

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní obor: Biologie

Studijní program: Biologie



Aneta Martincová

Role a mechanismy vzájemné identifikace aktérů v kompetici rostlin

The effects and mechanisms of mutual identification in plant competition

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Martin Weiser, Ph.D.

Praha, 2021

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze,

.....

Aneta Martinová

Poděkování:

Ráda bych poděkovala svému školiteli Mgr. Martinu Weiserovi, Ph.D. za cenné rady, nasměrování při hledání vhodných zdrojů a trpělivost, které mi byly neocenitelnou pomocí při psaní této práce.

Abstrakt

Rostliny, jakožto sesilní organismy, potřebují tedy nějaký způsob, jak se vyrovnat s nedostatkem zdrojů a kompeticí o ně se svými sousedy. Aby mohly co nejefektivněji reagovat, bylo by pro ně výhodné mít nějaký mechanismus, jak identifikovat rostliny v okolí a snadno určit, jak se vůči nim zachovat. V posledních několika desetiletích byla vypracována řada prací, které existenci takových schopností u rostlin navrhuje. Některé navrhované druhy takového rozpoznávání se skutečně po provedených experimentech zdají být velmi blízké skutečnosti. Cílem této práce je představit jednotlivé nadzemní i podzemní navrhované typy rostlinné identifikace – mechanický dotyk, světelné signály, volatilní stimuly, kořenové exudáty, akustické emise a elektrická signalizace, a shrnout jejich možné efekty a využití v komunikaci mezi rostlinami.

Klíčová slova:

rostlinná komunikace, ekologie rostlin, kin recognition, mechanická signalizace, světelná signalizace, signalizace volatilními sloučeninami, kořenové exudáty

Abstract

Plants, being sessile organisms, need to find some way to cope with insufficient resources and resource competition with their neighbours. In order to be able to react as effectively as possible, it would be advantageous for them to have some mechanism for identifying other plants in the environment and easily determining how to treat them. In the last few decades a number of works have been published that suggest the existence of such abilities in plants. After the performed experiments, some of the proposed types of such recognition seem to be very close to reality. The main aim of this thesis is to present the individual above-ground and below-ground types of plant identification – mechanical contact, light signaling, volatile stimuli, root exudates, acoustic emissions and electrical signaling, and summarize their possible effect and use in communication between plants.

Key words:

plant communication, plant ecology, kin recognition, mechanical signaling, light signaling, volatile signaling, root exudates

Seznam zkratek

VOCs – volatilní organické sloučeniny

UAEs – ultrasonické akustické emise

ROS – reaktivní formy kyslíku

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Rostlinné interakce.....	2
2.1. Negativní interakce	2
2.2. Neutrální interakce - Žij a nech žít.....	3
2.3. Pozitivní interakce.....	3
3. Identifikace rostlinného souseda.....	4
3.1. Nadzemní mechanické signály - dotyk	5
3.2. Nadzemní světelné signály - zástín, vlnová délka a phenotype matching	6
3.3. Nadzemní chemické signály - VOCs	7
3.4. Podzemní mechanické signály - dotyk.....	8
3.5. Podzemní chemické signály – exudáty	9
3.6. Ostatní podzemní signály – elektrické	13
3.7. Ostatní podzemní signály – akustické	14
4. Závěr	19
5. Bibliografie	20

1. Úvod

Rostliny jsou sesilní organismy, které si na rozdíl od většiny živočichů nemohou vybrat, kde budou žít a stejně tak nemohou změnit své stanoviště, pokud se vyskytne nějaký problém; například pokud je rostlina napadena herbivorem nebo když v půdě začne docházet voda nebo živiny potřebné k tomu, aby se rostlina mohla řádně rozmnožit. Právě nedostatek zdrojů (živin, vody, světla nebo prostoru) může být následkem toho, že v sousedství roste další rostlina, která také potřebné zdroje odebírá. Konkurence sice většinou rostlinu nezabije, nebo alespoň ne ihned, o to déle však může strádat vedle problematického souseda. Rostlinnou kompetici o zdroje jakožto druh „boje o přežití“ pozoroval ve svých experimentech už Charles Darwin (Bilas et al., 2021), jednou z prvních zmínek o kompetici mezi rostlinami v novodobé literatuře představuje práce Johna E. Weavera a Frederica E. Clementse (Weaver & Clements 1929 in Dwyer, 1958). Na tento stres je tedy třeba nějak reagovat, začít se bránit, nebo vyhýbat. Fyziologické změny v rámci kompetičního boje většinou zahrnují navýšení investice do tělních struktur, které se mohou účastnit přiblížení se ke zdrojům, o něž se kompetuje – stonky, listy a kořeny (Chen et al., 2012). Ovšem existují dokonce i případy, kdy je vztah mezi dvěma rostlinami oboustranně prospěšný (Bilas et al., 2021; Bronstein, 2009; West et al., 2007).

Rostliny však nereagují na všechny své sousedy stejně, i pokud se jedná o kompetici o stejný zdroj. Reakce se mohou lišit ve způsobu i intenzitě v závislosti na druhu rostliny a jejího souseda, jejich genotypu (Bilas et al., 2021; Chen et al., 2012), ale třeba i na způsobu rozmístění, respektive agregace, jednotlivých jedinců na daném stanovišti (Semchenko et al., 2013; Stoll & Prati, 2001). Aby byla takováto cílená variabilita dosažitelná, je možné předpokládat, že zde existuje nějaký mechanismus pro identifikaci případného souseda. Tato práce se zabývá souhrnem jednotlivých možných mechanismů takovéto identifikace a efekty, jaké mohou mít na život rostlinných společenstev.

Přestože mnohé z těchto způsobů možné identifikace ještě nebyly dostatečně prozkoumány, z experimentů, které byly zatím provedeny, lze odhadovat, že se nějaký druh možné identifikace souseda vyskytuje u většiny rostlin, ovšem ne u všech (Chen et al., 2012). Identifikace souseda byla v nedávné době objevena dokonce i u bezcévných rostlin, konkrétně u mechů (Vicherová et al., 2020).

2. Rostlinné interakce

Pro rostliny je komunikace s dalšími rostlinami v okolí zásadní životní funkcí, neboť v přirozeném prostředí žijí často v bezprostřední blízkosti dalších rostlin, ať již jiného nebo stejného druhu, příbuzných i nepříbuzných jedinců. Proto je velmi důležitou součástí komunikace také poznat, co za rostlinu se v sousedství nachází, aby bylo možné zvolit případnou adekvátní reakci. Rozpoznat, zda se jedná o možného konkurenta, proti němuž je třeba se bránit, a to stejného či jiného druhu, nebo zda je sousední rostlina blízce příbuzná, a tudíž je v rámci zvýšení rodinného fitness výhodné mu konkurovat co nejméně, či dokonce pomoci. Mezi jedinci stejného druhu jsou většinou pozorovány mnohem vyhraněnější konkurenční vztahy, než u jedinců zcela nepříbuzných druhů. Ke vzájemné konkurenci někdy dochází i za situace, kdy množství energie vynaložené do konkurenčního boje zúčastněné rostlině neprospívá, ale spíše škodí. Samozřejmě, ne vždy si rostliny navzájem škodí. Rostliny interagují stejně tak v podzemí, jako v nadzemí.

2.1. Negativní interakce

Pod povrchem půdy jsou hlavními zdroji, o něž je sváděn boj mezi sousedy, především voda a minerální látky, ale také prostor pro uchycení rostliny v půdě. Základní strategií podzemní kompetice je investice do růstu kořenů, aby tak zabraly prostor pro získávání živin, který už dále nemůže být využit ostatními jedinci. Často je toto soupeření mezi rostlinnými sousedy natolik intenzivní, že aktéři konfliktu vydávají na kompetiční boj až příliš velké množství energie. Dokonce tolik, že je to v porovnání se ziskem ze zdrojů, ke kterým si tak vybojují přístup, pro ně nevýhodné a jejich fitness klesá. Tento jev se nazývá „tragedy of commons“. Na kořenových systémech rostlin sóji (*Glycine max*) bylo pozorováno, že jsou-li dvě nepříbuzné rostliny umístěny do kompetičního prostředí, jako je například sdílená nádoba, budou při setkání se sousední rostlinou v dané nádobě extrémně proliferovat kořeny, a to i na úkor vlastních zásob energie pro tvorbu potomstva (Gersani et al., 2001). Dalším způsobem boje v rámci soupeření o prostor s jinými rostlinnými druhy je alelopatie. Jedná se o vypouštění chemikálií s herbicidním účinkem do okolní půdy, většinou skrze kořeny nebo opad. Mezi tyto látky patří například juglón (*Juglans nigra*), artemisinin (*Artemisia* spp.) nebo cnicin (*Centaurea* spp.). Tyto chemikálie jsou často selektivní, mají tedy efekt jen na některé druhy rostlin. U některých rostlin (*Medicago sativa*) může docházet i k autotoxicitě, tedy negativnímu ovlivňování rostlin vlastního druhu, a to především ve fázi klíčení (Farrer & Goldberg, 2011; Weston & Duke, 2003).

Dominantním nadzemním zdrojem je jednoznačně světlo. Rostliny rostoucí v hustých společenstvech se snaží maximalizovat výtěžek své fotosyntézy, pročež musí maximalizovat množství osvitů svého fotosynteticky aktivního povrchu. Hlavní kompetiční strategií se tedy stává překrývání listů sousedů listy svými, často spojené s prodlužováním prýtu a snahou „přerůst“ sousedy. U některých druhů (např. u *Arabidopsis*) také dochází po dotyku k takzvané hyponastické odpovědi – ohýbání listů směrem vzhůru, aby bylo možné využít co nejvíc světla na co nejmenším prostoru a zároveň bylo snazší v tomto úhlu „přerůst“ souseda (Bilas et al., 2021; Markovic et al., 2016).

2.2. Neutrální interakce - Žij a nech žít

Jako neutrální interakce označujeme ty, které nijak výrazně pozitivně ani negativně neovlivňují ani jednoho z aktérů. Nedochozí zde ke kompetici ani k žádnému napomáhání sousedům. Tento stav většinou nastává mezi jedinci různých druhů, kteří mají odlišné životní strategie; odlišují se od sebe například rozložením kořenů v prostoru, a tudíž i místem, odkud primárně čerpají vodu a živiny (L. Li et al., 2006). V nadzemní části mohou vzájemný překryv vyrovnávat tvarem listů, případně odlišnými nároky na osvit (světlo milné a stín milné rostliny) (Ivanova, 2014). Ovšem i tato strategie s sebou nese výhody – není třeba plýtvat energií na zbytečný kompetiční boj, který by dané rostlině s ohledem na jeho náklady stejně mnoho užítku nepřinesl (Anten & Chen, 2021; Bilas et al., 2021; Gersani et al., 2001).

2.3. Pozitivní interakce

K pozitivním interakcím může docházet mezi rostlinami odlišného i stejného druhu, v tom druhém případě se však většinou jedná zpravidla o blízkce příbuzné jedince z jedné populace – neboli takzvaný „kin“. Semchenko a její spolupracovníci (Semchenko et al., 2007, 2013) se shodují na tom, že u klonálních druhů, které se téměř nepotkávají s jinými jedinci stejného druhu vyjma vlastních klonů, může docházet i k celkovému vyhýbání se kompetici s ostatními rostlinami bez ohledu na to, jakého druhu jsou. V případě interakcí mezidruhových však takovéto napomáhání svým sousedům může být i zcela nezáměrné, například pokud jednoleté druhy *Fabaceae* v jednom místě vyrostou, půda zde zůstává obohacena o dusík i poté, co rostlina uhyne. Zbylý dusík tak zůstává snadno přístupný pro jiné druhy rostlin a jeho dostatek může navyšovat fitness „příjemců“, tedy rostlin, které na daném místě vyrostou po odumření dříve zde rostoucí *Fabaceae* (B.

Li et al., 2016). Dále také může mít rostlina, která je zde v roli facilitátora, pozitivní efekt na mutualistická mikrobiální společenstva v půdě, jejichž hojná přítomnost může též mít pozitivní efekt na okolo rostoucí rostliny jiných druhů (Bronstein, 2009; West et al., 2007). Mimo tento zcela nezištný způsob pomoci okolním rostlinám však spolu mohou různé druhy rostlin spolupracovat i záměrně, například při obraně proti napadení herbivorem (Baldwin, 2010; Bilas et al., 2021; Karban et al., 2013). Jsou tedy možné oba dva scénáře. Naopak mezi příbuznými rostlinami jednoho druhu bývá napomáhání zpravidla záměrné (Anten & Chen, 2021; Goddard et al., 2020; Torices et al., 2018), a to občas i na úkor vlastní fitness (Crepey & Casal, 2015; Ehlers & Bilde, 2019), neboť zvýší-li se tím fitness cílového jedince či jedinců více, než o co klesne fitness iniciátora této interakce, zvýší se tak celková fitness rodiny jedinců, kteří nesou stejnou či velmi podobnou genetickou informaci jako iniciátor. Jinými slovy, jedinec tak skrze své příbuzné zvyšuje šanci na přenos sdílené genetické informace (Bilas et al., 2021).

3. Identifikace rostlinného souseda

Aby bylo možno tyto výše zmíněné druhy interakcí efektivně aplikovat na rostlinu žijící v sousedství, je třeba nejprve vůbec zaregistrovat její přítomnost a následně poznat, zda se jedná o jedince stejného či jiného druhu, případně nakolik blízce příbuzného, a zda představuje případné kompetiční riziko při získávání zdrojů. Způsobů rozpoznání přítomnosti a případně následné identifikace je celá řada a ne všechny jsou dosud řádně prozkoumány, obecně je však lze rozdělit a signály nadzemní a podzemní.

Nadzemních způsobů rozpoznávání je znatelně méně než těch v podzemí, překonání vzdušné bariéry je pro předání signálu značným problémem. I přesto však rozeznáváme tři typy signálů, které jsou rostliny schopny zaregistrovat a reagovat na ně. Jedná se o signály mechanické, světelné a chemické. Mechanické nadzemní signály jsou registrovány například vysoce citlivými trichomy na listech (Markovic et al., 2016). Rostliny takto reagují i na velmi krátký a jemný dotyk (Anten et al., 2010; Markovic et al., 2016).

Světelné signály fungují na základě množství, ale i vlnové délky světla, které na rostlinu dopadá, případně i na tvaru plochy zastíněné sousedem (Crepey & Casal, 2015, 2016; Roig-Villanova & Martínez-García, 2016).

Posledním významným identifikátorem, stejně jako prostředkem vzájemné komunikace, jsou VOCs – volatilní stimuly. Jedná se o plynné organické látky uvolňované

rostlinou do ovzduší, jejichž složení bývá proměnlivé a zpravidla odráží druh, ale i fyziologický stav rostlin, která je uvolnila (Baldwin, 2010). Rostliny mohou tyto plynné látky uvolňovat i do půdy, kde mají podobnou funkci jako kořenové exudáty (Bilas et al., 2021).

Ne všechny práce ovšem udávají, jakými způsoby rostliny své sousedy rozpoznávají. Semchenko a kolektiv (Semchenko et al., 2013) a Stoll a Prati (Stoll & Prati, 2001) ve dvou obdobných experimentech pozorovali různé druhy ve volné přírodě spolu žijících rostlin pěstované v různě strukturovaných skupinách, a to nejen co do druhového složení, ale i rozprostření či nahloučení jedinců jednoho druhu na sledované ploše. Určité skupiny rostlin působily svou přítomností pozitivně na jeden nepříbuzný druh a negativně na jiný. Například *Capsella bursa-pastoris* zvýšila svůj růst, byla-li v jejím společenstvu přítomna *Stellaria media*; naopak *Poa annua* v přítomnosti *Stellaria media* vytvořila méně biomasy (Stoll & Prati, 2001). Z výsledků lze tedy interpretovat, že, budeme-li předpokládat, že nárůst biomasy koreluje s kompeticí, tak zde nejspíš k nějaké identifikaci sousedů a selektivní reakci na ně dochází, není však jisté, jakým způsobem.

3.1. Nadzemní mechanické signály - dotyk

Rozpoznávání doteku má pro rostliny funkci nejen v registraci souseda. Dále slouží i jako mechanismus pro registraci herbivora ještě dřív, než stačí rostlinu poškodit (Markovic et al., 2016), ale také jako impulz pro restrukturalizaci rostliny v případě hrozby poškození abiotickým stresem, jako je silný vítr nebo déšť (Braam, 2005; Braam et al., 1997). U *Plantago major* bylo navíc zjištěno, že rostliny jsou schopné rozlišit mezi větrem a pouhým dotykem, například od sousední rostliny, a rozlišně na ně reagovat (Anten et al., 2010). Pro registraci mechanických signálů slouží především trichomy, ale i mechanické ohnutí listu směrem dolů. Tyto efekty byly experimentálně otestovány na *Solanum tuberosum*, a to skrze opakované stimulační lehkým dotykem jemného štětce a následné snímání povrchu rostliny, měření složení volatilních látek uvolněných rostlinou a olfaktorické zkoušky na náhodně vybraných jedincích fytofágních mšic *Macrosiphum euphorbiae* a *Myzus persicae*. V reakci na zaznamenání dotyku skrze trichomy rostlina *Solanum tuberosum* mění složení volatilních látek uvolňovaných do ovzduší, což má za následek to, že rostlina se stává méně lákavou pro fytofágní mšice, zároveň také dochází k alteracím tvorby nových listů – nově vzniklé listy mají hustší trichomy a rostou v menších rozestupech. Výsledkem těchto změn je

kompaktnější rostlina, která snáze odolává prudkému větru a také jí více listů blíže u sebe poskytuje výhodu při kompetici o světlo (Markovic et al., 2016). V rámci druhé zmíněné formy registrace odpovědi, tedy reakce mechanické ohnutí listu směrem dolů, případně dolů a opět nahoru, dochází k indukci exprese skupiny genů *TCH* (Braam, 2005; Braam et al., 1997), kódujících calmoduliny a calmodulinům podobné proteiny, které mají vliv na tigmomorfogenezi, respektive upravují vlastnosti buněčné stěny (Johnson et al., 1998). De Wit a její spolupracovníci (de Wit et al., 2012) dále objevili, že u *Arabidopsis* dochází po dotyku listových špiček k hyponastické odpovědi – náklonu listů směrem vzhůru. Tento způsob rozpoznávání je však příliš jednoduchý a slouží pouze k rozpoznání přítomnosti rostlinného souseda, ne k jeho identifikaci (Bilas et al., 2021).

3.2. Nadzemní světelné signály - zástin, vlnová délka a phenotype matching

Nejen že je světlo hlavním zdrojem, o který se v nadzemí soupeří, ale může i samo sloužit jako nástroj k identifikaci sousední rostliny. Rostliny totiž svými nadzemními orgány světlo nejen přijímají, ale také v různých směrech odrážejí. Důležitým signálem, na který rostliny reagují, je jednak procentuální zástin, modré světlo, ale také „far-red“ světlo – červené světlo vlnových délek 700 až 750 nm, nebo přesněji poměr červeného a far-red světla (R:FR), který odpovídá světlu odraženému v blízkosti rostoucí rostlinou (Bilas et al., 2021; Roig-Villanova & Martínez-García, 2016). U *Arabidopsis* a okurky tento druh záření registruje fytochrom B (Ballaré, 1999). U rostlin druhu *Nicotiana longiflora* bylo pozorováno, že při ozáření tímto červeným světlem došlo k prudkému náklonu listů směrem vzhůru. To představuje je jednu ze základních strategií používanou rostlinami pro únik ze stínu (Franklin, 2008). Zároveň však v rostlině dochází k snížení množství kyseliny chlorogenové, která je důležitou složkou ochrany proti herbivorům (Izaguirre et al., 2006). Je možné, že s přítomností souseda již herbivor není pro rostlinu „nepřítelem číslo jedna“, případně že další rostlina v sousedství znamená další možný cíl herbivorie, což alespoň v případě herbivorů generalistů snižuje riziko okusu pro sledovanou rostlinu. Tímto tedy rostlina zaregistruje přítomnost souseda jako takovou. K jeho bližší identifikaci pak může sloužit takzvaný „phenotype matching“. Z experimentu Crepy a Casala (Crepy & Casal, 2015) vyplývá, že rostliny *Arabidopsis* zasazené v oddělených nádobách vedle sebe jsou schopny nejen aktivně reagovat na přítomnost souseda, ale přejít k avoidantnímu chování vůči rostlinám, se kterými si jsou blízké příbuzné. Pro ověření závislosti tohoto efektu na

vnímání červeného světla byly pro stejný pokus použity i rostliny s mutací ve fytochromu B – u těchto rostlin však nedošlo k žádné reakci indikující rozpoznání přítomnosti příbuzné rostliny. Výsledná průměrná fitness rostlin rostoucích vedle nepříbuzných jedinců a vedle příbuzných jedinců byla porovnána vypočtením poměru výnosu semen těchto dvou skupin. Přestože výnos semen v tomto experimentu nenaznačoval žádnou výhodu pro jedince rostoucí se svými příbuznými, je možné, že zde jsou další efekty, které pak tyto příbuzenské skupiny zvyhodňují.

Je možné, že samotný phenotype matching spočívá v tom, že příbuzné rostliny si často odpovídají tvarem a rozložením svých nadzemních orgánů, stejně jako by rostlina odpovídala tvarem orgánů sama sobě – její nové listy jsou tvarově podobné jejím starým listům. Pokud se tyto orgány nachází v podobné výšce, tak by si za normálních okolností přímo konkurovaly o světlo. Podobně tvarované listy příbuzných rostlin však nejspíš odrážejí červené a modré světlo podobným způsobem (Gagliano, Renton, et al., 2012) a rostliny, jak již bylo uvedeno výše, jsou na základě těchto světelných signálů, přijímaných primárně fytochromem B, schopny rozpoznat identitu souseda (Creppey & Casal, 2015, 2016).

3.3. Nadzemní chemické signály - VOCs

Jako VOCs neboli volatilní organické sloučeniny označujeme plynné látky vypouštěné rostlinou do vzduchu nadzemními i podzemními orgány. Tyto látky mohou být vypouštěny nejrůznějšími způsoby – přes membrány epidermálních tkání, skrze trichomy, průduchy a nebo osmofory, některé jsou také ukládány do vakuol a specializovaných žláz, odkud jsou uvolňovány v případě poškození rostliny a hrají pak důležitou roli ve spouštění signálních kaskád pro výrobu obranných, například toxických a znechucujících látek pro odpuzení herbivora (Baldwin, 2010). Dosud bylo rozpoznáno přes 1000 druhů takovýchto rostlinami uvolňovaných látek, a to včetně etylenu, metanolu, izoprenu, terpenů, jasmonátů, metyl salicylátů a dalších „green leaf volatiles“ (Bilas et al., 2021).

Rostliny jsou schopny rozpoznávat tyto signály vysílané poblíž žijícími sousedy a v reakci na ně posilovat vlastní obranu. Takováto organizovaná obrana se však liší svou intenzitou v závislosti na příbuzenském složení jednotlivých společenstev (Karban et al., 2013). Bylo experimentálně zjištěno, že blízké příbuzní jedinci jsou schopni rozeznat mezi sebou vzájemně vysílané varovné signály na základě jejich podobného složení, zareagovat na ně silněji než na ty od nepříliš příbuzných jedinců a jiných druhů a docílit tak značně

menších škod způsobených herbivorem. V rámci experimentu byly rostliny *Artemisia tridentata* pěstovány na poli v přítomnosti susedů blízce příbuzných a vzdáleně příbuzných, každý z jedné strany pozorované rostliny. Tyto „donátorské“ rostliny byly pěstovány v oddělených nádobách, aby nedocházelo k předávání informací skrze kořeny, a byly na začátku období růstu (květen nebo červen) ošetřovány umělým poškozováním, respektive zastříhováním listů nůžkami. Na konci sezóny bylo na obou stranách sledované signál přijímající rostliny na dvou větvích změřeno množství známek poškození herbivorem. Během dvou sezón, ve kterých tento experiment probíhal, bylo naměřeno, že 13 z 18 a 14 ze 17 rostlin utrpělo vážnější poškození na straně blíž k vzdáleně příbuznému jedinci (Karban et al., 2013).

Volatilní stimuly mohou figurovat nejen v organizované ochraně před herbivory, ale i jako prostředek identifikace kompetitora, a to například u dvou sledovaných odrůd ječmene – Alva a Kara. Rostliny byly pěstovány v nádobách propojených otvorem v přepážce v nadzemní části a s ventilací, která udávala směr průchodu vzduchu. Rostliny kultivaru Kara vystavené volatilním látkám produkovaným kultivarem Alva začaly výrazně do růstu kořenů. U rostlin vystavených působení čistého vzduchu a VOCs produkovaných stejným kultivarem, jako jsou ony samy, k žádné takto výrazné reakci nedošlo (Ninkovic, 2003).

Skrze VOCs zřejmě umí své susedy identifikovat i některé mechy. *Hamatocaulis vernicosus* byl v soustavě nádob propojených cestou pro vzdušnou ventilaci vystaven působení volatilních látek produkovaných *Sphagnum flexuosum* – jeho běžným kompetitorem ve volné přírodě. V reakci na tento chemický kontakt došlo u *Hamatocaulis vernicosus* k větší investici do prodlužování stonků a intenzivnější produkci vlastních VOCs. Autoři práce navrhuji, že je možné, že tento druh identifikace susedů je vyvinut v celé vývojové větvi Embryophyta (Vicherová et al., 2020).

3.4. Podzemní mechanické signály - dotyk

Ačkoliv jsou rostliny schopné rozeznat dotyk skrze citlivé kořenové špičky a reagovat na něj, nejspíš stejně jako u dotyku nadzemními částmi nejde o způsob, kterým by rostliny byly schopné rozpoznat identitu suseda, ale spíš na něj reagují jako na překážku, které je potřeba se vyhnout (Bilas et al., 2021; Massa & Gilroy, 2003). Jelikož odpověď na pouhý dotyk kořene suseda bez jakýchkoliv jiných podzemních interakcí zatím nebyla ozkoušena a je možné, že ji na živých rostlinách ani nelze provést, můžeme na základě provedených

experimentů na reakci rostliny na setkání kořene s mechanickou překážkou (Massa & Gilroy, 2003) usoudit, že reakce na čistě mechanický dotyk jiného kořene by byla stejná jako ta na jinou mechanickou překážku, jakou je třeba kámen nebo příliš tvrdá vrstva půdy. Tuto teorii podporuje také výzkum prováděný na *Pisum sativum*, za kterým stojí Falik, Reides, Gersani a Novoplansky (Falik et al., 2003), kde rostliny reagovaly na přítomnost nylonového vlákna, jehož průměr zhruba odpovídá tloušťce laterálního kořene *Pisum sativum*, inhibicí růstu kořenů k němu rostoucích, a to dokonce aniž by se ho rostlina dotkla. Ve zmíněné práci přišli s možným vysvětlením, že tento efekt by mohl být způsoben akumulací exudátů určených k inhibici okolo rostoucích kořenů před mechanickou překážkou. Identifikace identity souseda jako taková pak tedy probíhá spíše jinými způsoby, například skrze kořenové exudáty (Dudley & File, 2007).

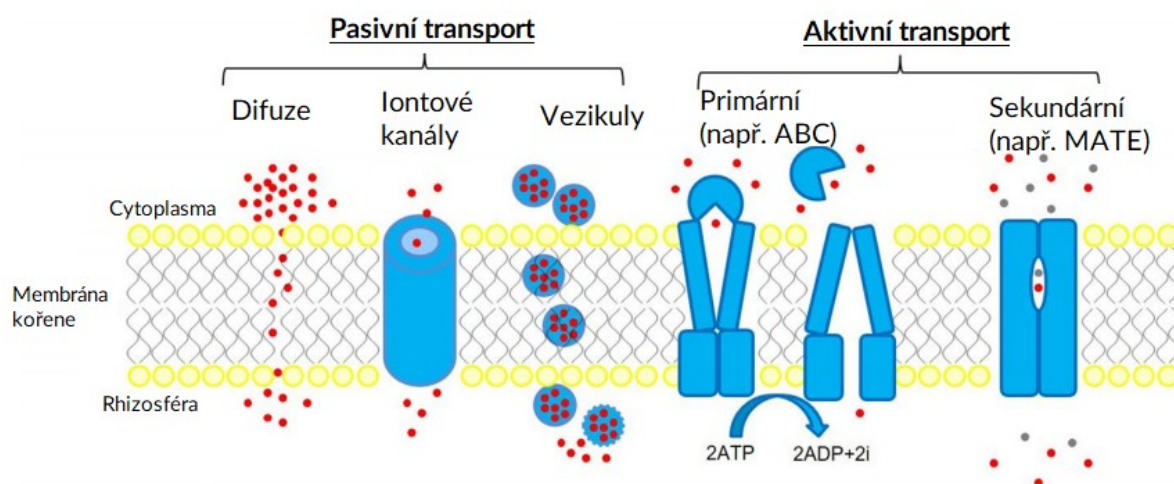
3.5. Podzemní chemické signály – exudáty

Nejspíš nejdůležitějším podzemním způsobem identifikace rostlinných sousedů jsou exudáty - organické látky, včetně primárních i sekundárních metabolitů, vypouštěné skrze kořeny do okolní půdy. Jako příklad exudovaných látek, které se zdají důležité obzvláště v rámci indukce alelopatie, je možné uvést například (-)-loliolid a kyselinu jasmonovou (C. H. Kong et al., 2018).

Dosud bylo objeveno přes sto tisíc druhů takovýchto látek, převážně sekundárních metabolitů, vypouštěných rostlinami (Bilas et al., 2021; Vives-Peris et al., 2020), u mnohých z nich se však ještě stále nezjistilo, za jakým účelem rostliny tyto látky používají. Obecně však exudáty slouží rostlině k nejrůznějším účelům, od změn pH za účelem uvolnění biogenních prvků ze sloučenin přes komunikaci a jiné ovlivňování symbiotických bakterií a hub, ovlivnění adhezivních vlastností částicek půdy a rychlosti dekompozice, až po alelopatické funkce a jejich variace (Bilas et al., 2021; Vives-Peris et al., 2020). Všechny tyto efekty mohou ovlivňovat nejen rostliny momentálně rostoucí v okolí, ale také následující generace, a to skrze „plant-soil feedback“, například benzoxazinoidy produkované *Poaceae* výrazně a dlouhodobě ovlivňují složení půdní mikrobioty a tím podmínky pro život další generace rostlin (Hu et al., 2018). Důležitou vlastností alelopatických látek je buď jejich fytotoxicita, nebo jiný inhibující efekt na růst okolních rostlin. Tyto látky mohou způsobovat změny ve struktuře buněk, zastavovat buněčné dělení a elongaci, ale také narušit antioxidantní systém a zvýšit permeabilitu membrán, což může

dále negativně ovlivňovat například na příjem vody a živin, regulaci růstu, fotosyntézu a respiraci. Výsledný efekt však záleží nejen na složení vypouštěných látek, ale i na abiotických a biotických vlivech okolního prostředí (Cheng & Cheng, 2015). Některé alelopatické látky musejí napřed projít transformací zprostředkovanou půdními mikroorganismy, aby byly plně funkční, například m-tyrosin produkovaný *Festuca rubra*, jiné jsou tímto způsobem zase degradovány a svou funkčnost ztrácejí (Inderjit et al., 2011). Rostliny dokáží měnit složení vypouštěných látek i v reakci na stresové situace, například nedostatek vody nebo nějakého biogenního prvku (Bilas et al., 2021; Vives-Peris et al., 2020). V menších koncentracích pak mohou alelochemikálie sloužit čistě jako prostředek komunikace mezi rostlinami (Chen et al., 2012; Schenk & Seabloom, 2010).

Nicméně, podobně jako u VOCs jsou exudátové „koktejly“, který jednotlivé rostliny vypouští, velice variabilní v závislosti na genotypu daného jedince (Hartman & Tringe, 2019; Monchgesang et al., 2016). Proto by mohly být velmi vhodným prostředkem pro rozpoznání identity souseda. Vysílání takovéto informace do okolí může probíhat pasivním i aktivním transportem, například u *Arabidopsis thaliana* pravděpodobně probíhá skrze ABC přenašeče a podobné struktury zprostředkovávající kořenovou sekreci (Obr. 1). Lze tak usoudit na základě toho, že po přidání látek inhibujících tyto struktury do živného média dochází k útlumu kompetiční odpovědi, kterou jinak rostlina má po zaregistrování exudátů nepříbuzného souseda stejného druhu (Biedrzycki & Bais, 2010; Vives-Peris et al., 2020).

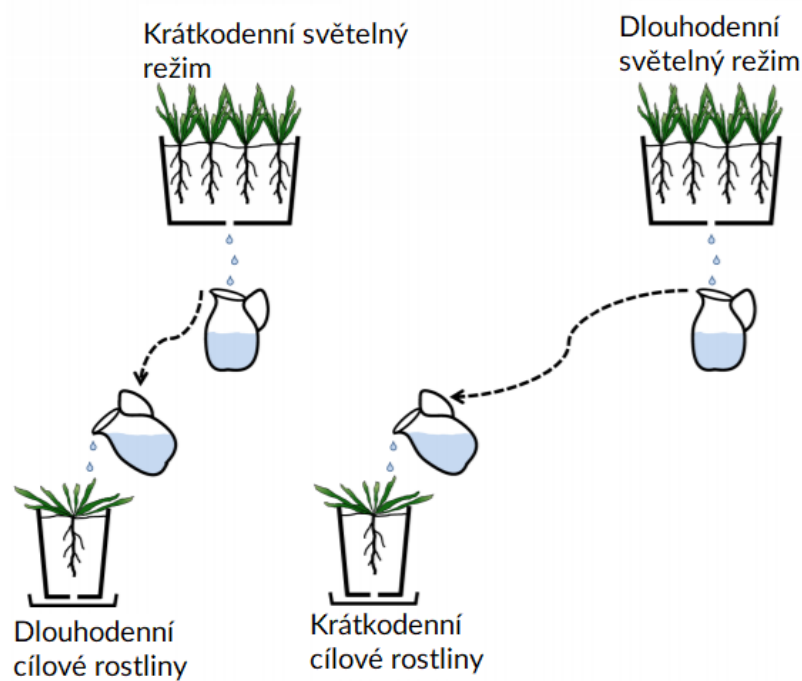


Obr. 1: Různé mechanismy transportu exudátů z rostliny. Červené tečky představují molekuly látek vypouštěných do okolí kořenů. Převzato a upraveno z: (Vives-Peris et al., 2020).

To, že rostliny jsou schopné rozlišit na základě složení exudátů v půdě zda je jedinec stejného druhu příbuzný či ne a patřičně na to zareagovat, bylo zjištěno hned v několika experimentech. *Arabidopsis thaliana* v reakci na přítomnost exudátů jiného jedince indukuje tvorbu laterálních kořenů, u vlastních sourozenců však v podstatně menší intenzitě, než při setkání s látkami sekretovanými nepříbuznou rostlinou (Biedrzycki & Bais, 2010). Podobný efekt byl pozorován i u *Cakile edentula*, kdy u nepříbuzných sousedů docházelo k výrazně větší investici do proliferace jemných postranních kořenů a následně ke ztrátám na fitness – tragedy of commons. U jedinců, kteří nesdíleli květináč, a u sourozenců k tomuto extrémnímu namnožení kořenů nedocházelo, lze tedy usoudit, že i rostliny *Cakile edentula* pozitivně diskriminují příbuzné jedince a přenos informace pro identifikaci zde probíhá primárně skrze půdu (Dudley & File, 2007). Semchenko, Saar a Lepik (Semchenko et al., 2014) zjistily, že rostliny *Deschampsia caespitosa* produkují více kořenů, jsou-li ošetřovány zálivkou s exudáty rostlin stejného druhu, než když zálivka obsahuje exudáty jiného druhu, v tomto případě *Lychnis flos-cuculi*. Ovšem i tak zde byl výrazný rozdíl mezi jedinci ošetřenými exudáty nepříbuzných rostlin a sourozenců – v případě zálivky exudáty nepříbuzného jedince byly kořeny ošetřované rostliny o 77 % hustší než v případě exudátů produkovaných sourozencem. U *Moricandia moricandioides* bylo zjištěno, že rostou-li jedinci tohoto druhu v blízkosti svých sourozenců, například v jednom květináči, investují více do kvetení než ti jedinci, kteří rostou vedle nepříbuzných rostlin stejného druhu. Více květů s větším objemem okvětních plátků je pak mnohem lepším atraktantem pro opylovače. Tyto příbuzenské skupiny měly dokonce větší investice do nalákání opylovačů než samostatně rostoucí jedinci, ani omezené zdroje tedy na tuto pozitivní diskriminaci příbuzných jedinců nemají vliv (Torices et al., 2018; Wang et al., 2020).

Některé rostliny jsou ovšem schopné rozeznat nejen své příbuzné jedince, ale možná i konkrétní jiné, zcela nepříbuzné druhy. Výluhy z půdy, ve které rostly primárně dlouhodobní rostliny schopné vykvést se zpožděním i v krátkodenním režimu - *Brassica rapa*, ale i další dlouhodobní rostliny pěstované pod krátkodenními a dlouhodobími světelnými režimy, byly použity k zalévání dlouhodobních rostlin pod krátkodenním světelným režimem (Obr. 2). Kvetení bylo u těchto rostlin indukováno stejně rychle jako za

dlouhodenního světla, a to nezávisle na světelném režimu (Falik et al., 2014). Je možné, že tento jev byl způsoben mobilními signály, pravděpodobně proteiny nebo nekódující RNA, genu FRIGIDA, který je minimálně u *Arabidopsis* exprimován v kořenech, odkud mohl být uvolněn do půdy a indukovat po záливce tímto výluhem brzké kvetení rostlin, které samy pro expresi tohoto genu zatím neměly dostatečný podnět (Falik et al., 2014; X. Kong et al., 2019; Wang et al., 2020).



Obr. 2: Testování vlivu rostlinné komunikace skrze kořeny na urychlení kvetení. Cílové rostliny byly pěstovány pod krátkodenním světelným režimem, zatímco zdrojové rostliny byly pěstovány pod krátkodenním a dlouhodenním světelným režimem. Převzato a upraveno z: (Falik et al., 2014).

Toto rozpoznávání a následné různorodé reakce na odlišné rostlinné druhy v okolí najdeme i v rámci mezidruhové kompetice. *Fragaria vesca* pěstovaná vedle *Glechoma hederacea* mnohem více investovala do kořenů rostoucích směrem ke *Glechoma hederacea*, ta naopak inhibovala růst kořenů ve směru k *Fragaria vesca*. Zatímco u *Glechoma hederacea* se zdá, že toto avoidantní chování vůči prostoru již obsazenému jinými kořeny je obecná reakce bez ohledu na sousedící rostlinný druh, neboť tato rostlina podobné chování projevila i vůči vlastním rametám, u *Fragaria vesca* bylo zřetelně více zdrojů investováno do kompetičního boje o zdroje s jiným druhem, než s vlastní, byť oddělenou rametou (Semchenko et al., 2007; Wang et al., 2020).

U běžných nealelopatických kultivarů rýže (*Oryza sativa*), jako je například kultivar Liaojing-9, dochází u různých druhů plevelných rostlin k různým typům odpovědí a následného chování - intrusivní, avoidantní a neresponzivní. U *Echinochloa crus-galli* a plevelné rýže *Oryza sativa* bylo pozorováno, že upřednostňují umístování kořenů směrem k rostlinám kulturní odrůdy rýže, dochází zde tedy k intrusivnímu chování. U *Cyperus difformis* a *Eclipta prostrata* naopak dochází k avoidanci – tyto plevele záměrně umísťují své kořeny jiným směrem, než v jakém k nim roste kulturní rýže. U *Leptochloa chinensis* nechodá k ani jedné z těchto reakcí, rostlina své kořeny umísťovala rovnoměrně do všech stran, je tedy k rýži neresponzivní. Alelopatický kultivar rýže Huagan-3 indukoval značný inhibiční efekt a následné avoidantní chování ve všech sledovaných plevelných druzích: *Cyperus difformis*, *Echinochloa crus-galli*, *Eclipta prostrata*, *Leptochloa chinensis* a plevelné rýži *Oryza sativa*. Přítomnost *Echinochloa crus-galli*, *Eclipta prostrata* a *Leptochloa chinensis* navíc indukovala navýšení produkce alelopatických chemikálií kořeny rýže. V přítomnosti ostatních plevelných druhů nebylo takto výrazné zvýšení produkce zaznamenáno. Rýže tedy zřejmě dokáže rozpoznat některé ze svých hlavních kompetičních soupeřů a následně alterovat svou reakci na ně (Wang et al., 2020; Yang & Kong, 2017).

Rostlinné exudáty mohou mít v rámci mezidruhového komunikace i podobný efekt jako volatilní stimuly v rámci ochrany proti predátorům. *Vicia faba* a *Phaseolus lunatus* jsou schopny po napadení fytofágními hmyzími škůdci svými exudáty indukovat produkci varovných VOCs a v návaznosti na ně i dalších obranných látek u okolních rostlin. Reakce na tyto exudáty vypouštěné *Vicia faba* po napadení mšicemi je specifická tím, že VOCs, jejichž produkce je takto indukována, přitahují parazitoidy, kteří likvidují mšice (Rasmann & Turlings, 2016).

3.6. Ostatní podzemní signály – elektrické

Většina rostlin, ne-li všechny, pro přenos některých signálů ve vlastním těle používají elektrické signály (de Toledo et al., 2019; Fromm & Lautner, 2007; Szechyńska-Hebda et al., 2017). Tyto signály, v základu zahrnující změnu v membránovém potenciálu, respektive její depolarizaci a opětovnou repolarizaci, generující akční potenciál nebo vlnový potenciál – elektrický signál o konstantní rychlosti a amplitudě putující skrze iontové kanály (Zawadzki et al., 1991), v případě vlnového potenciálu je hlavní rozdíl v tom, že zde dochází k podstatně pomalejší repolarizaci membrány (Davies, 2006; Fromm & Lautner, 2007),

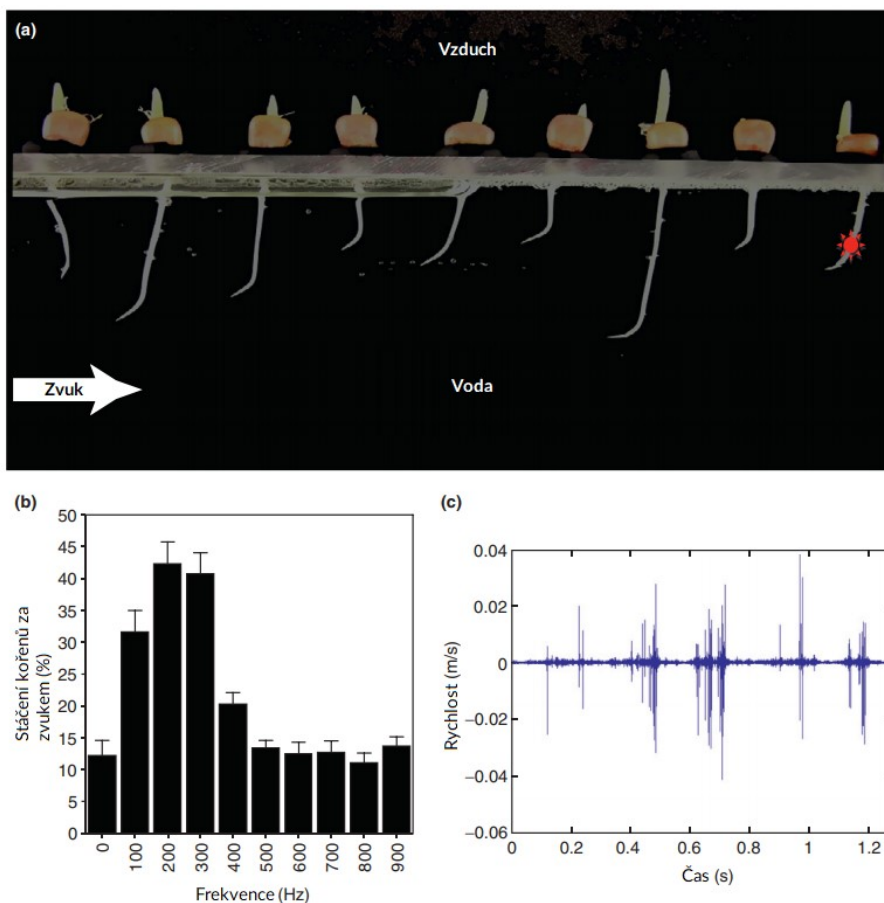
zprostředkovávají reakce na stres a rychlé mechanické pohyby, jako například u *Mimosa pudica* (Bose, 1926) a *Dionaea muscipula* (Fromm & Lautner, 2007; Shepherd, 2012), v rajčeti indukují expresi genů pro *pin1* a *pin2* (Davies, 2006; Stanković & Davies, 1996), ale hrají roli i ve zcela běžných věcech, jako například získávání biogenních prvků skrze pumpy a kanály, nebo třeba otevírání a zavírání průduchů (de Toledo et al., 2019). Volkov a Shtessel (Volkov & Shtessel, 2017) pouštěním elektrických impulzů do listů *Aloe vera* zjistili, že tento signál je schopna přijmout sousedící rostlina *Aloe vera* rostoucí ve vzdálenosti 5 cm. Tento přenos je ovšem podmíněn tím, aby půda kolem obou rostlin byla elektricky propojená, přenos elektrického signálu mezi rostlinami tedy neprobíhá vzduchem přes elektrostatickou nebo elektromagnetickou indukci. Aplikací fungicidu také ověřili, že přenos elektrického signálu může probíhat i bez přítomnosti funkční mykorrhizální sítě. K tomuto přenosu signálu může docházet i mezi rostlinami odlišných druhů, například mezi zelím a *Aloe vera* (Bilas et al., 2021; Volkov et al., 2019).

I přes tato zjištění však stále není jisté, zda elektrické signály skutečně fungují jako prostředek identifikace souseda, a to především z toho důvodu, že na podporu nebo vyvrácení této možnosti ještě nebyly provedeny dostatečné experimenty. Elektrická signalizace a jí zprostředkovaná identifikace tak zůstává otevřeným tématem pro případný další výzkum (Bilas et al., 2021).

3.7. Ostatní podzemní signály – akustické

Dalším možným způsobem, kterým by rostliny mohly identifikovat své sousedy, je akustická signalizace (Bilas et al., 2021). Rostliny jsou schopné smršťováním xylému a s tím souvisejícím nárůstem vodního tlaku způsobovat ve svých stoncích embolie a následné kavitace, které provází ultrasonické signály (UAEs). Tento efekt byl v rámci experimentů zkoumán především u stromů, jako *Pinus sylvestris* (Hölttä et al., 2005), *Quercus pubescens* (Zweifel & Zeugin, 2008), *Ulmus glabra* a *Quercus robur*, ale také třeba u *Vitis vinifera* nebo *Phaseolus vulgaris* (Laschimke et al., 2006). Obdobným signálem, produkovaným nejspíše v důsledku respirace nebo růstu kambia, jsou nízkodecibelové akustické signály (Zweifel & Zeugin, 2008). U obou dvou zmíněných způsobů je však pochybné, nakolik mohou být rostlinou regulovány, a je možné, že vznikají až jako pozdní reakci na vystavení stresu nebo růstovým a respiračním dějům. Gagliano, Mancuso a Robert (Gagliano, Mancuso, et al., 2012) zjistili, že *Zea mays* svými kořeny produkuje v hydroponickém

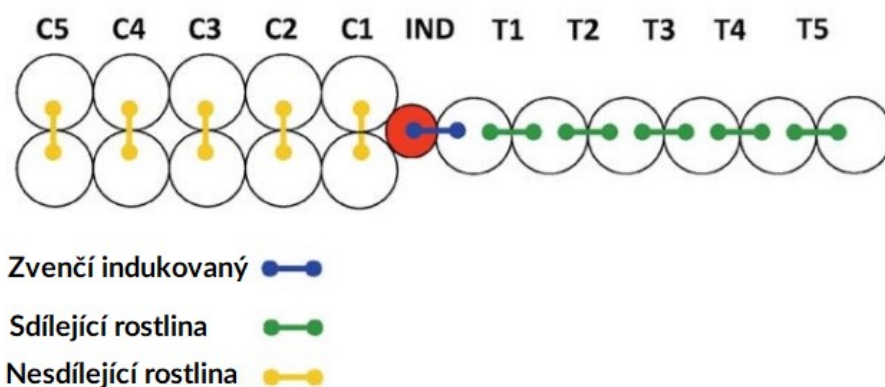
prostředí strukturovaný zvuk. Navíc jsou tyto rostliny schopné selektivně reagovat na určité frekvence a alterovat podle nich směr růstu kořene (Obr. 3) Ohýbání kořenů za zvukem bylo zjištěno i u rostlin *Arabidopsis thaliana*, u kterých zvukové vlny navíc zapříčiňují změny v množství produkovaných reaktivních skupin kyslíku (ROS) (Rodrigo-Moreno et al., 2017).



Obr. 3: Bioakustika kořenů. Behaviorální odpověď na zvukový signál, selektivní odpověď na určité frekvence a produkce zvukových signálů kořeny *Zea mays*. (a) Behaviorální odpověď mladých kořenů na přetrvávající zvukový signál o frekvenci 220 Hz z levé strany pole (bílá šipka). Kořenové špičky se ohýbají směrem ke zdroji zvuku. (b) Fonotropický diagram zobrazující reakci kořenů na zvuk ve vodním prostředí o různých frekvencích. Rychlost zvuku byla cca 10 $\mu\text{m/s}$. Nejsilnější odpověď byla měřena mezi 200 a 300 Hz. (c) Akustické signály vysílané mladými kořeny opticky měřené laserovým mikroskenujícím Dopplerovým vibrometrem. Vibrace byly měřeny v elongační zóně špičky kořene (vyznačeno červenou hvězdou v sekci (a)). Kořeny *Zea mays* produkují strukturovaný

akustický signál ve formě hlasitých a častých lusknutí, které tekutým médiem také putuje a je měřitelné do určité vzdálenosti. Převzato a upraveno z: (Gagliano, Mancuso, et al., 2012).

Dále se zdá, že komunikace skrze akustické signály může být pro rostliny alternativou při signalizaci vodního stresu, aby umožnily okolním rostlinám včas zavřít průduchy. V experimentu provedeném pěstováním rostlin *Pisum sativum* v nádobkách s destilovanou vodou, z nichž část sdílel polovinou kořenového systému nádobu se sousedem (split-root model), byla iniciátorská rostlina uprostřed ošetřena manitolem pro simulaci vodního, respektive osmotického stresu. (Obr. 4) V rostlinách propojených s tímto iniciátorem kořenovým prostorem došlo k indukci odpovědi určené na ochranu před vodním stresem - zavírání průduchů. Aby se zabránilo kapilárnímu přenosu manitolu do vedlejší nádoby, byly tyto nádoby zakryté parafínovým filmem a otvory kolem dovnitř umístěných kořenů byly ucpány vazelínou. Vazelína byla aplikována na všechny rostliny, aby se zabránilo ovlivnění výsledků její přítomností. Dále byly nádoby nejbližší té s iniciátorskou rostlinou testovány na přítomnost manitolu, aby byla vyloučena i možnost, že došlo k jeho přenosu nasání a opětovným vypuštěním v rámci exudátů. Rostliny, které nebyly propojeny kořenovým systémem, na žádné stresové signály nereagovaly (Falik et al., 2011).

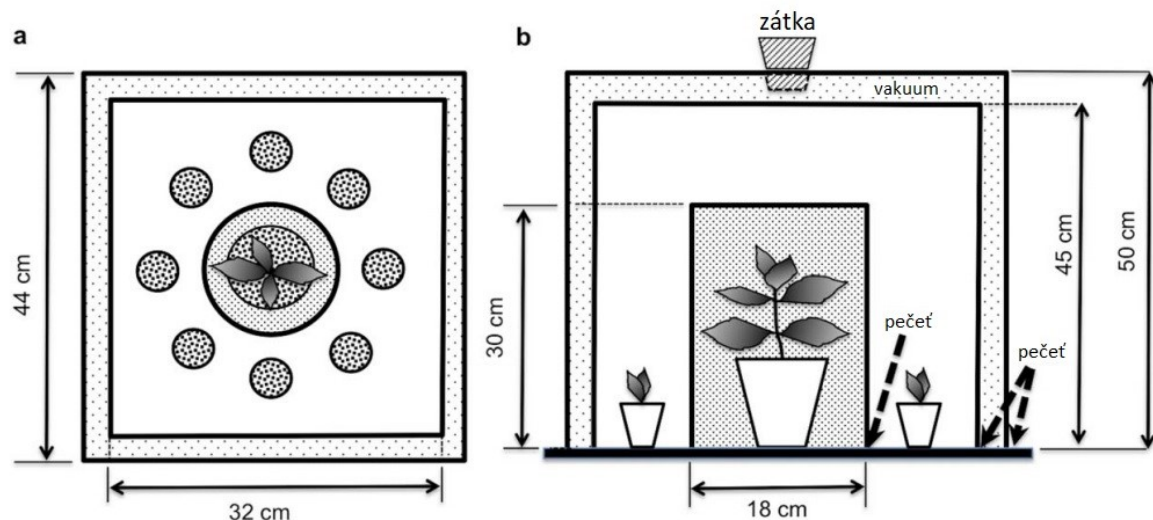


Obr. 4: Schéma pokusu pro testování předávání stresových signálů. Kruhy představují nádoby, spojovací čáry představují jednotlivé split-root rostliny. Rostliny sousedící se zvenčí indukovanou rostlinou, která měla polovinu kořenů v červeně vyznačené, manitolem ošetřené nádobě, s ní sdílely (T1-T5) nebo nesdílely (C1-C5) prostor pro kořeny. Kontrolní sada byla ošetřena pouze vodou. Šíře průduchů byla destruktivním způsobem měřena v různých experimentálních sadách těsně před aplikací indukující látky (manitol nebo voda), a poté po 15 minutách a 60 od jejich přidání. Převzato a upraveno z: (Falik et al., 2011).

Přestože v právě zmíněné studii nebylo zjištěno, co je oním přenosem stresového varovného signálu, je zde možnost, že by to mohly být právě zvukové emise. Jejich spojitost s vodním stresem (Laschimke et al., 2006; Zweifel & Zeugin, 2008) a schopnost produkce signálu ve vodním prostředí (Gagliano, Mancuso, et al., 2012) již totiž byla dokázána ve dříve zmíněných studiích (Mishra et al., 2016).

To, jak zvukové signály ovlivňují růst rostlin, je předmětem zkoumání už mnoho let, a to od prací o vlivu hudby na růst rostlin, u nichž je pochybné, zda jejich obsah byl založen na vědeckém bádání (Collins & Foreman, 2001; Mishra et al., 2016), až po již více důvěryhodné studie. Ty poukazují na to, že různé druhy rostlin, v práci Collinsové a Foremana (Collins & Foreman, 2001) konkrétně uvedeny netýkavky a fazole, skutečně rostou rychleji při vystavení zvukovým vlnám o frekvencích 500, 5000, 6000, 12 000 a 14 000 Hz, každý ze sledovaných druhů měl však odlišnou optimální frekvenci, při které rostl nejrychleji.

Gagliano, Renton, Duvdevani, Timmins a Mancuso (Gagliano, Renton, et al., 2012) navrhují, že rostliny by mohly komunikovat a rozeznávat sousedy skrze „další způsoby“ po odstínění chemické, mechanické i světelné komunikace. V experimentální soustavě dle vlastního návrhu (Obr. 5) pěstovali semínka *Capsicum annuum* v Petriho miskách vždy po osmi miskách v jedné uzavřené nádobě s dvojitou stěnou a vakuem mezi stěnami. Mezi těmito miskami byla v další, chemicky odstíněné nádobě umístěna dospělá rostlina *Capsicum annuum*, *Foeniculum vulgare* nebo byl tento prostor ponechán prázdný pro kontrolní vzorek. Pozice jednotlivých misek byla každý den obměňována, stejně jako pozice celé soustavy, aby byly randomizovány světelné podmínky. Vnitřní nádoba byla v některých sadách soustav odebrána a rostlina uvnitř byla nechána volně komunikovat se semeny skrze nadzemní chemickou a světelnou signalizaci, v dalších sadách soustav byla vnitřní nádoba překryta černým plastem, aby se zamezilo komunikaci skrze světelné signály.



Obr. 5: Schematická reprezentace experimentální jednotky pro sledování způsobů rostlinné komunikace. (a) Zapečetěním nádoby obsahující dospělou rostlinu bylo zajištěno, že semena *Capsicum annuum* budou chemicky odstíněna od vlivu dospělé rostliny. (b) Všechna semena i dospělé rostliny v experimentální soustavě byly umístěny uvnitř dvou hranatých nádob o čtvercovém půdorysu a různých velikostech, kdy jedna byla umístěna uvnitř druhé a vzduch mezi nimi byl odsán pomocí vakuové pumpy. Celá experimentální jednotka byla vytvořena na míru jako odlitek z bezbarvého akrylického materiálu (ModenGlas), který propouští 92 % viditelného světla, ale je nepropustný pro ultrafialové a infračervené záření. Převzato a upraveno z: (Gagliano, Renton, et al., 2012).

Z měření provedených během tohoto experimentu vyplynulo, že mladé rostliny *Capsicum annuum* tvořily méně kořenů v přítomnosti dospělé rostliny stejného druhu, než v přítomnosti *Foeniculum vulgare*, dalších testovaných druhů rostlin, například *Ocimum basilicum* (Gagliano & Renton, 2013) nebo prázdné kontroly. V přítomnosti *Foeniculum vulgare* také semenáčky *Capsicum annuum* tvořily delší stonky, což by se dalo vysvětlit jako jedna ze strategií konkurenčního boje. Semenáčky rostoucí v soustavách se zastíněnou středovou nádobou dále mnohem rychleji rostly, pokud uvnitř nádoby byla přítomna dospělá rostlina.

Přestože podstata těchto „ostatních signálů“, kterými by rostlina mohla komunikovat a rozpoznat identitu souseda po odstínění chemické, mechanické i světelné cesty, stále nebyla odhalena, Gagliano, Renton, Duvdevani, Timmins a Mancuso (Gagliano, Renton, et al., 2012) navrhuje, že by se mohlo jednat o akustické nebo vlny nebo magnetická pole

vytvářená rostlinami. Ovšem Bilas, Bretman a Bennett, (Bilas et al., 2021) označují tento experiment za kontroverzní a zpochybňují jeho validitu.

4. Závěr

Přestože výzkum rostlinné komunikace a možné identifikace ještě zdaleka není zcela prozkoumán, z výsledků dosavad provedených experimentů se zdá, že rostliny, nebo alespoň jejich velká část, mohou být schopny identifikovat rostlinu rostoucí v sousedství. Rozpoznání identity souseda může probíhat například na základě genomové shody – rozpoznávání příbuzných jedinců v rámci stejného druhu, nebo podle toho, o jaký konkrétní druh se jedná – u rostlin setkávajících se s druhu, které běžně potkávají ve volné přírodě. Tato schopnost pro ně může být velmi důležitá; umožňuje rostlinám včas reagovat na stresové situace, dokonce i takové, které je ještě nestačily postihnout. Identifikace jako taková pak probíhá v nadzemí i v podzemí na základě několika různých druhů rostlinné komunikace. Některé z nich zprostředkovávají pouze zjištění přítomnosti souseda jako takového – především mechanické signály skrze dotyk nadzemních částí rostliny, registrované kupříkladu skrze trichomy a ohyb těchto struktur; částečně tuto funkci zprostředkovávají i ostatní druhy rozpoznávání, například skrze koncentrování vlastních signálních sloučenin před překážkou, nebo skrze nedostatek světla. Těmito sofistikovanějšími způsoby jsou už potom některé rostliny schopny alespoň částečně rozeznat identitu konkrétní sousedící rostliny. Mezi takové způsoby, jejichž podíl na identifikaci byl experimentálně ověřen, patří rozpoznávání skrze volatilní sloučeniny, kořenové exudáty a kombinace odrazu a rozpoznávání světla o různých vlnových délkách. Dalšími navrhovanými způsoby, které však zatím představují spíše potenciál pro další výzkum, jsou identifikace skrze akustické a elektrické signály.

Jak již byl zmíněno, možnost rozpoznávat identitu svých sousedů může rostlinám přinést mnohé výhody. Včasné rozpoznání přítomnosti kompetitora umožní rostlině začít včas přesměřovat investice do biomasy v potřebných orgánech pro posílení vlastní obrany, jako je prodlužování stonku, zahušťování a změna směru růstu kořenů, náklon listů, zvýšení produkce alelopatických látek, případně vyslání vlastních signálů. Tento efekt byl mimo jiné pozorován i u mechorostů. Zdá se tedy, že se identifikace sousedů může vyskytovat i u některých bezcévných rostlin z vývojové větve Embryophyta. Druhou strategií, jak může rostlina reagovat na přítomnost kompetitora, je přesměrování růstu opačným směrem, kde nebude třeba o zdroje tolik bojovat.

U blízce příbuzných jedinců pak může docházet k variantě výše zmíněné možnosti vyhýbání se kompetici – záměrnému útlumu růstu ve směru k příbuznému jedinci, aby i on měl dostatek místa pro život a neztrácel tak na možnosti rozšířit své geny dál. Právě rozpoznávání vlastních příbuzných, povětšinou sourozenců, také nazývané kin recognition, je možná nejdůležitější účel, za jakým může být identifikace rostlinných sousedů využívána. Z experimentů vyplývá, že přítomnost sourozenců může rostlinám ušetřit výdaje na případný konkurenční boj, indukovat produkci větších a pro opylovače atraktivnějších květů nebo lépe varovat před hrozícím útokem herbivora. U posledního zmíněného příkladu bylo zjištěno, že ač velká část rostlin varovnými signály vypouštěnými při poškození posiluje obranu okolních rostlin proti herbivorům bez ohledu na jejich identitu, takovéto stresové signály od sesterských rostlin vyvolaly v příjemci mnohem silnější, a tedy kvalitnější obrannou odpověď.

Z dosud provedených experimentů by se dalo usuzovat, že nejčastějším způsobem identifikace jsou rozpoznávání skrze kořenové exudáty, je ovšem otázkou, zda je tato převaha skutečná, nebo zda se jedná jen o artefakt v důsledku nedostatku dat pro ostatní typy signalizace.

Výzkum rostlinné komunikace a rozpoznávání konkrétních sousedů je do budoucna velmi důležitý pro využití v oblasti zemědělství. Už nyní existuje řada studií, které ukazují, jak alelopatické kultivary polních plodin mohou cíleně inhibovat růst svých obvyklých plevelných konkurentů. Také minimum kompetice mezi příbuznými, jejich efektivnější obrana proti herbivorům a vzájemná podpora přilákání opylovače jsou vlastnosti velmi vhodné pro agronomické využití. Avšak jak již bylo zmíněno, výzkum těchto vlastností u rostlin ještě zdaleka není dokončen; o některých možných způsobech identifikace se toho ví zatím tak málo, že se stále jedná spíše o dohady. Tato oblast tedy představuje veliké spektrum možností pro další bádání.

5. Bibliografie

- Anten, N. P. R., Alcalá-Herrera, R., Schieving, F., & Onoda, Y. (2010). Wind and mechanical stimuli differentially affect leaf traits in *Plantago major*. In *New Phytologist* (Vol. 188, Issue 2, pp. 554–564). <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03379.x>
- Anten, N. P. R., & Chen, B. J. W. (2021). Detect thy family: Mechanisms, ecology and

- agricultural aspects of kin recognition in plants. *Plant Cell and Environment*, 44(4), 1059–1071. <https://doi.org/10.1111/pce.14011>
- Baldwin, I. T. (2010). Plant volatiles. *Current Biology*, 20(9), 392–397. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.02.052>
- Ballaré, C. L. (1999). Keeping up with the neighbours: Phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends in Plant Science*, 4(3), 97–102. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(99\)01383-7](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(99)01383-7)
- Biedrzycki, M. L., & Bais, H. P. (2010). Kin recognition in plants: A mysterious behaviour unsolved. *Journal of Experimental Botany*, 61(15), 4123–4128. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq250>
- Bilas, R. D., Bretman, A., & Bennett, T. (2021). Friends, neighbours and enemies: an overview of the communal and social biology of plants. *Plant Cell and Environment*, 44(4), 997–1013. <https://doi.org/10.1111/pce.13965>
- Bose, J. C. (1926). The Nervous Mechanism of Plants. *Nature*, 118(2975), 654–655. <https://doi.org/10.1038/118654a0>
- Braam, J. (2005). In touch: Plant responses to mechanical stimuli. In *New Phytologist* (Vol. 165, Issue 2, pp. 373–389). <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01263.x>
- Braam, J., Sistrunk, M. L., Polisensky, D. H., Xu, W., Purugganan, M. M., Antosiewicz, D. M., Campbell, P., & Johnson, K. A. (1997). Plant responses to environmental stress: regulation and functions of the ArabidopsisTCH genes. *Planta*, 203(S1), S35–S41. <https://doi.org/10.1007/PL00008113>
- Bronstein, J. L. (2009). The evolution of facilitation and mutualism. In *Journal of Ecology* (Vol. 97, Issue 6, pp. 1160–1170). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01566.x>
- Chen, B. J. W., During, H. J., & Anten, N. P. R. (2012). Detect thy neighbor: Identity recognition at the root level in plants. In *Plant Science* (Vol. 195, pp. 157–167). <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.07.006>
- Cheng, F., & Cheng, Z. (2015). Research progress on the use of plant allelopathy in

- agriculture and the physiological and ecological mechanisms of allelopathy. *Frontiers in Plant Science*, 6(NOVEMBER), 1–16. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01020>
- Collins, M. E., & Foreman, J. E. K. (2001). The effect of sound on the growth of plants. *Canadian Acoustics*, 29(2 SE-Technical Articles), 3–8. <https://jcaa.caa-aca.ca/index.php/jcaa/article/view/1358>
- Crepy, M. A., & Casal, J. J. (2015). Photoreceptor-mediated kin recognition in plants. *New Phytologist*, 205(1), 329–338. <https://doi.org/10.1111/nph.13040>
- Crepy, M. A., & Casal, J. J. (2016). Kin recognition by self-referent phenotype matching in plants. *New Phytologist*, 209(1), 15–16. <https://doi.org/10.1111/nph.13638>
- Davies, E. (2006). Electrical signals in plants: Facts and hypotheses. *Plant Electrophysiology: Theory and Methods*, 407–422. https://doi.org/10.1007/978-3-540-37843-3_17
- de Toledo, G. R. A., Parise, A. G., Simmi, F. Z., Costa, A. V. L., Senko, L. G. S., Debono, M. W., & Souza, G. M. (2019). Plant electrome: the electrical dimension of plant life. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 31(1), 21–46. <https://doi.org/10.1007/s40626-019-00145-x>
- de Wit, M., Kegge, W., Evers, J. B., Vergeer-Van Eijk, M. H., Gankema, P., Voesenek, L. A. C. J., & Pierik, R. (2012). Plant neighbor detection through touching leaf tips precedes phytochrome signals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(36), 14705–14710. <https://doi.org/10.1073/pnas.1205437109>
- Dudley, S. A., & File, A. L. (2007). Kin recognition in an annual plant. *Biology Letters*, 3(4), 435–438. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0232>
- Dwyer, D. D. (1958). Competition between Forbs and Grasses. *Journal of Range Management*, 11(3), 115. <https://doi.org/10.2307/3893711>
- Ehlers, B. K., & Bilde, T. (2019). Inclusive fitness, asymmetric competition and kin selection in plants. *Oikos*, 128(6), 765–774. <https://doi.org/10.1111/oik.06390>
- Falik, O., Hoffmann, I., & Novoplansky, A. (2014). Say it with flowers: Flowering acceleration by root communication. *Plant Signaling and Behavior*, 9(4).

<https://doi.org/10.4161/psb.28258>

Falik, O., Mordoch, Y., Quansah, L., Fait, A., & Novoplansky, A. (2011). Rumor has it...: Relay communication of stress cues in plants. *PLoS ONE*, *6*(11), 1–6.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023625>

Falik, O., Reides, P., Gersani, M., & Novoplansky, A. (2003). Self/non-self discrimination in roots. *Journal of Ecology*, *91*(4), 525–531. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00795.x>

Farrer, E. C., & Goldberg, D. E. (2011). Patterns and mechanisms of conspecific and heterospecific interactions in a dry perennial grassland. In *Journal of Ecology* (Vol. 99, Issue 1, pp. 265–276). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01734.x>

Franklin, K. A. (2008). Shade avoidance. *New Phytologist*, *179*(4), 930–944.

<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02507.x>

Fromm, J., & Lautner, S. (2007). Electrical signals and their physiological significance in plants. *Plant, Cell and Environment*, *30*(3), 249–257. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01614.x>

Gagliano, M., Mancuso, S., & Robert, D. (2012). Towards understanding plant bioacoustics. *Trends in Plant Science*, *17*(6), 323–325. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.03.002>

Gagliano, M., & Renton, M. (2013). Love thy neighbour: Facilitation through an alternative signalling modality in plants. *BMC Ecology*, *13*. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-13-19>

Gagliano, M., Renton, M., Duvdevani, N., Timmins, M., & Mancuso, S. (2012). Out of sight but not out of mind: Alternative means of communication in plants. *PLoS ONE*, *7*(5).

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037382>

Gersani, M., Brown, J. s., O'Brien, E. E., Maina, G. M., & Abramsky, Z. (2001). Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology*, *89*(4), 660–669.

<http://dx.doi.org/10.1046/j.0022-0477.2001.00609.x>

Goddard, E. L., Varga, S., John, E. A., & Soulsbury, C. D. (2020). Evidence for Root Kin

- Recognition in the Clonal Plant Species *Glechoma hederacea*. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.578141>
- Hartman, K., & Tringe, S. G. (2019). Interactions between plants and soil shaping the root microbiome under abiotic stress. *Biochemical Journal*, 476(19), 2705–2724. <https://doi.org/10.1042/BCJ20180615>
- Hölttä, T., Vesala, T., Nikinmaa, E., Perämäki, M., Siivola, E., & Mencuccini, M. (2005). Field measurements of ultrasonic acoustic emissions and stem diameter variations. New insight into the relationship between xylem tensions and embolism. *Tree Physiology*, 25(2), 237–243. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.2.237>
- Hu, L., Robert, C. A. M., Cadot, S., Zhang, X., Ye, M., Li, B., Manzo, D., Chervet, N., Steinger, T., Van Der Heijden, M. G. A., Schlaeppi, K., & Erb, M. (2018). Root exudate metabolites drive plant-soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota. *Nature Communications*, 9(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05122-7>
- Inderjit, Wardle, D. A., Karban, R., & Callaway, R. M. (2011). The ecosystem and evolutionary contexts of allelopathy. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(12), 655–662. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.08.003>
- Ivanova, L. A. (2014). Adaptive features of leaf structure in plants of different ecological groups. *Russian Journal of Ecology*, 45(2), 107–115. <https://doi.org/10.1134/S1067413614020027>
- Izaguirre, M. M., Mazza, C. A., Biondini, M., Baldwin, I. T., & Ballaré, C. L. (2006). Remote sensing of future competitors: Impacts on plants defenses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(18), 7170–7174. <https://doi.org/10.1073/pnas.0509805103>
- Johnson, K. A., Sistrunk, M. L., Polisensky, D. H., & Braam, J. (1998). *Arabidopsis thaliana* Responses to Mechanical Stimulation Do Not Require ETR1 or EIN2. *Plant Physiology*, 116(2), 643–649. <https://doi.org/10.1104/pp.116.2.643>
- Karban, R., Shiojiri, K., Ishizaki, S., Wetzal, W. C., & Evans, R. Y. (2013). Kin recognition

- affects plant communication and defence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1756), 1–5. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.3062>
- Kong, C. H., Zhang, S. Z., Li, Y. H., Xia, Z. C., Yang, X. F., Meiners, S. J., & Wang, P. (2018). Plant neighbor detection and allelochemical response are driven by root-secreted signaling chemicals. *Nature Communications*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06429-1>
- Kong, X., Luo, L., Zhao, J., Chen, Q., Chang, G., Huang, J., Yang, Y., & Hu, X. (2019). Expression of FRIGIDA in root inhibits flowering in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 70(19), 5101–5114. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz287>
- Laschimke, R., Burger, M., & Vallen, H. (2006). Acoustic emission analysis and experiments with physical model systems reveal a peculiar nature of the xylem tension. *Journal of Plant Physiology*, 163(10), 996–1007. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2006.05.004>
- Li, B., Li, Y. Y., Wu, H. M., Zhang, F. F., Li, C. J., Li, X. X., Lambers, H., & Li, L. (2016). Root exudates drive interspecific facilitation by enhancing nodulation and N₂ fixation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(23), 6496–6501. <https://doi.org/10.1073/pnas.1523580113>
- Li, L., Sun, J., Zhang, F., Guo, T., Bao, X., Smith, F. A., & Smith, S. E. (2006). Root distribution and interactions between intercropped species. *Oecologia*, 147(2), 280–290. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0256-4>
- Markovic, D., Nikolic, N., Glinwood, R., Seisenbaeva, G., & Ninkovic, V. (2016). Plant responses to brief touching: A mechanism for early neighbour detection? *PLoS ONE*, 11(11), 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165742>
- Massa, G. D., & Gilroy, S. (2003). Touch modulates gravity sensing to regulate the growth of primary roots of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Journal*, 33(3), 435–445. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01637.x>
- Mishra, R. C., Ghosh, R., & Bae, H. (2016). Plant acoustics: In the search of a sound mechanism for sound signaling in plants. *Journal of Experimental Botany*, 67(15), 4483–4494. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw235>

- Monchgesang, S., Strehmel, N., Schmidt, S., Westphal, L., Taruttis, F., Muller, E., Herklotz, S., Neumann, S., & Scheel, D. (2016). Natural variation of root exudates in *Arabidopsis thaliana*-linking metabolomic and genomic data. *Scientific Reports*, 6(June), 1–11. <https://doi.org/10.1038/srep29033>
- Ninkovic, V. (2003). Volatile communication between barley plants affects biomass allocation. *Journal of Experimental Botany*, 54(389), 1931–1939. <https://doi.org/10.1093/jxb/erg192>
- Rasman, S., & Turlings, T. C. J. (2016). Root signals that mediate mutualistic interactions in the rhizosphere. *Current Opinion in Plant Biology*, 32, 62–68. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.06.017>
- Rodrigo-Moreno, A., Bazihizina, N., Azzarello, E., Masi, E., Tran, D., Bouteau, F., Baluska, F., & Mancuso, S. (2017). Root phonotropism: Early signalling events following sound perception in *Arabidopsis* roots. *Plant Science*, 264(July), 9–15. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2017.08.001>
- Roig-Villanova, I., & Martínez-García, J. F. (2016). Plant responses to vegetation proximity: A whole life avoiding shade. *Frontiers in Plant Science*, 7(FEB2016), 1–10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00236>
- Schenk, H. J., & Seabloom, F. . (2010). Plant Communication from an Ecological Perspective. In F. Baluška & V. Ninkovic (Eds.), *Plant Cell*. Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-12162-3>
- Semchenko, M., Abakumova, M., Lepik, A., & Zobel, K. (2013). Plants are least suppressed by their frequent neighbours: The relationship between competitive ability and spatial aggregation patterns. *Journal of Ecology*, 101(5), 1313–1321. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12127>
- Semchenko, M., John, E. A., & Hutchings, M. J. (2007). Effects of physical connection and genetic identity of neighbouring ramets on root-placement patterns in two clonal species. *New Phytologist*, 176(3), 644–654. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02211.x>
- Semchenko, M., Saar, S., & Lepik, A. (2014). Plant root exudates mediate neighbour

- recognition and trigger complex behavioural changes. *New Phytologist*, 204(3), 631–637.
<https://doi.org/10.1111/nph.12930>
- Shepherd, V. A. (2012). At the Roots of Plant Neurobiology. In *Plant Electrophysiology* (pp. 3–43). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-29119-7_1
- Stanković, B., & Davies, E. (1996). Both action potentials and variation potentials induce proteinase inhibitor gene expression in tomato. *FEBS Letters*, 390(3), 275–279.
[https://doi.org/10.1016/0014-5793\(96\)00672-2](https://doi.org/10.1016/0014-5793(96)00672-2)
- Stoll, P., & Prati, D. (2001). Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology*, 82(2), 319–327. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0319:IAACII\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0319:IAACII]2.0.CO;2)
- Szechyńska-Hebda, M., Lewandowska, M., & Karpiński, S. (2017). Electrical signaling, photosynthesis and systemic acquired acclimation. *Frontiers in Physiology*, 8(SEP), 1–14. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00684>
- Torices, R., Gómez, J. M., & Pannell, J. R. (2018). Kin discrimination allows plants to modify investment towards pollinator attraction. *Nature Communications*, 9(1).
<https://doi.org/10.1038/s41467-018-04378-3>
- Vicherová, E., Glinwood, R., Hájek, T., Šmilauer, P., & Ninkovic, V. (2020). Bryophytes can recognize their neighbours through volatile organic compounds. In *Scientific Reports* (Vol. 10, Issue 1). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64108-y>
- Vives-Peris, V., de Ollas, C., Gómez-Cadenas, A., & Pérez-Clemente, R. M. (2020). Root exudates: from plant to rhizosphere and beyond. *Plant Cell Reports*, 39(1), 3–17.
<https://doi.org/10.1007/s00299-019-02447-5>
- Volkov, A. G., & Shtessel, Y. B. (2017). Electrotonic signal transduction between Aloe vera plants using underground pathways in soil: Experimental and analytical study. *AIMS Biophysics*, 4(4), 576–595. <https://doi.org/10.3934/biophy.2017.4.576>
- Volkov, A. G., Toole, S., & WaMaina, M. (2019). Electrical signal transmission in the plant-wide web. *Bioelectrochemistry*, 129, 70–78.
<https://doi.org/10.1016/j.bioelechem.2019.05.003>

- Wang, N. Q., Kong, C. H., Wang, P., & Meiners, S. J. (2020). Root exudate signals in plant–plant interactions. In *Plant Cell and Environment*. Blackwell Publishing Ltd.
<https://doi.org/10.1111/pce.13892>
- West, S. A., Griffin, A. S., & Gardner, A. (2007). Social semantics: Altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(2), 415–432. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01258.x>
- Weston, L. A., & Duke, S. O. (2003). Weed and crop allelopathy. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 22(3–4), 367–389. <https://doi.org/10.1080/713610861>
- Yang, X. F., & Kong, C. H. (2017). Interference of allelopathic rice with paddy weeds at the root level. *Plant Biology*, 19(4), 584–591. <https://doi.org/10.1111/plb.12557>
- Zawadzki, T., Davies, E., Dziubinska, H., & Trebacz, K. (1991). Characteristics of action potentials in *Helianthus annuus*. *Physiologia Plantarum*, 83(4), 601–604.
<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1991.tb02475.x>
- Zweifel, R., & Zeugin, F. (2008). Ultrasonic acoustic emissions in drought-stressed trees - More than signals from cavitation? *New Phytologist*, 179(4), 1070–1079.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02521.x>