



nebo v případě, že se živiny z rozložených látek do půdy uvolní, např. po dešti.

Role jednotlivých skupin hub jsou podobné i v jehličnatých lesích. Ty jsou však typické větším zastoupením mykorhizních druhů a menším množstvím rozkladačů, vzhledem k tomu, že se jehličnatý opad rozkládá kvůli vysokému obsahu vosků v povrchových vrstvách jehlic podstatně pomaleji než opad listový.

Je patrné, že houby tvoří velmi významnou součást půdního mikrobiálního společenstva a bez nich by některé půdní procesy (např. rozklad ligninu nebo růst rostlin závislých na symbióze s mykorhizními houbami) prakticky nemohly probíhat. Saprotrofní druhy jsou neefektiv-

nějšími rozkladači organických látek, jež umožňují postupné navrácení živin obsažených v organických látkách do formy dostupné pro další organismy, bakterie a rostliny. Zároveň se svou aktivitou spolu s půdními živočichy podílejí na vzniku humusových látek, které přispívají ke stabilizaci vody i minerálních iontů v půdě a zabraňují jejich rozsáhlému úniku do hlubších vrstev půdy či odtoku. Mykorhizní houby potom umožňují svým hostitelům získat větší množství anorganických forem dusíku, fosforu a potřebných kationtů z půdního roztoku tím, že tyto látky transportují do kořenů a vlastně tak svými vlákny rozšiřují kořenový systém stromů.

4 Profil lesní půdy s dominantním dubem zimním (*Q. petraea*). Je patrný svrchní opadový horizont a tmavý organický horizont s vysokým obsahem humusových látek. Hlubší vrstvy půdy jsou tvořeny jíly. Snímky P. Baldriana, pokud není uvedeno jinak

5 Penízovka Konrádova (*Gymnopus fagiphilus*), saprotrofní druh houby (*Basidiomycota*) na opadaném listí buku lesního (*Fagus sylvatica*). Moravský kras, Vilémovice, NPR Vývěry Punkvy (10. 10. 2008). Foto V. Antonín

Projekt byl řešen za podpory Grantové agentury České republiky, granty č. 526/05/0168 a 526/08/0751.

Martin Prokop

Jak se rostliny brání napadení houbovými patogeny

Vzájemnou koexistenci rostlin a jejich patogenů se vyvinula řada propracovaných a složitých obranných mechanismů na straně jedné a prostředků, jak tyto obranné mechanismy obcházet na straně druhé. Tyto interakce mohou připomínat nikdy nekončící válečný konflikt, jehož hlavními zbraněmi jsou bílkoviny syntetizované oběma stranami. O vlivu houbových chorob na rostlinné pletivo viz také článek v Živě 2007, 6: 250–253.

Obecně se dá říci, že se rostliny brání proti napadení patogenem kombinací zbraní dvou typů. Prvním jsou strukturální obranné mechanismy, které působí jako bariéry a znemožňují proniknutí patogenu do rostliny, popř. jeho šíření rostlinou. Druhým typem jsou biochemické obranné reakce, které probíhají v buňkách a tkáních rostlin. Jejich výsledkem je produkce sloučenin, které jsou pro patogen toxické, nebo vytvářejí podmínky, které růst patogenu v rostlině potlačují.

Obvyklým cílem obranných mechanismů rostlin jsou ty části houbových pato-

genů, které přicházejí do kontaktu s rostlinou jako první. Může to být buněčná stěna, na kterou se vázou rostlinné obranné látky (antifungální a antimikrobiální proteiny). Ty ji rozkládají, čímž brání houbě v dalším rozvoji. Vůbec nejčastějším cílem je ale cytoplazmatická membrána, která zprostředkovává kontakt a přenos informací a také zajišťuje výběrový přesun látek mezi buňkou a okolím.

Pro boj s houbovými patogeny musí být rostliny patřičně vybaveny. První překážkou, na kterou patogen narazí, jsou tzv. preinfekční obranné mechanismy, které

jsou rostlině vrozené – rostliny jsou jimi vybaveny bez ohledu na to, zda jsou napadeny patogenem nebo nikoli. Mohou být chemického charakteru, nebo to jsou bariéry strukturální (např. krycí a vnitřní pletiva, trichomy). Některé preinfekční sloučeniny jsou pro houby přímo toxické, zatímco jiné se musí nejprve rozložit, aby se staly toxickými.

Důležitou strategií rostlin je vyvolání (indukce) obranných mechanismů jako odpověď na napadení patogenem. Indukční mechanismy jsou aktivní systémy vyžadující energii, které se specializují na rozpoznání konkrétního patogenu a vedou k produkci proteinů nebo dalších látek neslučitelných s „vetřelcem“. Indukce obranných mechanismů bývá často spojena s buněčnou stěnou rostlin. V místě infekce dochází ke změnám jednak ve složení buněčné stěny vedoucím k jejímu zpevnění nebo ve vyztužení a zbytnění (např. ukládáním kalózy), čímž se průnik „vetřelce“ do rostliny ztíží.

Reakce na pokus o infekci může být místní, kdy se rostliny brání prostorovému šíření nákazy. V bezprostřední blízkosti místa, kde patogen pronikl, rostlinné buňky velmi rychle odumírají. Vzniklé odumřelé pletivo tak představuje bariéru, která izoluje škodlivý organismus od živých částí, na nichž je závislý živinami potřebnými pro růst a množení. Patogen hladoví a nakonec odumírá. Tento typ reakce se nazývá hypersenzitivní reakce (HR).

Hypersenzitivní reakce není jen jedním z mechanismů obrany rostlin proti houbovým patogenům, ale je často také spouštěcím mechanismem pro systémové signály,



které šíří nespecifickou odolnost do ostatních částí rostlin. Takto získaná odolnost se nazývá systémově získaná rezistence a označuje se zkratkou SAR (Systemic Acquired Resistance). Propůjčuje rostlině dlouhodobě zvýšenou obranyschopnost proti následné infekci širokého spektra patogenů.

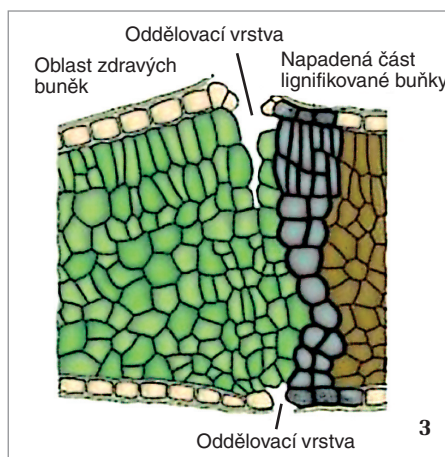
Signál aktivizující rostlinu k obranným reakcím je přenášen specifickými látkami (např. kyselina salicylová, reaktivní formy kyslíku), šíří se od místa napadení a působí napříč rostlinou na specifické bílkoviny, které aktivují geny zapojené do obrany proti patogenu. Aktivované geny jsou odpovědné za zvýšenou obranyschopnost zdravých částí rostlin proti následné infekci stejným nebo jiným patogenem.

Je známa široká škála látek, které jsou v rostlině zapojeny do obrany proti houbovým patogenům. Velkou skupinu představují bílkoviny. K nejznámějším patří proteiny vztahované k patogenezi, označované také jako PR-proteiny (Pathogenesis-Related). Jsou to látky toxické pro rostlinné patogeny, které se ve zdravých rostlinách nevyskytují, ale hromadí se v nich ve velkém množství po infekci patogenem nebo vlivem stresových faktorů. Význam PR-proteinů spočívá v tom, že přinejmenším některé z nich vykazují antifungální a jiné antimikrobiální aktivity. U řady z nich však přesná funkce není známa a některé se aktivují až v kombinaci s jinými proteiny.

Další významnou skupinou jsou antifungální proteiny. Jak jejich název naznačuje, mají obrannou funkci proti houbovým chorobám. Především semena rostlin jsou bohatá na antimikrobiální proteiny, jejichž obsah v nich dosahuje několikrát vyšších hodnot, než je tomu v listech nebo květech. Nejvýznamnější rozdíl mezi PR-proteiny a antifungálními proteiny je ten, že ty druhé se tvoří v samotných rostlinách jako reakce na infekci (nemusí být nutně antimikrobiální), zatímco ty první mohou být přítomny v jakémkoli organismu (a nemusí být indukované). Tyto proteiny vykazují širokou různorodost ve způsobu účinku. Mohou např. inhibovat syntézu buněčné stěny hub nebo poškodovat její strukturu, poškodovat buněčné ribozomy, inhibovat syntézu DNA nebo buněčný cyklus. Nicméně antifungální aktivity mnoha těchto proteinů zůstává stále zahalena tajemstvím.

Rostliny mohou rovněž produkovat obranné sloučeniny s nižší molekulovou hmotností. Jsou to např. reaktivní formy kyslíku (ROS – Reactive Oxygen Species), které ochotně vstupují do biochemických reakcí. V rostlinách hrají důležitou roli v obranných mechanismech při interakci rostlina – patogen. Mohou sloužit jako signální molekuly a zároveň jsou to toxické produkty aerobního metabolismu, které způsobují poškození nebo zánik buňky. Pro patogeny mohou být i přímo toxické.

Ke sloučeninám s nízkou molekulovou hmotností dále patří fytoalexiny – látky indukované infekcí patogenu (např. pisatin nebo faseolin vznikající v hrachu), a elicitory (metabolity patogenu stimulující syntézu fytoalexinů), které produkuje široké spektrum rostlinných druhů. Jejich tvorba může být vyvolána také fyzikálními a chemickými podněty.



1 Suchá skvrnitost listů peckoviny způsobená houbovým patogenem *Stigmina carpophila* na švestce. Na obr. jsou vidět otvory vzniklé v místech infekce, na kterou rostlina reagovala hypersenzitivní reakcí – odumřením okolního pletiva, vytvořením odlučovací vrstvy a nakonec úplným oddělením napadeného pletiva od zdravých částí.

2 Detail oddělovacího se pletiva po infekci patogenem *S. carpophila*

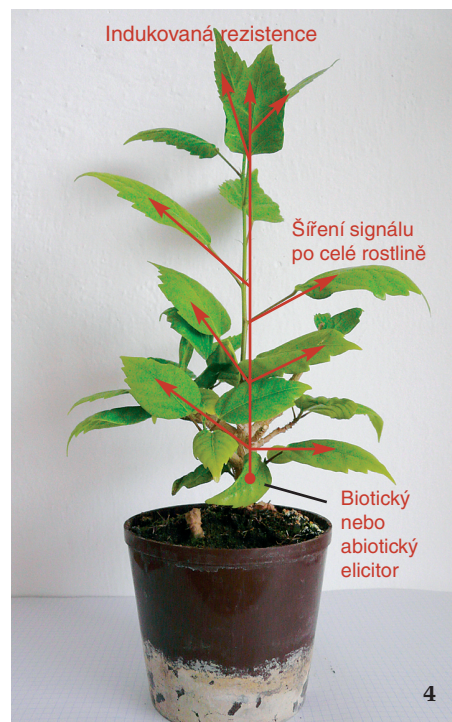
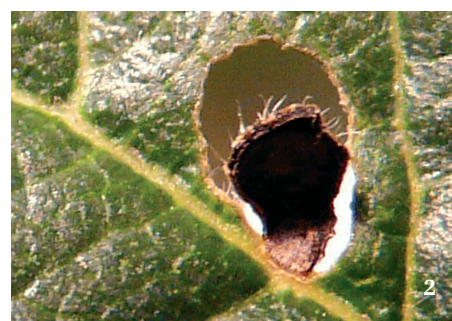
3 Formování odlučovací vrstvy okolo napadeného místa na listu švestky.

Podle: G. Samuel (1927)

4 Systémově získaná rezistence. Na obr. je znázorněno šíření signálu spouštějícího obranné mechanismy z místa infekce po celé rostlině. Orig. M. Prokop

5 Hypersenzitivní reakce bramboru k napadení plísni bramborovou (*Phytophthora infestans*). Snímky M. Prokopa

Houbové patogeny samozřejmě vyvíjejí proti snaze rostlin zabránit jejich vstupu do organismu strategie, jak nástrahy překonat. Jednou z metod je použití jiných sloučenin při kontaktu s rostlinou než těch, které rostlina rozpozná. Rostlina se dozvídá o napadení patogenem tím, že rozliší určité sloučeniny nebo látky obsažené v těch částech patogenu určených k proniknutí do rostliny, nebo identifikuje látky, jež patogen v prvních fázích infekce produkuje. Čím včasnější je toto rozpoznání, tím účinnější jsou následné obranné reakce. Pokud je patogen vybaven



látkami, které rostlina není schopna rozpoznat, může nerušeně proniknout do hostitele, a pak už bývá většinou na veškeré obranné zásahy pozdě. Jinou strategií je produkce látek potlačujících rostlinné sloučeniny toxické pro patogeny, nebo látek, které mohou přímo omezovat indukovanou odpověď rostliny na infekci, jako např. krátké řetězce (oligomery) kyseliny galakturonové.

Závěr

I přes stále převažující používání chemických fungicidů v ochraně rostlin roste požadavek na alternativní cesty regulace houbových chorob. To znamená vývoj nových efektivních a ekologicky přátelských fungicidů, které budou využívat nebo podporovat přirozený obranný potenciál rostlin. Vyžaduje to ovšem detailní porozumění molekulárním procesům v interakci mezi rostlinou a patogenem.

