

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra experimentální biologie rostlin



Markéta Pikorová

**Vliv mykorrhizy na tvorbu sekundárních metabolitů
u rostlin**

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Školitel: doc. RNDr. Jana Albrechtová, Ph.D

Praha 2011

Vedoucí bakalářské práce:

doc. RNDr. Jana Albrechtová, Ph.D. (Katedra experimentální biologie rostlin PřF UK & Oddělení mykorhizních symbióz BÚ AVČR v.v.i.)

Konzultant bakalářské práce:

Mgr. Miroslav Vosátka, CSc. (Oddělení mykorhizních symbióz BÚ AVČR v.v.i.)

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně, pod vedením doc. RNDr. Jany Albrechtové, Ph.D. a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze 9.5. 2011

Markéta Pikorová

Poděkování:

Ráda bych poděkovala své školitelce doc. RNDr. Janě Albrechtové, Ph.D. za trpělivost a cenné rady při vypracovávání mé bakalářské práce. Dále děkuji své rodině a příteli Františkovi za podporu.

Použité zkratky

AM - Arbuskulární mykorhiza

MS - Mykorhizní symbióza

CMN - “common mycelial networks”

IAA - kyseliny indol-3-octová

ABA - kyseliny abscisová

G. - *Glomus*

Gi. - *Gigaspora*

N, n - navýšení

S, s - snížení

Obsah

Abstrakt.....	6
Abstract.....	7
1. Úvod.....	8
1.1. Sekundární metabolity rostlin - základní členění.....	9
1.2. Využití sekundárních metabolitů rostlin.....	11
2. Mykorhizní symbiózy a jejich ekologický význam.....	12
2.1. Typy mykorhizních symbióz.....	12
2.2. Ekologické významy mykorhizní symbiózy.....	14
3. Mykorhizní symbiózy a jejich vliv na rostliny.....	15
3.1. Zlepšení výživy hostitelských rostlin.....	16
3.2. Změny ve fyziologii hostitelských rostlin.....	17
4. Vliv mykorhizy na tvorbu a akumulaci sekundárních metabolitů u rostlin.....	20
4.1. Kvantitativní ovlivnění celkového obsahu sekundárních metabolitů.....	20
4.2. Kvalitativní změny v obsahu sekundárních metabolitů pod vlivem mykorhizy.....	21
4.3. Mechanismy vlivu mykorhizy na obsah sekundárních metabolitů v rostlinách.....	33
5. Závěr.....	34
Přehled literatury.....	35

Abstrakt

Mykorhizní symbióza, mutualistický vztah mezi symbiotickou houbou a kořeny rostlin, je řazena mezi významné mezidruhové interakce. Udává se, že v této symbióze žije kolem 90% terestrických cévnatých rostlin. Arbuskulární mykorhiza (AM) je nejčastěji se vyskytujícím druhem mykorhizy a zároveň nejčastějším druhem symbiózy u vyšších rostlin. Tvoří ji přibližně 80% všech rostlinných druhů. Symbiotickým soužitím s houbou rostlina často získává výhody, jako jsou například vyšší odolnost vůči stresovým faktorům, rezistence k patogenům či zlepšení příjmu živin. V posledních letech řada prací zjišťuje, že mykorhiza pozitivně ovlivňuje produkci sekundárních metabolitů rostlin. Tento vliv se může projevat jak kvantitativně, zvýšením koncentrace metabolitu v rostlině, tak i kvalitativně, změnou spektra produkováných látek. Tyto látky mohou mít pro člověka význam v různých oblastech. Medicínský výzkum stále rozšiřuje spektrum látek, vyznačujících se bioaktivním účinkem, jež mají původ právě v rostlinném sekundárním metabolismu.

Cílem této práce je formou literární rešerše vytvořit přehled současného stavu výzkumu, týkajícího se vlivu mykorhizní symbiózy na obsah sekundárních metabolitů v rostlinách, především těch s bioaktivním účinkem. V práci bude popsán význam mykorhizní symbiózy a jaký je její vliv na rostliny. Bude uvedeno, jakým způsobem jsou ovlivňovány jednotlivé látky sekundárního metabolismu a naznačeny možné mechanismy a důvody těchto vlivů.

Klíčová slova

mykorhiza, sekundární metabolity, éterické oleje, hostitelské rostliny, růst rostlin, obsah minerálních látek

Abstract

Mycorrhizal symbiosis, mutualistic relationship between symbiotic fungus and plant roots, is ranked among important interspecies interactions. It is indicated that about 90% terrestrial vascular plants live in this symbiosis. Arbuscular mycorrhiza (AM) is the most often occurring type of mycorrhiza and simultaneously the most often occurring type of symbiosis of higher plants. Approximately 80% of all of plant species form this symbiosis. By symbiotic coexistence with fungus plant often gains benefits as for example higher tolerance against stress factors, resistance against pathogens or improvement of nutrient uptake. In recent years in series of works is detected that mycorrhiza positively influences production of plant secondary metabolites. This influence can display quantitatively by increase of metabolite in plant and also qualitatively by change spectrum of substances produced. These substances can have importance in different spheres for human. Medicinal research regularly extends spectrum of substances with bioactive effect which have origin just in the plant secondary metabolism.

Target of this thesis is, by the form of literary retrieval, to create an overview of recent state of research regarding of influence of mycorrhizal symbiosis on content of secondary metabolites in plants, especially those with a bioactive effect. In the thesis will be described a significance of mycorrhizal symbiosis and what is it's influence on plants. It will be mentioned what ways are single substances of the secondary metabolism influenced and suggested possible mechanisms and reasons of this influences.

Key words

mycorrhiza, secondary metabolites, essential oils, host plants, plant growth, content of mineral substances

1. Úvod

Termín mykorhiza (z řeckého: houba – kořen), byl poprvé použit pro popis symbiotického vztahu mezi houbami a kořeny stromů v roce 1885 německým badatelem A.B. Frankem (Frank, 2004).

Mykorhizní symbióza může být definována jako mutualistický vztah mezi rostlinou a houbou, lokalizovaný v kořeni nebo kořeni podobné struktuře, kde se organické látky primárně pohybují ve směru od rostliny k houbě a anorganické látky opačným směrem, od houby k rostlině. Většina suchozemských rostlin tvoří tuto symbiózu. Mykorhizní houby patří do tříd *Basidiomycetes*, *Ascomycetes* a *Zygomycetes*. Vlákná (hyfy) mykorhizních hub propojují vnitřní prostor kořene rostliny s okolním prostředím půdy, mohou významně zvětšit rozlohu absorpční oblasti rostliny a tím zvýšit schopnost rostliny využívat zdroje živin v půdě (Gryndler *et al.*, 2004).

Asimiláty v rostlině mohou být rozděleny na dvě skupiny podle způsobu vzniku. a to na primární metabolity, které vznikají v primárních procesech, jako je fotosyntéza a dýchání a na sekundární metabolity, které vznikají cestami odvozenými od primárního metabolismu. Mezi oběma skupinami však není jasně definovaná hranice a mohou na sebe navazovat a zčásti se překrývat. Je známo obrovské množství různých sekundárních metabolitů a jsou široce rozšířeny, především u vyšších rostlin (Seigler, 1998).

Mykorhizní symbióza může různými způsoby ovlivňovat jak primární, tak sekundární metabolismus rostlin, tvorbu sekundárních metabolitů a jejich akumulaci v rostlinách. V mnoha studiích byl pozorován rozdíl v obsahu látek sekundárního metabolismu mezi mykorhizními a nemykorhizními rostlinami, např. (Kapoor *et al.*, 2002b, Fortunato & Avato, 2008). Tento rozdíl se může projevat jak v celkovém obsahu sekundárních metabolitů (Rapparini *et al.*, 2007), a může docházet ke zvýšení obsahu určitých látek i k jeho snížení, tak i v procentuálním zastoupení jednotlivých komponent (Geneva *et al.*, 2010). Bylo také zjištěno, že mykorhizní symbióza s různými druhy hub může tu samou rostlinu ovlivňovat různými způsoby. Je zřejmé, že změny v sekundárním metabolismu rostliny jsou tedy podmíněny konkrétní kombinací genotypů rostlinného a houbového partnera (Copetta *et al.*, 2006).

Sekundární metabolity se v rostlinách nejčastěji vyskytují v několika formách a je možné je rozdělit do 3 hlavních skupin: jednak terpenoidy ve formě éterických olejů (silic), dále fenolické látky a dusíkaté deriváty – alkaloidy. Éterické oleje obsažené v rostlinách obsahují převážně monoterpenoidy, seskviterpenoidy a fenylypropanoidy (rev. Carrubba, 2009).

V případě, že se jedná o sekundární metabolity, které jsou pro člověka nějakým způsobem využitelné, je pak zřejmé, že se zde nalézá možnost využití vlivu mykorhizní symbiózy při získávání těchto látek.

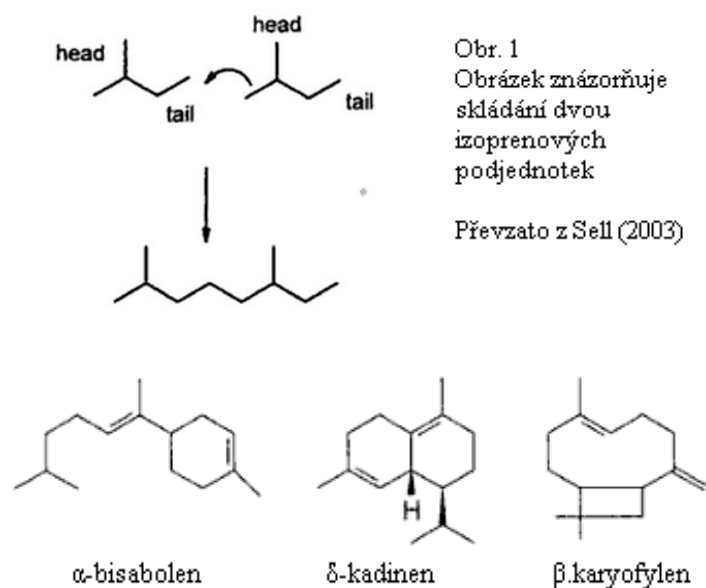
Cílem této práce je shrnutí současných poznatků týkajících se vlivu mykorhizní symbiózy na obsah sekundárních metabolitů u rostlin, zejména těch s bioaktivním účinkem. V práci se zaměřím na rostliny s obsahem sekundárních metabolitů s možností využití pro člověka (významných pro oblasti farmaceutického průmyslu, zemědělství, zelinářství, ovocnářství, atd.), u kterých byl tento vliv mykorhizy pozorován a na to, jakým způsobem se projevuje. Bude popsán vliv na jednotlivé látky sekundárního metabolismu u studovaných rostlin i vliv na celkový obsah sekundárních metabolitů v rostlinách a mechanismy tohoto vlivu.

1.1. Sekundární metabolity rostlin - základní členění

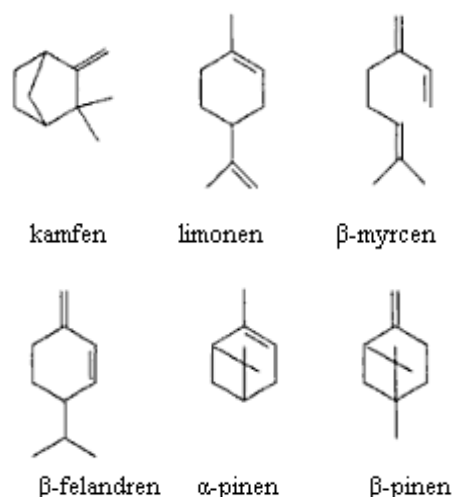
Členění sekundárních rostlinných metabolitů se liší u jednotlivých autorů. V této podkapitole se zaměřím především na ty skupiny sekundárních metabolitů, do kterých spadají látky, které budou popsány dále.

Chemicky jsou rozlišovány tři hlavní skupiny sekundárních metabolitů: terpenoidy (= terpeny), fenolické látky a alkaloidy (MacAdam, 2008).

Terpenoidy jsou bezbarvé kapalně látky. Nejsou rozpustné ve vodě. Rostlinám, jež je obsahují, dodávají jejich charakteristický odér. Mezi terpenoidy jsou zahrnuty látky patřící mezi hydrokarbony, řadí se sem však i látky obsahující kyslík, jako jsou alkoholy, aldehydy a ketony. Terpenoidy jsou složeny z izoprenových jednotek (Obr. 1), přičemž jedna jednotka obsahuje pět uhlíků. Struktura většiny terpenoidů může být shrnuta do vzorce $(C_5H_8)_n$. Sloučeniny, které obsahují C_{10} a dvě izoprenové jednotky se nazývají monoterpenoidy. Podle struktury je dále možno rozlišit monoterpenoidy acyklické, monocyklické a bicyklické. Další podskupinou terpenoidů jsou seskviterpenoidy, které se vyznačují třemi izoprenovými jednotkami a C_{15} . Seskviterpenoidy společně s monoterpenoidy tvoří hlavní složku rostlinných silic. na Obr. 2 a Obr. 3 jsou uvedeny vzorce některých zástupců těchto skupin. Mezi sekundárními metabolity rostlin se mohou vyskytovat i látky z dalších podskupin terpenoidů. Diterpenoidy, obsahující C_{20} a čtyři izoprenové podjednotky, triterpeny s C_{30} a šesti izoprenovými podjednotkami (Singh, 2007, Bansal, 2003). Existují i další podskupiny terpenoidů, kterými se však v této práci nebudu zabývat.

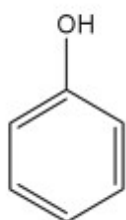


Obr. 3
Znázornění některých zástupců seskviterpenoidů
Tyto látky jsou složeny ze tří izoprenových podjednotek.
Převzato z Langenheim (2003)



Obr. 2
Znázornění některých zástupců monoterpenoidů
Tyto látky jsou složeny ze dvou izoprenových podjednotek.
Převzato z Langenheim (2003)

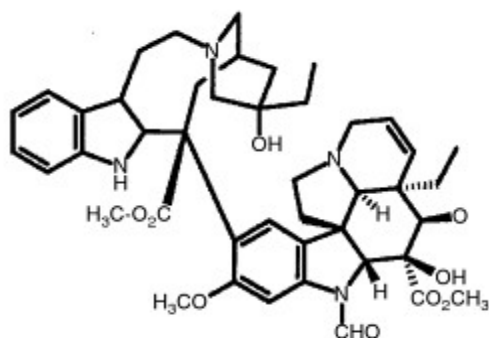
Další skupinou jsou fenolické látky. Jsou charakterizovány přítomností minimálně jedné hydroxylové skupiny, navázané na aromatickém kruhu (Vermerris & Nicholson, 2009). Tato základní struktura je znázorněna na Obr. 4. Tyto látky mohou být rozděleny do skupin podle počtu uhlíků v molekule. Jednu z podskupin tvoří fenylypropanoidy. Jedná se o širokou skupinu sekundárních rostlinných metabolitů odvozených od fenylyalaninu. Obsahují benzenové jádro s navázaným postranním řetězcem propanu. Kromě řady dalších podskupin mezi fenolické látky řadíme fenolické kyseliny, flavonoidy, antokyany, flavony, flavonoly, izoflavonoidy, taniny (Ainsworth, 2006, Pengelly, 2004).



Obr. 4
Fenol - základní fenolická látka
Znázorněn je aromatický kruh s navázanou hydroxylovou skupinou
Převzato z Vermerris & Nicholson (2009)

Alkaloidy jsou nejvíce diverzifikovanou skupinou sekundárních metabolitů. Řadí se sem mnoho strukturních typů látek, je proto obtížné tuto skupinu jednoduše definovat. Obecně se

jedná se o látky obsahující dusík v kruhové struktuře v molekule (Hanson, 2005). na obr. 5 je jako příklad uveden jeden z alkaloidů, vinkristin.



Obr. 5
Vzorec alkaloidu vinkristinu
Převzato z Aniszewski (2007)

1.2. Využití sekundárních metabolitů rostlin

Sekundární metabolity rostlin mohou mít pro člověka praktický význam. Nalezneme mezi nimi mnoho bioaktivních látek. Bioaktivním účinkem se rozumí schopnost látky působit nějakým způsobem v živém organismu.

Rostlinné sekundární metabolity byly od pradávna využívány k nejrůznějším účelům.

Již od neolitu člověk začal pěstovat rostliny, zejména pro potravu, brzy však objevil další možnosti využití. Z rostlin byla získávána barviva, která se používala k barvení keramiky a tkanin (Bidlová, 2005). Do dnešních dob jsou sekundární metabolity rostlin stále široce využívanými barvivy a přísadami do barev.

Sekundární metabolity jako látky vydávající určitý odér mají využití v parfémovém průmyslu. Jako přísady do parfémů jsou nejčastěji používány právě sekundární metabolity rostlin. Nejvýznamnějšími jsou v tomto případě terpenoidy (House, 2006).

Velký význam mají tyto látky ve farmaceutickém průmyslu. V lidovém léčitelství byly byliny s obsahem bioaktivních sekundárních metabolitů často používány. Nejstaršími písemnými doklady o využití rostliny jako léčivého prostředku jsou papyry ze starého Egypta, které jsou datovány do let 2980 - 2700 př. n. l. (Hoffmannová & Jebavý, 1991). Široké spektrum sekundárních metabolitů má bioaktivní účinky, které lze využít při léčbě nejrůznějších nemocí a stavů organismu, od banálních po ty nejvážnější. U mnoha látek byly zjištěny účinky jako je působení proti rakovině, protizánětlivé účinky a působení protimikrobiální i proti houbám (rev. Epifano *et al.*, 2007). Stále jsou hledány a nalézány nové rostlinné látky s bioaktivním účinkem. Např. v některých tropických plodech jižní Ameriky (Rufino *et al.*, 2010, Roesler *et al.*, 2010). Množství těchto látek je nalézáno v tropech, zejména v oblastech s

vysokou biodiverzitou, např. v Africe (rev. Farombi, 2003) bylo objeveno mnoho látek s bioaktivním účinkem a stále je zde množství druhů, potenciálně obsahujících další využitelné bioaktivní látky.

Využití mají sekundární metabolity též v kosmetickém průmyslu jako přísady do různých přípravků. Spektrum těchto přípravků je od těch s lékařským použitím po ty na běžné použití, jako jsou nejrůznější krémy, mýdla či kosmetické oleje. Sekundární metabolity rostlin jsou často používány také při aromaterapiích.

S užíváním léčivých bylin je též spjata jejich užívání v kuchyni. Mnoho rostlin je známo jako koření a jeho typickou chuť a aroma dodávají často právě sekundární metabolity. Dále v potravě člověk konzumuje tyto látky v různých plodinách, např. v ovoci a zelenině.

Tyto látky mohou být též nebezpečné a působit jako jedy. a to jak pro člověka, tak i pro jiné živočichy. Mohou být proto využívány jako přírodní insekticidy. Takto působí zejména éterické oleje některých rostlin, které mohou hmyz buď přímo hubit, nebo působí repelentně. Tento účinek můžeme využít jak na ochranu pěstovaných bylin a plodin, tak i na vlastní ochranu před hmyzem, např. v podobě repelentních mýdel. Bylo zjištěno, že tímto způsobem lze bojovat i proti bakteriálním a houbovým chorobám rostlin (Pavela, 2006).

2. Mykorhizní symbiózy a jejich ekologický význam

Pro vznik mykorhizní symbiózy je nutné, aby substrát obsahoval živé mykorhizní houby. Mohou se vyskytovat v podobě mycelia, symbiotického či vegetativního nebo jako spory. Mycelium kolonizuje kořen přímo, spory musí nejprve vyklíčit (Gryndler *et al.*, 2004). Po kontaktu mycelia s kořenem pak záleží na typu mykorhizní symbiózy, jak bude následující vývoj probíhat dále.

2.1. Typy mykorhizních symbióz

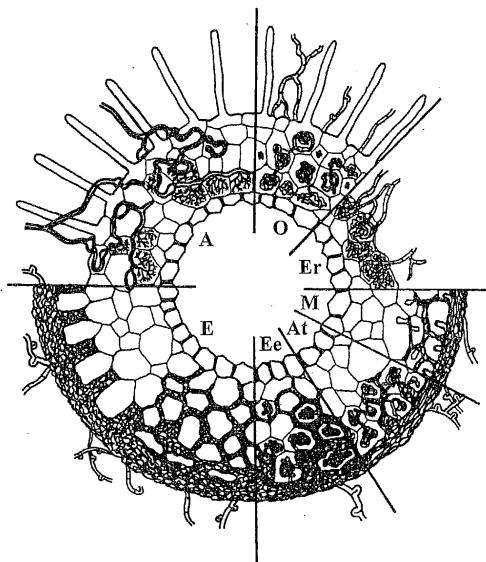
Je rozeznáváno sedm typů mykorhizní symbiózy (MS): ektomykorhiza, erikoidní mykorhiza, orchideoidní mykorhiza, ektendomykorhiza, arbutoidní mykorhiza, monotropoidní mykorhiza a arbuskulární mykorhiza (Gryndler *et al.*, 2004). Na Obr. 6 jsou schematicky znázorněny popsané typy mykorhizy.

Ektomykorhizní symbióza se narušila od ostatních typů vyznačuje tím, že hyfy houby nepronikají dovnitř buněk, ale prorůstají mezibuněčnými prostory, kde tvoří tzv.

Hartigovu síť. Kolonizovaný kořen bývá zduřelý a na jeho povrchu se nachází hyfový plášť.

Tento typ mykorhizy je znám téměř jen pouze u dřevin. Erikoidní MS se vyskytuje u rostlin

řádu *Ericales* (vřesovcotvaré). Kořeny jsou potažené jemnou sítí hyf, které odtud pronikají do buněk kořenové kůry, kde tvoří závitě (pelotony). Orchideoidní MS je tvořena u rostlin řádu *Orchidales* (orchideje). Jako u předchozího typu jsou uvnitř buněk tvořeny pelotony. Kolonizována je kořenová kůra. U ektendomykorhizní symbiózy se tvoří Hartigova síť, stejně jako u ektomykorhizní symbiózy, narozdíl od ní však hyfy pronikají i do vnitřního prostoru buněk. Další typ, arbutoidní MS, se vyskytuje u některých zástupců řádu *Ericales*. Je přítomna Hartigova síť a hyfy pronikají dovnitř buněk rhizodermis. Monotropoidní MS se tvoří u nefotosyntetizujících rostlin z čeledi *Ericaceae*. Dovnitř buněk proniká jen krátký výběžek hyfy, který se dále nevětví ani nestáčí. Hartigova síť je přítomna spíše jen u mladých kořenů (Gryndler *et al.*, 2004).



Obr. 6
Obrázek schematicky znázorňuje typy mykorhiz v příčném řezu kořenem

A – arbuskulární mykorhiza
E - ektomykorhiza
Ee – ektendomykorhiza
At – arbutoidní mykorhiza
M – monotropoidní mykorhiza
Er – erikoidní mykorhiza
O – orchideoidní mykorhiza

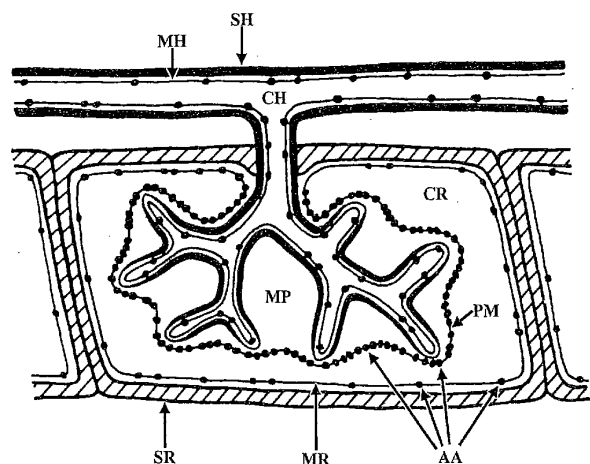
Převzato z Gryndler *et al.* (2004)

Posledním typem je arbuskulární MS. Jedná se o nejrozšířenější, nejpůvodnější a nejméně specifický typ MS. Uvádí se, že více než 95% rostlin tvoří AM (rev. Kumari, 2011). Její název byl odvozen od přítomnosti intracelulárních, stromečkovitě větvených struktur – arbuskulů. Schéma arbuskuly je znázorněno na Obr. 7.

Obr. 7
Znázornění arbuskuly

SH – buněčná stěna buňky houby
MH – cytoplazmatická membrána buňky houby
CH – cytoplazma buňky houby
SR – buněčná stěna rostlinné buňky
MR – cytoplazmatická membrána rostlinné buňky
CR – cytoplazma rostlinné buňky
PM – periarbuskulární membrána
(vchlípená cytoplazmatická membrána rostlinné buňky)
MP – mezilehlý prostor
AA – lokalizace ATPázové aktivity

Převzato z Gryndler *et al.* (2004)



V buňkách jsou po kolonizaci houbou přítomny i další struktury zvané vezikuly, které mají pravděpodobně zásobní funkci. Oba tyto útvary vznikají po vniknutí nepřehrádkované mnohojaderné hyfy houby do buňky kořenové kůry. AM symbiózu tvoří houby náležící do řádu *Glomales* (Gryndler *et al.*, 2004).

Vzhledem k tomu, že AM symbióza je nejvíce rozšířenou MS, většina kulturních a pro člověka významných rostlin tvoří právě tento typ MS (Gryndler *et al.*, 2004).

2.2. Ekologické významy mykorhizní symbiózy

Rostliny mohou být na mykorhizní symbióze v různé míře závislé. Čím více je rostlina na mykorhize závislá, tím více jí prospívá. Některé rostliny jsou na mykorhize absolutně závislé, jsou tzv. obligátně mykotrofní. Nejsou schopny bez mykorhizy vůbec přežít nebo se alespoň dožít dospělosti. U fakultativně mykotrofních rostlin závisí jejich potřeba tvořit mykorhizu na druhu rostliny a na dostupnosti živin v půdě. Některé z těchto rostlin jsou při vyšších koncentracích živin schopny dožít se dospělosti bez mykorhizy (Janos, 1980). Z živin je to zejména fosfor, jehož množství v půdě ovlivňuje u některých rostlin míru kolonizace mykorhizní houbou. Čím méně P má rostlina k dispozici, tím více tvoří MS. Pokud má P dostatek, nepotřebuje jej již tolik získávat prostřednictvím houby (Wang *et al.*, 2010). Existují též rostliny, které MS netvoří. Do této skupiny patří například čeledi *Brassicaceae* a *Chenopodiaceae*. U některých druhů z čeledi *Brassicaceae* však bylo zjištěno, že ve velmi omezené míře MS tvořit mohou (Regvar *et al.*, 2003). Množství druhů z těchto čeledí produkuje látky potlačující růst mykorhizních hub (Koide & Schreiner, 1992).

Mykorhizní symbióza může mít podobný vliv na rostliny jako hnojení. Houba dodává rostlině živiny z okolí, zejména fosfor a dusík, které čerpá i z oblastí, odkud by je samotná rostlina získávat nemohla. Prostřednictvím hyf symbiotické houby může rostlina získat až 80% potřebného P, 20% N, 10% K, 25% Zn a 60% Cu (Marschner & Dell, 1994). Bylo zjištěno, že v poměru malé množství kompostu inokulovaného mykorhizními houbami mělo stejné účinky na fyzické vlastnosti půdy jako jiná organická hnojiva, aplikovaná však ve větším množství (Celik *et al.*, 2004). V současné době se stále častěji při pěstování rostlin využívají hnojící preparáty s mykorhizními houbami, na trhu nalezneme mnoho druhů těchto přípravků.

MS může mít na rostliny i jiné pozitivní vlivy, než jsou spojeny zejména s příjmem P (Newsham *et al.*, 1995). Může chránit rostliny před patogeny a škůdci. Jedním ze způsobů boje, např. s parazitickými hlísticemi či patogenními houbami, je zvýšený růst rostliny, zvýšený příjem některých biogenních prvků a posílení odolnosti rostliny, což vyrovnává

ztráty, které by škůdci normálně způsobili (Hussey & Roncadori, 1982, Abdel-Fattah & Shabana, 2002). Dále MS může fyziologicky měnit nebo redukovat látky produkované kořeny, které parazity chemotakticky přitahují. Nebo také přímo zpomalovat vývoj či rozmnožování parazita v kořenovém pletivu (Hussey & Roncadori, 1982). Zvýšení rezistence rostliny za pomoci MS je nejspíše způsobena kompeticí mezi patogenem a mykorhizní houbou, která svoji hostitelskou rostlinu chrání, aby sama přežila (Abdel – Fattah & Shabana, 2002).

Mykorhizní houby mají též vliv na půdotvorné procesy. Některé druhy se podílejí na rozkladu organických látek v půdě (Gryndler *et al.*, 2004). MS má také schopnost působit proti erozi půdy. Jedním ze způsobů antierozního vlivu je hromadění vody v půdě. Půdu zpevňuje též síť hyf a zejména protein glomalin, který je houbou vylučován do okolí. Glomalin má schopnost slepovat částičky půdy a tím ji zpevňovat (rev. Vosátka & Albrechtová, 2008). Bylo zjištěno, že existuje lineární závislost mezi stabilitou půdy a koncentrací glomalinu v ní (Wright & Upadhyaya, 1998).

Dalším významným uplatněním MS je propojení rostlin. Hostitelské rostliny mykorhizních hub jsou v ekosystémech navzájem propojovány sítí hyf. Vzhledem k tomu, že houby jsou často nespecifické k jejich hostitelským rostlinám (Bruns *et al.*, 2002), propojují hyfami různé druhy rostlin. Tyto sítě vzájemně spojených organismů se nazývají CMN (“common mycelial networks”). Prostřednictvím CMN dochází mezi rostlinami k transportu živin a dalších látek. V různých pracích byl zkoumán např. přenos P (Francis *et al.*, 1986, Martins & Read, 1996), N (Francis *et al.*, 1986, Martins & Cruz, 1998, Jalonen *et al.*, 2009) nebo produktů fotosyntézy (Wu *et al.*, 2001). Tento přenos látek využívají např. zastíněné semenáčky, které čerpají živiny od vzrostlých stromů (Simard *et al.*, 1997).

3. Mykorhizní symbiózy a jejich vliv na rostliny

MS může mít na rostliny pozitivní vliv prostřednictvím zlepšení jejich výživy, nutričními efekty, i změnou v jejich fyziologických pochodech, efekty nenutričními. Toto se projevuje kvantitativně i kvalitativně v růstu a vývoji rostliny i v její odolnosti, např. vůči abiotickým stresům. Oba tyto efekty se mohou prolínat a jsou spolu propojené. Proto i v následujících podkapitolách některé z efektů mohou patřit do obou uvedených skupin.

3.1. Zlepšení výživy hostitelských rostlin

Jedním z největších přínosů MS pro rostlinu je získávání živin pomocí extraradikálního mycelia z okolí. Hyfy mycelia zasahují do mnohem větších vzdáleností, než kořeny rostliny a jsou bohatě větvené. Tím že mnohonásobně zvyšují absorpční plochu, kterou může rostlina využívat, umožňují příjem živin z většího objemu půdy, než by rostlina byla schopna získat samostatně. Tímto způsobem rostlina získává zejména část potřebného P a N (George *et al.*, 1995) i dalších prvků jako např. K, S, Ca, Zn, Mg, Fe, Cu, Mn etc. (Andersson *et al.*, 1996, Rasouli-Sadaghiani *et al.*, 2010). V případě P bylo zjištěno, že mycelium v kořenech reaguje na koncentraci P v rostlině i na přítomnost dostupného P v půdě. Díky tomu může houba regulovat jeho příjem a distribuci rostlině (van Aarle *et al.*, 2002).

V závislosti na zvýšeném příjmu živin dochází ke zvyšování hmotnosti celkové biomasy mykorhizních rostlin (Copetta *et al.*, 2006, Fortunato & Avato, 2008) či hmotnosti sušiny rostlin (Zubek *et al.*, 2010, Rasouli-Sadaghiani *et al.*, 2010) nebo alespoň jejich nadzemních částí (Geneva *et al.*, 2010). Tento vliv MS je však ovlivněn koncentrací živin v půdním prostředí. Ke zvýšení hmotnosti biomasy rostliny a většímu příjmu živin dochází více při nižších koncentracích živin v půdě oproti koncentracím zvýšeným, při kterých je kolonizace mykorhizní houbou spíše potlačována (Cruz *et al.*, 2004). Vlivem MS může docházet k prodlužování nadzemních částí rostlin (Copetta *et al.*, 2006, Rapparini *et al.*, 2007) a větvení (Copetta *et al.*, 2006, Rasouli-Sadaghiani *et al.*, 2010). Dále může docházet k nárůstu počtu listů na rostlinách (Copetta *et al.*, 2006, Rapparini *et al.*, 2007), ke zvýšení váhy listů (Fortunato & Avato, 2008), zvětšení tloušťky listů (Rapparini *et al.*, 2007) a ke zvětšení jejich plochy (Copetta *et al.*, 2006, Fortunato & Avato, 2008). Dále také může docházet ke zvýšení hustoty žlaznatých trichomů na listech (Copetta *et al.*, 2006, Kapoor *et al.*, 2007, Fortunato & Avato, 2008), přičemž nebyly pozorovány jejich strukturní změny (Copetta *et al.*, 2006). Žlaznaté trichomy jsou místem tvorby a akumulace sekundárních metabolitů (Maggi *et al.*, 2010).

Mykorhizní rostliny vykazují změny také v podzemních částech, v kořenovém systému, který je obvykle více větvený než u rostlin nemykorhizních (Copetta *et al.*, 2006, Eltrop & Marschner, 1996, Cruz *et al.*, 2004). Hmotnost sušiny kořenů může být naopak redukována (Eltrop & Marschner, 1996), nejspíše v důsledku toho, že při napojení na mycelium houby rostlina již nepotřebuje takový objem vlastního kořenového pletiva. Záleží ovšem na druhu rostliny, např. u mrkve byl zaznamenán nárůst objemu biomasy kořene (Regvar *et al.*, 2003), v tomto případě však toto závisí i na množství vody v kořeni a podílu sušiny.

Byla sledována i závislost množství sekundárních metabolitů na míře kolonizace kořenů. V některých případech bylo zjištěno, že čím více je kořen kolonizován, tím více sekundárních metabolitů se v rostlině tvoří (Rasouli-Sadaghiani *et al.*, 2010), neplatí to však obecně a v mnoha studiích toto potvrzeno nebylo (Copetta *et al.*, 2006, Kapoor *et al.*, 2004).

MS může též výrazně pozitivně ovlivnit přežívání semen a produkci plodů (Ortas, 2010) nebo velikost hlíz (Scagel & Schreiner, 2006). Růst rostliny velmi závisí na druhu rostliny i druhu mykorrhizní houby. Každá kombinace houby nebo rostliny vykazuje různou interakci i různé ovlivnění růstu rostliny. Tento vliv se může projevit jak ve vývoji kořenů, růstu nadzemní části i celkovém vzhledu rostliny (Noe *et al.*, 2002). Efekty mykorrhizy, jako je zdraví rostliny nebo aktivita kořenů, mohou mít vliv na další zlepšování příjmu živin (George *et al.*, 1995).

3.2. Změny ve fyziologii hostitelských rostlin

Mykorrhizní symbióza může různými způsoby ovlivňovat fyziologické pochody v rostlinách.

Například dochází ke změnám v procesech dýchání a výdeji vody. Bylo pozorováno zvýšení vodivosti listu a zvýšení transpirace u mykorrhizních rostlin oproti nemykorrhizním (Ruiz-Lozano *et al.*, 1994). Zvýšená transpirace byla pozorována i v jiné studii, kde rostliny s MS měly zvýšenou i asimilaci CO₂, přičemž hustota průduchů nebyla změněna a vodní potenciál v rostlině též nebyl změněn nebo se dokonce i snížil. Míra respirace listů u mykorrhizních rostlin byla snížena (Druge & Schonbeck, 1993).

Mykorrhiza může podporovat děje primárního metabolismu jako je fotosyntéza. Bylo zjištěno zvýšení fotosyntetické aktivity mykorrhizních rostlin, spojené se změnou chlorofylové fluorescence (Nowak, 2004). Dále bylo pozorováno výrazné zvýšení obsahu chlorofylu (Regvar *et al.*, 2003, Ratti *et al.*, 2010, Wu *et al.*, 2011) a výrazné navýšení obsahu karotenoidů (Ratti *et al.*, 2010) v některých druzích mykorrhizních rostlin oproti nemykorrhizním. V mykorrhizních semenáčcích některých druhů bylo pozorováno zvýšení míry fotosyntézy a větší efektivita využití vody při fotosyntéze (Huang *et al.*, 2011).

Mezi další pozorované efekty mykorrhizy patří ovlivnění množství obsažených látek primárního metabolismu v rostlině. V jedné ze studií bylo pozorováno snížení celkové koncentrace obsažených karbohydrátů, fruktózy a škrobu a zvýšení koncentrace glukózy v kořenech mykorrhizních rostlin (Wu *et al.*, 2011).

Dále byl pozorován obsah antioxidantů v mykorhizních rostlinách. Antioxidanty chrání rostliny proti stresům, zejména vysokým koncentracím solí. Zamezují poškozování rostlinného organismu vlivem oxidace. Byla zjištěna zvýšená antioxidační enzymová aktivita v rostlinách vlivem mykorhizy (Huang *et al.*, 2011). Toto bylo pozorováno i v další studii, kdy byl vlivem mykorhizy navýšen obsah enzymů s antioxidační aktivitou, katalázy a peroxidázy (Talaat & Shawky, 2011), pomáhající rostlinu chránit při solném stresu. Dalšími autory bylo zjištěno navýšení antioxidačních enzymů superoxid dismutáza, peroxidáza, polyfenoloxidáza, IAA oxidáza (Subramanian *et al.*, 2011). Zvýšení antioxidační aktivity v rostlině vlivem MS při solném stresu bylo pozorováno v mnoha dalších studiích (Bressano *et al.*, 2010, Rahmati & Khara, 2011, Wu *et al.*, 2010). V jiné studii bylo pozorováno vlivem MS navýšení antioxidantu glutathionu a snížení akumulace hydrogen peroxidu v odpovědi na stres z nedostatku vody (Ruiz-Sanchez *et al.*, 2010).

Zjištěn byl také vliv MS na reprodukci rostlin. Mykorhiza snížila čas potřebný k iniciaci kvetení, zvýšila čas trvání kvetení a zvýšila produkci semen a to zvýšením počtu produkovaných květů, poměrem květů produkujících plody a počtem semen v plodu. Semena mykorhizních rostlin byla těžší a obsahovala více N a P oproti semenům nemykorhizních rostlin (Lu & Koide, 1994). U některých druhů neměla mykorhiza vliv na počet semen v plodu, průměrnou váhu semen či klíčivost, ale zvýšila podíl P v semenech a semenáčky mykorhizních rostlin měly vyšší relativní míru růstu než semenáčky rostlin bez MS (Nuortila *et al.*, 2004). Bylo také pozorováno prodloužení doby, po kterou byly produkovány plody mykorhizních rajčat (Regvar *et al.*, 2003).

MS může též zvýšit atraktivitu rostliny pro opylovače. a to zejména tím, že se zvýší počet znaků lákajících opylující hmyz. Mezi ně patří celková velikost rostliny, počet květů a produkce pylu. Bylo zjištěno, že mykorhizní rostliny byly za určitou časovou jednotku navštíveny větším počtem opylujícího hmyzu než rostliny bez MS (Gange & Smith, 2005).

Dalším z pozorovaných účinků mykorhizy je vliv na hormonální rovnováhu rostliny. V případě auxinu, IAA (kyseliny indol-3-octové), došlo k výraznému navýšení jejího obsahu v kořenech i nadzemních částech mykorhizních rostlin oproti rostlinám bez MS (Yao *et al.*, 2005). Jedním z možných účinků zvýšení koncentrace IAA může být zvýšení míry růstu rostliny prodloužením buňek. Koncentrace IAA, které prodlužují buňky nadzemních částí, naopak inhibují růst kořene. Dále jsou auxiny zodpovědné např. za apikální dominanci, vývoj laterálních kořenů, růstu plodů a inhibici opadu listů (Pavlová, 2005). Bylo také

pozorováno, že mykorhiza zvýšila obsah IAA v podobné míře jako při přidání P (Torelli *et al.*, 2000). V jiné studii nebyl pozorován výrazný rozdíl mezi obsahem IAA v kořenech či nadzemních částech mezi rostlinami s MS a bez MS. Ale v nodulech mykorhizních rostlin byl obsah zvýšený. Zvýšený byl i růst těchto nodulů u mykorhizních rostlin (Murakamimizukami *et al.*, 1991).

Zjišťován byl také vliv na obsah cytokininů. Cytokiny působí na růst rostlin prostřednictvím dělení buněk, snižují apikální dominanci, zvětšují plochu listů, inhibují prodlužování buněk kořenů, stimulují syntézu fotosyntetických pigmentů (Pavlová, 2005). V jedné ze studií došlo ke zvýšení cytokininu isopentenyl adenosinázy v mykorhizních rostlinách (Yao *et al.*, 2005). V jiné studii obsah cytokininu zeatin ribosidu v kořenech sledovaných mykorhizních rostlin byl snížen a v nadzemních částech zvýšen na počátku pokusu. Když se MS rozvinula, v kořenech došlo k velkému navýšení této látky (Druge & Schonbeck, 1993). Zvýšení obsahu cytokininů vlivem MS bylo pozorováno i v další studii, u *Catharanthus roseus* (Ratti *et al.*, 2009).

ABA (kyselina abscisová) způsobuje dormanci semen a pupenů, při stresu z nedostatku vody uzavírá průduchy (Pavlová, 2005). Obsah ABA byl zvýšen v kořenech, nadzemních částech i nodulech zkoumaných mykorhizních rostlin (Murakamimizukami *et al.*, 1991).

Ethylen urychluje zrání dužnatých plodů, zkracuje dormanci semen (Pavlová, 2005). V případě ethylenu došlo k redukci jeho produkce u rostlin s MS (Besmer & Koide, 1999).

Dále byly sledovány polyaminy, fytohormony stimulující dělení buněk (Pavlová, 2005). U jitrocele (*Plantago lanceolata*) došlo při nižších koncentracích P v půdě u všech sledovaných látek (putrescin, spermidin, spermin) k jejich výraznému navýšení u rostlin s MS oproti nemykorhizním (Parádi *et al.*, 2003).

Další sledovaná skupina fytohormonů, na které má mykorhiza vliv, jsou strigolaktony. Strigolaktony inhibují větvení kořenů rostlin (Kapulnik *et al.*, 2011). Bylo též zjištěno, že strigolaktony slouží jako signální molekuly pro rozpoznání hostitelské rostliny mykorhizní houbou. Bylo sledováno, že v prvních stádiích rozpoznávání hostitelské rostliny dochází k intenzivnímu větvení hyf mykorhizních hub. Toto je indukováno právě strigolaktony (Akiyama *et al.*, 2005). V jedné studii byly sledovány látky solanacol a dva izomery didehydro-orobancholu. Mykorhiza rajčete s *G. intraradices* výrazně snížila produkci všech sledovaných strigolaktonů v rostlině. MS s *G. mosseae* neměla významější účinky na produkci strigolaktonů oproti kontrolním nemykorhizním rostlinám (López-Ráez *et al.*, 2010).

4. Vliv mykorrhizy na tvorbu a akumulaci sekundárních metabolitů u rostlin

MS ovlivňuje tvorbu sekundárních metabolitů u rostlin kvantitativně i kvalitativně. Vzhledem k mnoha možnostem využití sekundárních metabolitů je v současných studiích sledován vliv MS na obsah a kvalitu těchto metabolitů. Pomocí mykorrhizy lze zvýšit obsah a zastoupení některých žádoucích látek např. v potravinách. Poměrně velký význam může tento vliv mít na obsah látek lékařsky využitelných. Např. byl sledován vliv na obsah sekundárních metabolitů u rostliny *Begonia malabaric*, která obsahuje medicinsky významné látky (Selvaraj *et al.*, 2008). Nebo např. u *Catharanthus roseus* bylo vlivem MS sledováno navýšení látek působících proti nádorům (Ratti *et al.*, 2009).

V následující části uvedu přehled látek sekundárního metabolismu u různých rostlin, a jakým způsobem jsou symbiózou s mykorrhizní houbou ovlivněny. Nejsou zde zahrnuty látky, které sice chemicky mezi tyto skupiny patří, ale buď vlivy mykorrhizy na látky z těchto skupin nebyly v žádné ze současných studií zkoumány vůbec, nebo tyto skupiny obsahují jen málo studovaných látek. Tyto látky pak uvedu společně v jedné z následujících tabulek. Dále budou popsány možné mechanismy vlivu mykorrhizy na obsah sekundárních metabolitů v rostlinách.

4.1. Kvantitativní ovlivnění celkového obsahu sekundárních metabolitů

V některých studiích, zabývajících se vlivem mykorrhizy na sekundární metabolity, nebyly sledovány jednotlivé látky samostatně, ale např. vliv na celkový obsah éterických olejů v rostlině. Tyto poznatky uvedu v této podkapitole. U většiny sledovaných rostlin vlivem MS došlo k navýšení obsahu sekundárních metabolitů.

V případě mykorrhizy *Ocimum basilicum* s houbou *Gi. rosea* došlo k dvojnásobnému zvýšení obsahu éterických olejů v rostlině, přičemž nedošlo ke změně jejich koncentrace v sušině. Ke zvýšení jejich koncentrace v sušině došlo u *Gi. margarita*, nebyl však naopak změněn jejich celkový obsah v rostlině (Copetta *et al.*, 2006).

Obsah éterických olejů byl zkoumán i u *Mentha arvensis* a to u tří různých kultivarů v MS s *G. fasciculatum*. Procentuální obsah olejů v rostlině byl mírně zvýšen u všech tří variet. Byl zjišťován i výnos esenciálních olejů (kg/ha). U všech tří kultivarů došlo ke zvýšení výnosu. (Gupta *et al.*, 2001).

V případě *Salvia officinalis* došlo k navýšení obsahu éterických olejů v sušině v MS s *G. intraradices* (Geneva *et al.*, 2010).

U *Origanum vulgare* byly sledované tři genotypy rostliny v mykorhize s *G. mosseae*. U dvou variet došlo k navýšení obsahu éterických olejů v rostlině, u jedné z nich se obsah snížil (Khaosaad *et al.*, 2006).

U *Artemisia annua* byly sledovány tři variety v MS s *G. macrocarpum* a s *G. fasciculatum*. Oba symbionti u všech tří variet nějakým způsobem zvýšili koncentraci éterických olejů v rostlinách. Toto navýšení bylo výrazné zejména v případě *G. fasciculatum* (Chaudhary *et al.*, 2008).

Vliv mykorhizy na obsah alkaloidů byl zkoumán především u *Catharanthus roseus*. V symbióze s *G. mosseae* došlo ke zvýšení celkového obsahu alkaloidů v rostlině oproti nemykorhizním rostlinám. K významnějšímu nárůstu došlo i vlivem mykorhizy s *G. fasciculatum*. Další dva symbionti, *G. aggregatum* a *G. intraradices*, též zvýšili obsah alkaloidů v rostlině, ne však výrazně. Zjištěno bylo, že největší vliv na obsah alkaloidů v *Catharanthus roseus* měl symbiont *G. mosseae* (Ratti *et al.*, 2009).

U *Begonia malabarica* byl sledován vliv tří mykorhizních hub na koncentraci fenolických látek, flavonoidů, alkaloidů a taninů. Vlivem MS došlo k navýšení obsahu všech skupin těchto látek. Nejmenší vliv byl pozorován u taninů, kde došlo k navýšení jen s některými ze symbiontů (Selvaraj *et al.*, 2008).

Vlivem MS došlo k navýšení obsahu fenolických látek u *Echinacea purpurea* (Araim *et al.*, 2009).

4.2. Kvalitativní změny v obsahu sekundárních metabolitů pod vlivem mykorhizy

Studie uvedené v předcházející kapitole se zaměřovaly zejména na celkový obsah sekundárních metabolitů v rostlině, mnoho dalších autorů se také zaměřuje na kvalitativní složení sekundárních metabolitů. Většina studií se zabývá procentuálním zastoupením jednotlivých látek. Menší počet prací je zaměřen na objemový obsah jednotlivých komponent.

Následující přehled je pro větší přehlednost zanesen do tabulek. Je vždy uveden název látky, rostlina, u které byl vliv na tuto látku pozorován, symbiotická houba a vliv na látku. U jednotlivých látek v tabulkách můžeme v závislosti na rostlině a mykorhizní houbě pozorovat navýšení či snížení obsahu látky či jejího procentuálního zastoupení. Najdeme zde i látky, na které mykorhiza s některými houbami neměla vliv. Lze vypořadovat, že v případě

látky u konkrétní rostliny může být vliv různých symbiontů podobný, ale i značně odlišný. a to co se týče množství látky i jejího procentuálního zastoupení. Též vliv jednoho symbionta na různé druhy rostlin byl v některých případech výrazně odlišný. Odlišnosti ve vlivu můžeme najít i v případě symbiomy jedné konkrétní rostliny s jednou houbou. V jedné ze studií (Fortunato & Avato, 2008) byl sledován vliv MS na rostliny v různých stupních vývoje. U většiny pozorovaných látek v tomto případě platilo, že jejich procentuální zastoupení je v mykorhizní rostlině oproti nemykorhizním zvýšeno, při vstupu rostliny do fáze kvetení se však procentuální obsah látek ve srovnání s rostlinami bez MS snížil. Byly pozorovány i změny v závislosti na stáří rostliny, bez ohledu na kvetení, toto se však opět u jednotlivých látek lišilo.

Nyní následuje přehled jednotlivých vlivů na látky. V prvních dvou tabulkách jsou uvedeny látky ze skupiny terpenoidů. Terpenoidy jsou nejobsáhlejší skupinou rostlinných sekundárních metabolitů, u kterých byl studován vliv mykorhizy. Obsahují další podskupiny, pro tuto práci jsou významné zejména látky z podskupin monoterpenoidů (Tabulka 1) a seskviterpenoidů (Tabulka 2). Do těchto dvou skupin se řadí většina látek, u nichž byl vliv MS sledován. Látky z ostatních podskupin terpenoidů jsou uvedeny v Tabulce 3. Kromě terpenoidů byl v některých studiích sledován vliv i na další skupinu sekundárních metabolitů, fenolické látky. Z této skupiny jsou to zejména fenylypropanoidy (Tabulka 4), dále pak i fenolické kyseliny (Tabulka 5). Nalezneme i některé studie, zabývající se vlivem MS na obsah alkaloidů (Tabulka 6).

Tabulka 1 Vliv mykorhizy na obsah monoterpenoidů

N/S – navýšení/snížení obsahu látky; % N / % S – navýšení/snížení procentuálního zastoupení látky; N/S (% N / % S) – výrazné navýšení/snížení (min. 3x); n/s (% n / %s) – nevýrazné navýšení/snížení

Název látky	Rostlina	Symbiotická houba	Navýšení/ snížení látky	Citace
α-pinen	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. mosseae</i>	% N, N	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
		<i>Gi. margarita</i>	% N, N	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
		<i>Gi. rosea</i>	% S, S	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
	<i>Artemisia annua</i>	<i>Glomus spp.</i>	n	(Rapparini <i>et al.</i> , 2007)
	<i>Coriandrum sativum</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% N	(Kapoor <i>et al.</i> , 2002b)

		<i>G. fasciculatum</i>	% N	(Kapoor <i>et al.</i> , 2002b)
β-pinen	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	% N	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. intraradices</i>	% S	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. etunicatum</i>	% S	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
	<i>Artemisia annua</i>	<i>Glomus spp.</i>	n	(Rapparini <i>et al.</i> , 2007)
	<i>Coriandrum sativum</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% N	(Kapoor <i>et al.</i> , 2002b)
		<i>G. fasciculatum</i>	% N	(Kapoor <i>et al.</i> , 2002b)
kafr	<i>Artemisia annua</i>	<i>Glomus spp.</i>	n	(Rapparini <i>et al.</i> , 2007)
	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>Gi. margarita</i>	% N	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
		<i>Gi. rosea</i>	% N, N	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
		<i>G. fasciculatum</i>	% N	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. intraradices</i>	% n	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. etunicatum</i>	% n	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
	<i>Salvia officinalis</i>	<i>G. intraradices</i>	% N	(Geneva <i>et al.</i> , 2010)
limonen	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. mosseae</i>	% n, n	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
		<i>Gi. margarita</i>	% N, n	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
		<i>Gi. rosea</i>	% n, n	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
	<i>Anethum graveolens</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% N	(Kapoor <i>et al.</i> , 2002a)
		<i>G. fasciculatum</i>	% S	(Kapoor <i>et al.</i> , 2002a)
	<i>Artemisia annua</i>	<i>Glomus spp.</i>	S	(Rapparini <i>et al.</i> , 2007)
1,8-cineol	<i>Artemisia annua</i>	<i>Glomus spp</i>	s	(Rapparini <i>et al.</i> , 2007)

	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	% s	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. intraradices</i>	% s	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. etunicatum</i>	% s	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. mosseae</i>	n	(Toussaint <i>et al.</i> , 2008)
	<i>Salvia officinalis</i>	<i>G. intraradices</i>	% N	(Geneva <i>et al.</i> , 2010)
linalool	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. mosseae</i>	% s, n	(Copetta <i>et al.</i> , 2006, Toussaint <i>et al.</i> , 2008)
		<i>Gi. margarita</i>	% S, S	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
		<i>Gi. rosea</i>	% S, s	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
		<i>G. fasciculatum</i>	s	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. intraradices</i>	s	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. etunicatum</i>	n	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
	<i>Origanum vulgare</i>	<i>G. viscosum</i>	% N, % S (dle stupně vývoje)	(Fortunato & Avato, 2008)
δ-linalool	<i>Coriandrum sativum</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% S	(Kapoor <i>et al.</i> , 2002b)
		<i>G. fasciculatum</i>	% N	(Kapoor <i>et al.</i> , 2002b)
α-terpineol	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. mosseae</i>	% n, n	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
		<i>Gi. margarita</i>	% N, s	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
		<i>Gi. rosea</i>	% N, N	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
		<i>G. fasciculatum</i>	Bez % vlivu	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. intraradices</i>	% s	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. etunicatum</i>	% S	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)

	<i>Origanum vulgare</i>	<i>G. viscosum</i>	% N	(Fortunato & Avato, 2008)
λ-terpineol	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	% S	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. intraradices</i>	% N	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. etunicatum</i>	% S	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
terpinen-4-ol	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	% n	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. intraradices</i>	% n	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. etunicatum</i>	% S	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
	<i>Origanum vulgare</i>	<i>G. viscosum</i>	% N	(Fortunato & Avato, 2008)
γ-terpinen	<i>Trachyspermum ammi</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% S	(Kapoor <i>et al.</i> , 2002a)
		<i>G. fasciculatum</i>	% S	(Kapoor <i>et al.</i> , 2002a)
	<i>Origanum vulgare</i>	<i>G. viscosum</i>	% N, % S (dle stupně vývoje)	(Fortunato & Avato, 2008)
	<i>Foeniculum vulgare</i>	<i>Piriiformospora indica</i>	% S	(Dolatabadi <i>et al.</i> , 2011)
		<i>Sebacina vermifera</i>	% S	(Dolatabadi <i>et al.</i> , 2011)
α-terpinen	<i>Origanum vulgare</i>	<i>G. viscosum</i>	% S	(Fortunato & Avato, 2008)
p-cymen	<i>Coriandrum sativum</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% N	(Kapoor <i>et al.</i> , 2002b)
		<i>G. fasciculatum</i>	% n	(Kapoor <i>et al.</i> , 2002b)
	<i>Origanum vulgare</i>	<i>G. viscosum</i>	% N	(Fortunato & Avato, 2008)
	<i>Trachyspermum ammi</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% N	(Kapoor <i>et al.</i> , 2002a)
		<i>G. fasciculatum</i>	% S	(Kapoor <i>et al.</i> , 2002a)
o-cymen	<i>Origanum vulgare</i>	<i>G. viscosum</i>	% N	(Fortunato & Avato, 2008)
(E)-β-ocimen	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	% N	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)

		<i>G. intraradices</i>	% S	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. etunicatum</i>	% S	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
kamfen	<i>Artemisia annua</i>	<i>Glomus spp.</i>	bez vlivu	(Rapparini <i>et al.</i> , 2007)
eukalyptol	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. mosseae</i>	% n, N	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
		<i>Gi. margarita</i>	% n, N	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
		<i>Gi. rosea</i>	% s, n	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
geraniol	<i>Coriandrum sativum</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% N	(Kapoor 2002b) <i>et al.</i> ,
		<i>G. fasciculatum</i>	% S	(Kapoor 2002b) <i>et al.</i> ,
	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	% S	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. intraradices</i>	% S	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. etunicatum</i>	% S	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
karvon	<i>Anethum graveolens</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% N	(Kapoor 2002a) <i>et al.</i> ,
		<i>G. fasciculatum</i>	% S	(Kapoor 2002a) <i>et al.</i> ,
dihydrokarvon	<i>Anethum graveolens</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% N	(Kapoor 2002a) <i>et al.</i> ,
		<i>G. fasciculatum</i>	% S	(Kapoor 2002a) <i>et al.</i> ,
cis-dihydrokarvon	<i>Origanum vulgare</i>	<i>G. viscosum</i>	% S	(Fortunato & Avato, 2008)
trans-karvon oxid	<i>Foeniculum vulgare</i>	<i>Piriformospora indica</i>	% S	(Dolatabadi <i>et al.</i> , 2011)
		<i>Sebacina vermifera</i>	% S	(Dolatabadi <i>et al.</i> , 2011)
artemisia keton	<i>Artemisia annua</i>	<i>Glomus spp.</i>	S	(Rapparini <i>et al.</i> , 2007)
β-myrcen	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. mosseae</i>	% n, n	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
		<i>Gi. margarita</i>	% N, n	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
		<i>Gi. rosea</i>	% n, n	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)

α-felandren	<i>Anethum graveolens</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% S	(Kapoor 2002a) <i>et al.</i> ,
		<i>G. fasciculatum</i>	% N	(Kapoor 2002a) <i>et al.</i> ,
β-elemen	<i>Coriandrum sativum</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% S	(Kapoor 2002b) <i>et al.</i> ,
		<i>G. fasciculatum</i>	% S	(Kapoor 2002b) <i>et al.</i> ,
dill apiol	<i>Anethum graveolens</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% S	(Kapoor 2002a) <i>et al.</i> ,
		<i>G. fasciculatum</i>	% N	(Kapoor 2002a) <i>et al.</i> ,
cis-sabinen hydrát	<i>Origanum vulgare</i>	<i>G. viscosum</i>	% N, % S (dle stupně vývoje)	(Fortunato & Avato, 2008)
trans-sabinen hydrát	<i>Origanum vulgare</i>	<i>G. viscosum</i>	% N, % n (dle stupně vývoje)	(Fortunato & Avato, 2008)
karvakrol	<i>Trachyspermum ammi</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% N (23x)	(Kapoor 2002a) <i>et al.</i> ,
	<i>Origanum vulgare</i>	<i>G. viscosum</i>	% S	(Fortunato & Avato, 2008)
karvakrol methyl ether	<i>Origanum vulgare</i>	<i>G. viscosum</i>	% N, % S, % n (dle stupně vývoje)	(Fortunato & Avato, 2008)
α-thujon	<i>Salvia officinalis</i>	<i>G. intraradices</i>	% N	(Geneva 2010) <i>et al.</i> ,
β-thujon	<i>Salvia officinalis</i>	<i>G. intraradices</i>	% N	(Geneva 2010) <i>et al.</i> ,
borneol	<i>Origanum vulgare</i>	<i>G. viscosum</i>	% N, % S (dle stupně vývoje)	(Fortunato & Avato, 2008)
	<i>Salvia officinalis</i>	<i>G. intraradices</i>	% N	(Geneva 2010) <i>et al.</i> ,
bornyl acetát	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	% N	(Rasouli-Sadaghiani 2010) <i>et al.</i> ,
		<i>G. intraradices</i>	% S	(Rasouli-Sadaghiani 2010) <i>et al.</i> ,
		<i>G. etunicatum</i>	% S	(Rasouli-Sadaghiani 2010) <i>et al.</i> ,
	<i>Salvia officinalis</i>	<i>G. intraradices</i>	% N	(Geneva 2010) <i>et al.</i> ,
thymol	<i>Trachyspermum ammi</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% s	(Kapoor 2002a) <i>et al.</i> ,
		<i>G. fasciculatum</i>	% N	(Kapoor 2002a) <i>et al.</i> ,
	<i>Origanum vulgare</i>	<i>G. viscosum</i>	% N, % N (dle stupně vývoje)	(Fortunato & Avato, 2008)

	<i>Thymus vulgaris</i>	směs symbiontů	N	(Sasanelli <i>et al.</i> , 2009)
		<i>G. mosseae</i>	N	(Sasanelli <i>et al.</i> , 2009)
thymol acetát	<i>Origanum vulgare</i>	<i>G. viscosum</i>	% S	(Fortunato & Avato, 2008)

Tabulka 2 Vliv mykorhizy obsah seskviterpenoidů

N/S – navýšení/snížení obsahu látky; % N / % S – navýšení/snížení procentuálního zastoupení látky; N/S (% N / % S) – výrazné navýšení/snížení (min. 3x); n/s (% n / %s) – nevýrazné navýšení/snížení

Název látky	Rostlina	Symbiotická houba	Navýšení/ snížení látky	Citace
germacren A	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	bez vlivu	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. intraradices</i>	bez vlivu	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. etunicatum</i>	% N	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
Germacren B	<i>Foeniculum vulgare</i>	<i>Piriformospora indica</i>	% S	(Dolatabadi <i>et al.</i> , 2011)
germacren D	<i>Artemisia annua</i>	<i>Glomus spp.</i>	% N, S	(Rapparini <i>et al.</i> , 2007)
	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	% N	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. intraradices</i>	% n	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. etunicatum</i>	% N	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
bicyklogermacren	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	% N	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. intraradices</i>	% N	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
α-humulén	<i>Salvia officinalis</i>	<i>G. intraradices</i>	% N	(Geneva <i>et al.</i> , 2010)
	<i>Artemisia annua</i>	<i>Glomus spp.</i>	% N, s	(Rapparini <i>et al.</i> , 2007)
α-humulén oxid	<i>Salvia officinalis</i>	<i>G. intraradices</i>	% S	(Geneva <i>et al.</i> , 2010)
β-karyofylen	<i>Origanum vulgare</i>	<i>G. viscosum</i>	% N, % S, % n (dle stupně vývoje)	(Fortunato & Avato, 2008)
	<i>Artemisia annua</i>	<i>Glomus spp.</i>	% N, s	(Rapparini <i>et al.</i> , 2007)
	<i>Salvia officinalis</i>	<i>G. intraradices</i>	% N	(Geneva <i>et al.</i> , 2010)

	<i>Coriandrum sativum</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% N	(Kapoor <i>et al.</i> , 2002b)
		<i>G. fasciculatum</i>	% N	(Kapoor <i>et al.</i> , 2002b)
E-karyofylen	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	% s	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. intraradices</i>	% s	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. etunicatum</i>	% s	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
karyofylen	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. mosseae</i>	% s, n	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
		<i>Gi. margarita</i>	% N, n	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
		<i>Gi. rosea</i>	% s, n	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
β-bisabolen	<i>Origanum vulgare</i>	<i>G. viscosum</i>	% N	(Fortunato & Avato, 2008)
	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	% n	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. intraradices</i>	% s	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. etunicatum</i>	% S	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
α-kopaen	<i>Artemisia annua</i>	<i>Glomus spp.</i>	% n, s	(Rapparini <i>et al.</i> , 2007)
trans-α-bergamoten	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	% N	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. intraradices</i>	% s	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. etunicatum</i>	% n	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
α-farnesen	<i>Artemisia annua</i>	<i>Glomus spp.</i>	% S, S (11x)	(Rapparini <i>et al.</i> , 2007)
kadinen	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	bez vlivu	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. intraradices</i>	% S	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
artemisia trien	<i>Artemisia annua</i>	<i>Glomus spp.</i>	% N, s	Rapparini <i>et al.</i> , 2007)
trans-kalamen	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	% N	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. intraradices.</i>	% N	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. etunicatum</i>	% n	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)

viridiflorol	<i>Salvia officinalis</i>	<i>G. intraradices</i>	% S	(Geneva <i>et al.</i> , 2010)
spathulenol	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	% n	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. intraradices</i>	% s	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. etunicatum</i>	% s	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
fenchon	<i>Foeniculum vulgare</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% S	(Kapoor <i>et al.</i> , 2003)
		<i>G. fasciculatum</i>	% S	(Kapoor <i>et al.</i> , 2003)
		<i>Piriiformospora indica</i>	% S	(Dolatabadi <i>et al.</i> , 2011)
		<i>Sebacia vermifera</i>	% S	(Dolatabadi <i>et al.</i> , 2011)
α-kadinol	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	% N	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. intraradices</i>	% N	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
(Z,E)-farnesol	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	% N	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. intraradices</i>	% N	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. etunicatum</i>	% N	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
artemisinin	<i>Artemisia annua</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% N, N	(Kapoor <i>et al.</i> , 2007, Chaudhary <i>et al.</i> , 2008)
		<i>G. fasciculatum</i>	% N, N	(Kapoor <i>et al.</i> , 2007, Chaudhary <i>et al.</i> , 2008)

Tabulka 3 Vliv mykorhizy na obsah látek z ostatních podskupin terpenoidů

N – navýšení obsahu látky; % S – snížení procentuálního zastoupení látky

Název látky	Rostlina	Symbiotická houba	Navýšení/ snížení látky	Citace
manool (diterpenoid)	<i>Salvia officinalis</i>	<i>G. intraradices</i>	% S	(Geneva <i>et al.</i> , 2010)
glycyrhizin (triterpenoid)	<i>Glycyrrhiza uralensis</i>	<i>G. mosseae</i>	N	(Liu <i>et al.</i> , 2007)
		<i>G. veriforme</i>	N	(Liu <i>et al.</i> , 2007)

Tabulka 4 Vliv mykorhizy na obsah fenyylpropanoidů

N/S – navýšení/snížení obsahu látky; % N / % S – navýšení/snížení procentuálního zastoupení látky; % N / % S – výrazné navýšení/snížení (min. 3x)

Název látky	Rostlina	Symbiotická Houba	Navýšení/ snížení látky	Citace
eugenol	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	% S	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. intraradices</i>	% S	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. etunicatum</i>	% S	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. mosseae</i>	bez vlivu (%), N	(Toussaint <i>et al.</i> , 2008, Copetta <i>et al.</i> , 2006)
		<i>Gi. margarita</i>	% N, S	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
		<i>Gi. rosea</i>	% N, N	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
methyl eugenol	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	% S	(Toussaint <i>et al.</i> , 2008)
		<i>G. intraradices</i>	% S	(Toussaint <i>et al.</i> , 2008)
		<i>G. etunicatum</i>	% S	(Toussaint <i>et al.</i> , 2008)
cis-anethol	<i>Foeniculum vulgare</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% N	(Kapoor <i>et al.</i> , 2003)
		<i>G. fasciculatum</i>	% N	(Kapoor <i>et al.</i> , 2003)
trans-anethol	<i>Foeniculum vulgare</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% N	(Kapoor <i>et al.</i> , 2003)
		<i>G. fasciculatum</i>	% N	(Kapoor <i>et al.</i> , 2003)
		<i>Piriformospora indica</i>	% N	(Dolatabadi <i>et al.</i> , 2011)
		<i>Sebacina vermifera</i>	% N	(Dolatabadi <i>et al.</i> , 2011)
		<i>Coriandrum sativum</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% S (409x)
		<i>G. fasciculatum</i>	% S (10x)	(Kapoor 2002b) <i>et al.</i>
methyl chavikol (=estragol)	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	% N	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)

		<i>G. intraradices</i>	% N	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
		<i>G. etunicatum</i>	% N	(Rasouli-Sadaghiani <i>et al.</i> , 2010)
	<i>Foeniculum vulgare</i>	<i>G. macrocarpum</i>	% N	(Kapoor <i>et al.</i> , 2003)
		<i>G. fasciculatum</i>	bez vlivu	(Kapoor <i>et al.</i> , 2003)
		<i>Piriformispora indica</i>	% N	(Dolatabadi <i>et al.</i> , 2011)
		<i>Sebacina vermifera</i>	% N	(Dolatabadi <i>et al.</i> , 2011)

Tabulka 5 Vliv mykorhizy na obsah fenolických kyselin

N - navýšení obsahu látky

Název látky	Rostlina	Symbiotická houba	Navýšení/ snížení látky	Citace
kyselina rozmarýnová	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. caledonium</i>	N	(Toussaint <i>et al.</i> , 2007)
		<i>G. mosseae</i>	N	(Toussaint <i>et al.</i> , 2007)
kyselina kávová	<i>Ocimum basilicum</i>	<i>G. caledonium</i>	N	(Toussaint <i>et al.</i> , 2007)
		<i>G. mosseae</i>	N	(Toussaint <i>et al.</i> , 2007)

Tabulka 6 Vliv mykorhizy na obsah alkaloidů

N - navýšení obsahu látky

Název látky	Rostlina	Symbiotická houba	Navýšení/ snížení látky	Citace
vinkristin	<i>Catharanthus roseus</i>	<i>G. mosseae</i>	N	(Ratti <i>et al.</i> , 2009)
vinblastin	<i>Catharanthus roseus</i>	<i>G. mosseae</i>	N	(Ratti <i>et al.</i> , 2009)
katarantin	<i>Catharanthus roseus</i>	<i>G. mosseae</i>	N	(Ratti <i>et al.</i> , 2009)
vindolin	<i>Catharanthus roseus</i>	<i>G. mosseae</i>	N	(Ratti <i>et al.</i> , 2009)

4.3. Mechanismy vlivu mykorhizy na obsah sekundárních metabolitů v rostlinách

V předcházejících kapitolách byly popsány projevy vlivu mykorhizy. Bylo řečeno, že mykorhiza může měnit obsah látek v rostlinách i jejich poměr různými způsoby. Tyto projevy mohou mít různé důvody. Může se jednat o fyzické změny rostliny i o změny v metabolismu a hormonální rovnováze. Všechny tyto faktory jsou navzájem provázané a působí společně. V následujícím textu budou uvedeny možné důvody změny obsahu sekundárních metabolitů v rostlinách. Mechanismy vlivu mykorhizy na obsah a složení sekundárních metabolitů nejsou v současnosti zcela objasněny.

Mykorhizní symbióza může podporovat vznik sekundárních metabolitů tím, že rostlině dodává stavební látky. Chemické prvky slouží jako prekursory tvorby látek sekundárního metabolismu, zejména pak P a N. Některé látky sekundárního metabolismu, např. kyselina rozmarýnová a kávová či alkaloidy ke své syntéze potřebují N (Petersen & Simmonds, 2003 in Toussaint *et al.*, 2007), jeho zvýšení pomocí mykorhizy tedy může podpořit biosyntézu těchto sekundárních metabolitů (Toussaint *et al.*, 2007). Dále pak např. izoprenové podjednotky terpenoidů potřebují pro svoji syntézu látky obsahující P (např. acetyl-CoA, ATP, NADPH, PEP) (Magel *et al.*, 2006). Při zvýšení obsahu P v rostlině se tedy může zvýšit i tvorba sekundárních metabolitů (Kapoor *et al.*, 2002b, Kapoor *et al.*, 2004).

Biosyntéza sekundárních metabolitů jako jsou terpenoidy je závislá na primárním metabolismu rostliny (Singh *et al.*, 1990 in Chaudhary *et al.*, 2008). Tím, že MS podporuje fotosyntézu, tedy může dojít k podpoře tvorby sekundárních metabolitů (Chaudhary *et al.*, 2008). Tato podpora fotosyntézy může být závislá na vlivu MS na fytohormony. Jedním z dalších možných mechanismů vlivu mykorhizy na sekundární metabolity jsou tedy změny hormonální rovnováhy v rostlinách (Toussaint *et al.*, 2007), které mohou působit mnoha směry a ovlivňovat nejrůznější děje v rostlině, které vedou ke změně obsahu a zastoupení sekundárních metabolitů. Fytohormony ovlivňující rostlinu mohou být také produkovány přímo symbiotickými houbami. Byla zjištěna produkce auxinů a cytokininů mykorhizní houbou u *Foeniculum vulgare* (Dolatabadi *et al.*, 2011).

To že je rostlina větší, má více listů, které mají větší plochu, na které jsou přítomny trichomy ve vyšší hustotě, ve kterých jsou tvořeny sekundární metabolity má též za důsledek vyšší produkci sekundárních metabolitů. Tímto způsobem může být zvýšen celkový obsah

metabolitů v rostlině, ne však zastoupení jednotlivých látek. Toto zvýšení růstu může být způsobeno zvýšeným příjmem živin i působením fytohormonů.

Dalším možným mechanismem vlivu MS na obsah sekundárních metabolitů v rostlinách je např. mykorhizně specifická regulace různých enzymů působících při syntéze terpenoidů (Rapparini *et al.*, 2007).

Možný mechanismus vlivu na zastoupení jednotlivých látek je popsán na příkladu biosyntézy kafru. Posledním krokem této syntézy je oxidace borneolu na kafr pomocí specifického enzymu borneol-dehydrogenázy. Vlivem MS byla zvýšena aktivita tohoto enzymu (Geneva *et al.*, 2010). Tímto způsobem může být ovlivněn podíl jednotlivých složek sekundárního metabolismu.

Důvodem navýšení fenolických látek může být také ochrana rostliny proti stresům. Zvýšením obsahu fenolických látek se může zvýšit i produkce antioxidačního enzymu polyfenol oxidázy, která tyto látky pro svou syntézu potřebuje (Subramanian *et al.*, 2011).

Dalším možným důvodem změny zastoupení jednotlivých látek i jejich obsahu může být obrana rostliny proti mykorhizní houbě. Některé složky éterických olejů mají fungicidní účinky. Je proto možné, že jsou v rostlině syntetizovány právě kvůli přítomnosti houby v kořenech. Záleží však na koncentraci a složení těchto éterických olejů. Mohou na houbu působit i jinými způsoby. Houby mohou tyto látky využívat jako živiny, regulátory metabolismu nebo vitamíny (Hassiotis, 2010).

Bylo též zjištěno, že některé fenolické látky (fenylpropanoidy, flavonoidy, flavonoly) mohou fungovat jako signální molekuly při vzniku mykorhizy, podobně jako výše uvedené strigolaktony (rev. Cesco *et al.*, 2010).

Mechanismy způsobující změny v koncentracích látek v rostlinách mohou být vícestranné a zatím nejsou úplně jasné (Toussaint *et al.*, 2007).

5. Závěr

Vlivem mykorhizní symbiózy může docházet k ovlivnění tvorby sekundárních metabolitů v rostlinách. Tento vliv se může týkat jak změny celkového množství sekundárních metabolitů, tak i změny zastoupení jednotlivých látek. V současných studiích je zjišťováno, že celkový obsah sekundárních metabolitů se vlivem mykorhizy zpravidla zvyšuje. Co se týče zastoupení jednotlivých látek, vliv na jejich procentuální obsah může být různý u různých rostlin. Záleží též na symbiotické houbě. V MS s různými symbionty může u jedné rostliny docházet k velmi výrazným rozdílům procentuálního zastoupení stejné látky. Dle mého

názoru též záleží na tom, jaký je celkový obsah určité látky v rostlině. Pokud se vlivem MS např. zvýší procentuální zastoupení jedné z látek, musí logicky klesnout zastoupení těch ostatních. Což ovšem neznamená, že musí klesnout i jejich množství. To se může oproti nemykorhizním rostlinám naopak i zvýšit, což bylo v některých studiích též sledováno.

Mykorhizní symbiózy by se v praxi za určitých podmínek dalo využít např. pro zvýšení výnosu sekundárních metabolitů, či pokud by bylo žádoucí získat např. éterické oleje se změněným zastoupením jednotlivých látek.

V pracích různých autorů byl zkoumán vliv MS na různé látky u různých rostlin, navíc s různými symbionty a za odlišných podmínek. Není tedy jisté, jakým způsobem by MS mohla ovlivnit sekundární metabolity za jiných podmínek. Některé z rostlin mohou tvořit MS s více různými symbionty i několika symbionty najednou. U většiny rostlin zatím nebyly zkoumány všechny tyto kombinace symbiotických hub, ani různé typy prostředí a podmínek. Nelze tedy říci, jaké kombinace všech těchto faktorů by byly nejvýhodnější pro nejlepší požadované výsledky. Také způsob sledování změn sekundárních metabolitů nebyl u všech rostlin stejný. U některých rostlin autoři prací pozorovali celkovou změnu v obsahu sekundárních metabolitů v rostlinách, u jiných byly zkoumány jednotlivé látky. Dále v některých případech byly sledovány obsahové změny jednotlivých látek, jinde změny procentuálního zastoupení. Toto téma si jistě zaslouží další výzkum.

Přehled literatury

- Abdel-Fattah G, Shabana Y. 2002.** Efficacy of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus clarum* in protection of cowpea plants against root rot pathogen *Rhizoctonia solani*. *Zeitschrift Fur Pflanzenkrankheiten Und Pflanzenschutz-Journal of Plant Diseases and Protection*: **109**: 207-215.
- Ainsworth Ch. 2006.** *Flowering and its Manipulation*. Oxford: Blackwell Publishing Ltd. ISBN: 1-4051-2808-9.
- Akiyama K, Matsuzaki K, Hayashi H. 2005.** Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*: **435**: 824-827.
- Andersson S, Jensen P, Soderstrom B. 1996.** Effects of mycorrhizal colonization by *Paxillus involutus* on uptake of Ca and P by *Picea abies* and *Betula pendula* grown in unlimed and limed peat. *New Phytologist*: **133**: 695-704.
- Aniszewski T. 2007.** *Alkaloids – Secrets of Life*. Oxford. ISBN-13: 978-0-444-52736-3, ISBN-10: 0-444-52736-2.

- Araim G, Saleem A, Arnason J, Charest C. 2009.** Root Colonization by an Arbuscular Mycorrhizal (AM) Fungus Increases Growth and Secondary Metabolism of Purple Coneflower, *Echinacea purpurea* (L.) Moench. *Journal of Agricultural and Food chemistry*: **57**: 2255-2258.
- Bansal R. 2003.** *a textbook of Organic Chemistry*. Delhi: New Age International (P) Ltd., Publishers. ISBN: 81-224-1459-1.
- Besmer Y, Koide R. 1999.** Effect of mycorrhizal colonization and phosphorus on ethylene production by snapdragon (*Antirrhinum majus* L.) flowers. *Mycorrhiza*: **9**: 161-166.
- Bidlová V. 2005.** *Barvení pomocí rostlin*. Praha: Grada Publishing. ISBN: 80-247-1022-6.
- Bressano M, Curetti M, Giachero L, Gil S, Cabello M, March G, Ducasse D, Luna C. 2010.** Mycorrhizal fungi symbiosis as a strategy against oxidative stress in soybean plants. *Journal of Plant Physiology*: **167**: 1622-1626.
- Bruns T, Bidartondo M, Taylor D. 2002.** Host specificity in ectomycorrhizal communities: What do the exceptions tell us? *Integrative and Comparative Biology*: **42**: 352-359.
- Carrubba A. 2009.** Nitrogen fertilisation in coriander (*Coriandrum sativum* L.): a review and meta-analysis. *Journal of the Science of Food and Agriculture*: **89**: 921-926.
- Celik I, Ortas I, Kilic S. 2004.** Effects of compost, mycorrhiza, manure and fertilizer on some physical properties of a Chromoxerert soil. *Soil & Tillage Research*: **78**: 59-67.
- Cesco S, Neumann G, Tomasi N, Pinton R, Weisskopf L. 2010.** Release of plant-borne flavonoids into the rhizosphere and their role in plant nutrition. *Plant and Soil*: **329**: 1-25.
- Copetta A, Lingua G, Berta G. 2006.** Effects of three AM fungi on growth, distribution of glandular hairs, and essential oil production in *Ocimum basilicum* L. var. Genovese. *Mycorrhiza*: **16**: 485-494.
- Cruz C, Green J, Watson C, Wilson F, Martins-Loucao M. 2004.** Functional aspects of root architecture and mycorrhizal inoculation with respect to nutrient uptake capacity. *Mycorrhiza*: **14**: 177-184.
- Dolatabadi H, Goltapeh E, Jaimand K, Rohani N, Varma A. 2011.** Effects of Piriformospora indica and Sebacina vermifera on growth and yield of essential oil in fennel (*Foeniculum vulgare*) under greenhouse conditions. *Journal of Basic Microbiology*: **51**: 33-39.
- Druge U, Schonbeck F. 1993.** Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection on transpiration, photosynthesis and growth of flax (*Linum-usitatissimum* L) in relation to cytokinin levels. *Journal of Plant Physiology*: **141**: 140-148.
- Eltrop L, Marschner H. 1996.** Growth and mineral nutrition of non-mycorrhizal and mycorrhizal Norway spruce (*Picea abies*) seedlings grown in semi-hydroponic sand culture .1. Growth and mineral nutrient uptake in plants supplied with different forms of nitrogen. *New Phytologist*: **133**: 469-478.
- Epifano F, Genovese S, Menghini L, Curini M. 2007.** Chemistry and pharmacology of oxyprenylated secondary plant metabolites. *Phytochemistry*: **68**: 939-953.
- Farombi E. 2003.** African indigenous plants with chemotherapeutic potentials and biotechnological approach to the production of bioactive prophylactic agents. *African Journal of Biotechnology*: **2**: 662-671.
- Fortunato I, Avato P, Ruta C. 2006.** Glandular hairs and essential oils in micropropagated plants of *Origanum vulgare* L. *Proceedings of the 1st International Symposium on the Labiatae: Advances in Production, Biotechnology and Utilisation*: Acta Horticulturae: 293-296.
- Francis R, Finlay R, Read D. 1986.** Vesicular arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems .4. transfer of nutrients in inter-specific and intra-specific combinations of host plants. *New Phytologist*: **102**: 103-111.

- Frank B. 2005.** On the nutritional dependence of certain trees on root symbiosis with belowground fungi (an English translation of A.B. Frank's classic paper of 1885). *Mycorrhiza*: **15**: 267-275.
- Gange A, Smith A. 2005.** Arbuscular mycorrhizal fungi influence visitation rates of pollinating insects. *Ecological Entomology*: **30**: 600-606.
- Geneva M, Stancheva I, Boychinova M, Mincheva N, Yonova P. 2010.** Effects of foliar fertilization and arbuscular mycorrhizal colonization on *Salvia officinalis* L. growth, antioxidant capacity, and essential oil composition. *Journal of the Science of Food and Agriculture*: **90**: 696-702.
- George E, Marschner H, Jakobsen I. 1995.** Role of arbuscular mycorrhizal fungi in uptake of phosphorus and nitrogen from soil. *Critical Reviews in Biotechnology*: **15**: 257-270.
- 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
- Gupta M, Prasad A, Ram M, Kumar S. 2002.** Effect of the vesicular-arbuscular mycorrhizal (VAM) fungus *Glomus fasciculatum* on the essential oil yield related characters and nutrient acquisition in the crops of different cultivars of menthol mint (*Mentha arvensis*) under field conditions. *Bioresource Technology*: **81**: 77-79.
- Hanson B. 2005.** *Understanding Medicinal Plants. Their chemistry and therapeutic action*. Binghamton: The Haworth Press, Inc. ISBN-10: 0-7890-1552-8.
- Hassiotis C. 2010.** Evaluation of essential oil antifungal activity against mycorrhizal fungi—the case of laurus nobilis essential oil. *Israel Journal of Ecology & Evolution*: **56**: 35-54.
- Hoffmannová E, Jebavý F. 1991.** *Rostliny v domácí lékárně*. Praha: Knihkupectví U Podléšky.
- House T. 2006.** *The Chemistry of Fragrances. From Perfumer to Consumer*. Cambridge: The Royal Society of chemistry. ISBN-10: 0-85404-824-3, ISBN-13: 978-0-85404-824-3.
- Huang Z, Zou Z, He C, He Z, Zhang Z, Li J. 2011.** Physiological and photosynthetic responses of melon (*Cucumis melo* L.) seedlings to three *Glomus species* under water deficit. *Plant and Soil*: **339**: 391-399.
- Hussey R, Roncadori R. 1982.** Vesicular-arbuscular mycorrhizae may limit nematode activity and improve plant-growth. *Plant Disease*: **66**: 69-14.
- Chaudhary V, Kapoor R, Bhatnagar A. 2008.** Effectiveness of two arbuscular mycorrhizal fungi on concentrations of essential oil and artemisinin in three accessions of *Artemisia annua* L. *Applied Soil Ecology*: **40**: 174-181.
- Jalonen R, Nygren P, Sierra J. 2009.** Transfer of nitrogen from a tropical legume tree to an associated fodder grass via root exudation and common mycelial networks. *Plant Cell and Environment*: **32**: 1366-1376.
- Janos D. 1980.** Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain-forest plant-growth. *Ecology*: **61**: 151-162.
- Kapoor R, Chaudhary V, Bhatnagar A. 2007.** Effects of arbuscular mycorrhiza and phosphorus application on artemisinin concentration in *Artemisia annua* L. *Mycorrhiza*: **17**: 581-587.
- Kapoor R, Giri B, Mukerji K. 2002a.** *Glomus macrocarpum*: a potential bioinoculant to improve essential oil quality and concentration in Dill (*Anethum graveolens* L.) and Carum (*Trachyspermum ammi* (Linn.) Sprague). *World Journal of Microbiology & Biotechnology*: **18**: 459-463.
- Kapoor R, Giri B, Mukerji K. 2002b.** Mycorrhization of coriander (*Coriandrum sativum* L) to enhance the concentration and quality of essential oil. *Journal of the Science of Food and Agriculture*: **82**: 339-342.

- Kapoor R, Giri B, Mukerji K. 2004.** Improved growth and essential oil yield and quality in *Foeniculum vulgare* mill on mycorrhizal inoculation supplemented with P-fertilizer. *Bioresource Technology*: **93**: 307-311.
- Kapulnik Y, Delaux P, Resnick N, Mayzlish-Gati E, Winger S, Battacharya C, Sejalon-Delmas N, Combiér J, Becard G, Belausov E, Beeckman T, Dor E, Hershenhorn J, Koltai H. 2011.** Strigolactones affect lateral root formation and root-hair elongation in Arabidopsis. *Planta*: **233**: 209-216.
- Khaosaad T, Vierheilig H, Nell M, Zitterl-Eglseer K, Novak J. 2006.** Arbuscular mycorrhiza alter the concentration of essential oils in oregano (*Origanum* sp., *Lamiaceae*). *Mycorrhiza*: **16**: 443-446.
- Koide R, Schreiner R. 1992.** Regulation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*: **43**: 557-581.
- Kumari T. 2011.** Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis: An Overview. *Research Journal of Biotechnology*: **6**: 75-79.
- Langenheim J. 2003.** *Plant resins: Chemistry, Evolution, Ecology, Ethnobotany*. Portland: Timber Press, Inc. ISBN: 0-88192-574-8.
- Liu J, Wu L, Wei S, Xiao X, Su C, Jiang P, Song Z, Wang T, Yu Z. 2007.** Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth, nutrient uptake and glycyrrhizin production of licorice (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch). *Plant Growth Regulation*: **52**: 29-39.
- López-Ráez J, Charnikhova T, Fernandez I, Bouwmeester H, Pozo M. 2011.** Arbuscular mycorrhizal symbiosis decreases strigolactone production in tomato. *Journal of Plant Physiology*: **168**: 294-297.
- Lu X, Koide R. 1994.** The effects of mycorrhizal infection on components of plant-growth and reproduction. *New Phytologist*: **128**: 211-218.
- MacAdam J. 2008.** *Structure & Function of Plants*. Wiley-Blackwell. ISBN: 0813827183.
- Magel E, Mayrhofer S, Muller A, Zimmer I, Hampp R, Schnitzler J. 2006.** Photosynthesis and substrate supply for isoprene biosynthesis in poplar leaves. *Atmospheric Environment*: **40**: S138-S151.
- Maggi F, Papa F, Cristalli G, Sagratini G, Vittori S, Giuliani C. 2010.** Histochemical localization of secretion and composition of the essential oil in *Melittis melissophyllum* L. subsp *melissophyllum* from Central Italy. *Flavour and Fragrance Journal*: **25**: 63-70.
- Marschner H, Dell B. 1994.** Nutrient-uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil*: **159**: 189-102.
- Martins M, Cruz A. 1998.** The role of the external mycelial network of arbuscular mycorrhizal fungi: III. a study of nitrogen transfer between plants interconnected by a common mycelium. *Revista De Microbiologia*: **29**: 289-294.
- Martins M, Read D. 1996.** The role of the external mycelial network of arbuscular mycorrhizal (AM) Fungi .2. a study of phosphorous transfer between plants interconnected by a common mycelium. *Revista De Microbiologia*: **27**: 100-105.
- Murakamimizukami Y, Yamamoto Y, Yamaki s. 1991.** Analyses of indole acetic-acid and abscisic-acid contents in nodules of soybean plants bearing VA mycorrhizas. *Soil Science and Plant Nutrition*: **37**: 291-298.
- Newsham K, Fitter A, Watkinson A. 1995.** Arbuscular mycorrhiza protect an annual grass from root pathogenic fungi in the field. *Journal of Ecology*: **83**: 991-1000.
- Noe N, Eccher T, Borra M. 2002.** The use of selected mycorrhizae for quality improvement of highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.) plant production. *Proceedings of the Seventh International Symposium on Vaccinium Culture*: 387-392.

- Nowak J. 2004.** Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and organic fertilization on growth, flowering, nutrient uptake, photosynthesis and transpiration of geranium (*Pelargonium hortorum* L.H. Bailey 'Tango Orange'). *Symbiosis*: **37**: 259-266.
- Nuortila C, Kytoviita M, Tuomi J. 2004.** Mycorrhizal symbiosis has contrasting effects on fitness components in *Campanula rotundifolia*. *New Phytologist*: **164**: 543-553.
- Ortas I. 2010.** Effect of mycorrhiza application on plant growth and nutrient uptake in cucumber production under field conditions. *Spanish Journal of Agricultural Research*: **8**: S116-S122.
- Paradi I, Bratek Z, Lang F. 2003.** Influence of arbuscular mycorrhiza and phosphorus supply on polyamine content, growth and photosynthesis of *Plantago lanceolata*. *Biologia Plantarum*: **46**: 563-569.
- Pavela R. 2006.** *Rostlinné insekticidy. Hubíme hmyz bez chemie*. Praha: Grada Publishing. ISBN: 80-247-1019-6.
- Pavlová L. 2005.** *Fyziologie rostlin*. Praha: Karolinum. ISBN 80-246-0985-1.
- Pengelly A. 2004.** *The Constituents of Medicinal Plants: An introduction to the chemistry and therapeutics of herbal medicine*. Cabi. ISBN: 0-8519-9807-0.
- Rahmati R, Khara J. 2011.** Effects of arbuscular mycorrhiza *Glomus intraradices* on photosynthetic pigments, antioxidant enzymes, lipid peroxidation, and chromium accumulation in maize plants treated with chromium. *Turkish Journal of Biology*: **35**: 51-58.
- Rapparini F, Llusia J, Penuelas J. 2008.** Effect of arbuscular mycorrhizal (AM) colonization on terpene emission and content of *Artemisia annua* L. *Plant Biology*: **10**: 108-122.
- Rasouli-Sadaghiani M, Hassani A, Barin M, Danesh Y, Sefidkon F. 2010.** Effects of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi on growth, essential oil production and nutrients uptake in basil. *Journal of Medicinal Plants Research*: **4**: 2222-2228.
- Ratti N, Verma H, Gautam S. 2010.** Effect of *Glomus* species on physiology and biochemistry of *Catharanthus roseus*. *Indian Journal of Microbiology*: **50**: 355-360.
- Regvar M, Vogel K, Irgel N, Wraber T, Hildebrandt U, Wilde P, Bothe H. 2003.** Colonization of pennycresses (*Thlaspi* spp.) of the *Brassicaceae* by arbuscular mycorrhizal fungi. *Journal of Plant Physiology*: **160**: 615-626.
- Roesler R, Lorencini M, Pastore G. 2010.** Brazilian cerrado antioxidant sources: cytotoxicity and phototoxicity in vitro. *Ciencia E Tecnologia De Alimentos*: **30**: 814-821.
- Rufino M, Alves R, de Brito E, Perez-Jimenez J, Saura-Calixto F, Mancini J. 2010.** Bioactive compounds and antioxidant capacities of 18 non-traditional tropical fruits from Brazil. *Food Chemistry*: **121**: 996-1002.
- Ruiz-Lozano J, Azcon R, Gomez M. 1995.** Effects of arbuscular-mycorrhizal *Glomus* species on drought tolerance - physiological and nutritional plant-responses. *Applied and Environmental Microbiology*: **61**: 456-460.
- Sasanelli N, Anton A, Takacs T, D'Addabbo T, Biro I, Malov X. 2009.** Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on the nematicidal properties of leaf extracts of *Thymus vulgaris* L. *Helminthologia*: **46**: 230-240.
- Scagel C, Schreiner R. 2006.** Phosphorus supply alters tuber composition, flower production, and mycorrhizal responsiveness of container-grown hybrid *Zantedeschia*. *Plant and Soil*: **283**: 323-337.
- Seigler D. 1998.** *Plant secondary metabolism*. Massachusetts: Kluwer Academic Publishers. ISBN: 0-412-01981-7.
- Sell Ch. 2003.** *A fragrant Introduction to Terpenoid Chemistry*. Cambridge: Royal Society of chemistry. ISBN: 0-85404-681-X.

- Selvaraj T, Rajeshkumar S, Nisha M, Wondimu L, Tesso M. 2008.** Effect of *Glomus mosseae* and plant growth promoting rhizomicroorganisms (PGPR's) on growth, nutrients and content of secondary metabolites in *Begonia malabarica* Lam. *Maejo International Journal of Science and Technology*: **2**: 516-525.
- Simard S, Perry D, Smith J, Molina R. 1997.** Effects of soil trenching on occurrence of ectomycorrhizas on *Pseudotsuga menziesii* seedlings grown in mature forests of *Betula papyrifera* and *Pseudotsuga menziesii*. *New Phytologist*: **136**: 327-340.
- Singh G. 2007.** *Chemistry of Amino-acids and Proteins*. Delhi: Discovery Publishing House. ISBN: 81-8356-323-6.
- Torelli A, Trotta A, Acerbi L, Arcidiacono G, Berta G, Branca C. 2000.** IAA and ZR content in leek (*Allium porrum* L.), as influenced by P nutrition and arbuscular mycorrhizae, in relation to plant development. *Plant and Soil*: **226**: 229-235.
- Toussaint J, Kraml M, Nell M, Smith S, Smith F, Steinkellner S, Schmiderer C, Vierheilig H, Novak J. 2008.** Effect of *Glomus mosseae* on concentrations of rosmarinic and caffeic acids and essential oil compounds in basil inoculated with *Fusarium oxysporum* f.sp. basilici. *Plant Pathology*: **57**: 1109-1116.
- Toussaint J, Smith F, Smith S. 2007.** Arbuscular mycorrhizal fungi can induce the production of phytochemicals in sweet basil irrespective of phosphorus nutrition. *Mycorrhiza*: **17**: 291-297.
- van Aarle I, Rouhier H, Saito M. 2002.** Phosphatase activities of arbuscular mycorrhizal intraradical and extraradical mycelium, and their relation to phosphorus availability. *Mycological Research*: **106**: 1224-+.
- Vermerris W, Nicholson R. 2009.** *Phenolic Compound Biochemistry*. Springer. ISBN: 978-1-4020-5163-0, e-ISBN: 978-1-4020-5164-7.
- 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 Y, Qiu Q, Yang Z, Hu Z, Tam N, Xin G. 2010.** Arbuscular mycorrhizal fungi in two mangroves in South China. *Plant and Soil*: **331**: 181-191.
- Wright S, Upadhyaya A. 1998.** a survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*: **198**: 197-107.
- Wu B, Nara K, Hogetsu T. 2001.** Can C-14-labeled photosynthetic products move between *Pinus densiflora* seedlings linked by ectomycorrhizal mycelia? *New Phytologist*: **149**: 137-146.
- Wu J, Sun B, Wang Y, Xin G, Ye S, Peng S. 2011.** Arbuscular mycorrhizal fungal colonization improves regrowth of bermudgrass (*Cynodon Dactylon* L.) after cutting. *Pakistan Journal of Botany*: **43**: 85-93.
- Wu Q, Zou, Y, Liu W, Ye X, Zai H, Zhao L. 2010.** Alleviation of salt stress in citrus seedlings inoculated with mycorrhiza: changes in leaf antioxidant defense systems. *Plant Cell and Environment*: **56**: 470-475.
- Yao Q, Zhu H, Chen J. 2005.** Growth responses and endogenous IAA and iPAS changes of litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) seedlings induced by arbuscular mycorrhizal fungal inoculation. *Scientia Horticulturae*: **105**: 145-151.
- Zubek S, Stojakowska A, Anielska T, Turnau K. 2010.** Arbuscular mycorrhizal fungi alter thymol derivative contents of *Inula ensifolia* L. *Mycorrhiza*: **20**: 497-504.

