

Těkavé látky jako tichá pošta mezi rostlinami, herbivory a mikrobiomem

Rostliny uvolňují do vzduchu široké spektrum těkavých organických látek (v anglicky psané literatuře obvykle označovaných jako *volatile organic compounds* – VOCs), které plní v jejich životě řadu podstatných funkcí. Informují opylovače o vhodném období pro návštěvu květů nebo lákají živočichy na plody a semena, čímž zajišťují šíření rostlinného druhu na větší vzdálenosti, a zprostředkovávají rostlinám vzájemnou komunikaci. Obecně lze říci, že těkavé látky jsou produkovány všemi druhy rostlin a všemi částmi jejich těla včetně kořenů, kde podobně jako u nadzemní části mohou sloužit k výměně informací s okolím. Pro komunikaci mezi rostlinami je důležitá zejména podskupina těkavých látek produkovaná zelenými listy (*green leafy volatiles* – GLVs), zastoupená šestiuhlíkatými aldehydy, alkoholy a estery. Vůni těchto látek známe např. z čerstvě posekané trávy, tedy z mechanicky poškozených pletiv. Toto porušení pletiv v přírodě vyvolávají ale i jemnější podněty, jako je vzájemný dotek rostlin způsobený prouděním vzduchu. Koncentrace těkavých látek narůstá s intenzitou větru a také teploty. Vzdušné proudy pak určují vzdálenost, na kterou se mohou tyto těkavé signální látky šířit a ovlivňovat další rostliny. Spektrum produkovaných VOCs je velmi široké a specifické pro různé situace. Řada funkcí je známá, ale další čekají na odhalení.

Emitované signály VOCs jsou zachyceny nejen jedinci stejného druhu, ale i příjemci z taxonomicky vzdálenějších taxonů a v rámci ekosystému i příslušníky dalších skupin, jako již zmíněným hmyzem nebo mikroorganismy tvořícími přirozený mikrobiom kořenů a nadzemních částí rostlin. Určité typické spektrum těkavých látek je rostlinami uvolňováno v průběhu běžného života a je otiskem fyziologického stavu. Podle složení těchto těkavých organických molekul se pak orientují nejen mutualisti, ale také herbivoři, a dokonce parazitické rostliny. Po napadení rostlin těmito škodlivými činiteli se spektrum produkovaných těkavých látek mění. Podobný účinek má i vystavení abiotickému stresu.

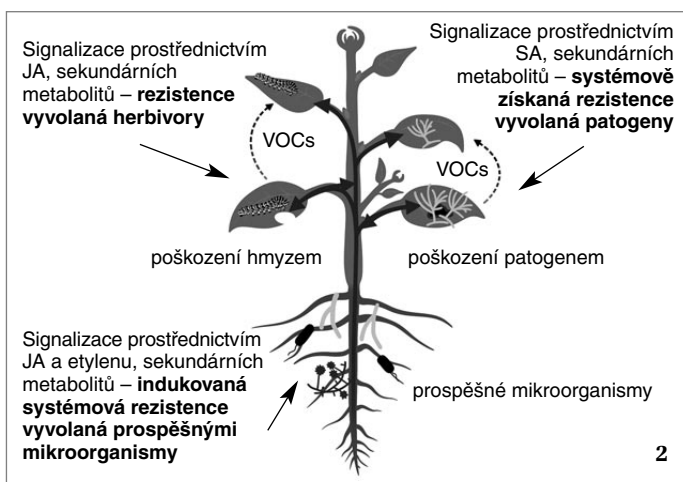
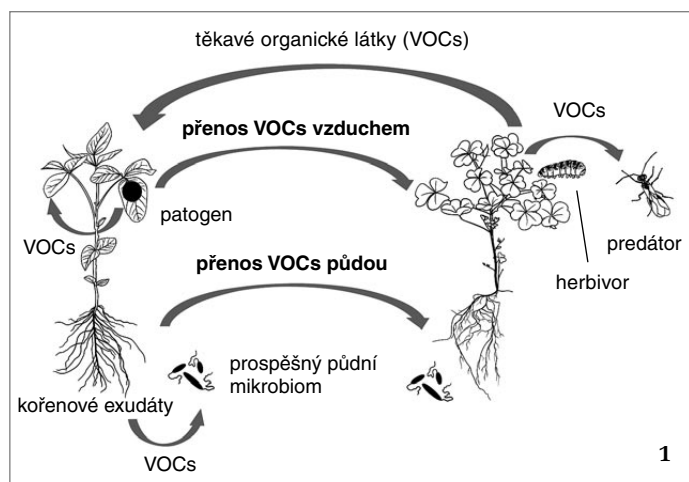
V případě biotického stresu je nejprobádanější jejich úloha při napadení herbivory, zejména těmi vybavenými kousacím ústním ústrojím (brouky, larvami některého hmyzu – housenkami), kdy při žíru dochází k mechanickému poškození pletiv hostitelské rostliny (obr. 1 a 2). Zde nelze opomenout ani působení sekretů slinných žláz, které rovněž hrají významnou úlohu. Poranění herbivorem vyvolává rychlou syntézu VOCs *de novo*, aktivují se obranné mechanismy přímo v místě poškození, ale slouží i jako signál upozorňující dosud nepoškozené části daného jedince, a dokonce i sousední rostliny na blížícího se herbivora. Obranné reakce jsou buď spuštěny ihned po příjmu (percepci) signálu, nebo

v rostlinách pouze zvýší citlivost a připraví je na případný následný útok. Tento jev se označuje jako *priming*. Pro rostlinu jde o energeticky výhodnější strategii, protože jí umožňuje syntetizovat obranné látky pouze při skutečném napadení a nemusí plýtvat zdroji, pokud k útoku nedojde. Někteří herbivoři se však dokázali na uvedenou obranu adaptovat a mají schopnost manipulovat biosyntézou těchto těkavých látek. Dosud nenapadené sousední rostliny tak nedokážou modifikované signály dešifrovat, nespustí obranu a stávají se náchylnými k napadení (susceptibilními). Rostliny se tedy vzájemně varují změnou ve složení emitovaných VOCs před blížícím se nebezpečím. Dalším zajímavým účinkem těchto látek je jejich atraktivita pro predátory herbivorů. Ti jsou pak účinně nasměrováni přímo do místa výskytu herbivorů. Efekt lze pozorovat i u sousedních rostlin. Bylo např. zjištěno, že napadení brkev zelné (*Brassica oleracea*) housenkami běláčka zelného (*Pieris brassicae*) vyvolalo v sousedních rostlinách zvýšenou aktivitu lipoxygenázy, klíčového enzymu lipoxygenázové dráhy, v níž se syntetizují těkavé monoterpeny a seskviterpeny. Tato směs látek produkovaná rostlinou v důsledku napadení herbivory pak přilákala parazitoida lumčika žlutonohého (*Cotesia glomerata*, viz obr. 6; blíže o uvedených příkladech interakcí viz souhrnné články Brosset a Blande 2021 a Ninkovic a kol. 2021).

Těkavé organické látky jsou rostlinami přijímány především prostřednictvím průduchů, některé ale mohou procházet ostatními epidermálními buňkami přes kutikulu, např. hydrofobní limonen, který je snadno zabudován do buněčných membrán. Existuje řada důkazů, že přijaté VOCs jsou rostlinami přeměňovány na další sloučeniny, které mají biologický účinek a spouštějí v nich obranné mechanismy. Mezi časné buněčné odpovědi patří vtok iontů vápníku (Ca^{2+}), druhých posíl

1 Těkavé signály (VOCs) řídí komunikaci mezi rostlinami, patogeny, herbivory, predátory a mikrobiomem. VOCs – *volatile organic compounds* (těkavé organické látky)

2 Obrana proti patogenům a herbivorům je řízena VOCs a hormonálními signálními drahami. JA – kyselina jasmonová, SA – kyselina salicylová. Podle L. Burketové a dalších zdrojů, kreslila R. Bošková (obr. 1 a 2).





v rostlinné signalizaci, dále akumulace reaktivních forem kyslíku (superoxidu a peroxidu vodíku) následovaná syntézou sekundárních metabolitů a transkripcí genů účastnících se obrany proti patogenům a herbivorům. Důležitým fytohormonem při obraně proti herbivorům je kyselina jasmonová (JA). Její těkavý metylester (MeJA) rostlina přijímá ze vzduchu a konvertuje na kyselinu jasmonovou a dále na jasmonyl izoleucín, který slouží jako aktivní signální molekula při žíru herbivory. Významnou obrannou strategií při napadení patogeny i některými herbivory je hypersenzitivní reakce (plánovaná buněčná smrt určitých buněk nebo části pletiva) s následným přenosem alarmujícího signálu do vzdálených částí rostliny, v nichž se začnou tvořit obranné látky (Engelberth a kol. 2024).

Obranné těkavé látky zprostředkovávají interakci mezi rostlinami aktivním nebo pasivním způsobem. Aktivní interakce předpokládá přijetí těkavého signálu rostlinou a spuštění reakce, která má za následek molekulární a fyziologické změny v příjemci. Pasivní interakce je založená na adsorpci VOCs na povrch příjemce a může k ní dojít jak mezi příbuznými, tak nepříbuznými druhy. Toto „chemické maskování“ rostliny může díky vyvolané změně spektra emitovaných látek zajistit susceptibilnímu příjemci větší odolnost proti herbivorům a patogenům. Mezi látky zajišťující „maskování“ patří především seskviterpeny. Jejich zajímavou vlastností je, že mohou být ve velkém množství emitovány žláznatými trichomy po jejich poranění např. hmyzem a přilnout (adherovat) na povrch sousedních rostlin. Ty je pak uvolňují ve své směsi těkavých látek v okamžiku, když nastanou vhodné podmínky (např. zvýšená teplota). Seskviterpeny však nehrají v interakcích mezi rostlinami jen pozitivní roli. V případě brokolice např. indukovaly u sousedních blízkých příbuzných rostlin změny, které způsobily, že se tyto rostliny staly atraktivními pro kladení vajíček herbivorních škůdců.

Prostřednictvím VOCs mohou rostliny také stimulovat své obranné mechanismy navzájem. Např. při společném pěstování brambor a cibule byla detekována v rostlinách brambor čtyřikrát vyšší koncentrace nerolidolu a dalších látek, které měly odpuzující účinek na mšici broskvoňovou (*Myzus persicae*, obr. 4). U ječmene zase byla zjištěna silnější indukce obrany a snížení atraktivity pro mšice v přítomnosti těkavých obranných látek některých dalších rostlin. Tohoto efektu využívá i alternativní zemědělství, kdy se často kombinují



různé plodiny za účelem zlepšení zdravotního stavu a dosažení optimálního výnosu. Těkavé látky z kořenů rovněž mohou ovlivnit chemické složení kořenových exudátů, a tím i kolonizaci kořenů prospěšnými půdními mikroorganismy, které zajistí rostlině vyšší rezistenci nejen k půdním patogenům, ale i k patogenům a škůdcům nadzemní části.

Zde je potřeba zmínit, že schopnost být úspěšným emitentem VOCs nebo jejich příjemcem je druhově specifická a byly nalezeny i rozdíly mezi odrůdami. Pokud byly pěstovány odrůdy ječmene ve směsi, odrůda silně produkující tyto těkavé organické molekuly stimulovala jejich tvorbu u druhé odrůdy, která se tak stala atraktivnější pro přirozeného predátora mšic, slunéčko sedmítečné (*Coccinella septempunctata*). Popsané výsledky ukazují, jak směsi geno-

3 Příznaky fómové hniloby (nekrotické léze, viz šipka) na listu řepky olejky (*Brassica napus*) vyvolané houbovým patogenem drobníčkou skvrnitou (*Leptosphaeria maculans*)

4 Mšice broskvoňová (*Myzus persicae*). Kromě broskvoní patří mezi její hostitele i řada dalších hospodářsky významných a okrasných rostlin. Foto Z. Hyan

5 Housenka zápředníčka polního (*Plutella xylostella*), významného herbivorního škůdce brukvovitých rostlin (*Brassicaceae*). Foto: Laboratoř patofyziologie rostlin, Ústav experimentální botaniky Akademie věd ČR (obr. 3 a 5)

6 Lumčík žlutohý (*Cotesia glomerata*) je parazitoidem běláška zelného (*Pieris brassicae*). Foto V. Motýčka

typů přispívají k většímu výskytu přirozených nepřátel herbivorů.

Zajímavá je schopnost některého hmyzu manipulovat rostlinou prostřednictvím těchto látek. Molice bavlníková (*Bemisia tabaci*) dokázala zmást rostlinu k modifikaci směsi VOCs tak, aby aktivovala v sousední hostitelské rostlině signalizaci řízenou kyselinou salicylovou – sice účinnou proti patogenům, ale potlačující dráhu kyseliny jasmonové, která řídí obranu proti hmyzím herbivorům. Tímto způsobem dokázala ovlivnit hostitelskou rostlinu pro vývoj svého potomstva.

Specifickou úlohu hrají těkavé organické molekuly produkované kořeny, kterými se rostliny teritoriálně vymezují proti jiným nepříbuzným druhům a jsou prostředníkem komunikace s půdním mikrobiomem. Některé z těchto látek mají také antimikrobiální nebo insekticidní účinek a poskytují rostlině přímou ochranu proti kořenovým patogenům a herbivorům. Řada z nich difunduje půdou i na velké vzdálenosti a přitahuje bakterie s antifungálním účinkem. Následně se tato změna rhizosféry pozitivně projeví i na nadzemní části, kde se může zvyšovat rychlost fotosyntézy a měnit hormonální signální dráhy.

Z uvedeného širokého spektra interakcí řízených těkavými látkami je zřejmá jejich komplexnost. Přestože již byla objasněna řada funkcí, úloha VOCs v rámci celého ekosystému by se měla stát předmětem dalšího výzkumu, zaměřeného na interakce mezi rostlinami, herbivory, patogeny a mikrobiomem. Získané znalosti lze poté využít pro vývoj metod na ochranu zemědělských plodin na přirozené bázi.

Použitá literatura uvedena na webu Živý.