

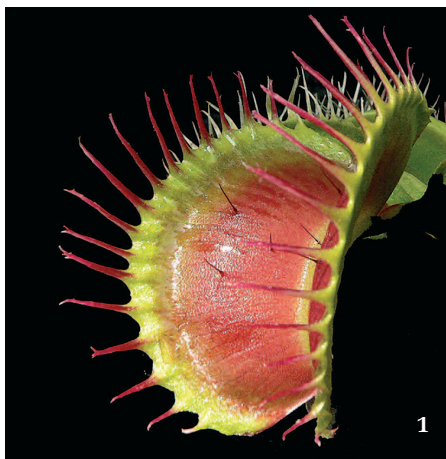
# Význam a funkce elektrických signálů v rostlinách

**Rostliny jsou organismy, které v případě působení nepříznivých podmínek nedokáží opustit svá stanoviště. Regulací exprese genetické informace však rostlina dokáže reagovat na změnu vnějších faktorů a přizpůsobit se nové situaci. Např. zastínění nebo jednosměrné osvětlení rostlina vnímá pomocí proteinových receptorů fytochromů, přičemž odpovědí je prodlužovací růst, resp. ohyb za světlem (viz Živa 2000, 4: 159–162). Nezastupitelnou úlohu v této odpovědi hrají fytohormony. Hormonální odpověď je u živočichů i rostlin obecně pomalá, a proto se mnohé rostliny v určitých životních situacích spoléhají také na elektrické signály podobné těm, které jsou popsány u živočišných organismů.**

Ačkoli si rostliny nevytvořily komplexní nervovou soustavu, jakou známe u živočichů, elektrické signály hrají v jejich životě podstatnou úlohu. Rostliny nemají specializované buňky podobné neuronům živočišných organismů a elektrické signály se šíří buňkami, které primárně slouží pro transport vody a minerálních prvků (vodivé elementy xylému – dřevní části cévního svazku) nebo asimilátů (vodivé elementy floému – lýkové části). Tyto buňky jsou pro šíření takového signálu ideální, protože nemají příčné buněčné stěny (xylém), případně je mají silně perforované (floém). Na krátkou vzdálenost se přenášejí plazmodezmy, tedy specializovanými otvory v buněčných stěnách rostlin (blíže viz Živa 2008, 3: 103–105). V rostlinách jsou známy dva základní typy elektrických signálů: akční a variační potenciály. Oba hrají významnou úlohu při regulaci důležitých fyziologických procesů.

## Akční potenciály

Akční potenciály (AP) jsou velmi dobře popsány u živočichů. V rostlinách se však jejich iontový mechanismus liší. Zatímco u živočichů je AP vyvolán tokem sodných ( $\text{Na}^+$ ) a draselných ( $\text{K}^+$ ) iontů přes membránu, u rostlin jsou za něj odpovědné toky vápenatých ( $\text{Ca}^{2+}$ ), chloridových ( $\text{Cl}^-$ ) a draselných iontů. AP v rostlinách mohou být navozené různými podněty – např. dotykem, světlem, náhlou změnou teploty. Takový podnět změni rozdíl elektrického potenciálu napříč plazmatickou membránou buněk. Pokud potenciálový rozdíl dosáhne určité prahové hodnoty, dojde ke vzniku AP. Při AP cytoplazmu rostlinné buňky zaplaví ionty  $\text{Ca}^{2+}$  z intracelulárních zdrojů. Kationty  $\text{Ca}^{2+}$  aktivují výtok  $\text{Cl}^-$  iontů z buňky, což vede k depolarizaci membrány. Depolarizace membránového potenciálu způsobí výtok  $\text{K}^+$  iontů z cytoplazmy, nastane částečná hyperpolarizace membrány a zpětný tok  $\text{K}^+$  iontů do buňky vyústí v obnovení klidového potenciálu (obr. 6). Tímto způsobem se mohou AP šířit na krátké (plazmodezmy) i na dlouhé vzdálenosti (cévními svazky floému) rychlostí 20–30 mm/s (např. u známé citlivky stýdlivé – *Mimosa pudica*, což je srovnatelné s měkkýši rodu škeble (*Anodonta*; 45 mm/s). Rekordmanem v říši rostlin je masožravá mucholapka podivná (*Dionaea muscipula*), u níž AP postupuje rychlostí 20 cm/s; někteří autoři (Volkov a kol. 2008) dokonce udávají až závratných 10 m/s, což je řádově rychlost skoro porovnatelná s šířením AP v nervových buňkách savců (100 m/s). AP se však nevyskytují pouze u druhů se seizmonastickými pohyby (vyvolané dotykem nebo otřesy; např. u citlivky, viz dále v textu) a v masožravých rostlinách, ale možná ve všech zelených rostlinách.



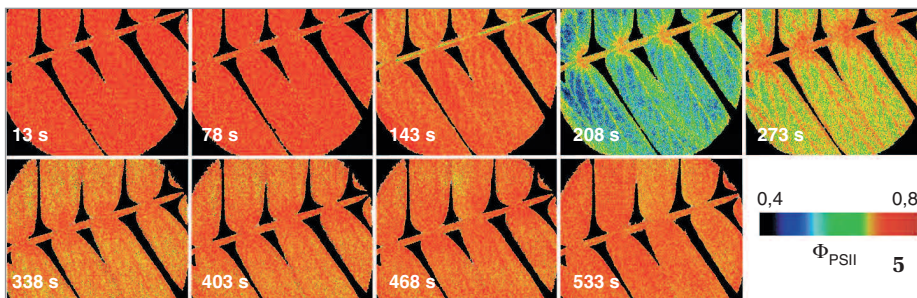
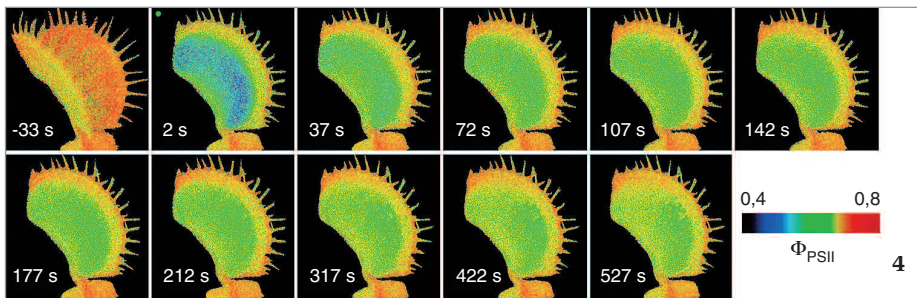
**1** Modifikovaná svrchní část listu mucholapky podivné (*Dionaea muscipula*) s dobře viditelnými citlivými spouštěcími trichomy (blíže v textu) na vnitřní straně listu.

A jaký význam mají AP v rostlinách? Jako první byla nepochybně popsána funkce u mucholapky, která fascinovala již Charlese Darwina. V dopise svému příteli se o ní vyjádřil jako o nejpozoruhodnější rostlině světa a na jeho popud britský fy-

ziolog John Burdon Sanderson v r. 1873 v mucholapce popsal elektrické signály. Masožravé rostliny se vyskytují na půdách s nízkým obsahem dusíku a fosforu, nedostatek těchto prvků si nahrazují chytáním živočišné kořisti, která je obsahuje v několika násobně vyšší koncentraci. Modifikovaná vrchní část listu mucholapky, nazývaná past, má na svém povrchu citlivé trichomy (obr. 1). Jejich báze představují místo vnímání signálu s bohatě vyvinutými membránami endoplazmatického retikula, sloužícího jako zásobárna  $\text{Ca}^{2+}$ . Po mechanickém podráždění se generuje AP, který ale není dostatečně silný, aby způsobil rychlý pohyb pasti. K tomu je nutné druhé podráždění v krátkém časovém intervalu (v závislosti na teplotě), jež vede ke vzniku dalšího AP, následnému rychlému pohybu pasti a chycení kořisti. Kumulativní charakter elektrického stimulu podnítl vyslovení hypotézy o elektrické paměti mucholapky (Volkov a kol. 2008). Po uvěznění kořisti však úloha AP nekončí. Kořist bojující o život nadále dráždí trichomy a generuje AP, dochází k vylučování trávicí tekutiny a rozkladu těla hmyzu. Nedávno byl popsán další efekt elektrických signálů v mucholapce. V průběhu tvorby a šíření AP v pasti dochází k výrazné, ale zato krátkodobé inhibici fotosyntézy (obr. 4) a stimulaci respirace (Pavlovič a kol. 2010). Lze předpokládat, že v případě inhibice fotosyntézy jde o vedlejší efekt – pravděpodobně interakci  $\text{Ca}^{2+}$  s reakcemi fotosyntézy, protože víme, že ionty  $\text{Ca}^{2+}$  jsou regulátorem mnoha důležitých procesů ve fotosyntéze (enzymů Calvinova cyklu, ATPsyntázy). Šíření AP bývá spojeno i se změnami pH, které mohou také ovlivňovat především enzymatické reakce fotosyntézy. Zvýšení respirace souvisí zřejmě s úbytkem ATP v pletivech pasti, který byl dokumentován (Jaffé 1973). Adenosintrifosfát (ATP) se spotřebovává při obnovování klidového potenciálu plazmatické membrány a při rychlém pohybu listů. Je zajímavé, že šíření AP se omezuje pouze na past a nezasahuje spodní asimilační část listu. Může to představovat účinnou strategii šetření zdrojů, protože z hlediska uhlíkového metabolismu nepochybně lapání a zadržování kořisti znamená vysoké energetické a metabolické náklady. Šíření AP máme doloženo i u příbuzné masožravé aldrovandky měchýřkaté (*Aldrovanda vesiculosa*) nebo u rodu rosnatka (*Drosera*; viz např. Williams a Pickard 1972, Iijima a Sibaoka 1981). V rosnatce se AP šíří tentakulemi (mnohobuněčné žláznaté chlupy s cévními svazky), které se na mechanický podnět ohýbají a rovněž vylučují trávicí tekutinu. Stejně jako v případě mucholapky AP nezasahuje asimilační list a neovlivňuje ani fotosyntézu, která v něm probíhá.

Rychlý pohyb listů je dále typický pro seizmonastické citlivky. Při jemném dotyku se listy začínají podél větvičky sklápět (obr. 2 a 3). I když význam AP v této rostlině není zcela objasněn, předpokládá se, že představuje obranný mechanismus proti herbivornímu hmyzu, který během přistání na listu způsobí mechanické podráždění. Jeho následkem se list složí a pro hmyz tak přestane být atraktivní. Pohyb může hmyz z listu dokonce shodit. Zatímco





**2 a 3** Citlivka (*Mimosa* sp.) na přirozené lokalitě ve Venezuele. Vlevo list před dotykem, vpravo po dotyku. Snímky A. Pavloviče

**4** Fotosyntetická odpověď listu mucholapky podivné na mechanické podráždění, které vede k tvorbě akčních potenciálů (viz obr. 6) a zavření pastí. Vizualizace pomocí techniky zaznamenávající různé parametry fluorescence chlorofylu a. Efektivní fotochemický kvantový výtěžek fotosystému II ( $\Phi_{PSII}$ ) udává, jaká část světelné energie absorbované chlorofyly ve fotosystému II se využívá na fotochemickou reakci (fotosyntézu; znázorněna v nepravých barvách). Studené tóny barev odpovídají nízké a teplé tóny vysoké fotochemické aktivitě. Mechanický podnět byl aplikován v čase  $t = 0$  s. Všimněme si, že inhibice fotosyntézy zasahuje především centrální část pastí a neprojevuje se v asimilačním listu pod pastí. Podle A. Pavloviče a kol. (2010)

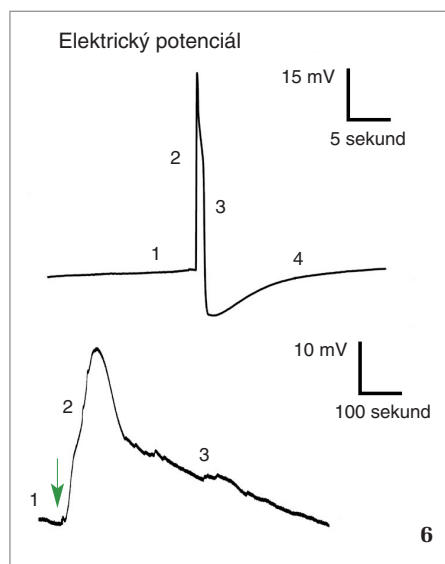
**5** Fotosyntetická odpověď na popálení a tvorbu variačního potenciálu v citlivce stydlivé (*M. pudica*) – způsob vizualizace a bližší popis viz obr. 4. Popálení bylo aplikováno v čase  $t = 100$  s na vrcholu listu, jehož zafixovaná báze je zde zobrazená. Podle A. Pavloviče (2012)

**6** Typický akční potenciál vyvolaný mechanickou stimulací spouštěcího trichomu mucholapky podivné zaznamenaný extracelulárně na vnější straně pastí (nahore) a variační potenciál v asimilační části listu v reakci na popálení (viz šipka; dole). 1 – klidový potenciál, 2 – depolarizace, 3 – hyperpolarizace, 4 – obnovení klidového potenciálu. Blíže v textu. Orig. A. Pavlovič

u mucholapky se AP šíří v pastí na krátké vzdálenosti plazmodezmy, v tomto případě signál putuje přes floém obklopený sklerenchymatickými buňkami, které ho dostatečně izolují a zabraňují šíření AP do buněk mezofylu.

Velmi zajímavý a praktický význam AP byl nalezen u kukuřice seté (*Zea mays*). Rostliny vystavené suchu jsou nucené šetřit vodou, proto zavírají průduchy na povrchu listu, a tak snižují výpar vody. Pro rostliny jde o celkově nevýhodný proces, jelikož zavřením průduchů se omezuje dodávka oxidu uhličitého do mezibuněčných prostor listu, čímž se zpomaluje fotosyntéza. To je důvod, proč sucho výrazně snižuje výnosy zemědělských plodin. Po zalití vyschlého substrátu kořeny vyšlou do nadzemní části signál ve formě AP a odpovědí je otvírání průduchů a zvýšení rychlosti fotosyntézy. Pomocí speciálního barviva J. Fromm a H. Fei (1998) zjistili, že kukuřice skutečně odpovídá na AP, který se šíří rostlinou mnohem rychleji než voda, průduchy se otevřou dříve, než do nich voda dorazí. Zvýšený výpar z listu pak negativním hydrostatickým tlakem zdvihá vodu v xylému a zásobuje rostlinu vodou.

Také při opylení a kontaktu pylu s bliznou dochází k tvorbě AP, který se šíří k semeníku, kde stimuluje respiraci. Je zajímavé, že tuto odpověď vyvolá pouze pyl stejného nebo podobného rostlinného druhu. Se zvýšenou intenzitou dýchání souvisí nárůst koncentrace ATP a zvýšení tvorby škrobu, čímž se rostlina (v této stu-



dii ibišek čínská růže – *Hibiscus rosa-sinensis*) připravuje na oplodnění (Fromm a kol. 1995). Také chlad vede k tvorbě AP, avšak s odlišnými charakteristikami (počet, průběh a doba trvání AP) – výsledkem je rovněž opačná odpověď. Respiration se snižuje, stejně jako tvorba ATP. Ačkoli se předpokládá, že AP v rostlinách nenesou žádnou specifickou zprávu, ale pouze informují o obecné změně, která nastala v blízkém nebo vzdálenějším místě rostlinného těla, uvedené experimenty by mohly naznačovat, že počet, tvar a délka trvání AP mohou specificky kódovat informaci, a tím

spustit odlišnou fyziologickou odpověď podobně jako u živočichů. Pro potvrzení této hypotézy však bude třeba nasbírat další důkazy.

Akční potenciály mají v rostlinách i jiné významné funkce, které jen stručně zmíníme. Např. ovlivňují floémový tok, způsobují pokles prodlužovacího růstu stonků nebo podobně jako variační potenciály vyvolávají expresi inhibitoru proteáz *PIN2*, který se uplatňuje v obranných reakcích rostlin (viz dále a např. Živa 2007, 1: 9–12).

### Variační potenciály

Variační potenciály (VP) vznikají v rostlinách jako odpověď na podnět, který nějakým způsobem fyzicky poškozuje pletivo. Při jejich studiu se nejčastěji využívá popálení nebo mechanické narušení. Ve



srovnání s AP, jehož amplituda je během šíření konstantní, amplituda VP se vzdáleností klesá. Intenzita VP se mění v závislosti na intenzitě podnětu. VP na rozdíl od AP mohou přecházet i do buněk, s nimiž nemají cytoplazmatické spojení přes plazmodezmy nebo lýkovou část cévního svazku. Podle jedné z hypotéz se VP šíří jako hydraulická vlna. Za normálních podmínek se v xylému nachází díky výparu vody přes průduchy negativní hydrostatický tlak. Ten je poškozením narušen a vodní sloupec v xylému při kontaktu s atmosférickým tlakem pak vyvolává zpětnou hydraulickou vlnu, která na své cestě ovlivňuje propustnost iontových kanálů. VP se proto mohou šířit na delší vzdálenosti než AP. Jejich iontový mechanismus není v současné době tak dobře popsán jako v případě AP, má se však za to, že se na něm podílejí zejména toky H<sup>+</sup>, ale pravděpodobně i jiných iontů. Postupuje většinou pomaleji než AP, přesto stále mnohem rychleji než chemické signály, např. hormony. Alternativní hypotézou je šíření VP prostřednictvím chemické látky z místa poškození, která na své dráze ovlivňuje propustnost iontových kanálů.

VP ovlivňují fotosyntézu podobným způsobem jako AP, ale na výrazně delší vzdálenosti. Třeba popálení nebo mechanické poškození listů (např. ožírání listů citlivky stydlivé) vyvolá šíření VP celou rostlinou a působí tak na fotosyntézu a otevřenost průduchů v sousedních listech (Koziolek

a kol. 2004; obr. 5). Pro srovnání dotyk, který navozuje tvorbu AP ve floému, nezasahuje sousední listy ani mezofylové buňky a nepůsobí ani na jejich fotosyntézu. Tvorba VP v reakci na popálení a inhibici fotosyntézy spolu se zavíráním průduchů se však vyskytuje i v běžných rostlinách, jako jsou např. lilek rajče (*Solanum lycopersicum*) a tabák virginský (*Nicotiana tabacum*) nebo dokonce v dřevinách rodu topol (*Populus*; Lautner a kol. 2005). Kromě inhibice fotosyntézy se k dalším zajímavým odpovědím, které VP vyvolávají ve vzdálených listech, řadí akumulace kyseliny abscisové (ABA) a kyseliny jasmonové (JA). Hromadění obou fytohormonů může inhibovat fotosyntézu a uzavírat průduchy i po odeznění VP (Hlaváčková a kol. 2006). Produkce těchto fytohormonů bývá v rostlinách často způsobena stresovým podnětem. Jejich akumulaci může vyvolat dokonce vnější elektrický proud, což jasně dokazuje signalizační úlohu VP. Dnes je již dobře popsán receptor i ligand signální dráhy JA (Fonseca a kol. 2009). Není zcela jasné, jestli se JA tvoří v poraněném listu z lipidů poškozených membrán a pak je transportovaná hydraulickou vlnou do jiných listů, nebo zda vzniká v jiných listech v odpovědi na VP, případně na přítomnost jiné chemické látky šířící se hydraulickou vlnou. V každém případě kyselina jasmonová s navázanou aminokyselinou izoleucinem (JA-Ile) po vazbě na receptor v cílovém místě spouští signální dráhu, která

vede k expresi mnoha různých enzymů katalyzujících tvorbu sekundárních metabolitů na ochranu proti herbivorům (nikotin, vinblastin, proteázové inhibitory PIN2 atd.). Tímto způsobem se mohou vzdálené listy připravit na příchod herbivorního hmyzu, který již začal s ožíráním na jiném listu. Methylací JA navíc vzniká prchavý metyljasmonát, který může informovat o přítomnosti herbivorů sousední rostliny. Nejnovější studie S. A. R. Mousaviho a kolektivu autorů (2013) prokazatelně dokládá spoluúčast receptorů příbuzných glutamátovým receptorům živočichů při šíření elektrické vlny v rostlinách.

Elektrické signály sehrávají skutečně významnou úlohu v rostlinách, ačkoli v klasických učebnicích fyziologie rostlin jim ani zdaleka není věnována taková pozornost jako třeba fytohormonům. Mnohé z těchto signálů mají jasný význam a funkci – např. chytání hmyzu, sekrece trávicí tekutiny, otvírání průduchů v odpovědi na dostupnost vody kořenům, obranné reakce atd. V řadě případů však nejsou význam a funkce ještě zcela objasněny.

Použitou literaturu najdete na webu Živy.

*Tento příspěvek, stejně jako výzkum elektrických signálů v rostlinách byl podpořen grantem VEGA 1/0520/12 poskytnutým Ministerstvom školstva Slovenskej republiky a grantem MŠMT České republiky CZ.1.07/2.3.00/20.0057.*

Jan Kaštovský, Tomáš Hauer, Jan Mareš, Olga Skácelová

## Vetřelci ve vodě aneb invazní řasy a sinice

**Invaze organismů do biotopů dosud jimi neobývaných vzbuzují pozornost od chvíle, kdy začaly ovlivňovat hospodářskou produkci, později se přidalo i vnímání škod, které tyto agresivní druhy páchají na původní biotě. Za většinou dosud známých invazí stojí člověk, dokonce se často v případě vlastní definice invazivity organismů mluví o nutnosti přímého lidského vlivu. Odmyslíme-li si změnu klimatu, u níž není zcela jasné, do jaké míry je antropogenní záležitostí, bývá to většinou zemědělství, zahradnictví a doprava, které zakládají příčiny invazí. Vysazování nepůvodních druhů ve vzdálených oblastech s absencí jejich přirozených nepřátel, tj. predátorů, ale i parazitů a konkurentů, zavinilo nejedno problematické masivní rozšíření.**

Nemusí jít vždy o tolik probírané australské králiky – např. vysazované produkční řasy, jako je *Undaria pinnatifida* pocházející z Japonska, Koreje a Číny a prodávaná pod jménem wakame, často unikají z akvakultury a šíří se v několika mořích. Nejčastěji šíří lidmi nechtěně introdukce v současnosti souvisejí s námořní dopravou. Nákladní lodě s nevyužitou přepravní kapacitou používají vodu jako balastní zátěž pro sta-

bilizaci plavidla. V přístavu např. ve východní Asii částečně naloží lodní prostor a kvůli vyvážení naplní prázdné nádrže vodou. V druhém, a často velmi vzdáleném přístavu (např. v některém z velkých středomořských přístavů, jako je Neapol nebo Marseille), kde se loď naloží na plnou kapacitu, balastní vodu vypustí zpět do moře – mluvíme zde o objemech v tisících litrů. Balastní voda obsahuje množství

černých pasažérů – mořských rostlin a živočichů, kteří tak celkem komfortně podnikají cesty z kontinentu na kontinent. Již byly zaznamenány desítky nejrůznějších invazí tohoto typu po celém světě (např. slávička mnohotvárná – *Dreissena polymorpha* nebo ryba *Champsodon nudivittis* z čeledi ropuškovití – *Champsodontidae*). V r. 2004 byla Mezinárodní námořní organizací při OSN přijata konvence o kontrole a nakládání s balastní vodou a sedimenty (International Convention for the Control and Management of Ships' Ballast Water and Sediments), jejímž hlavním cílem je v nejvyšší možné míře omezit šíření nepůvodních organismů námořní dopravou.

Invaze řas a sinic do sladkých vod se sledují výrazně méně pozorně než třeba invaze rostlin. Je to logické, jde většinou o mikroorganismy a jejich příchod není na první pohled tak dobře patrný. To ovšem neznamená, že nemůžou škodit, a to někdy hodně. V celosvětovém měřítku lze šíření řasových vetřelců pozorovat především v mořích, kde jsou to často makroskopicky viditelné druhy. Mezi algology je už notoricky znám příběh invaze zelené tropické asi 10 cm velké řasy rodu lazucha *Caulerpa taxifolia* do Středozemního moře (už jsme o ní psali i v Živě v r. 2006, 2: 60–62). Kupodivu její rozšíření nezavinila balastní voda. Celý příběh začal nevinně: v monackém mořském akváriu tuto řasu pěstovali z esteticko-výchovných důvodů, vypadá jako větvička tisu (proto *taxifolia*). Při čištění akvárií se ale s odpadní vodou dostala *C. taxifolia* do moře, kde by kvůli nízkým zimním teplotám teoreticky neměla vydržet. Jenže přežila, přestože se od