

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**  
**Katedra fyziologie rostlin**



**Vliv mykorrhizy na fyziologické a výnosové vlastnosti a  
příjem živin u rajčete a póru**

**The effect of mycorrhiza on physiological and yield  
properties and nutrient uptake of tomato and leek plants**

**Marta Kudláčková**

**Praha 2009**

Školitel bakalářské práce: doc. RNDr. Jana Albrechtová, Ph.D.  
Katedra fyziologie rostlin, Přírodovědecká fakulta, Univerzita  
Karlova v Praze  
Botanický ústav AVČR, v.v.i.

Konzultant bakalářské práce: RNDr. Miroslav Vosátka, CSc.  
Botanický ústav AVČR, v.v.i.

*Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně s použitím uvedené literatury  
pod vedením doc. RNDr. Jany Albrechtové, Ph.D. a RNDr. Miroslava Vosátky, CSc.*

*V Praze dne 27. dubna 2009*

*Poděkování:*

*Děkuji své školitelce doc. RNDr. Janě Albrechtové, Ph.D. za odbornou pomoc a vstřícnost, svému konzultantovi RNDr. Miroslavu Vosátkovi, CSc. za cenné připomínky. Dále děkuji Miroslavě Dobišové a Eleně Kozlové za pomoc, celé Katedře fyziologie rostlin PřF UK za vytváření příjemného prostředí a panu Josefu Tomkovi za zapůjčení literatury. V neposlední řadě děkuji rodině a příteli Romanovi za podporu a trpělivost.*

## Seznam použitých zkratk

AM	– arbuskulární mykorhiza nebo arbuskulární mykorhizní
AMT	– transportér pro amonium (ammonium transporter)
GintAMT1	– transportér pro amonium z AM houby <i>Glomus intraradices</i> ( <i>Glomus intraradices</i> ammonium transporter)
GiPT	– transportér pro fosfát z AM houby <i>Glomus intraradices</i> ( <i>Glomus intraradices</i> phosphate transporter)
GvPT	– transportér pro fosfát z AM houby <i>Glomus versiforme</i> ( <i>Glomus versiforme</i> phosphate transporter)
GmosPT	– transportér pro fosfát z AM houby <i>Glomus mosseae</i> ( <i>Glomus mosseae</i> phosphate transporter)
HATS	– vysokoafinitní transportní systémy (high-affinity transport systems)
LePT	– transportér pro fosfát z rajčete ( <i>Lycopersicon esculentum</i> phosphate transporter)
LATS	– nízkoafinitní transportní systémy (low-affinity transport systems)
NRT	– transportéry pro nitrát (nitrate transporter)
Pi	– anion kyseliny fosforečné (inorganic phosphate)
Poly-P	– polyfosfát (polyphosphate)
PR proteiny	– pathogenesis-related proteins
Ri T-DNA	– Root-inducing transferred-DNA

# Obsah

<b>1</b>	<b>Abstrakt.....</b>	<b>5</b>
<b>2</b>	<b>Abstract .....</b>	<b>6</b>
<b>3</b>	<b>Úvod.....</b>	<b>7</b>
<b>4</b>	<b>Rajče a pór v zemědělské rostlinné produkci .....</b>	<b>10</b>
<b>5</b>	<b>Vliv mykorhizní symbiózy na rajče a pór .....</b>	<b>10</b>
5.1	<i>Odolnost vůči abiotickým stresům.....</i>	<i>11</i>
5.1.1	Nedostatek závlahy .....	11
5.1.2	Zasolení .....	11
5.1.3	Těžké kovy .....	12
5.2	<i>Odolnost vůči biotickým stresům.....</i>	<i>15</i>
5.2.1	Patogeny kořenů rostlin.....	15
5.2.2	Patogeny prýtů rostlin .....	17
5.3	<i>Ovlivnění výnosů .....</i>	<i>17</i>
5.3.1	Kvantitativní ovlivnění výnosů .....	17
5.3.2	Kvalitativní ovlivnění výnosů .....	19
<b>6</b>	<b>Příjem minerálních živin .....</b>	<b>20</b>
6.1	<i>Příjem fosforu.....</i>	<i>20</i>
6.1.1	Příjem fosforu kořeny rostlin .....	20
6.1.2	Příjem fosforu prostřednictvím AM houby .....	22
6.2	<i>Příjem dusíku.....</i>	<i>24</i>
6.2.1	Příjem dusíku kořeny rostlin .....	24
6.2.2	Usnadnění příjmu dusíku prostřednictvím AM houby.....	25
<b>7</b>	<b>Závěr.....</b>	<b>27</b>
	<b>Seznam použité literatury .....</b>	<b>29</b>

# 1 Abstrakt

Arbuskulární mykorhizní symbiózu tvoří přibližně 80 % terestrických rostlinných čeledí včetně většiny kulturních plodin. Rostlina poskytuje mykorhizní houbě asimiláty a naopak od ní získává živiny, které houba transportuje prostřednictvím rozsáhlého extraradikálního mycelia z velkého objemu půdy. Ze symbiózy s AM houbami obvykle pro rostlinu plynou i další výhody – zvýšená odolnost vůči patogenům, nedostatku vody a živin, zasolení nebo přítomnosti těžkých kovů v půdě. Funkční existence tohoto přirozeného mutualistického vztahu mezi rostlinami a houbami v zemědělských ekosystémech může snížit množství používaných hnojiv a pesticidů, a tak redukovat jejich negativní vliv na životní prostředí.

Rajče (*Solanum lycopersicum* L.) a pór (*Allium porrum* L.) patří mezi významné druhy zeleniny a o jejich zemědělské produkci bude pojednáno v první části práce. Další část práce je věnována vlivu mykorhizní symbiózy na tyto rostlinné druhy, které jsou závislé na mykorhize. AM houby zlepšují odolnost rajčete vůči řadě půdních patogenů a i některým patogenům prýtu. Mykorhizní rajčata lépe odolávají nedostatku závlahy a zasolení. Rajče i pór v mykorhizní symbióze s AM houbami vykazují zvýšenou toleranci vůči těžkým kovům nebo radionuklidům, které jsou přítomny v půdě, přičemž v některých případech dochází k nárůstu koncentrace těžkých kovů v rostlině, jindy naopak mykorhizní symbióza jejich příjem omezuje. Vhodná kombinace mykorhizních partnerů (rostlina-houba) může vést ke zvýšení výnosů mykorhizních rostlin.

Vliv mykorhizní symbiózy na rostliny často souvisí se zlepšeným příjmem živin prostřednictvím rozsáhlého extraradikálního mycelia AM hub. Proto se v další části této práce soustředím na příjem P a N mykorhizními rostlinami. Mechanismus příjmu anorganického P a N AM houbami a jejich následného přenosu do rostlin je již částečně objasněn. Je popsána řada transportérů, které se uplatňují při získávání P z půdy přímo kořeny rajčat nebo prostřednictvím AM hub. Transportéry pro N zatím přímo z rajčete nebo póru nebyly izolovány. AM houby přijímají N a pravděpodobně i P v organické formě.

Je zřejmé, že při vhodné kombinaci rostlinného kultivaru, houbového izolátu a půdních podmínek může mít mykorhizní symbióza značný přínos v zemědělské produkci rajčete a póru.

## Klíčová slova

mykorhiza, rajče *Solanum lycopersicum* L., pór *Allium porrum* L., *Glomus* sp., abiotický stres, biotický stres, výnos, příjem N, příjem P

## 2 Abstract

Arbuscular mycorrhizal symbiosis is formed with about 80 % of land plant families including most crop species. Plant provides mycorrhizal fungus with carbohydrates and in return plant obtains nutrients that fungus transports via extensive extraradical mycelium from large volume of soil. Symbiosis with AM fungi often brings to plants other benefits – increased resistance to pathogens, drought, deficiency of nutrients, salinity or presence of heavy metals in soil. Functional existence of this natural mutualistic interaction between plants and fungi in agroecosystems can reduce amount fertilizers and pesticides applied and it can lead to reduction of their negative effect on environment.

Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) and leek (*Allium porrum* L.) belong to important vegetable species and the first part of this review discusses their agricultural production. The next part is focused on the effect of mycorrhizal symbiosis on these plant species that are mycorrhiza-dependent. AM fungi improve resistance of tomato plants to many soil pathogens and to some shoot pathogens. Mycorrhizal tomato plants exhibit an improved tolerance to drought and salinity. Tomato and leek in mycorrhizal symbiosis with AM fungi exhibit increased tolerance to heavy metals or radionuclides in soil, in some cases concentration of heavy metals in plant enhances whereas in other cases mycorrhiza decreases an uptake of heavy metals. Suitable combination of mycorrhizal partners (plant-fungus) can lead to increased yield of mycorrhizal plants.

Impact of mycorrhiza on a plant often relates to improved nutrients uptake via extensive extraradical mycelium of AM fungi. For that reason in the next part of the present review I concentrate on P and N uptake by mycorrhizal plants. Mechanisms of uptake of inorganic P and N in AM fungi and following P and N transfer to a plants is not fully understood. Many transporters for direct P uptake from soil in tomato roots or for indirect P uptake via extraradical mycelium have been described. Transporters for N uptake of tomato or leek plants have not been identified yet. AM fungi are able to uptake N and probably also P in an organic form.

It is evident that suitable combination of plant variety, fungus isolates and soil conditions can lead to considerable benefit of mycorrhizal symbiosis to agricultural production of tomato and leek.

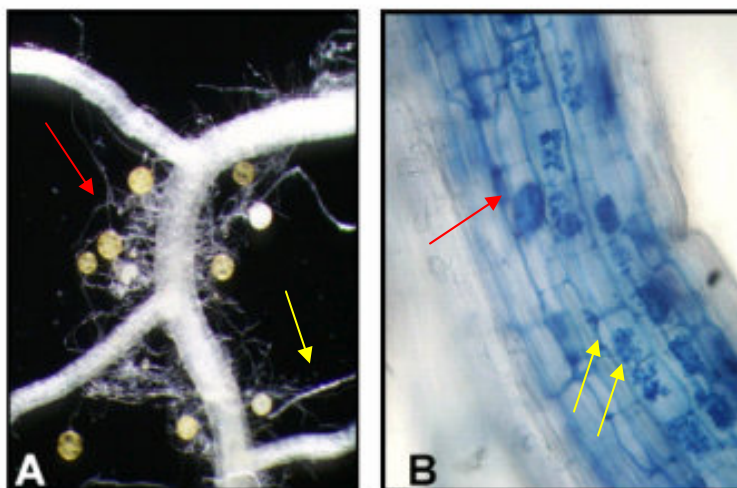
### Key words

mycorrhiza, tomato *Solanum lycopersicum* L., leek *Allium porrum* L., *Glomus* sp., abiotic stress, biotic stress, yield, N uptake, P uptake

### 3 Úvod

Mykorhizní symbióza, obvykle mutualistický vztah mezi rostlinou a houbou, je v přírodě velmi rozšířená. Uvádí se, že okolo 92 % rostlinných čeledí se podílí na její tvorbě (Wang & Qiu, 2006). Mezi základní typy patří: arbuskulární, erikoidní a orchideoidní mykorhizní symbióza, které se vyznačují pronikáním hyf do kořenových buněk, a jsou tedy slučovány pod společnou skupinu endomykorhiz, a ektomykorhizní symbióza, při níž hyfy prorůstají pouze extracelulárními prostory.

Arbuskulární mykorhizní (AM, obr. 1) symbióza představuje nejrozšířenější, nejméně specifický a fylogeneticky nejstarší typ. AM houby, patřící do kmene *Glomeromycota*, interagují s terestrickými rostlinami z 80 % čeledí včetně většiny kulturních plodin, a jsou proto přítomny téměř ve všech obdělávaných půdách. Rostliny poskytují těmto obligátně biotrofním houbám část svých asimilátů a naopak od nich získávají živiny (Gryndler *et al.*, 2004).



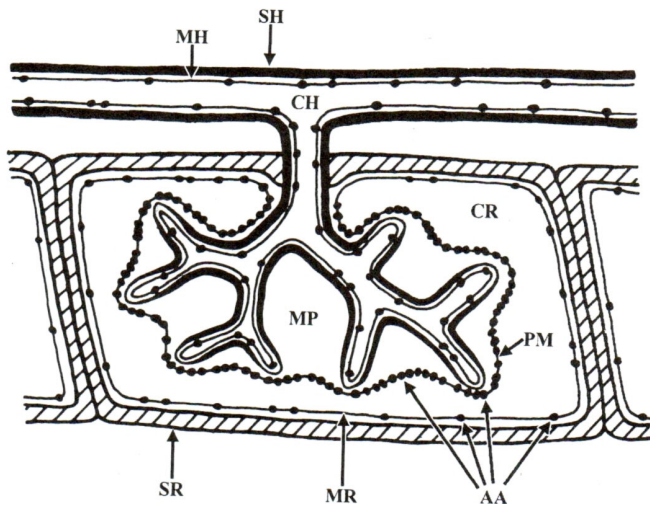
Obr. 1  
A) Část kořene kolonizovaná AM houbou *Glomus mosseae*. Extraradikální mycelium kolem kořene (žlutá šipka) nese spory (červená šipka).  
B) Mikroskopický snímek části kolonizovaného kořene obarveného trypanovou modří. V buňkách primární kůry jsou patrné útvary tvořené houbou: keříčkovité struktury – arbuskuly (žluté šipky) a oválné vezikuly (červená šipka). Mezi některými buňkami jsou pozorovatelné mezibuněčné hyfy.  
Upraveno podle Vosátka & Albrechtová (2008), foto A: Z. Sýkorová, foto B: M. Vosátka.

Mycelium AM hub je nepřehrádkované a mnohojaderné. V rámci jednoho druhu jsou AM houby často geneticky různorodé (Gryndler *et al.*, 2004). Izoláty získané z různých lokalit se proto vzájemně liší. Jednotlivé izoláty jsou sdruženy v genových bankách, například BEG (The International Bank for the Glomeromycota; zkratka z angl.: „Bank of European Glomales“; <http://www.kent.ac.uk/bio/beg/>) nebo INVAM (International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi; <http://invam.caf.wvu.edu/index.html>).

Ze spor AM hub klíčí hyfy, které se postupně větví a tvoří mycelium. Při kontaktu mycelia s kořenem rostliny dochází ke vzniku apresoria, z něhož vyrůstá jedna nebo několik hyf, které pronikají kořenovou pokožkou do primární kůry, kde formují intraradikální (kořenové) mycelium, arbuskuly a vezikuly (obr. 1B). Arbuskuly (obr. 2), místa výměny látek a informací mezi mykorhizními partnery, vznikají rozvětvením hyf v kořenových buňkách a

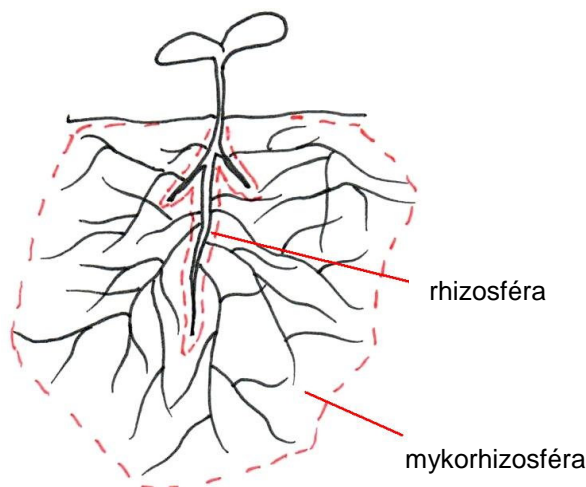


od cytoplasmy hostitele je odděluje jeho cytoplasmatická membrána – tzv. periarbuskulární membrána. Prostor mezi buněčnou stěnou houby a membránou hostitele se nazývá interfaciální matrix (mezilehlý prostor; obr. 2). Vezikuly, kulovitě nebo nepravidelně rozšířené hyfy, mají pravděpodobně zásobní funkci (Gryndler *et al.*, 2004).



Obr. 2  
Schéma znázorňuje arbuskulu v rostlinné buňce.  
SH – buněčná stěna houbové buňky, MH – cytoplasmatická membrána houbové buňky, CH – cytoplasmata houbové buňky, SR – buněčná stěna rostlinné buňky, MR – cytoplasmatická membrána rostlinné buňky, CR – cytoplasmata rostlinné buňky, MP – interfaciální matrix (mezilehlý prostor), PM – periarbuskulární membrána (vchlípená cytoplasmatická membrána rostlinné buňky), AA – lokalizace ATPázové aktivity (na okyselení buněčných stěn a pravděpodobně interfaciálního matrix)  
Převzato z Gryndler *et al.* (2004).

Oblast kolem kořenů obohacená látkami z nich uvolněnými se označuje jako rhizosféra a je typická zvýšeným množstvím mikroorganismů. Extraradikální (vnější) mycelium mykorhizních hub, které zasahuje daleko za kořenový systém, tuto oblast vlivu rozšiřuje na tzv. mykorhizosféru (Timonen & Marschner, 2006; obr. 3). Podle jiných autorů (Gryndler *et al.*, 2004) mykorhizosféra označuje pouze oblast zároveň ovlivněnou přímo kořeny rostlin i hyfami mykorhizních hub, tzn., že tento koncept zahrnuje ještě třetí pojem – mykosféru, která je pod vlivem pouze extraradikálního mycelia mykorhizních hub. V této práci budu používat první koncept mykorhizosféry, který je v literatuře využíván častěji.



Obr. 3  
Schéma znázorňuje rhizosféru - oblast kolem kořene, která je obohacená látkami z něj uvolněnými, a mykorhizosféru zahrnující navíc zónu kolonizovanou extraradikálním myceliem mykorhizní houby.

Extraradikální mycelium (obr. 1A) propojuje kořeny rostlin s okolní půdou a zvyšuje tak plochu, z níž rostliny získávají živiny, a to hlavně v půdě prvky minerální výživy omezeně pohyblivé - P, N, K, S, Ca, Zn a další. Díky zlepšení příjmu živin může být AM symbióza využita v zemědělské rostlinné produkci ke zvýšení využití aplikovaných hnojiv nebo prvků přítomných v půdě. Odhaduje se, že AM houby dokážou ušetřit přibližně 70 % P, 40 % N a 30 % K využívaných v konvenčním zemědělství (rev. Vosátka & Albrechtová, 2008). Mykorhizní rostliny často vykazují zvýšenou odolnost vůči patogenům, takže mohou fungovat částečně jako jejich biokontrola, i abiotickým stresům (nedostatek vláhy, zasolení, zvýšená koncentrace těžkých kovů v půdě). Stejně jako další mikroorganismy v půdě jsou AM houby důležité při udržování kvality půdy (rev. Vosátka & Albrechtová, 2008). AM houby působí protierozně, protože vylučují glykoprotein glomalin, který slepuje půdní částičky (Rillig, 2004). Hyfy AM hub fungují jako zásobárna uhlíku v půdě – udává se, že tvoří až 20-30 % půdní mikrobiální biomasy, takže hrají významnou roli v globálním terestrickém cyklu uhlíku (Leake *et al.*, 2004).

Od poloviny minulého století dochází k rychlému nárůstu rostlinné produkce, to je umožněno hlavně šlechtěním nových odrůd, zvyšováním přísunu pesticidů a hnojiv a mechanizací zemědělství. Zintenzivnění zemědělství vede k degradaci zemědělských ekosystémů, poklesu biodiverzity a znečištění životního prostředí agrochemikáliemi (rev. Plenchette *et al.*, 2005). Využití přirozeného vztahu mezi AM houbami a rostlinami v zemědělské rostlinné produkci může přispět ke snížení přísunu hnojiv a pesticidů do zemědělských ekosystémů (rev. Plenchette *et al.*, 2005).

Některé rostliny, například druhy z čeledí *Brassicaceae* nebo *Chenopodiaceae*, mykorhizu netvoří. Ostatní rostliny schopné interagovat s mykorhizními houbami se liší závislostí na mykorhize, která je dána genotypem obou partnerů a podmínkami prostředí. Čím jsou na ní rostliny závislejší, tím více je pro ně prospěšná. Celá řada zemědělských plodin včetně rajčete a póru patří mezi rostliny relativně silně závislé na AM symbióze (rev. Vosátka & Albrechtová, 2008).

Cílem této práce je shrnout dosavadní poznatky o vlivu AM na rostliny rajčete (*Solanum lycopersicum* L.) a póru (*Allium porrum* L.). Nejdříve se krátce zaměřím na pěstování rajčete a póru v zemědělské rostlinné produkci, zmíním specifika této produkce. V další kapitole se budu zabývat dopadem AM na fyziologické a výnosové vlastnosti těchto dvou druhů zeleniny a v závěrečné kapitole se budu soustředit na mechanismy příjmu dusíku a fosforu rostlinami a usnadnění příjmu těchto prvků prostřednictvím AM hub.

## 4 Rajče a pór v zemědělské rostlinné produkci

Rajče (*Solanum lycopersicum* L., syn. *Lycopersicon esculentum* Mill. nebo *Lycopersicon lycopersicum* (L.) H. Karst.) z čeledi *Solanaceae* patří k nejdůležitějším druhům zeleniny na světě. Plody rajčete obsahují vitamín C, provitamín A a skupinu vitamínů B a konzumují se přímo v syrovém stavu nebo se dále zpracovávají. Rajčata jsou relativně náročná na obsah živin v půdě a závluku. Trvalejší poklesy teploty pod 10 °C zastavují jejich růst a teploty nižší než 0 °C rostliny ničí, proto je u nás polní velkovýroba omezena na část roku a teplejší oblasti, časté je také pěstování ve sklenících (Pekárová – Troníčková, 2001). V České republice se v roce 2006 sklídilo 35 604 t rajčat na ploše 1 456 ha, z toho bylo téměř 10 000 t určeno na export a naopak přes 88 000 t čerstvých rajčat se dovezlo ze zahraničí. Roční spotřeba (2006) čerstvých rajčat na jednoho obyvatele České republiky byla 12 kg (Buchtová, 2007). Celosvětově se v roce 2007 vyprodukovalo 126 milionů tun rajčat na ploše přibližně 46 000 km<sup>2</sup>. K celkové produkci nejvíce přispívají Čína, USA, Turecko, Indie a Egypt, z evropských zemí jsou hlavními producenty Itálie, Španělsko, Ukrajina, Řecko a Portugalsko (FAOSTAT, 2009).

Pór (*Allium porrum* L. nebo *Allium ampeloprasum* var. *porrum* (L.) Gay) patří do čeledi *Liliaceae*. Konzumují se vybělené spodní části jeho listů. Pór obsahuje vitamíny C a B1, minerální látky, hlavně Fe, Mg a Ca, a silice. Rozlišují se odrůdy póru letního, které se pěstují hlavně v teplejších oblastech, a odrůdy póru zimního vyznačující se delší vegetační dobou a mrazuvzdorností. V České republice se pěstují převážně odrůdy póru zimního. Pro pěstování póru je vhodné mírné vlhké klima, pro přezimování vyžaduje mírné a spíše sněžné zimy. Pór je velmi náročný na obsah živin v půdě (Moravec, 1999). V roce 2006 se u nás vypěstovalo 1 617 t póru na ploše 98 ha, z toho se zhruba 850 t prodalo do zahraničí. Téměř 7 600 t póru se ve stejném roce naopak dovezlo ze zahraničí (Buchtová, 2007). Velikost produkce póru v České republice prudce klesá, například pro srovnání v roce 2000 se u nás vypěstovalo 7 500 t této zeleniny (Buchtová, 2006). Nejvíce póru se vyprodukuje ve Francii, Belgii, Nizozemí, Velké Británii a Španělsku (Moravec, 1999).

## 5 Vliv mykorhizní symbiózy na rajče a pór

Oba sledované druhy patří mezi rostliny závislé na mykorhize, a proto je tato kapitola zaměřená především na působení AM symbiózy na jejich fyziologické a výnosové vlastnosti. V první části se soustředím na odolnost mykorhizních rostlin vůči hlavním abiotickým stresům, poté na zvýšenou odolnost vůči biotickým stresům – převážně kořenovým patogenům. V poslední podkapitole se zabývám vlivem AM na velikost a kvalitu výnosů.

## 5.1 Odolnost vůči abiotickým stresům

Abiotický stres je fyziologický stav rostliny vyvolaný negativním působením neživého vnějšího faktoru – stresoru. Mezi významné stresory patří především nedostatek vody, živin nebo kyslíku, zasolení, přítomnost těžkých kovů v toxických koncentracích, extrémní teploty a další. Mykorrhiza mění fyziologické vlastnosti rostlin skrze nutriční a nenutriční efekty, a tak pomáhá rostlinám vyrovnat se s některými abiotickými stresy.

### 5.1.1 Nedostatek závlahy

Sucho, nedostatek závlahy, představuje jeden z nejdůležitějších limitujících faktorů v rostlinné produkci v zemědělství. Pomocí AM hub je možné omezit škodlivý vliv nedostatku vody na rostliny především z důvodu většího sorpčního objemu půdy díky extraradikálnímu myceliu AM hub.

Mykorrhizní rostliny rajčete (symbióza s *Glomus intraradices* N. C. Schenck & G. S. Sm.; izolát TNAU 120-02) pěstované v mírně, středně i velmi suchém prostředí v polních experimentech vykazovaly zvýšený obsah P a N v kořenech i prýtu, zároveň měly větší suchou hmotnost, vyšší obsah vody v listech a více květů a plodů než nemykorrhizní rostliny. Plody inokulovaných rostlin obsahovaly vydatnější množství kyseliny askorbové a celkových rozpustných látek (Subramanian *et al.*, 2006). Zlepšení výnosu a kvality rajčat je pravděpodobně důsledkem zvýšeného příjmu P a N. Více vody v listech se vysvětluje obdobně – díky vyšší hladině P a N rostlina efektivněji vstřebává vlhkost z půdy (Subramanian *et al.*, 2006).

### 5.1.2 Zasolení

Zasolení je běžným problémem aridních a semiaridních oblastí, často vzniká v důsledku intenzivního zavlažování a týká se řady zemí rozvojového světa. NaCl hromadí se v kořenech mění osmotické poměry v rostlinných pletivech. Rostliny se dehydratují a obtížněji zabudovávají živiny skrze fotosyntézu. Symbióza rostlin s AM houbami v mnoha případech omezuje výnosové ztráty.

Různé studie ukazují schopnost mykorrhizy zvyšovat odolnost mykorrhizních rostlin vůči stresu ze zasolení půd. Rajčata (kultivar Pello) inokulovaná *Glomus mosseae* (Nicolaj & Gerd.) Gerd. & Trappe pěstovaná ve skleníku více tolerovala vyšší koncentrace solí v pěstebním substrátu, i když kolonizace byla v těchto podmínkách omezena. Mykorrhizní rostliny zalévané slanou vodou měly větší suchou hmotnost, což je považováno za důsledek zlepšeného příjmu málo mobilních živin (Al-Karaki, 2000). AM symbióza působí genotypově

specificky - různě na odrůdy rajčat s odlišnou citlivostí k zasolení. Odolná odrůda rajčete (Pello) použitá v experimentu (Al-Karaki & Hammad, 2001) neodpovídala na mykorhizu tak jednoznačně jako citlivější odrůda (Marriha). Například suchá hmotnost prýtu a váha plodů byly významně vyšší při zasolení pouze u mykorhizní citlivé odrůdy v porovnání s nemykorhizní rostlinou.

Reaktivní formy kyslíku, které poškozují lipidy, proteiny a nukleové kyseliny a vedou k narušení selektivní propustnosti membrán, jsou generovány v rostlinách během stresu ze zasolení a odbourávají se pomocí superoxidodismutázy, askorbátperoxidázy, peroxidázy a katalázy. Bylo zjištěno, že až na katalázu obsahují mykorhizní rostliny rajčete (kultivar Zhongzha, symbióza s *G. mosseae*) signifikantně vyšší hladinu uvedených enzymů. V kolonizovaných rajčatech je zároveň nižší koncentrace malonaldehydu, což také poukazuje na redukci oxidativního poškození. Autoři se domnívají, že jedním z mechanismů působení AM hub na zvýšení tolerance rostlin k zasolení by tedy mohla být indukce syntézy enzymů, které odbourávají reaktivní formy kyslíku (ZhongQun *et al.*, 2007).

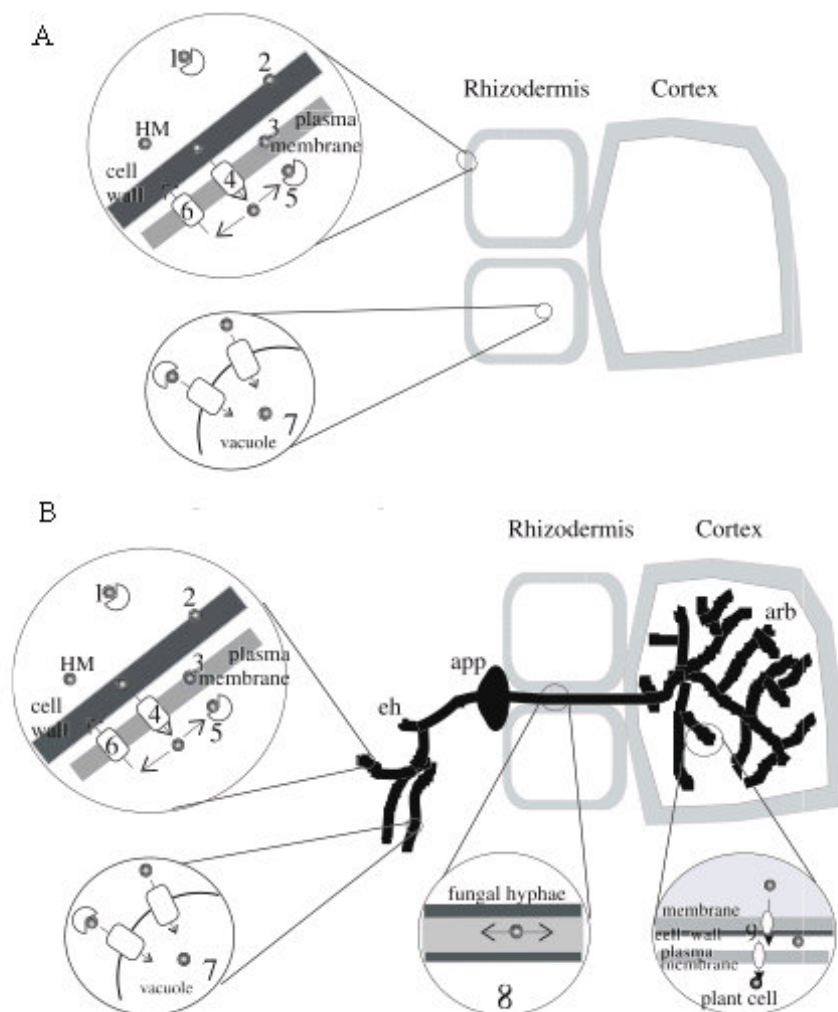
### 5.1.3 Těžké kovy

Zvýšená koncentrace těžkých kovů v půdě či pěstebním substrátu negativně působí na fyziologické procesy v rostlinách a na strukturální uspořádání jejich pletiv, například pozměňuje struktury proteinů, narušuje membrány a vyvolává vznik reaktivních forem kyslíku. Rostliny mají řadu mechanismů pro omezování účinků těžkých kovů a řada prací ukazuje, že symbióza s AM houbami pravděpodobně poskytuje ještě další možnosti (rev. Gohre & Paszkowski, 2006; obr. 4). Z důvodu rozsahu této práce se jimi nebudu dále podrobněji zabývat.

Kontaminace pěstebního substrátu těžkými kovy často redukuje růst AM hub. Například v půdách ze střelnic, které jsou znečištěné Pb, Cu, Zn, Ni a dalšími těžkými kovy, se vyskytuje nižší počet spor a se stoupající mírou znečištění dochází k omezení kolonizace póru experimentálně pěstovaného v těchto půdách (Mozafar *et al.*, 2002).

Jednotlivé izoláty AM hub se liší citlivostí k těžkým kovům. V experimentu provedeném del Val *et al.* (1999) byly porovnávány 4 izoláty AM hub: *G. mosseae* (z mírně znečištěných půd), *Glomus sp.* (ze středně znečištěných půd) a 2 různé ekotypy *Glomus claroideum* N. C. Schenck & G. S. Sm (1 ze silně znečištěných a 2. z neznečištěných půd). Těžké kovy (Pb, Zn, Cd, Cu, Ni) silně inhibovaly růst vnějších hyf *G. mosseae* a *Glomus sp.*, tím pádem byla omezena i kolonizace kořenů. Počet vytvořených arbuskul u těchto dvou druhů v kontaminované půdě se blížil nule. Naopak kolonizace kořenů odlišnými ekotypy

AM houby *G. claroideum* se v přítomnosti těžkých kovů významně neredukovala a v určitém rozsahu se i tvořily arbuskuly, takže autoři usoudili, že u těchto izolátů zřejmě dochází k transportu živin i v kontaminovaných půdách. V tomto případě se tolerance vůči těžkým kovům v rámci jednoho druhu příliš neliší, na druhou stranu je variabilita v odpovědi na stresor mezi jednotlivými izoláty určitého druhu velmi častý jev. Pro ilustraci uvádím příklad, který se netýká přímo sledovaných druhů zeleniny. Ve studii autorů Sudová *et al.* (2008) byla sledována odolnost ke zvýšené koncentraci těžkých kovů v půdě u tří izolátů AM houby *G. intraradices* – PH5 izolovaný z kontaminovaných půd, BEG 75 ze zemědělsky obdělávané půdy ze Švýcarska a izolát LT z louky v České republice (symbióza s psinečkem obecným - *Agrostis capillaris* L.). Nejvyšší toleranci ke znečištění půdy těžkými kovy vykazoval izolát PH5 získaný z kontaminovaných půd. Izoláty si často uchovávají schopnost fyziologické odpovědi vůči faktorům prostředí, ze kterého byly izolovány. Této vlastnosti se využívá při ladění inokula do cílových podmínek.



Obr. 4  
Schéma znázorňuje mechanismy detoxifikace těžkých kovů v rostlinách (A) a houbách (B) při AM symbióze: 1) vylučování chelatačních činidel, které vážou těžké kovy, rostlinnými i houbovými buňkami, 2) vázání těžkých kovů do buněčných stěn rostlin i hub, 3) omezení příjmu těžkých kovů na základě selektivní propustnosti membrány rostlin a hub, 4) specifické a nespecifické kanály a transportéry pro kovy v membráně rostlin a hub, 5) chelatační činidla v cytosolu rostlin a hub, 6) specifický i nespecifický transport (aktivní i pasivní) z buněk rostlin i hub, 7) ukládání těžkých kovů ve vakuolách rostlin i hub, 8) transport kovů hyfami hub, 9) transport kovů v arbuskulách. Upraveno podle Gohre & Paszkowski (2006).

Je tedy zřejmé, že reakce různých izolátů na těžké kovy je genotypově specifická, stejně tak jejich interakce s rostlinami rostoucími v půdách s těžkými kovy. Například izolát AM houby *G. mosseae* BEG 167 toleruje kontaminaci arzenem a má zřetelné pozitivní dopady na výnosy rajčat pěstovaných v půdách kontaminovaných As. V pokusu (Liu *et al.*, 2005) byly rostliny rajčat pěstovány v experimentálně znečištěných půdách s různou hladinou As (0, 25, 50, 75 a 150 mg kg<sup>-1</sup>). Míra kolonizace byla relativně nižší jen při jeho nejvyšší koncentraci. Arzen tedy zřejmě neinhiboval rozvoj mykorhizy s houbovým izolátem použitým v pokusu. Rostoucí obsah As v půdě vede obecně ke ztíženému příjmu P. V prováděných pokusech při středních kontaminacích půdy arzenem AM houby usnadňovaly získávání P a zároveň zvyšovaly biomasu plodů rajčat při středních hodnotách kontaminace. Na druhou stranu přítomnost AM snižovala suchou hmotnost rostlin v neznečištěné půdě. Autoři to vysvětlují tak, že nižší příspěvek houby k příjmu P nekompensuje asimiláty transportované z rostliny do houby.

Vhodná kombinace genotypů mykorhizních partnerů rostlina-houba, která za určité míry znečištění konkrétními těžkými kovy výrazně ovlivňuje příjem těchto kovů, může být využita při zvýšení efektivity fytoremediace - technologie využívající rostliny při odstranění polutantů z životního prostředí. AM houby se jednak uplatňují při stabilizaci těžkých kovů v půdě (fytostabilizace) a jednak při jejich fixaci v rostlinách (fytoextrakce) (rev. Gohre & Paszkowski, 2006). Například rostliny rajčete kolonizované vůči As tolerantním izolátem houby *G. mosseae* (BEG 167), které rostly v půdě znečištěné As, vykazovaly jeho odlišný příjem v porovnání s nemykorhizními jedinci. Při střední kontaminaci As docházelo u mykorhizních rostlin ke zvýšení jeho příjmu a částečně i transportu do prýtu. Autoři se domnívají, že mykorhizní pór tedy může být uplatněn při fytoextrakci. Naopak v silně kontaminované půdě obsahovaly mykorhizní rostliny méně As v kořenech i prýtu. AM houby tak omezují jeho fytotoxické účinky, a proto se podle autorů za těchto podmínek mohou využívat při fytostabilizaci (Liu *et al.*, 2005).

Fytoremediace se uplatňuje nejen při odstraňování těžkých kovů, ale i radionuklidů. V současné době je problémem mnoha lokalit po celém světě kontaminace radioaktivním cesiem. Možností využití AM při fytoextrakci <sup>137</sup>Cs se zabývá studie autorů Rosen *et al.* (2005). Pór inokulovaný směsí AM hub prokazoval zvýšený příjem <sup>137</sup>Cs, ačkoliv neinokulované rostliny měly téměř stejnou míru kolonizace (v důsledku přítomnosti spor v kontaminované půdě). Naopak jílek (*Lolium perenne* L.) se ukázal jako nevhodný pro fytoextrakci, takže vliv AM na příjem <sup>137</sup>Cs je podmíněný genotypem obou symbiontů (Rosen *et al.*, 2005).

## 5.2 Odolnost vůči biotickým stresům

Kolonizace rostlin AM houbami vede ke změnám, které mohou modifikovat fyziologickou odezvu rostlin k různým patogenům. Přesný mechanismus zvýšené rezistence nebo tolerance určitého genotypu mykorhizní rostliny vůči patogenu není většinou známý. Ochrana mykorhizních rostlin je pravděpodobně zprostředkována 1) zvýšeným příjmem minerálních látek prostřednictvím rozsáhlého extraradikálního mycelia AM hub, což souvisí s kompenzací škod způsobených patogenem, 2) kompeticí mezi AM houbami a parazity o prostor a asimiláty, 3) ovlivněním druhového složení mikroorganismů v rhizosféře, 4) vyvoláním morfologických a anatomických změn kořene, 5) změnami kvality a kvantity exudátů, 6) aktivací rostlinných obranných mechanismů, 7) produkcí antibiotik a enzymů nebo 8) mykoparazitismem (rev. Harrier & Watson, 2004; rev. Vosátka & Albrechtová, 2008).

### 5.2.1 Patogeny kořenů rostlin

AM houby kolonizují kořeny rostlin, takže přímo interagují s kořenovými půdními patogeny. Zlepšení odolnosti mykorhizních rostlin vůči půdním patogenům je proto obvyklejší než v případě patogenů prýtu, jejichž interakce s AM houbami se vyskytuje velmi zřídka.

Několik studií se zabývá vztahem mezi rostlinami rajčete (kultivar Earlymech), mykorhizní houbou *G. mosseae* (izolát BEG 12) a houbovým patogenem *Phytophthora parasitica* Dastur (syn. *Phytophthora nicotiana* Breda de Haan), který způsobuje hnilobu kořenů řady rostlin. Kortikální buňky kořene obsahující arbuskuly jsou imunní vůči napadení tímto patogenem. Dochází u nich k lokalizované rezistentní odpovědi – buněčné stěny sousedící s intercelulárními hyfami jsou zpevněny kalózou. V nemykorhizních částech rostliny je vyvolána systémově indukovaná rezistence, která se projevuje obohacením buněčných stěn o neesterifikované pektiny a proteiny PR-1a. Kolem hyf patogenu, které pronikly do buněk hostitele, se tvoří obal bohatý na kalózu (Cordier *et al.*, 1998). V mykorhizních rostlinách rajčete jsou navíc syntetizovány specifické izoformy  $\beta$ -1,3 glukonázy (Pozo *et al.*, 1999), chitosinázy a chitinázy (Pozo *et al.*, 1998), které se pravděpodobně také podílejí na zvýšené odolnosti proti *P. parasitica*. Ri T-DNA transformovaná rajčata kolonizovaná izolátem houby *G. intraradices* (DAOM 181 602) ovlivňovala chemotaxi zoospor tohoto patogenu v podmínkách *in vitro*. Exudáty vylučované z rostoucích mykorhizních kořenů v porovnání s nemykorhizními kořeny více přitahovaly zoospory a naopak exudáty z nerostoucích mykorhizních kořenů je odpuzovaly. Analýza



těchto exudátů odhalila nižší obsah izocitrátu u rostoucích mykorhizních kořenů než u kořenů nemykorhizních a vyšší obsah prolinu a izocitrátu v případě již nerostoucích mykorhizních kořenů. Na negativní chemotaxi zoospor se ale pravděpodobně podílejí i další látky. Odpuzování zoospor staršími kořeny vede k omezení infekce patogenem (Lioussanne *et al.*, 2008).

*Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* Snyder & Hansen je další kořenový houbový patogen rostlin rajčete, který způsobuje žloutnutí a vadnutí listů. AM symbióza potlačuje toto onemocnění. Vyššího inhibičního účinku se dosáhlo vhodným zkombinováním AM houby (*G. intraradices* OM/95) a rhizobakterie (např. *Pseudomonas putida* Trevisan nebo *Enterobacter cloacae* (Jordan) Hormaeche and Edwards; Akkopru & Demir, 2005).

Jiná studie se zabývá příbuzným poddruhem *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* Jarvis & Shoemaker. Tento škůdce nezřídka ovlivňuje výnosy a kvalitu komerčně pěstovaných rajčat. Často napadá mladé rostliny a způsobuje jejich odumírání. Po inokulaci rostlin rajčete různými druhy AM hub (*Glomus monosporum* Gerd. & Trappe, *Glomus vesiculiferum* (Thaxt.) Gerd. & Trappe, *Glomus deserticola* Trappe, Bloss & J. A. Menge, *G. intraradices* a *G. mosseae*) byly omezeny projevy infekce tímto patogenem. Různé druhy AM hub ale snižovaly citlivost rostlin odlišně. Nejsilnější projev byl pozorován u *G. monosporum* a *G. mosseae* (Utkhede, 2006). Opět tedy byla prokázána genotypová specifika funkční efektivnosti mykorhizních partnerů.

AM houba *G. mosseae* omezuje i projevy onemocnění rajčat, která jsou napadená houbovým patogenem *Verticillium dahliae* Kleb. (Karagiannidis *et al.*, 2002). Tento patogen, který způsobuje vadnutí a žloutnutí listů, napadá řadu rostlin a působí škody hlavně v mírném podnebí, především v zavlažovaných oblastech.

Mezi další významné parazity rajčat patří hálkotvorná háďátka rodu *Meloidogyne*. Larvy této parazitické hlístice pronikají do kořenů hostitelských rostlin a indukují u nich tvorbu obřích buněk, ze kterých čerpají živiny a postupně se přeměňují v dospělé hlístice. Okolo obřích buněk vzniká makroskopicky pozorovatelná hálka. Symbióza rajčat (kultivar Pusa Ruby) s AM houbou *Glomus fasciculatum* (Thaxt.) Gerd. & Trappe významně omezila výskyt obřích buněk, a tedy i larev. Extrakt získaný z mykorhizních kořenů způsobil přibližně 50% mortalitu larev háďátka, proto se předpokládá, že mykorhiza zřejmě indukuje syntézu nějaké nematocidní látky (Suresh *et al.*, 1985).

## 5.2.2 Patogeny prýtu rostlin

Mykorhizní symbióza může mít rozdílný účinek na infekce prýtu. Vhodná kombinace mykorhizních partnerů často vyvolá systémově indukovanou rezistenci, a tím pádem je rostlina schopna velmi účinně odolávat některým patogenům prýtu.

Například byl dokumentován pozitivní vliv AM na onemocnění nadzemních částí rostliny rajčete (kultivar Frembgens Rheinlands Ruhm), který se projevil při napadení houbou *Alternaria solani* Sorauer. Zvýšená odolnost mykorhizních rostlin (symbióza s *G. intraradices* BEG 87) nebyla závislá na lepším příjmu fosfátu, protože po jeho přidání nemykorhizním rostlinám nedocházelo k redukci symptomů tohoto onemocnění (Fritz *et al.*, 2006).

Dále bylo zjištěno, že AM houby (*G. mosseae* BEG 12) omezují projevy napadení rajčat (odrůda Early Mech) fytoplasmou ze skupiny Stolbur. Jedná se o prokaryotního obligátního parazita žijícího ve floému, kde čerpá živiny. Fytoplasma eventuelně může způsobit až odumření rostliny. Napadené mykorhizní rostliny se svými morfologickými parametry více blíží zdravým jedincům. Mykorhizní symbióza navíc redukuje množství senescentních jader, které jsou typické pro postižené rostliny (Lingua *et al.*, 2002).

## 5.3 Ovlivnění výnosů

Mykorhizní symbióza může prostřednictvím zlepšení příjmu živin, tedy nutričních efektů, ale i nenutričních efektů, jako je změna rovnováhy fytohormonů, zvýšit nejen velikost výnosů, ale i jejich potravní kvalitu. Ovlivnění růstových vlastností mykorhizních rostlin na základě zvýšení odolnosti vůči biotickým a abiotickým stresům je zařazeno v kapitolách 5.1 a 5.2.

### 5.3.1 Kvantitativní ovlivnění výnosů

Rajče patří mezi plodovou zeleninu, takže jeho výnosy jsou závislé na velikosti rostliny, počtu květů a jejich následné přeměně v plody.

Očkování rostlin rajčete (Show-Me Hybrid (F1)) AM houbou (*Glomus etunicatum* W. N. Becker & Gerd.) signifikantně zvýšilo jejich suchou i čerstvou hmotnost (Kim *et al.*, 1998). Stejného výsledku bylo dosaženo i ve studii autorů Karagiannidis *et al.* (2002), kde byly rostliny rajčete (odrůda Early pack) v symbióze s *G. mosseae*. V jiném experimentu (Burleigh *et al.*, 2002) byl porovnáván účinek 7 různých AM hub na rajče a tolici (*Medicago truncatula* Gaertner). U rajčete zde došlo obecně k nižší odpovědi na mykorhizní symbiózu, protože se jednalo o kultivar (76R), který získává P s relativně vysokou efektivitou

nemykorhizní cestou. Suchá hmotnost rostlin rajčete dosáhla nejvyšších hodnot při kolonizaci *G. mosseae* (neregistrovaný izolát) a *Glomus versiforme* (P. Karst.) S. M. Berch (BEG 47), nižší nárůst biomasy byl pozorován při symbióze s *G. intraradices* (BEG 87) a *Scutellospora calospora* (T. H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & F. E. Sanders (BEG 43), naopak nepříznivý dopad na velikost rostlin měly izoláty hub *Glomus caledonium* (T. H. Nicolson & Gerd.) Trappe & Gerd. (BEG 15), *G. claroideum* (BEG 14) a *Gigaspora rosea* T. H. Nicolson & N. C. Schenck (BEG 9). Stejně tak nebylo pozorováno pozitivní ovlivnění růstu mykorhizního rajčete (opět kultivar 76R, symbióza s *G. rosea* BEG 9, *G. intraradices* BEG 87 nebo *G. caledonium* BEG 20) i v pokusu provedeném Smith *et al.* (2003).

V jiném experimentu (Bryla & Koide, 1998) byly pozorovány dvě odrůdy rajčat (závislá na mykorhize: LA1709, méně závislá: large cherry), které přijímají P s různou efektivitou. Kolonizace AM houbou *G. etunicatum* ovlivňovala růst při nízkých koncentracích P jen u odrůdy s nízkou efektivitou příjmu P. Na druhou stranu obě odrůdy vykazovaly pozitivní odpověď na mykorhizní kolonizaci formou vyšší produkce semen, plodů, zkrácené délky vegetativní fáze a naopak prodloužené fáze generativní.

V dalším pokusu měla mykorhizní rajčata (2 různé kultivary: VF36a VFNT Cherry) pěstovaná ve skleníkových podmínkách v půdě s nižší hladinou P v porovnání s nemykorhizními rostlinami průměrně více květů a semen a následně pak i větší počet plodů. Navíc měly mykorhizní rostliny rychlejší nástup kvetení (Poulton *et al.*, 2002). Dále bylo ukázáno, že AM symbióza prostřednictvím zlepšeného příjmu P může také zvýšit množství pylu u rajčat pěstovaných v podmínkách s nízkou koncentrací P v půdě a zároveň může také zrychlit růst pylových láček, takže pyl mykorhizních rostlin z prostředí s nízkou hladinou P v půdě s větší pravděpodobností oplodní vajíčko (Poulton *et al.*, 2001a; Poulton *et al.*, 2001b).

Pozitivní vliv AM byl pozorován i u rajčat (odrůda F1 M19), která rostla v hydroponických podmínkách. Mykorhizní rostliny (symbióza s *G. fasciculatum*) měly vyšší výnosy, protože efektivněji využívaly asimiláty při produkci plodů. Na druhou stranu vegetativní fáze růstu nebyla změněna (Dasgan *et al.*, 2008).

U póru se konzumuje spodní světlá část listů, tzv. nepravý stvol, výnosy se tedy odráží v suché hmotnosti prýtu nebo celého póru. Studie autorů Dickson *et al.* (1999) ukázala, že AM houby *Glomus* sp. (WUM16) i *S. calospora* (WUM12(2)) zrychlily růst póru. Autoři zaznamenali, že při nízkých koncentracích P v půdě docházelo ke zvýšení suché hmotnosti rostlin póru v případě inokulace kterýmkoliv z obou druhů AM hub po 42 dnech. Při časnější sklizni, pravděpodobně v důsledku transportu asimilátů do houby, se suché hmotnosti mykorhizních a nemykorhizních rostlin signifikantně nelišily, přestože rozvoj mykorhizy a

s ním související zlepšený příjem P už byl pozorovatelný. Zvýšení produkce póru v podmínkách se sníženou koncentrací P a v případě vhodného zkombinování mykorhizních partnerů byla potvrzena i dalšími studii (Sorensen *et al.*, 2008; Milleret *et al.* 2009).

Experimenty (Sorensen *et al.*, 2005), ve kterých byly sledovány původní AM houby, ukázaly, že odpověď na mykorhizu v polních podmínkách není konsistentní. Úroda póru (kultivary Carolina and Carlton) byla v jednom případě omezena v důsledku předešlého pěstování nemykorhizní rostliny na daném poli, v druhém případě ale k žádné změně nedošlo. Tato absence odpovědi na mykorhizu je autory vysvětlována převahou energetických nákladů rostliny na udržování mykorhizy nad přínosy pro růst a vývoj rostlin z důvodu vyšší hladiny P v půdě na daném experimentálním poli v průběhu druhého pokusu.

### 5.3.2 Kvalitativní ovlivnění výnosů

AM v některých případech ovlivňuje i kvalitu výnosů. Dle mě dostupné literatury se zatím pouze omezené množství studií zabývá touto problematikou přímo u rajčete nebo póru, proto zde uvádím i příklady jiných druhů rostlin: papriky – významné zeleniny, která patří do stejné čeledi jako rajče, a cibule a česneku, jež jsou blízkými příbuznými póru.

Z hlediska potravinových vlastností výnosů, konkrétně obsahu prvků, je často pozorováno zvýšení obsahu důležitých prvků pro výživu. Například u póru bylo zjištěno, že mykorhizní kolonizace zvyšuje koncentraci K a Zn v biomase rostlin póru pěstovaného v substrátu založeném na rašelině (Perner *et al.*, 2006). Studie zabývající se mimo jiné obsahem prvků v plodech rajčat (odrůda 76R), která byla pěstována na experimentálním poli, zjistila, že plody mykorhizních rostlin obsahovaly vyšší hladinu P a Zn a méně Mn a Na než plody nemykorhizních jedinců (Cavagnaro *et al.*, 2006). Vyšší koncentrace P v plodech mykorhizních rajčat byla pozorována i v jiném experimentu (Bryla & Koide, 1998). Kolonizace česneku (*Allium sativum* L.) AM houbou *G. intraradices* zvýšila až 10x jeho obsah selenu, pro člověka důležitého esenciálního prvku (Larsen *et al.*, 2006).

Kromě změny obsahu prvků bývá u mykorhizních rostlin často pozorováno zvýšené množství antioxidantů. Například u cibule (*Allium cepa* L.) bylo zjištěno, že AM symbióza (stejně jako vyšší koncentrace  $\text{NO}_3^-$  v půdě) zvýšila v biomase cibule antioxidační účinky a zároveň koncentraci glykosidů kvercetin, látek patřících mezi flavonoidy, které jsou zřejmě za tyto účinky zodpovědné (Perner *et al.*, 2008). V jiné studii byly sledovány změny v obsahu pigmentů v plodech u kultivaru papriky - chile ancho (*Capsicum annuum* L. cv. San Luis). Rostliny kolonizované AM houbami (*G. fasciculatum*, skupina hub z mexického lesa a skupina druhů z mexické pouště) se lišily od nemykorhizních jedinců barvou plodů –

analýzou bylo zjištěno, že obsahovaly méně chlorofylu v podmínkách s normální i omezenou závlahou a ve většině případů více karotenoidů (karotenu a xantofylu) při nedostatku závlahy (Mena-Violante *et al.*, 2006). V jiné studii (Charron *et al.*, 2001) byl sledován vliv inokulace AM houbou (*G. intraradices* nebo *G. versiforme*) na cibuli, která je pěstována v půdě s přirozeně se vyskytujícími AM houbami. V porovnání s jedinci rostoucími bez přítomnosti houbových symbiontů produkují tyto rostliny pevnější cibule.

Vzhledem k poznatkům získaných při studiu příbuzných rostlinných druhů lze očekávat, že při volbě vhodných mykorrhizních partnerů může i u rajčete a póru dojít k dalším kvalitativním změnám výnosů.

## 6 Příjem minerálních živin

AM houby v mnoha případech ovlivňují rostliny na základě zlepšeného příjmu minerálních živin, především P, ale i dalších esenciálních prvků. V přirozených ekosystémech jsou P a N často limitujícími faktory. Dodávání hnojiv (obsahující hlavně P, N a K) do zemědělských ekosystémů zvyšuje rostlinnou produkci, podobného efektu lze dosáhnout i snížením dávek hnojiv a umožněním vzniku přirozené interakce mezi rostlinami a AM houbami. V této části bude proto pojednáno jednak o příjmu P a N kořeny rostlin a jednak o způsobu, kterým AM houby k tomuto příjmu přispívají.

### 6.1 Příjem fosforu

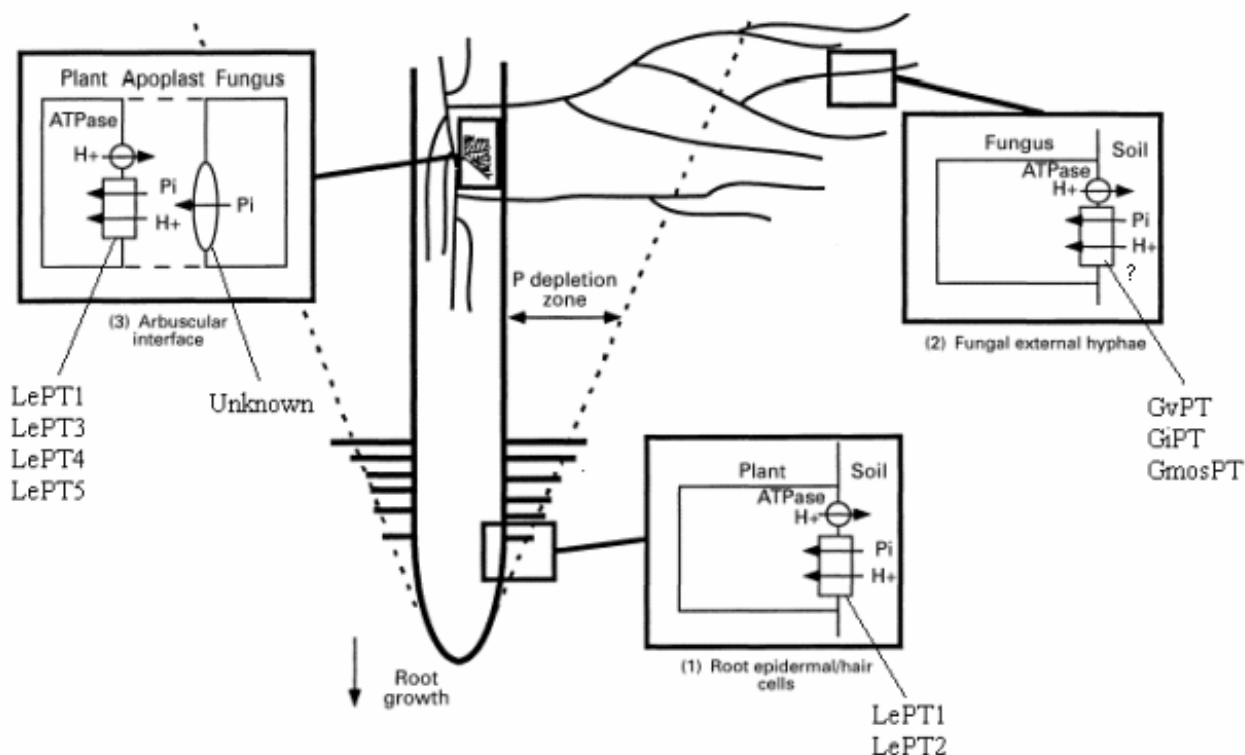
V této kapitole jsou využity poznatky získané při studiu rajčat, ale i dalších rostlin, aby bylo možné propojit informace do celkového obrazu o mechanismu příjmu P rostlinou a přispění k tomuto příjmu AM houbou.

#### 6.1.1 Příjem fosforu kořeny rostlin

Fosfor je rostlinami přijímán nejčastěji ve formě  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  (Pi; Ullricheberius *et al.*, 1981). Při jeho transportu do kořenů se využívá protonový gradient, který generují  $\text{H}^+$ -ATPázy asociované s plasmatickou membránou – Pi se přenáší spolu s  $\text{H}^+$  (Ullricheberius *et al.*, 1984; Sakano *et al.*, 1992). Ukázalo se, že existují 2 transportní systémy, 1) vysokoafinitní, který funguje při nízkých koncentracích P v půdě a je indukován při nedostatku P v rostlině, a 2) nízkoafinitní transportní systém, jehož exprese je konstitutivní. Tento systém se uplatňuje při vysokých hladinách P v půdě (Furihata *et al.*, 1992). Protože se P ve formě dostupné pro rostliny většinou v půdě vyskytuje ve velmi nízké koncentraci (1–10  $\mu\text{mol/l}$ ), je převážně přijímán vysokoafinitními transportéry (rev. Chen *et al.*, 2008).

Přenašeče pro P jsou kódovány třemi genovými rodinami: Pht1, která kóduje hlavně vysokoafinitní transportéry pro příjem P do kořenů rostlin, Pht2, podle níž se zřejmě exprimují nízkoafinitní přenašeče pro transport P uvnitř rostliny, a Pht3, do které patří zatím pouze gen pro domnělý mitochondriální transportér (rev. Rausch & Bucher, 2002; rev. Chen *et al.*, 2008).

Součástí genové rodiny Pht1 jsou geny *LePT1* a *LePT2* (obr. 5) izolované z rajčat. Transkripty těchto genů se vyskytují hlavně v kořenech a jejich hladina silně stoupá při nedostatku P v rostlině (Liu *et al.*, 1998). Současně roste i množství transportérového proteinu (*LePT1*) v cytoplasmatické membráně (Muchhal & Raghothama, 1999). Pokud je rostlinám P dodán, množství transkriptů genů *LePT1* a *LePT2* klesá (Liu *et al.*, 1998), tím se zřejmě zabraňuje dosažení hladiny P, která je už pro rostliny toxická (rev. Raghothama & Karthikeyan, 2005).



Obr. 5

Schéma zobrazuje dvě rozdílné cesty příjmu  $P_i$  u mykorhizních rostlin.  $P_i$  může být přijímán přímo kořeny rostlin (1) za využití transportérů *LePT1* a *LePT2* nebo mykorhizní cestou, do níž se zahrnuje příjem  $P_i$  extraradikálním myceliem (uplatnění přenašečů: *GvPT*, *GiPT* nebo *GmosPT*) (2) a jeho přenos z AM houby do rostliny v kortikálních buňkách s arbuskulami (3). Zatím není znám mechanismus uvolňování  $P_i$  do apoplastu. Přenos  $P_i$  z apoplastu do kortikálních buněk je zajištěn transportéry *LePT1* a *LePT3-5*. Transportéry přenášejí P spolu s  $H^+$  (u transportérů z extraradikálního mycelia zatím není symport s  $H^+$  zcela prokázán). Upraveno podle Rosewarne *et al.* (1999).

Nízké koncentrace pro rostliny dostupného P a jeho omezená mobilita v půdě způsobují, že tento prvek patří mezi hlavní faktory limitující růst rostlin (Barber *et al.*, 1963),

proto se u rostlin vyvinula řada mechanismů pro zlepšení jeho příjmu, mezi které patří: 1) změna v architektuře kořenového systému – dochází k omezení růstu primárních kořenů a naopak zvýšení délky a hustoty kořenových vlásků, čímž se zvyšuje absorpční plocha, 2) nárůst počtu transportérů pro P, 3) sekrece kyselých fosfatáz a RNáz, které pravděpodobně uvolňují Pi z organofosfátů, 4) vylučování organických kyselin (malát, citrát) pro usnadnění rozkladu některých nerozpustných sloučenin P, 5) změny v metabolismu rostliny a v neposlední řadě 6) vytvoření symbiózy s mykorrhizními houbami (rev. Yuan & Liu, 2008; rev. Raghothama & Karthikeyan, 2005).

### 6.1.2 Příjem fosforu prostřednictvím AM houby

Vzhledem k omezené koncentraci dostupného P a jeho nízké mobilitě v půdě (Barber *et al.*, 1963) dochází často k jeho vyčerpání v blízkosti kořene – tedy v rhizosféře (obr. 3). Extraradikální hyfy, které zasahují daleko za rhizosféru do oblasti mykorrhizosféry, umožňují jeho transport z většího objemu půdy. Navíc AM houby mají pravděpodobně schopnost získávat P z organických zdrojů (Koide & Kabir, 2000).

Fosfor je tedy mykorrhizními rostlinami přijímán 2 způsoby: přímo jejich kořeny a nebo nepřímou cestou prostřednictvím extraradikálního mycelia mykorrhizních hub (obr. 5). Míra příspěvku AM hub k příjmu P závisí na konkrétních kombinacích genotypů mykorrhizních partnerů, tedy rostlin a hub. Například v experimentu provedeném autory Smith *et al.* (2003) rostliny rajčete získávaly od AM houby 100 % P, pokud byly v symbióze s *G. intraradices* (BEG 87), 70 % P v případě symbiózy s *G. caledonium* (BEG 20) a pouze nepatrně P, jestliže je jeho mykorrhizním partnerem *G. rosea* (BEG 9). I když v prvním případě mykorrhizní houba zajišťuje dokonce 100 % P, v tomto pokusu nedošlo k žádné pozitivní růstové odpovědi na mykorrhizu, takže autoři dospěli k závěru, že příspěvek AM houby k příjmu P nemusí nutně korelovat se zvětšením biomasy hostitelské rostliny.

Mykorrhizní cesta příjmu P zahrnuje příjem P z půdy extraradikálním myceliem AM houby, jeho transport do intraradikálních hyf a následně jeho přenos z AM houby do interfaciálního matrix a dále do kořenové buňky. Experimenty s klíčovými sporami AM houby *Gigaspora margarita* W. N. Becker & I. R. Hall (Thomson *et al.*, 1990) ukazují, že v extraradikálním myceliu AM hub zřejmě fungují opět dva transportní systémy - jednak nízkoafinitní transportní systém a jednak vysokoafinitní transportní systém. Dosud byly odhaleny 3 geny kódující zřejmě vysokoafinitní transportéry pro příjem P AM houbami: *GvPT* vyskytující se u *G. versiforme* (Harrison & Vanbuuren, 1995), *GiPT* z *G. intraradices* (Maldonado-Mendoza *et al.*, 2001) a *GmosPT* z *G. mosseae* (Benedetto *et al.*, 2005; obr. 5).

Všechny tři geny jsou exprimovány v extraradikálním myceliu, *GmosPT* navíc i v menší míře v intraradikálních hyfách. Hladina transkriptů *GiPT* a *GmosPT* stoupá při nedostatku P v okolní půdě, naopak při vyšších koncentracích (mM) P nebo v jeho nepřítomnosti v půdě transkripty *GiPT* nebyly detekovány, což dokazuje přítomnost dalších transportérů. Příjem P AM houbou *G. intraradices* je ovlivňován i hladinou P v kořenovém systému rostlinného symbionta (Harrison & Vanbuuren, 1995; Maldonado-Mendoza *et al.*, 2001; Benedetto *et al.*, 2005).

V extraradikálních hyfách se z přijatého P syntetizuje polyfosfát (poly-P; Ezawa *et al.*, 2004), lineární polymer desítek nebo stovek Pi spojených vysokoenergetickými vazbami (rev. Kornberg *et al.*, 1999). V této formě je pravděpodobně P transportován do mykorhizních kořenů (Cox *et al.*, 1980; Ohtomo & Saito, 2005). Poly-P nahromaděný ve vakuolách se zřejmě přenáší z extraradikálního mycelia do intraradikálních hyf pomocí cytoplasmatického proudění (Cooper & Tinker, 1981). Studie autorů Solaiman *et al.* (1999) ukazuje, že polyfosfátové řetězce v intraradikálních hyfách AM houby *G. margarita* jsou kratší než v extraradikálních hyfách, což souvisí s metabolismem P v houbě – patrně dochází k depolymerizaci a uvolňování Pi, který je následně transportován do rostlin. Významnou roli při štěpení krátkých řetězců poly-P ve vakuolách intraradikálního mycelia asi hraje kyselá exopolyfosfatázová aktivita. V mezibuněčných hyfách je díky vakuolární H<sup>+</sup>-ATPáze, která pumpuje H<sup>+</sup> do vakuoly, udržována rovnováha mezi hydrolýzou a syntézou poly-P, naopak v arbuskulech převládá hydrolýza možná na základě inaktivace této ATPázy a dochází k uvolňování Pi (Ezawa *et al.*, 2001). Podle jiné studie (Aono *et al.*, 2004) je hydrolýza poly-P katalyzována alkalickou fosfatázou. Mechanismus přenosu P přes cytoplasmatickou membránu AM houby zatím není známý. Pravděpodobně dochází k pasivnímu transportu po koncentračním gradientu, který může být usnadněn specifickými přenašeči nebo kanály (rev. Karandashov & Bucher, 2005).

Rostliny rajčete přijímají Pi z interfaciálního matrix několika různými transportéry (obr. 5), které jsou kódovány genovou rodinou *Pht1*. Energie pro přenos je získávána z protonového gradientu generovaného H<sup>+</sup>-ATPázami (rev. Chen *et al.*, 2008). Jedním z nich je pravděpodobně *LePT1*, který u nemykorhizních rostlin zajišťuje získávání P přímo z půdy, a proto se vyskytuje v rhizodermálních buňkách. Naopak u mykorhizních rostlin jsou transkripty genu *LePT1* lokalizovány v kortikálních buňkách s arbuskulami, v mnohem menší míře v kortikálních buňkách bez arbuskul a v rhizodermálních buňkách nebyly pozorovány vůbec, proto se zřejmě účastní příjmu P mykorhizní cestou (Rosewarne *et al.*, 1999). Na příjmu P se u rajčete podílejí ještě další tři transportéry, které jsou kódovány geny *LePT3*,



*LePT4* a *LePT5*, jejichž exprese se indukuje vytvořením mykorhizy. *LePT3* patří zřejmě mezi vysokoafinitní přenašeče, zatímco *LePT4* a *LePT5* mezi nízkoafinitní přenašeče (Nagy *et al.*, 2005; Poulsen *et al.*, 2005). Při studiu mutanta rajčete *lept4*, u něhož transportér *LePT4* nefunguje, se projevila pravděpodobná účast tohoto transportéru i při příjmu P přímo kořeny rostlin, jestliže je jeho koncentrace v okolní půdě vysoká, a dále jeho nenahraditelnost ostatními transportéry při příjmu P mykorhizní cestou (Xu *et al.*, 2007), což je v rozporu se studií autorů Nagy *et al.* (2005), podle níž jsou geny *LePT3-4* redundantní.

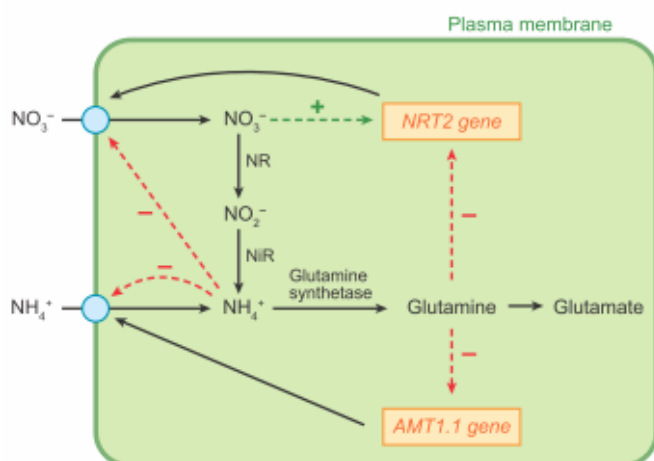
## 6.2 Příjem dusíku

Zatím je napsáno málo studií, které se zabývají příjmem dusíku AM houbami a jeho transportem do kořenů rajčete a póru, z tohoto důvodu tato kapitola obsahuje z větší části poznatky získané při experimentech s jinými rostlinami.

### 6.2.1 Příjem dusíku kořeny rostlin

Rostliny přijímají dusík ve formě  $\text{NO}_3^-$  nebo  $\text{NH}_4^+$  prostřednictvím vysokoafinitních (HATS) a nízkoafinitních (LATS) transportních systémů, které se nacházejí v membránách kořenových buněk. HATS jsou saturovány při nízké vnější koncentraci N, LATS naopak fungují při vyšším obsahu N v půdě (rev. Glass, 2003).

HATS pro  $\text{NO}_3^-$  se rozlišují na konstitutivní (cHATS) a inducibilní (iHATS) a jsou kódovány genovou rodinou NRT2 (rev. Forde, 2000), jejíž exprese roste při nedostatku N v rostlině (Gansel *et al.*, 2001). Přítomnost vnějšího  $\text{NO}_3^-$  nebo  $\text{NO}_2^-$  vyvolává syntézu iHATS a několikrát zvyšuje příjem N (Aslam *et al.*, 1996; Glass *et al.*, 2001). Po určité době dochází k down-regulaci přenašečů, kterou vyvolávají pravděpodobně produkty asimilace N (především glutamin; obr. 6). Stejný účinek na přenašeče má i  $\text{NH}_4^+$  v kořenových buňkách (Vidmar *et al.*, 2000). Proteiny kódované genovou rodinou NTR1 tvoří LATS. Na rozdíl od iHATS se patrně vyznačují nižší citlivostí k negativní zpětné regulaci (rev. Forde, 2000).



Obr. 6  
Schéma zobrazuje regulaci vysokoafinitních přenašečů (HATS) pro  $\text{NO}_3^-$  a  $\text{NH}_4^+$ . Exprese genů NRT2 a AMT1.1, které kódují přenašeče, je inhibována glutaminem. Přítomnost  $\text{NO}_3^-$  vyvolává expresi NRT2. Cytosolický  $\text{NH}_4^+$  potlačuje příjem  $\text{NO}_3^-$  i  $\text{NH}_4^+$ . Na obrázku je také znázorněna redukce  $\text{NO}_3^-$  (NR = nitrátreduktáza, NiR = nitritreduktáza) a následná syntéza glutaminu a glutamátu. Převzato z Jackson *et al.* (2008).

Genové rodiny AMT1 a AMT2 kódují dva transportní systémy (HATS a LATS) pro  $\text{NH}_4^+$  (rev. Howitt & Udvardi, 2000). Lokální nedostatek N v kořenových buňkách (*Arabidopsis thaliana* L. Heynh.) vyvolává expresi AMT1, což vede ke zvýšení množství HATS (Gansel *et al.*, 2001). Naopak při nadbytku N klesá počet transkriptů AMT1 (rev. Howitt & Udvardi, 2000). Down-regulace HATS je způsobena glutaminem a nebo samotným  $\text{NH}_4^+$  (obr. 6). LATS pro  $\text{NH}_4^+$  regulaci zřejmě nepodléhají, to možná přispívá k nadměrné akumulaci N v rostlinách, které rostou v půdách s vysokým obsahem N, a jeho následnému toxickému vlivu (rev. Glass *et al.*, 2001). Hromadění  $\text{NH}_4^+$  u rostlin citlivých na  $\text{NH}_4^+$  (např. ječmen, rajče) se částečně kompenzuje zpětným transportem N, který je ale značně energeticky náročný, protože probíhá proti energetickému gradientu. U tolerantních rostlin (např. rýže) dochází k relativní depolarizaci membrány při vysoké vnější koncentraci  $\text{NH}_4^+$ , což umožňuje jeho částečný snížený příjem (Britto *et al.*, 2001).  $\text{NH}_4^+$  se v půdě pohybuje velmi omezeně (asi 10x pomaleji než  $\text{NO}_3^-$ ) a často dochází k jeho vyčerpání okolo kořenů, proto je pro jeho příjem důležitá délka a hustota kořenového systému (rev. Jackson *et al.*, 2008).

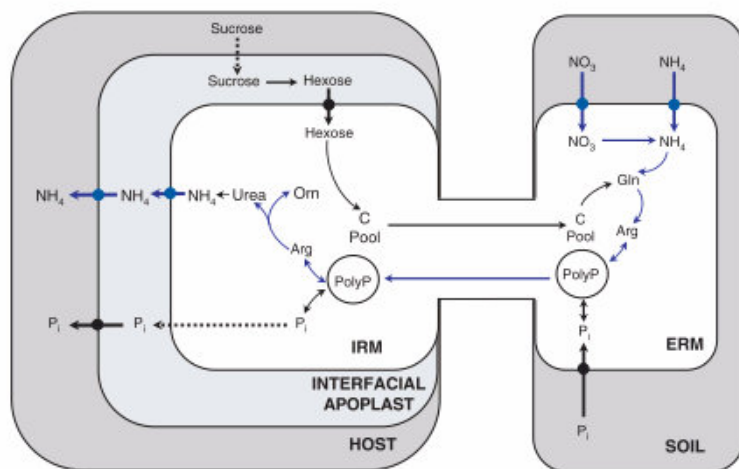
### 6.2.2 Usnadnění příjmu dusíku prostřednictvím AM houby

AM houby umožňují rostlině čerpat N z rozsáhlejšího objemu půdy. Díky vysoké morfologické a fyziologické plasticitě houbových vláken a lepší schopnosti kompetovat s půdními mikroorganismy jsou vnější hyfy významnější než kořeny při získávání živin z lokálních zdrojů v půdě, které vznikají rozkladem organických zbytků (rev. Tibbett, 2000).

AM houby přijímají nejen anorganické sloučeniny N ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ ), ale i N v organické formě (glycin, kyselina glutamová), který je pro rostliny nedostupný (Hawkins *et al.*, 2000). Malý poloměr hyf umožňuje jejich prorůstání do ještě nerozpadlých organických materiálů a snižuje tak vzdálenost mezi nimi a produkty dekompozice (Leigh *et al.*, 2009). Podle studie autorů Hodge *et al.* (2001) AM houby navíc rozklad podporují – možná na základě exudátů, které způsobují povzbuzení aktivity bakterií v mykorhizosféře. Odlišné druhy hub transportují organický N do rostlin s různou efektivitou. Například *G. intraradices* pravděpodobně zvyšuje koncentraci N v jitroceli (*Plantago lanceolata* L.) prostřednictvím příjmu jeho organických sloučenin, zatímco *Glomus hoi* S. M. Berch & Trappe, i když organický N absorbuje, transportuje N do rostliny jen v omezené míře (Leigh *et al.*, 2009).

Mechanismus příjmu a přenosu organického N je zatím neznámý, naopak existují studie částečně objasňující tuto problematiku u anorganického N. Na jeho příjmu z půdy se podílí vysokoafinitní transportér pro  $\text{NH}_4^+$ , který se nachází v membránách extraradikálního

mycelia a je kódován genem *GintAMT1* (Lopez-Pedrosa *et al.*, 2006). Další přenašeče pro N zatím nejsou popsány. Příjem  $\text{NO}_3^-$  extraradikálním myceliem vede ke zvýšení pH v růstovém substrátu, takže přenašeč pro  $\text{NO}_3^-$  je pravděpodobně spojený se symportem  $\text{H}^+$  (Bago *et al.*, 1996). AM houby přednostně transportují do rostlin N ve formě  $\text{NH}_4^+$ . Studie zabývající se přenosem radioaktivně značeného N do mykorhizní kukuřice (*Zea mays* L.; symbióza s *Glomus aggregatum* N. C. Schenck & G. S. Sm.; Tanaka & Yano, 2005) ukazuje, že mykorhizní rostliny získávají od houby přibližně 10x více N ve formě  $\text{NH}_4^+$  než  $\text{NO}_3^-$ . Malé množství poskytnutého  $\text{NO}_3^-$  není způsobeno neschopností hyf přijímat jej z půdy, ale omezenou kapacitou pro jeho transport. Preference  $\text{NH}_4^+$  zřejmě souvisí s jeho energeticky méně náročnější asimilací (Hawkins *et al.*, 2000).  $\text{NH}_4^+$  je pomocí glutamin syntetázy zabudován do glutaminu, který se dále v několika krocích přeměňuje na arginin. Pokud je ale přijat  $\text{NO}_3^-$ , musí se nejprve redukovat na  $\text{NH}_4^+$  (Jin *et al.*, 2005). Z extraradikálních hyf se vzniklý arginin transportuje buď samostatně (Govindarajulu *et al.*, 2005), a nebo vázaný v polyfosfátu (Jin *et al.*, 2005; obr. 7) do intraradikálních hyf, kde se pravděpodobně rozpadá a vzniklý  $\text{NH}_4^+$  je přenesen do kořenových buněk rostliny.



Obr. 7

Schéma znázorňuje metabolismus N a jeho transport do rostliny. N v anorganické formě je přijímán extraradikálním myceliem z půdy a dále přeměňován na glutamin a arginin, který se váže na polyfosfát a společně s ním je transportován do intraradikálního mycelia. Zde dochází k uvolnění argininu a jeho rozpadu na močovinu a ornitin.  $\text{NH}_4^+$  odštěpený z močoviny je přenesen do kořenové buňky.

Převzato z Jin *et al.* (2005).

Míra kolonizace se zvyšuje, když jsou rostliny limitovány dostupností dusíku (Treseder, 2004). Naopak v jiném experimentu přidání N neomezovalo kolonizaci rostlin rajčete AM houbou *G. mosseae*, ale při vyšších koncentracích N v půdě docházelo ke snížení transportu N do rajčat (Mader *et al.*, 2000). Další příklad příjmu N v podmínkách s jeho dostatkem v půdě poskytuje i studie (Cavagnaro *et al.*, 2006), v níž mykorhizní rajčata pěstovaná na organické farmě obsahují více dusíku v prýtu než mutovaní jedinci, kteří nedokážou vytvářet mykorhizu. Odpověď AM houby na hnojení je podmíněna původní hladinou živin. V půdách s nízkým obsahem živin dochází po jejich přidání k nárůstu biomasy

hub a naopak hnojení půd již bohatých na živiny redukuje celkovou délku hyf (Treseder & Allen, 2002).

Přispění AM symbiózy k příjmu N vykazuje silnou genotypovou specifitu a závisí na genotypu obou mykorhizních partnerů, což bylo pozorováno i u sledovaných druhů zeleniny. Například u póru v polním experimentu (Sorensen *et al.*, 2008) byl studován vliv preinokulace AM houbami (*G. intraradices*, *G. claroideum*, *G. mosseae* a AM houby izolované z cílové lokality) na příjem N u póru a ke zvýšení koncentrace N v biomase rostlin došlo pouze u testovaného izolátu *G. intraradices* v kořenech, zatímco hladina N v prýtu nebyla ovlivněna. U rostlin rajčete inokulovaných izolátem *G. mosseae* bylo též pozorováno signifikantní zvýšení příjmu N (Karagiannidis *et al.*, 2002).

## 7 Závěr

AM symbióza ovlivňuje fyziologické a výnosové vlastnosti rajčete a póru. Rajče i pór v symbióze s AM houbami obvykle mají vyšší výnosy, na druhou stranu existují práce, podle kterých mykorhiza neovlivňuje nebo dokonce snižuje výnosy. Ze studia rostlin, které jsou blízkými příbuznými póru a rajčete, můžeme usuzovat, že AM houby ovlivňují potenciálně i kvalitu výnosů. Mykorhizní rajčata často vykazují zvýšenou odolnost vůči především půdním patogenům a v menší míře i některým patogenům prýtu. Několik studií, které se zabývaly vlivem inokulace rajčat AM houbami v souvislosti s nedostatkem závlahy a zasolením, ukázalo, že tyto abiotické stresory nemají na mykorhizní rostliny takový negativní dopad jako na nemykorhizní jedince. V půdách znečištěných těžkými kovy nebo radioizotopy mykorhiza zvyšuje toleranci vůči těmto polutantům, přičemž v některých případech zvyšuje jejich příjem do rostliny a naopak v jiných příjem snižuje. To umožňuje využití mykorhizní symbiózy při fytoextrakci nebo fytostabilizaci.

Změny vlastností mykorhizních rostlin jsou vyvolány především zlepšeným příjmem živin – v této práci jsem se zabývala podrobněji příjmem P a N. Rozsáhlé extraradikální mycelium hub přijímá živiny z velkého objemu půdy, tyto živiny jsou následně transportovány do kořenů rostlin. AM houby jsou dokonce schopné přijímat N a možná i P v organické formě, která je pro rostliny převážně nedostupná.

Míru výsledného ovlivnění rajčete nebo póru AM houbou nelze zobecnit, protože závisí na genotypové specifitě obou mykorhizních partnerů a vnějších podmínkách. Proto je nutné hledat kombinace vhodných kultivarů rostlin, které jsou rezponzivní k vybraným izolátům hub v daných půdních podmínkách. Při doladování skladby mykorhizní očkovací

látky (angl. „inoculum tunning“) je vhodné používat jako součást inokula izoláty získané z půd s obdobným stresovým zatížením, jako má cílová lokalita.

Využití mykorhizní symbiózy v zemědělství je spojeno s řadou výhod – vede k omezení množství používaných hnojiv a pesticidů v konkrétních produkčních schématech, což může vést ke snížení zátěže a znečišťování životního prostředí a produkci zdravějších plodin s lepšími výživovými vlastnostmi. Mykorhiza usnadňuje pěstování rostlin v místech s nepříznivými klimatickými a půdními vlastnostmi - nedostatkem vody nebo nadbytkem solí a těžkých kovů v půdě. V neposlední řadě AM houby zlepšují kvalitu půdy.

Aby AM houby mohly zlepšovat výživu, odolnost a výnosy kulturních plodin v plném rozsahu, je nutné upravit některé postupy běžné v konvenčním zemědělství. Nadměrné hnojení, používání pesticidů a růstových regulátorů, časté orání, monokultury nebo pěstování nemykorhizních rostlin působí na přítomnost AM hub v půdě škodlivě (rev. Plenchette *et al.*, 2004). Využití mykorhizních technologií se proto může snadněji zavést v organickém zemědělství, které je založeno na omezeném používání průmyslových hnojiv a pesticidů, a tam je také možno očekávat nejvýraznější změny. Úrodnost půdy v organickém zemědělství se udržuje především pomocí pestrých osevních postupů a často nepravidelně aplikovaném přihnojování organickými hnojivy, což často vede k nízké dostupnosti P. Oba tyto postupy jsou pro AM houby prospěšné (rev. Gosling *et al.*, 2006). V konvenčním zemědělství může být nejvíce problematický přechod od produkčního schématu s vysokým obsahem P v půdě k jeho nižší koncentraci. Z důvodu dlouhé historie dodávání P bývá tento přechod zdoluhavý a navíc nějakou dobu trvá doladění kombinace mykorhizních partnerů a prostředí, tedy systému rostlina-houba-půda. Pro producenty to představuje riziko nižších výnosů po několik let.

Navíc většina současných kultivarů zemědělských plodin byla šlechtěna s cílem selekce genotypů pro účinnost příjmu živin, především fosforu, za vysokých koncentrací fosforu v půdě, což je faktor nepříznivý pro rozvoj mykorhizy (Sawers *et al.*, 2008). Tedy pokud má být použití mykorhizy v zemědělství efektivní, je nezbytné vyhledat vhodné, responzivní kultivary plodin, které umí mykorhizu účinně využívat, a k nim určit vhodného houbového partnera účinného pro mykorhizu v cílových lokalitách. Zároveň je potřebná spolupráce mezi šlechtiteli a vědci zaměřenými na výzkum mykorhizních hub.

AM symbióza vznikla v evoluci rostlin velmi dávno a v současné době AM houby interagují s většinou terestrických rostlinných čeledí včetně mnoha kulturních plodin. Vytvoření AM je pro rostliny přirozené a přináší jim to řadu výhod. Řízená podpora vzniku mykorhizy a její následné udržování i v zemědělských ekosystémech proto znamená využití

této prospěšné interakce člověkem pro hospodárnější využívání zdrojů a může být klíčové v budoucím rozvoji zemědělství.

## Seznam použité literatury

- Akkopru A, Demir S. 2005.** Biological control of Fusarium wilt in tomato caused by *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* by AMF *Glomus intraradices* and some rhizobacteria. *Journal of Phytopathology* **153**(9): 544-550.
- Al-Karaki GN. 2000.** Growth of mycorrhizal tomato and mineral acquisition under salt stress. *Mycorrhiza* **10**(2): 51-54.
- Al-Karaki GN, Hammad R. 2001.** Mycorrhizal influence on fruit yield and mineral content of tomato grown under salt stress. *Journal of Plant Nutrition* **24**(8): 1311-1323.
- Aono T, Maldonado-Mendoza IE, Dewbre GR, Harrison MJ, Saito M. 2004.** Expression of alkaline phosphatase genes in arbuscular mycorrhizas. *New Phytologist* **162**(2): 525-534.
- Aslam M, Travis RL, Rains DW. 1996.** Evidence for substrate induction of a nitrate efflux system in barley roots. *Plant Physiology* **112**(3): 1167-1175.
- Bago B, Vierheilig H, Piche Y, AzconAguilar C. 1996.** Nitrate depletion and pH changes induced by the extraradical mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* grown in monoxenic culture. *New Phytologist* **133**(2): 273-280.
- Barber SA, Walker JM, Vasey EH. 1963.** Mechanismus for movement of plant nutrients from soil and fertilizer to plant root. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **11**(3): 204-&.
- Benedetto A, Magurno F, Bonfante P, Lanfranco L. 2005.** Expression profiles of a phosphate transporter gene (GmosPT) from the endomycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Mycorrhiza* **15**(8): 620-627.
- Britto DT, Siddiqi MY, Glass ADM, Kronzucker HJ. 2001.** Futile transmembrane NH<sub>4</sub><sup>+</sup> cycling: A cellular hypothesis to explain ammonium toxicity in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**(7): 4255-4258.
- Bryla DR, Koide RT. 1998.** Mycorrhizal response of two tomato genotypes relates to their ability to acquire and utilize phosphorus. *Annals of Botany* **82**(6): 849-857.
- Buchtová I. 2006.** Situační a výhledová zpráva-zelenina 2006. Praha: Ministerstvo zemědělství České republiky. ISBN 80-7084-523-6: 58 < [http://www.zelinarska-unie.cz/Portals/0/ZUCM/Pestovani/SVZ\\_zelenina\\_2006.pdf](http://www.zelinarska-unie.cz/Portals/0/ZUCM/Pestovani/SVZ_zelenina_2006.pdf)> (accessed April 2009)
- Buchtová I. 2007.** Situační a výhledová zpráva-zelenina 2007. Praha: Ministerstvo zemědělství České republiky. ISBN 978-80-7084-604-9: 66 < <http://www.zelinarska-unie.cz/Portals/0/ZUCM/Pestovani/ZELENINA%202007.pdf>> (accessed April 2009)
- Burleigh SH, Cavagnaro T, Jakobsen I. 2002.** Functional diversity of arbuscular mycorrhizas extends to the expression of plant genes involved in P nutrition. *Journal of Experimental Botany*. 53 (374): 1593-1601
- Cavagnaro TR, Jackson LE, Six J, Ferris H, Goyal S, Asami D, Scow KM. 2006.** Arbuscular mycorrhizas, microbial communities, nutrient availability, and soil aggregates in organic tomato production. *Plant and Soil* **282**(1-2): 209-225.
- Charron G, Furlan V, Bernier-Cardou M, Doyon G. 2001.** Response of onion plants to arbuscular mycorrhizae 1. Effects of inoculation method and phosphorus fertilization on biomass and bulb firmness. *Mycorrhiza* **11**(4): 187-197.

- Chen YF, Wang Y, Wu WH. 2008.** Membrane transporters for nitrogen, phosphate and potassium uptake in plants. *Journal of Integrative Plant Biology* **50**(7): 835-848.
- Cooper KM, Tinker PB. 1981.** Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. 4. Effect of environmental variables on movement of phosphorus. *New Phytologist* **88**(2): 327-339.
- Cordier C, Pozo MJ, Barea JM, Gianinazzi S, Gianinazzi-Pearson V. 1998.** Cell defense responses associated with localized and systemic resistance to *Phytophthora parasitica* induced in tomato by an arbuscular mycorrhizal fungus. *Molecular Plant-Microbe Interactions* **11**(10): 1017-1028.
- Cox G, Moran KJ, Sanders F, Nockolds C, Tinker PB. 1980.** Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. 3. Polyphosphate granules and phosphorus translocation. *New Phytologist* **84**(4): 649-&.
- Dasgan HY, Kusvuran S, Ortas I. 2008.** Responses of soilless grown tomato plants to arbuscular mycorrhizal fungal (*Glomus fasciculatum*) colonization in re-cycling and open systems. *African Journal of Biotechnology* **7**(20): 3606-3613.
- del Val C, Barea JM, Azcon-Aguilar C. 1999.** Assessing the tolerance to heavy metals of arbuscular mycorrhizal fungi isolated from sewage sludge-contaminated soils. *Applied Soil Ecology* **11**(2-3): 261-269.
- Dickson S, Smith SE, Smith FA. 1999.** Characterization of two arbuscular mycorrhizal fungi in symbiosis with *Allium porrum*: colonization, plant growth and phosphate uptake. *New Phytologist* **144**(1): 163-172.
- Ezawa T, Cavagnaro TR, Smith SE, Smith FA, Ohtomo R. 2004.** Rapid accumulation of polyphosphate in extraradical hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus as revealed by histochemistry and a polyphosphate kinase/luciferase system. *New Phytologist* **161**(2): 387-392.
- Ezawa T, Smith SE, Smith FA. 2001.** Differentiation of polyphosphate metabolism between the extra- and intraradical hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* **149**(3): 555-563.
- FAOSTAT. 2009.** FAOSTAT Agricultural Production Database. <<http://faostat.fao.org/site/336/default.aspx>> (accessed April 2009)
- Forde BG. 2000.** Nitrate transporters in plants: structure, function and regulation. *Biochimica Et Biophysica Acta-Biomembranes* **1465**(1-2): 219-235.
- Fritz M, Jakobsen I, Lyngkjaer MF, Thordal-Christensen H, Pons-Kuhnemann J. 2006.** Arbuscular mycorrhiza reduces susceptibility of tomato to *Alternaria solani*. *Mycorrhiza* **16**(6): 413-419.
- Furihata T, Suzuki M, Sakurai H. 1992.** Kinetic characterization of 2 phosphate-uptake systems with different affinities in suspension-cultured *Catharanthus-roseus* protoplasts. *Plant and Cell Physiology* **33**(8): 1151-1157.
- Gansel X, Munos S, Tillard P, Gojon A. 2001.** Differential regulation of the NO<sub>3</sub><sup>-</sup> and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> transporter genes *AtNrt2.1* and *AtAmt1.1* in *Arabidopsis*: relation with long-distance and local controls by N status of the plant. *Plant Journal* **26**(2): 143-155.
- Glass ADM. 2003.** Nitrogen use efficiency of crop plants: Physiological constraints upon nitrogen absorption. *Critical Reviews in Plant Sciences* **22**(5): 453-470.
- Glass ADM, Brito DT, Kaiser BN, Kronzucker HJ, Kumar A, Okamoto M, Rawat SR, Siddiqi MY, Silim SM, Vidmar JJ, Zhuo D. 2001.** Nitrogen transport in plants, with an emphasis on the regulation of fluxes to match plant demand. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science-Zeitschrift Fur Pflanzenernahrung Und Bodenkunde* **164**(2): 199-207.
- Gohre V, Paszkowski U. 2006.** Contribution of the arbuscular mycorrhizal symbiosis to heavy metal phytoremediation. *Planta* **223**(6): 1115-1122.

- Gosling P, Hodge A, Goodlass G, Bending GD. 2006.** Arbuscular mycorrhizal fungi and organic farming. *Agriculture Ecosystems & Environment*. **113**(1-4): 17-35.
- Govindarajulu M, Pfeffer PE, Jin HR, Abubaker J, Douds DD, Allen JW, Bucking H, Lammers PJ, Shachar-Hill Y. 2005.** Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Nature* **435**(7043): 819-823.
- Gryndler M, Baláž M, Hršelová H, Jansa J, Vosátka M. 2004.** *Mykorhizní symbióza. O soužití hub s kořeny rostlin*. Praha: Academia. ISBN: 80-200-1240-0: 366
- Harrier LA, Watson CA. 2004.** The potential role of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi in the bioprotection of plants against soil-borne pathogens in organic and/or other sustainable farming systems. *Pest Management Science* **60**(2): 149-157.
- Harrison MJ, Vanbuuren ML. 1995.** A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Nature* **378**(6557): 626-629.
- Hawkins HJ, Johansen A, George E. 2000.** Uptake and transport of organic and inorganic nitrogen by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* **226**(2): 275-285.
- Hodge A, Campbell CD, Fitter AH. 2001.** An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. *Nature* **413**(6853): 297-299.
- Howitt SM, Udvardi MK. 2000.** Structure, function and regulation of ammonium transporters in plants. *Biochimica Et Biophysica Acta-Biomembranes* **1465**(1-2): 152-170.
- Jackson LE, Burger M, Cavagnaro TR. 2008.** Roots nitrogen transformations, and ecosystem services. *Annual Review of Plant Biology* **59**: 341-363.
- Jin H, Pfeffer PE, Douds DD, Piotrowski E, Lammers PJ, Shachar-Hill Y. 2005.** The uptake, metabolism, transport and transfer of nitrogen in an arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* **168**(3): 687-696.
- Karagiannidis N, Bletsos F, Stavropoulos N. 2002.** Effect of Verticillium wilt (*Verticillium dahliae* Kleb.) and mycorrhiza (*Glomus mosseae*) on root colonization, growth and nutrient uptake in tomato and eggplant seedlings. *Scientia Horticulturae* **94**(1-2): PII S0304-4238(0301)00336-00333.
- Karandashov V, Bucher M. 2005.** Symbiotic phosphate transport in arbuscular mycorrhizas. *Trends in Plant Science* **10**(1): 22-29.
- Kim KY, Jordan D, McDonald GA. 1998.** Effect of phosphate-solubilizing bacteria and vesicular-arbuscular mycorrhizae on tomato growth and soil microbial activity. *Biology and Fertility of Soils* **26**(2): 79-87.
- Koide RT, Kabir Z. 2000.** Extraradical hyphae of the mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* can hydrolyse organic phosphate. *New Phytologist* **148**(3): 511-517.
- Kornberg A, Rao NN, Ault-Riche D. 1999.** Inorganic polyphosphate: A molecule of many functions. *Annual Review of Biochemistry* **68**: 89-125.
- Larsen EH, Lobinski R, Burger-Meyer K, Hansen M, Ruzik R, Mazurowska L, Rasmussen PH, Sloth JJ, Scholten O, Kik C. 2006.** Uptake and speciation of selenium in garlic cultivated in soil amended with symbiotic fungi (mycorrhiza) and selenate. *Analytical and Bioanalytical Chemistry* **385**(6): 1098-1108.
- Leake JR, Johnson D, Donnelly DP, Muckle GE, Boddy L, Read DJ. 2004.** Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* **82**(8): 1016-1045.
- Leigh J, Hodge A, Fitter AH. 2009.** Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material. *New Phytologist* **181**(1): 199-207.



- Lingua G, D'Agostino G, Massa N, Antosiano M, Berta G. 2002.** Mycorrhiza-induced differential response to a yellows disease in tomato. *Mycorrhiza* **12**(4): 191-198.
- Lioussanne L, Jolicœur M, St-Arnaud M. 2008.** Mycorrhizal colonization with *Glomus intraradices* and development stage of transformed tomato roots significantly modify the chemotactic response of zoospores of the pathogen *Phytophthora nicotianae*. *Soil Biology & Biochemistry* **40**(9): 2217-2224.
- Liu CM, Muchhal US, Uthappa M, Kononowicz AK, Raghothama KG. 1998.** Tomato phosphate transporter genes are differentially regulated in plant tissues by phosphorus. *Plant Physiology* **116**(1): 91-99.
- Liu Y, Zhu YG, Chen BD, Christie P, Li XL. 2005.** Yield and arsenate uptake of arbuscular mycorrhizal tomato colonized by *Glomus mosseae* BEG167 in As spiked soil under glasshouse conditions. *Environment International* **31**(6): 867-873.
- Lopez-Pedrosa A, Gonzalez-Guerrero M, Valderas A, Azcon-Aguilar C, Ferrol N. 2006.** *GintAMT1* encodes a functional high-affinity ammonium transporter that is expressed in the extraradical mycelium of *Glomus intraradices*. *Fungal Genetics and Biology* **43**(2): 102-110.
- Mader P, Vierheilig H, Streitwolf-Engel R, Boller T, Frey B, Christie P, Wiemken A. 2000.** Transport of N-15 from a soil compartment separated by a polytetrafluoroethylene membrane to plant roots via the hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* **146**(1): 155-161.
- Maldonado-Mendoza IE, Dewbre GR, Harrison MJ. 2001.** A phosphate transporter gene from the extra-radical mycelium of an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is regulated in response to phosphate in the environment. *Molecular Plant-Microbe Interactions* **14**(10): 1140-1148.
- Mena-Violante HG, Ocampo-Jimenez O, Dendooven L, Martinez-Soto G, Gonzalez-Castaneda J, Davies FT, Olalde-Portugal V. 2006.** Arbuscular mycorrhizal fungi enhance fruit growth and quality of chile ancho (*Capsicum annum* L. cv San Luis) plants exposed to drought. *Mycorrhiza* **16**(4): 261-267.
- Milleret R, Le Bayon RC, Gobat JM. 2009.** Root, mycorrhiza and earthworm interactions: their effects on soil structuring processes, plant and soil nutrient concentration and plant biomass. *Plant and Soil* **316**(1-2): 1-12.
- Moravec J, 1999.** Pór. In: Zahradnický slovník naučný. 4.díl. Praha: Ústav zemědělských a potravinářských informací. ISBN 80-86153-60-6: 434
- Mozafar A, Ruh R, Klingel P, Gamper H, Egli S, Frossard E. 2002.** Effect of heavy metal contaminated shooting range soils on mycorrhizal colonization of roots and metal uptake by leek. *Environmental Monitoring and Assessment* **79**(2): 177-191.
- Muchhal US, Raghothama KG. 1999.** Transcriptional regulation of plant phosphate transporters. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **96**(10): 5868-5872.
- Nagy R, Karandashov V, Chague W, Kalinkevich K, Tamasloukht M, Xu GH, Jakobsen I, Levy AA, Amrhein N, Bucher M. 2005.** The characterization of novel mycorrhiza-specific phosphate transporters from *Lycopersicon esculentum* and *Solanum tuberosum* uncovers functional redundancy in symbiotic phosphate transport in solanaceous species. *Plant Journal* **42**(2): 236-250.
- Ohtomo R, Saito M. 2005.** Polyphosphate dynamics in mycorrhizal roots during colonization of an arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytologist* **167**: 571-578.
- Pekárková-Troníčková E. 2001.** Rajče. In: Zahradnický slovník naučný. 5.díl. Praha: Ústav zemědělských a potravinářských informací. ISBN 80-7271-075-3: 10-12
- Perner H, Rohn S, Driemel G, Batt N, Schwarz D, Kroh LW, George E. 2008.** Effect of nitrogen species supply and mycorrhizal colonization on organosulfur and phenolic

- compounds in onions. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **56**(10): 3538-3545.
- Perner H, Schwarz P, George E. 2006.** Effect of mycorrhizal inoculation and compost supply on growth and nutrient uptake of young leek plants grown on peat-based substrates. *Hortscience* **41**(3): 628-632.
- Plenchette C, Clermont-Dauphin C, Meynard JM, Fortin JA. 2005.** Managing arbuscular mycorrhizal fungi in cropping systems. *Canadian Journal of Plant Science* **85**(1): 31-40.
- Poulsen KH, Nagy R, Gao LL, Smith SE, Bucher M, Smith FA, Jakobsen I. 2005.** Physiological and molecular evidence for Pi uptake via the symbiotic pathway in a reduced mycorrhizal colonization mutant in tomato associated with a compatible fungus. *New Phytologist* **168**(2): 445-453.
- Poulton JL, Bryla D, Koide RT, Stephenson AG. 2002.** Mycorrhizal infection and high soil phosphorus improve vegetative growth and the female and male functions in tomato. *New Phytologist* **154**(1): 255-264.
- Poulton JL, Koide RT, Stephenson AG. 2001a.** Effects of mycorrhizal infection and soil phosphorus availability on in vitro and in vivo pollen performance in *Lycopersicon esculentum* (Solanaceae). *American Journal of Botany* **88**(10): 1786-1793.
- Poulton JL, Koide RT, Stephenson AG. 2001b.** Effects of mycorrhizal infection, soil phosphorus availability and fruit production on the male function in two cultivars of *Lycopersicon esculentum*. *Plant Cell and Environment* **24**(8): 841-849.
- Pozo MJ, Azcon-Aguilar C, Dumas-Gaudot E, Barea JM. 1998.** Chitinase and chitinase activities in tomato roots during interactions with arbuscular mycorrhizal fungi or *Phytophthora parasitica*. *Journal of Experimental Botany* **49**(327): 1729-1739.
- Pozo MJ, Azcon-Aguilar C, Dumas-Gaudot E, Barea JM. 1999.** beta-1,3-glucanase activities in tomato roots inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi and/or *Phytophthora parasitica* and their possible involvement in bioprotection. *Plant Science* **141**(2): 149-157.
- Raghothama KG, Karthikeyan AS. 2005.** Phosphate acquisition. *Plant and Soil* **274**(1-2): 37-49.
- Rausch C, Bucher M. 2002.** Molecular mechanisms of phosphate transport in plants. *Planta* **216**(1): 23-37.
- Rillig MC. 2004.** Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Canadian Journal of Soil Science* **84**(4): 355-363.
- Rosen K, Zhong WL, Martensson A. 2005.** Arbuscular mycorrhizal fungi mediated uptake of Cs-137 in leek and ryegrass. *Science of the Total Environment* **338**(3): 283-290.
- Rosewarne GM, Barker SJ, Smith SE, Smith FA, Schachtman DP. 1999.** A *Lycopersicon esculentum* phosphate transporter (LePT1) involved in phosphorus uptake from a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytologist* **144**(3): 507-516.
- Sakano K, Yazaki Y, Mimura T. 1992.** Cytoplasmic acidification induced by inorganic-phosphate uptake in suspension cultured *Catharanthus-roseus* cells - measurement with fluorescent pH indicator and P-31 nuclear-magnetic-resonance. *Plant Physiology* **99**(2): 672-680.
- Sawers RJH, Gutjahr C, Paszkowski U. 2008.** Cereal mycorrhiza: an ancient symbiosis in modern agriculture. *Trends in Plant Science*. **13**(2): 93-97
- Smith SE, Smith FA, Jakobsen I. 2003.** Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant Physiology* **133**(1): 16-20.
- Solaiman MZ, Ezawa T, Kojima T, Saito M. 1999.** Polyphosphates in intraradical and extraradical hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita*. *Applied and Environmental Microbiology* **65**(12): 5604-5606.

- Sorensen JN, Larsen J, Jakobsen I. 2005.** Mycorrhiza formation and nutrient concentration in leeks (*Allium porrum*) in relation to previous crop and cover crop management on high P soils. *Plant and Soil* **273**(1-2): 101-114.
- Sorensen JN, Larsen J, Jakobsen I. 2008.** Pre-inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi increases early nutrient concentration and growth of field-grown leeks under high productivity conditions. *Plant and Soil* **307**(1-2): 135-147.
- Subramanian KS, Santhanakrishnan P, Balasubramanian P. 2006.** Responses of field grown tomato plants to arbuscular mycorrhizal fungal colonization under varying intensities of drought stress. *Scientia Horticulturae* **107**(3): 245-253.
- Sudová R, Doubková P, Vosátka M. 2008.** Mycorrhizal association of *Agrostis capillaris* and *Glomus intraradices* under heavy metal stress: Combination of plant clones and fungal isolates from contaminated and uncontaminated substrates. *Applied Soil Ecology*. **40**(1): 19-29
- Suresh CK, Bagyaraj DJ, Reddy DDR. 1985.** Effect of vesicular-arbuscular mycorrhiza on survival, penetration and development of root-knot nematode in tomato. *Plant and Soil* **87**(2): 305-308.
- Tanaka Y, Yano K. 2005.** Nitrogen delivery to maize via mycorrhizal hyphae depends on the form of N supplied. *Plant Cell and Environment* **28**(10): 1247-1254.
- Thomson BD, Clarkson DT, Brain P. 1990.** Kinetics of phosphorus uptake by the germ-tubes of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Gigaspora-margarita*. *New Phytologist* **116**(4): 647-653.
- Tibbett M. 2000.** Roots, foraging and the exploitation of soil nutrient patches: the role of mycorrhizal symbiosis. *Functional Ecology* **14**(3): 397-399.
- Timonen & Marschner. 2006.** Mycorrhizosphere concept. In: Microbial Activity in the Rhizosphere. Springer. ISBN 3540291822: 349.
- Treseder KK. 2004.** A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO<sub>2</sub> in field studies. *New Phytologist* **164**(2): 347-355.
- Treseder KK, Allen MF. 2002.** Direct nitrogen and phosphorus limitation of arbuscular mycorrhizal fungi: a model and field test. *New Phytologist* **155**(3): 507-515.
- Ullricheberius CI, Novacky A, Fischer E, Luttge U. 1981.** Relationship between energy-dependent phosphate-uptake and the electrical membrane-potential in *Lemna-gibba-G1*. *Plant Physiology* **67**(4): 797-801.
- Ullricheberius CI, Novacky A, Vanbel AJE. 1984.** Phosphate-uptake in *Lemna-gibba-G1* - Energetics and kinetics. *Planta* **161**(1): 46-52.
- Utkhede R. 2006.** Increased growth and yield of hydroponically grown greenhouse tomato plants inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi and *Fusarium oxysporum* f. Sp *radicis-lycopersici*. *Biocontrol* **51**(3): 393-400.
- Vidmar JJ, Zhuo D, Siddiqi MY, Schjoerring JK, Touraine B, Glass ADM. 2000.** Regulation of high-affinity nitrate transporter genes and high-affinity nitrate influx by nitrogen pools in roots of barley. *Plant Physiology* **123**(1): 307-318.
- Vosátka M, Albrechtová J. 2008.** Theoretical Aspects and Practical Uses of Mycorrhizal Technology in Floriculture and Horticulture. In: Teixeira da Silva, J.A. (ed.): Floriculture, Ornamental and Plant Biotechnology : Advances and Topical Issues, Global Science Books Ltd. ISBN 978-4-903313-12-2: 466-479.
- Wang B, Qiu YL. 2006.** Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* **16**(5): 299-363.
- Xu GH, Chague V, Melamed-Bessudo C, Kapulnik Y, Jain A, Raghothama KG, Levy AA, Silber A. 2007.** Functional characterization of LePT4: a phosphate transporter in tomato with mycorrhiza-enhanced expression. *Journal of Experimental Botany* **58**: 2491-2501.

**Yuan H, Liu D. 2008.** Signaling components involved in plant responses to phosphate starvation. *Journal of Integrative Plant Biology* **50**(7): 849-859.

**ZhongQun H, ChaoXing H, ZhiBin Z, ZhiRong Z, HuaiSong W. 2007.** Changes of antioxidative enzymes and cell membrane osmosis in tomato colonized by arbuscular mycorrhizae under NaCl stress. *Colloids and Surfaces B-Biointerfaces* **59**(2): 128-133.