & Pan, W. (2009.): The role of soil organic matter in maintaning the productivity and yield stability of cereals in China. *Agriculture & Ecosystem and Environment*, 129, 344-348.
68. Peterson, R. L., Massicotte, H. B., Melville, L. H. (2004.): *Mycorrhizas: Anatomy and Cell Biology*. Ottawa, NRC Research Press, 173.
69. Peng, G., Wang, H., Zhang, G., Hou, W., Liu, Y., Wang, E.T., Tan, Z. (2006.): *Azospirillum melinis* sp. nov., a group of diazotrophs isolated from tropical molasses grass. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 56 (Suppl 6): 1263-1271.
70. Postgate, J. R. (1982): Biological nitrogen fixation: fundamentals, *Philos. Trans. R. Soc. B* 296: 387–375.
71. Reinhold-Hurek, B., Hurek, T., Gillis, M., Hoste, B., Vancanneyt,M., Kersters, K. & De Ley, J. (1993.): *Azoarcus* gen. nov., nitrogen fixing proteobacteria associated with



- roots of Kallar grass (*Leptochloa fusca* (L.) Kunth) and description of two species *Azoarcus indigenus* sp. nov. and *Azoarcus communis* sp. nov. IntJ Syst Bacteriol 43, 574±584.
72. Reinhold, B., Hurek, T., Fendrik, I., Pot, B., Gillis, M., Kersters, K., Thielemans, S., de Ley, J., (1987.) : *Azospirillum halopraeferens* sp. nov., a nitrogen-fixing organism associated with roots of kallar grass (*Leptochloa fusca* (L) Kunth). International Journal of Systematic Bacteriology, 37: 43-51.
  73. Redžepović, S., Varga, B., Sikora, S., Heneberg, R. (1990.a): Utjecaj tretiranja sjemena mikroelementima i različitim sojevima *Bradyrhizobium japonicum* na prinos zrna soje. Znanstvena praksa u poljoprivrednoj tehnologiji 20: 41.-47.
  74. Redžepović, S., Sikora, S., Sertić, Đ., Manitašević, J., Šoškić, M., Klaić, Ž. (1991.). Utjecaj fungicida i gnojidbe mineralnim dušikom na bakterizaciju i prinos soje. Znan. Prak. Poljop. Tehnol. 21:43-49.
  75. Redžepović S., Čolo, J., Blažinkov, M., Sikora, S., Pecina, M., Duraković, L. (2007.) : Utjecaj biostimulatora rasta i fungicida za tretiranje sjemena soje na učinkovitost simbiotne fiksacije dušika, Sjemenarstvo 24: 3-4.
  76. Salisbury, F.B., (1994.) : The Role of Plant Hormones. In: Plant-Environment Interactions, Wilkinson, R.E. (Ed.). Marcel Dekker, New York, USA., pp: 39-81.
  77. Saharan, BS, Nehra V. (2011.): Plant growth promoting rhizobacteria: a critical review. Life Sci Med Res. 21.
  78. Salisbury, F.B., (1994.): The Role of Plant Hormones. In: Plant-Environment Interactions, Wilkinson, R.E. (Ed.). Marcel Dekker, New York, USA., pp: 39-81.
  79. Sarić, Z., Mrkovački, N., Sarić, M., Milić, V. (1993.): Dynamics of nodulation in some soybean genotypes. In: Current Developments in Soybean Rhizobia Symbiotic Nitrogen Fixation (ed. Dou Xintian), Breeding Soybean with Symbiotic N-fixation. Heilongjiang Science and Technology Publishing House, Harbin, 113-126.
  80. Saravana-Kumar, D., Samiyappan, R. (2007.): ACC deaminase from *Pseudomonas fluorescens* mediated saline resistance in groundnut (*Arachis hypogea*) plants. J Appl Microbial 102:1283–1292.

81. Siddiqui Z. ( 2006. ): PGPR: Prospective Biocontrol Agents of Plant Pathogens. PGPR: Biocontrol and Biofertilization, 111-142.
82. Singh, B. N., & Ram, H. (1987). Seasonal changes in dehydrogenase activity in cultivated pond and virgin soil. *Current Science*, 56(13), 651-654.
83. Singh, B., & Rengel, Z. (2007.): The Role of Crop Residues. In: P. Marschner, Z. Rengel (Eds), *Improving Soil Fertility in Nutrient Cycling in Terrestrial Ecosystem Soil Biology*, 10, 183-214.
84. Singer, A. C. (2006.): Bioremediation and phytoremediation from mechanistic, and ecological perspectives. In *focus on Biotechnology*, 5-21. Dordrecht, Netherlands, Springer
85. Somers, D.J., Isaac, P., and Edwards, K. 2004. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 109: 1105–1114.
86. Shoebitz, M., Ribaudó, C.M., Pardo, M.A., Cantore, M.L., Ciampi, L., Curá, J. A. (2009.) : Plant growth promoting properties of a strain of *Enterobacter ludwigii* isolated from *Lolium perenne* rhizosphere. *Soil Biol Biochem.* 2009;41:1768–1774.
87. Spaepen, S., Vanderleyden, J., Remans, R. (2007.): Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signaling. *FEMS Microbiol Rev.* 2007;31:425–448.
88. Spaepen, S., Dobbelaere, S., Croonenborghs, A., Vanderleyden, J. (2008.): Effects of *Azospirillum brasilense* indole-3-acetic acid production on inoculated wheat plants. *Plant Soil.* 2008;312:15–23.
89. Stamerov, D., Jarak, M. (2009.): Effect of microbial inoculants on the yield of English ryegrass and number and diversity of rhizospheric microorganisms. University of Novi sad. Novi sad. Srbija.
90. Sturz, A.V., Nowak, J. (2000.): Endophytic communities of rhizobacteria and the strategies required to create yield enhancing associations with crops. *Applied Soil Ecology* 15, 183–190.
91. Tarrand, J.J., Krieg, N.R., Döbereiner, J. (1978.): A taxonomic study of the *Spirillum lipoferum* group with description of a new genus, *Azospirillum* gen. nov. and two

- species, *Azospirillum lipoferum* (Beijerinck) comb. nov. and *Azospirillum brasilense* nov. Canadian Journal of Microbiology, 24 (Suppl 8): 967-980.
92. Tarra, M. T., Frey-Klett, P. (2008.): Mycorrhiza helper bacteria. In: Varma A (ed) Mycorrhiza-state of the art, genetics and molecular biology, eco-function, biotechnology, eco-physiology, structure and systematics. Springer, Heidelberg, pp 113-134.
  93. Tejera, N., Lluch, C., Martínez-Toledo, M. V., González-López, J. (2005. ): Isolation and characterization of Azotobacter and Azospirillum strains from the sugarcane rhizosphere". *Plant and Soil* 270 (1–2): 223–232.
  94. Tilak, K. V. B. R., Ranganayaki, N., Pal, K.K., De, R., Saxena, A.K., Nautiyal, C.S., Mittal, S., Tripathi, A.K., Johri, B.N. (2005.): Diversity of plant growth and soil health supporting bacteria. *Current Science*, 89 (Suppl 1): 136-150.
  95. Topol, J. i Kanižai Šarić, G. (2013.): Simbiotska fiksacija dušika u ekološkoj poljoprivrednoj proizvodnji, *Agronomski glasnik*, Vol 75, No. 2-3.
  96. Tsavkelova, E.A., Klimova, S.Y., Cherdyntseva, T.A., Netrusov, A.I. (2006.): Microbial producers of plant growth stimulators and their practical use: a review. *Appl Biochem Micro.* 42:117–126.
  97. Vasilj, V., Redžepović, S., Bogunović, M., Babić, K., Sikora, S. (2007.): mikrobiološke karakteristike različitih tipova tala zapadne hercegovine, *Agronomski fakultet Sveučilišta u Mostaru*
  98. Wang, D. (2010.): A nodule-specific protein secretory pathway required for nitrogen-fixing symbiosis. *Science*. 327:1126–1129.
  99. Wandersmn, C. And Delepelaie, P. (2004.) : Bacterial iron sources from siderophores to hemophores. *Annu Rev. Microbiol* 58, 611-647.
  100. Welbaum, G., Sturz, A. V., Dong, Z., & Nowak, J. (2004.): Fertilizing soil microorganisms to improve productivity of agroecosystems. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 23, 175-193.
  101. Weller, D.M. (1988.): Biological control of soilborne plant pathogens in the rhizosphere with bacteria. *Ann Rev Phytopathol* 26:379–407.
  102. Yazdani, M., Bahmanyar, M. A., Pirdashti, H., & Esmaili, M. A. (2009.) : Effect of phosphate solubilization microorganisms (PSM) and plant growth promoting

- rhizobacteria (PGPR) on yield and yield components of corn (*Zea mays* L.). World Academy of Science, Engineering and Technology, 49, 90-92.
103. Xie, C.H., Yokota, A., (2005.) : *Azospirillum oryzae* sp. nov., a nitrogen-fixing bacterium isolated from the roots of the rice plant *Oryza sativa*. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 55 (Suppl 4): 1435-1438.
  104. Zahir, Z.A., Arshad, M., Frankenberger, W. T. (2004.): Plant growth promoting rhizobacteria: applications and perspectives in agriculture. *Advances in Agronomy* 81, 97–168.
  105. Zhang, F., Shen, J., Li, L., Liu, X. (2004): An overview of rhizosphere processes related with plant nutrition in major cropping systems in China. *Plant Soil* 260: 89–99.

#### KNJIGE:

1. Govedarica, M., Jarak, M. (1995.): *Mikrobiologija zemljišta*, Novi Sad.
2. Killham, K. (1994.): *Soil Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
3. Milaković, Z. (2013.): *Inertna skripta opće mikrobiologije*, Poljoprivredni fakultet u Osijeku
4. Smith, S. E., Read, D. J. (2008.): *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, London.
5. Tate, R.L. (1995.): *Soil microbiology*. John Wiley & sons, Inc. Canada
6. Vukadinović, V. i Vukadinović, V. (2011.): *Ishrana bilja*, Poljoprivredni fakultet u Osijeku

## RAD U ZBORNIKU:

1. Đorđević, S., Govedarica, M., Milošević, N., Jakovljević M. (2000): Uticaj bakterijskeinokulacije na biomasu C, P i aktivnost fosfataza u rizosferi kukuruza. EKO-KONFERENCIJA 2000, Zdravstveno bezbedna hrana, Tematski zbornik I, 359-364.
2. Govedarica, M., Jeličić, Z., Jarak, M., Milošević, N., Stojnić, N., Rašković, D., Pavlović, M. (1999): Uticaj azotofiksatora i fosfomineralizatora na mikrobiološku aktivnost pod usevom kukuruza. Zbornik naučnih radova Instituta PKB Agroekonomik 5, 1, 115-121.
3. Govedarica, M., Jeličić, Z., Jarak, M., Milošević, N., Stojnić, N., Rašković, D., Pavlović, M. (1999): Uticaj azotofiksatora i fosfomineralizatora na mikrobiološku aktivnost pod usevom kukuruza. Zbornik naučnih radova Instituta PKB Agroekonomik 5, 1, 115-121.
4. Đurić, S., Najdenovska, O., Đorđević, S., Mitkova, T., Markoski, M. (2004.): Mikrobiološka aktivnost u rizosfernom zemljištu različitih biljnih vrsta, *Letopis naučnih radova*, Godina 28 (2004), broj 1, 110–115.
5. Hajnal, T., Jeličić, Z., Jarak, M. (2004.): Mikroorganizmi iz ciklusaazota i fosfora u proizvodnji kukuruza. Zbornik naučnih radova, Vol. 10 br. 1 43-53.
6. Milošević, Nada, Govedarica M. (2001a): Mogućnost primene biofertilizatora u proizvodnji ratarskih neleguminoznih biljaka. Zbornik radova, Naučni institut za ratarstvo i povrtarstvo, Novi Sad, sv. 35, 53-65.
7. Milošević, Nada, Govedarica, M. (2001b): Mikrobial inoculants - biofertilizers to replace and/or amend mineral fertilizers? Ist International Symposium Food in the 21st century, November 2001, Subotica, 92-93.
8. Milošević, N., Govedarica, M., Jeličić, Z., Kuzevski J., Krstanović, S. (2004.): Uticaj herbicida na mikrobiološku aktivnost zemljišta pod šećernom repom, sojom i kukuruzom. Zbornik naučnih radova, Vol. 10 br. 1 (2004) 55-64.
9. Mrkovački, N., Milić, V. (2001): Use of *Azotobacter chroococcum* as potentially usefull inagricultural application. *Annals of Microbiology* 51, 2, 145-159.

10. Mrkovački, N., Mezei, S., Čačić, N. (2003.): Dinamika brojnosti *Azotobacter chroococcum* u rizosferi šećerne repe u zavisnosti od mineralne ishrane. Zbornik Matice srpske za prirodnenauke 104: 91-97.
11. Redžepović, S., Sikora, S., Dropulić, D., Šeput, M., Vasilj, Đ., Sertić, Đ., Varga, B. (1990.): Istraživanje efikasnosti nekih sojeva *Bradyrhizobium japonicum* pri različitoj ishrani soje mineralnim dušikom. II jugoslavenski simpozij mikrobne ekologije 16-19, 10 Zagreb, Zbornik radova, pp 131-140.
12. Valpotić, I., Božić, F. (2004.): Imunokompetencija i stres u svinje. Zbornik radova. XI međunarodno savjetovanje Krmiva. Opatija, 145-156.

## 7. SAŽETAK

Rizosfera pruža kompleksnu i dinamičnu mikroklimu gdje korisne bakterije i gljive, u suradnji s korijenom osnivaju jedinstvene zajednice koje imaju značajan potencijal za detoksikaciju štetnih organskih spojeva ali i za druge vrlo bitne procese kao što je primjerice fiksacija atmosferskog dušika. Biološki fiksatori dušika, fosfomobilizatori i mikorize poboljšavaju opskrbu biljke mineralnim tvarima koje su joj potrebne za ostvarivanje boljeg rasta i razvoja i većeg prinosa. Sintezom biljnih hormona dodatno se stimulira biljni rast te tako utječe na otpornost biljaka. Ovi korisni mikroorganizmi mogu djelovati kao prirodna gnojiva, a njihovom upotrebom u poljoprivrednoj proizvodnji se može smanjiti korištenje kemijskih sredstava i na taj način pridonijeti smanjenom onečišćavanju okoliša.

## **8. SUMMARY**

A rhizosphere provides a complex and dynamic microclimate in which useful bacteria and fungi together with the root set up unique communities that have a significant potential for detoxification of harmful organic bonds as well as for other essential processes like the nitrogen fixation. The biological nitrogen-fixing microorganisms, phosphate solubilizing bacteria and mycorrhiza improve supply plants with minerals that are necessary for the achievement of better growth and development and higher yields. The plant growth is additionally stimulated by the plant hormone synthesis and in that way influences the immunity of plants. These useful microorganisms can react as natural compost and by using them in the agricultural production the chemical resources may be reduced and in that way contribute to less polluted environment.



## 9. POPIS SLIKA

Slika 1. Podjela rizosfere.....	2
Slika 2. Stvaranje korijenske kvržice.....	9
Slika 3. Izgled korijenske kvržice na korijenu soje.....	10
Slika 4. Simbioza soje sa bakterijom <i>Bradyrhizobium japonicum</i> .....	12
Slika 5. <i>Azotobacter</i> .....	14
Slika 6. <i>Azospirillum brasilense</i> .....	16
Slika 7. <i>Acetobacter</i> .....	17
Slika 8. <i>Bacillus megaterium</i> .....	19
Slika 9. <i>Bacillus</i> sp.....	20
Slika 10. <i>Pseudomonas fluorescens</i> .....	21
Slika 11. Uzorak korijenja sa mikorizom.....	22
Slika 12. Prikaz formirane ektomikorize.....	23
Slika 13. Endomikorizna gljiva u stanici domaćina.....	24
Slika 14. Prikaz arbuskula (lijevo) i vezikula (desno) vrste <i>Glomus</i> u stanicama kore korijena.....	25
Slika 15. Načini primjene PGPR.....	27
Slika 16. Interakcija između biokontrolne PGPR, biljke, patogena i tlo.....	30

**Pregled korisne mikrobne populacije rizosfere**

Martina Horvat

**Sažetak:**

Rizosfera pruža kompleksnu i dinamičnu mikroklimu gdje korisne bakterije i gljive, u suradnji s korijenom osnivaju jedinstvene zajednice koje imaju značajan potencijal za detoksikaciju štetnih organskih spojeva ali i za druge vrlo bitne procese kao što je primjerice fiksacija atmosferskog dušika. Biološki fiksatori dušika, fosfomobilizatori i mikorize poboljšavaju opskrbu biljke mineralnim tvarima koje su joj potrebne za ostvarivanje boljeg rasta i razvoja i većeg prinosa. Sintezom biljnih hormona dodatno se stimulira biljni rast te tako utječe na otpornost biljaka. Ovi korisni mikroorganizmi mogu djelovati kao prirodna gnojiva, a njihovom upotrebom u poljoprivrednoj proizvodnji se može smanjiti korištenje kemijskih sredstava i na taj način pridonijeti smanjenom onečišćavanju okoliša.

**Rad je izrađen pri:** Poljoprivredni fakultet u Osijeku

**Mentor:** Doc. dr. sc. Gabriella Kanižai Šarić

**Broj stranica:** 48

**Broj grafikona i slika:** 16

**Broj tablica:** 0

**Broj literaturnih navoda:** 123

**Broj priloga:** 0

**Jezik izvornika:** hrvatski

**Ključne riječi:** rizosfera, fiksatori dušika, fosfomobilizatori, mikorize.

**Datum obrane:** 27. 11. 2014.

**Stručno povjerenstvo za obranu:**

1. Prof. dr. sc. Zlata Milaković, predsjednik
2. Doc. dr. sc. Gabriella Kanižai Šarić, voditelj
3. Prof. dr. sc. Irena Jug, član
4. Doc. dr. sc. Irena Rapčan, zamjenski član

**Rad je pohranjen u:** Knjižnica Poljoprivrednog fakulteta u Osijeku, Sveučilište u Osijeku, Kralja Petra Svačića 1d.

**BASIC DOCUMENTATION CARD****Josip Juraj Strossmayer University of Osijek****Faculty of Agriculture Osijek****University Graduate Studies, Plant production, course Ecological agriculture****Graduate thesis****Overview of useful rhizosphere microbial populations**

Martina Horvat

**Abstract:**

A rhizosphere provides a complex and dynamic microclimate in which useful bacteria and fungi together with the root set up unique communities that have a significant potential for detoxification of harmful organic bonds as well as for other essential processes like the nitrogen fixation. The biological nitrogen-fixing microorganisms, phosphate solubilizing bacteria and mycorrhiza improve supply plants with minerals that are necessary for the achievement of better growth and development and higher yields. The plant growth is additionally stimulated by the plant hormone synthesis and in that way influences the immunity of plants. These useful microorganisms can react as natural compost and by using them in the agricultural production the chemical resources may be reduced and in that way contribute to less polluted environment.

**Thesis performed at:** Faculty of Agriculture in Osijek**Mentor:** Doc. dr. sc. Gabriella Kanižai Šarić**Number of pages:** 48**Number of figures:** 16**Number of tables:** 0**Number of references:** 123**Number of appendices:** 0**Original in:** Croatian**Key words:** rhizosphere, nitrogen fixation, fosfomobilization, mycorrhiza.**Thesis defended on date:** 27. 11. 2014.**Reviewers:**

1. Prof. dr. sc. Zlata Milaković, president
2. Doc. dr. sc. Gabriella Kanižai Šarić, supervisor
3. Prof. dr. sc. Irena Jug, member
4. Doc. dr. sc. Irena Rapčan, substitute member

**Thesis deposited at:** Library, Faculty of Agriculture in Osijek, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek, Kralja Petra Svačića 1d.