

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Veronika Horčíčková

Význam kořenových exudátů v interakcích rostlin a půdy
Importance of root exudates in plant-soil interactions

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. Zuzana Münzbergová, 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 dne 6.5.2021

.....

Poděkování:

Tímto bych ráda poděkovala své školitelce prof. RNDr. Zuzaně Münzbergové, Ph.D. za trpělivost, cenné rady a komentáře k práci a svojí rodině za velkou podporu.

Abstrakt

Kořeny rostlin jsou v neustálém kontaktu s půdními mikroorganismy, houbami, setkávají se s půdními živočichy a kořeny ostatních rostlin. Všechny složky půdní bioty spolu komunikují, ze strany rostlin se často jedná o chemickou komunikaci prostřednictvím kořenových exudátů, chemických látek, které rostliny uvolňují do půdy. Kořenovou exudací ovlivňují rostliny i abiotickou složku půdy, což jim pomáhá v získávání živin. Produkce kořenových exudátů má význam v lákání symbiontů a prospěšných organismů a naopak v odpuzování či hubení patogenů a parazitů. Díky kořenovým exudátům dokážou rostliny rozpoznávat sousední rostliny, potlačovat růst kompetitorů, nebo se vyhnout kompetici s příbuznými rostlinami, parazitické rostliny využívají kořenové exudáty jako signály k nalezení hostitele. Působením kořenových exudátů si rostliny vytváří vlastní společenstvo mikroorganismů a hub v rhizosféře, upravují dostupnost živin a tím aktivně mění životní podmínky v půdě. Práce se zaměřuje na rostlinné interakce zprostředkované kořenovými exudáty a zmiňuje způsoby, jimiž lze kořenovou exudaci studovat. Navazující diplomová práce bude pojednávat o vlivu kořenových exudátů invazních rostlin na původní rostlinné společenstvo.

Klíčová slova: kořenové exudáty, alelopatie, zpětná vazba mezi rostlinou a půdou, mutualismus, obrana rostlin, získávání živin

Abstract

Plant roots are in constant contact with soil microorganisms and fungi, and they come in contact with soil fauna and the roots of other plants. All components of the soil biota communicate with each other. When it comes to plants it is often a chemical communication through root exudates, chemicals that plants release into the soil. Through root exudation, plants also affect the abiotic component of the soil, which helps them to obtain nutrients. The production of root exudates is important in attracting symbionts and beneficial organisms and, conversely, in repelling or killing pathogens and parasites. Thanks to root exudates, plants can recognize neighbouring plants, suppress the growth of competitors, or avoid competition with kin, and parasitic plants use root exudates as signals to find its host. By the action of root exudates, plants create their own community of microorganisms and fungi in the rhizosphere, adjust the availability of nutrients and thus actively change living conditions in the soil. This bachelor thesis focuses on plant interactions through root exudates and mentions the ways in which root exudation can be studied. The following diploma thesis will discuss the influence of root exudates of invasive plants on the native plant community.

Keywords: root exudates, allelopathy, plant-soil feedback, mutualism, plant defence, nutrient acquisition

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Interakce mezi rostlinami.....	1
2.1 Rozpoznání susedů.....	2
2.2 Alelopatie.....	3
2.3 Autotoxicita.....	5
2.4 Interakce s parazitickými rostlinami.....	5
2.5 Indukovaná obrana.....	6
3. Interakce rostlin s houbami.....	6
3.1 Mykorhizní symbiózy.....	7
3.1.1 Arbuskulární mykorhiza.....	7
3.1.2 Ektomykorhiza.....	8
3.2 Interakce s patogenními houbami.....	9
4. Interakce rostlin s půdními mikroorganismy.....	9
4.1 Zpětná vazba mezi rostlinou a půdou.....	10
4.2 Symbióza s rhizobii.....	10
4.3 Interakce s PGPR.....	10
4.4 Interakce s patogeny.....	11
5. Interakce rostlin s hlísticemi.....	11
5.1 Obrana rostlin proti parazitickým hlísticím.....	12
5.2 Mutualistické interakce rostlin a hlístic.....	13
5.2.1 Nepřímá obrana pomocí entomopatogenních hlístic.....	13
5.2.2 Role hlístic v nodulaci u bobovitých rostlin.....	14
6. Význam kořenových exudátů pro příjem živin rostlinou.....	15
6.1 Příjem fosforu.....	15
6.2 Příjem železa.....	15
6.3 Změny pH vyvolané kořenovými exudáty.....	16
7. Metody studia kořenových exudátů v rostlinných interakcích.....	16
7.1 Sběr exudátů.....	16
7.2 Studium vlivu kořenových exudátů.....	16
7.3 Studium exudace pod vlivem interakcí s okolím.....	17
8. Navazující diplomová práce.....	17
9. Závěr.....	18
10. Literatura.....	19

1. Úvod

V rhizosféře dochází k celé řadě interakcí mezi kořeny rostlin a půdními organismy. Kořeny rostlin se neustále setkávají a komunikují s mikroorganismy, půdními živočichy, houbami a kořeny sousedních rostlin. Vzhledem k povaze půdního prostředí zatím zůstává mnoho z těchto interakcí neznámých, stále více se ovšem odkrývá význam chemické komunikace rostlin s okolím prostřednictvím širokého spektra chemických látek uvolňovaných do půdy – kořenových exudátů (Bais et al. 2004; 2006).

Kořenová exudace je velmi významným metabolickým dějem v kořenech rostlin, skrze nějž do půdy přechází až 21% fotosynteticky fixovaného uhlíku (Walker et al. 2003). Kořenové exudáty se tradičně dělí na nízkomolekulární a vysokomolekulární chemické látky. Nízkomolekulární složky kořenových exudátů tvoří ionty, voda, primární metabolity, jako jsou cukry, aminokyseliny, organické kyseliny a široká škála sekundárních metabolitů, mezi něž patří například fenolické sloučeniny nebo těkavé organické látky. Vysokomolekulární kořenové exudáty jsou zastoupeny proteiny a především slizem (polysacharidy) (Bais et al. 2006; Rasmann et al. 2012). Kořenová špička také uvolňuje samostatně fungující „hraniční“ buňky (*border cells*), které fyzicky chrání kořen a samy produkují různé chemické sloučeniny (např. antibiotika) (Hawes et al. 2000). Hlavním předmětem této práce jsou primární a sekundární metabolity v kořenových exudátech. Význam rostlinného slizu a hraničních buněk v rostlinných interakcích v této práci dále nerozvádím.

Cílem práce je přiblížit význam kořenových exudátů jako prostředků, pomocí nichž rostliny aktivně upravují okolní půdu a komunikují se sousedními rostlinami a půdními organismy. V práci jsou shrnuty rostlinné interakce v půdním prostředí, ve kterých hrají roli kořenové exudáty, část je věnována i metodice studia exudátů. V navazující diplomové práci se budu zabývat vlivem kořenových exudátů invazních rostlin na původní rostlinné společenstvo.

2. Interakce mezi rostlinami

Kořenové systémy různých rostlin se v půdě neustále setkávají a komunikují spolu prostřednictvím signálních látek uvolňovaných do půdy ve formě kořenových exudátů (Walker et al. 2003). Zásadní složkou této komunikace je rozpoznávání sousedních rostlin a následná adekvátní reakce. Díky signálním látkám v kořenových exudátech dokáže rostlina určit, zda je sousední rostlina blíže příbuzná či nikoliv a podle toho optimalizovat kompetici a investici do růstu, či rozmnožování, vyhnout se alelopatickým rostlinám, nebo naopak zahájit produkci alelochemikálií (Wang et al. 2020). Parazitické rostliny pak pomocí kořenových exudátů dokážou najít svého hostitele (Estabrook a Yoder 1998). Významná je také schopnost některých rostlin „odposlouchávat“ chemické signály rostlin vystavených stresu (například útoku herbivora) a připravovat se na něj (Bais et al. 2006).

2.1 Rozpoznání sousedů

Schopnost rozeznávat kořeny sousedních rostlin byla poprvé pozorována u amerického pouštního keře *Ambrosia dumosa*, jehož kořeny reagovaly zastavením růstu při setkání s kořeny stejného druhu (Mahall a Callaway 1991). Později byla u několika rostlin včetně hrachu a jahodníku zjištěna odlišná reakce na vlastní a cizí kořeny, nicméně ve všech případech byl nutný fyzický kontakt mezi kořeny (Biedrzycki et al. 2010). Nedávné studie ukázaly, že některé rostliny nepotřebují přímý kontakt kořenů a dokážou využívat jako signální látky kořenové exudáty svých sousedů a rozdílně reagovat v závislosti na identitě sousedních rostlin (Biedrzycki et al. 2010; Semchenko et al. 2014; Yamawo et al. 2017).

V experimentech s pěstováním *Arabidopsis thaliana* v kapalném médiu byla sledována plastická reakce kořenového systému na kořenové exudáty různých sousedů. Reakce se lišila v závislosti na tom, jednalo-li se o kořenové exudáty sourozenců (semenáčků ze semen jedné matečné rostliny), či geneticky nepříbuzných rostlin. Rostliny pěstované v médiu s kořenovými exudáty nepříbuzných rostlin tvořily více postranních kořenů, než rostliny v médiu s exudáty sourozenců, rostliny vystavené pouze vlastním exudátům tvořily laterální kořeny nejméně, naopak docházelo k největšímu prodlužování hlavního kořene (Biedrzycki et al. 2010). Změny v morfologii kořene v reakci na kořenové exudáty sousedů byly pozorovány také u metlice trsnaté (*Deschampsia caespitosa*) pěstované v podmínkách blízkých se přirozeně se vyskytujícím v přírodě. Přidání kořenových exudátů nepříbuzných jedinců ze stejné populace mělo za následek větší rozrůstání kořenů, exudáty sourozenců měly na růst kořenového systému naopak tlumivý vliv. Rozpoznání příbuzných a nepříbuzných jedinců v okolí tak pravděpodobně umožňuje rostlinám lépe dosáhnout omezených zdrojů v kompetici s nepříbuznými rostlinami a zároveň snížit kompetici se svými příbuznými (Semchenko et al. 2014). Také u klonálně se rozmnožující rostliny *Kalanchoe daigremontiana* se prokázalo rozpoznávání sousedů pomocí kořenových exudátů. V *split-root* experimentu (kořenový systém rozdělený na dvě poloviny, které se vzájemně nedotýkají) alokovaly rostliny více kořenů do poloviny ošetřené kořenovými exudáty nepříbuzných rostlin oproti polovině zalévané pouze destilovanou vodou, tento efekt ale nebyl pozorován při použití exudátů stejného klonu. Přestavba kořenového systému tak i zde odráží zvýšení schopnosti kompetice s nepříbuznými rostlinami a vyhnutí se kompetici s vlastními klony (Yamawo et al. 2017).

Vliv na funkci kořenových exudátů jako signálních látek pro rozpoznání sousedů má nejspíš i adaptace. V pokusu s metlicí trsnatou byl větší růst kořenů vyvolán pouze exudáty nepříbuzných rostlin ze stejné populace, nikoliv nepříbuzných rostlin ze vzdálené populace (Semchenko et al. 2014).

Podle různých sousedních rostlin se mění nejen morfologie kořene, ale i samotná kořenová exudace, jak bylo sledováno ve studii s *A. thaliana*. Autoři studovali proteiny a sekundární metabolity sekretované kořeny v prvních dnech setkání rostlin *A. thaliana* se stejným a odlišným ekotypem

tohoto druhu a kokoškou *Capsella rubella*. V závislosti na míře příbuznosti sousední rostliny se lišilo množství i složení sekretovaných proteinů, kořenové exudáty navíc obsahovaly jiné proteiny a sekundární metabolity, než které se vyskytovaly při pěstování jednotlivých rostlin samostatně. Kořenové exudáty zde nutně nemusí být jediným mechanismem k rozpoznání sousedů (tím může být například i dotek kořenů), nicméně je velmi důležitá jejich úloha ve více zacílené reakci podle konkrétního souseda (Badri et al. 2012).

Komunikace pomocí kořenových exudátů mezi sousedními rostlinami stejného druhu má svůj podíl také na synchronizaci kvetení. Indukce kvetení působením kořenových exudátů byla ukázána u brukve *Brassica rapa*, u které vyvolává kvetení dlouhá fotoperioda. Kořenové exudáty rostlin pěstovaných při dlouhé fotoperiodě indukovaly kvetení u rostlin pěstovaných při krátké fotoperiodě (Falik et al. 2014).

2.2 Alelopatie

Alelopatie označuje interakce mezi rostlinami, při nichž rostliny uvolňují do svého okolí chemické látky s toxickým, v některých případech ale i prospěšným účinkem na jiné rostliny (Rice 1984). Alelochemikálie mohou být obsaženy v různých částech rostlin a mohou být uvolňovány pasivně vyluhováním, nebo dekompozicí, ale i aktivně kořenovou exudací či volatilizací (Bertin et al. 2003).

Zdali bude mít daná alelochemikálie pozitivní, či negativní vliv na růst ostatních rostlin často závisí na její koncentraci (Rice 1984). Pozitivní efekt kořenových exudátů jednoho druhu rostliny na jiný byl zjištěn u česneku (*Allium sativum*), jehož kořenové exudáty při nízkých koncentracích podporují růst nadzemních i podzemních částí, množství chlorofylu a aktivitu antioxidantních enzymů u paprik (*Capsicum annuum*), vysoké koncentrace ovšem tyto fyziologické projevy inhibují (Ding et al. 2016).

Známá je alelopatie ořešáku černého (*Juglans nigra*), který produkuje juglon. Tento chinon se do půdy dostává nejen opadem, ale i aktivně kořenovou exudací (Jose a Gillespie 1998) a inhibuje fotosyntézu a buněčné dýchání u mnoha druhů bylin i dřevin (Bertin et al. 2003).

Významná je alelopatie mnoha rostlin čeledi *Poaceae*, najdeme ji u kulturních plodin i volně rostoucích rostlin. Alelopatické sekundární metabolity v kořenových exudátech této čeledi jsou zastoupeny fenolickými kyselinami, benzoxazinoidy, chinony a alkaloidy (Sanchez--Moreiras et al. 2003). Benzoxazinoidy (2,4-dihydroxy-7-methoxy-2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-on (DIMBOA) a 2,4-dihydroxy-2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-on (DIBOA)) a fenolické kyseliny (k. vanilová a k. ferulová) byly nalezeny v kořenových exudátech pýru plazivého (*Agropyron repens*) (Friebe et al. 1995). Alelochemikálie z těchto dvou skupin nalezneme také u pšenice seté (*Triticum aestivum*), jejíž alelopatický potenciál se ale liší mezi jednotlivými kultivary. Mezi alelochemikálie z kořenových exudátů pšenice patří fenolické kyseliny k. p-kumarová, k. ferulová, k. syringová, k. vanilová a k. hydroxybenzoová a benzoxazinoid DIMBOA (Wu et al. 2000). Kořenové exudáty čiroku (*Sorghum*), obsahují sorgoleon, chinon inhibující růst okolních rostlin, například durmanu (*Datura*

stramonium) nebo laskavce (*Amaranthus retroflexus*) (Einhellig a Souza 1992). V kořenových exudátech ječmene (*Hordeum vulgare*) jsou přítomny alkaloidy hordenin a gramin, které potlačují růst plevelů sverepu (*Bromus diandrus*) a jílku (*Lolium rigidum*) (Bouhaouel et al. 2015).

Alelopatickou reakci mohou vyvolávat signální látky z kořenových exudátů okolních rostlin. Signální látky (-)-loliolid a kyselina jasmonová z kořenových exudátů mnoha druhů plevelů indukovaly zvýšení produkce DIMBOA u pšenice (Kong et al. 2018). Také u alelopatické odrůdy rýže (*Oriza sativa*) bylo pozorováno zvýšení množství alelochemikálií v kořenových exudátech vlivem kořenových exudátů jejich plevelů (Yang a Kong 2017).

Kořenové exudáty s alelopatickým působením mohou také vystupovat jako významný faktor rostlinných invazí. Některé alelopatické rostliny netvoří ve svém původním areálu dominantu, v novém prostředí se ale stávají invazními druhy. Jejich exudáty představují pro původní rostliny v invadovaném území nové zbraně (*novel weapons*), na které se zatím nestihly adaptovat (Callaway a Ridenour 2004). Příkladem mohou být dva druhy chrp *Centaurea maculosa* a *Centaurea diffusa*, druhy původní v Evropě a v Asii, nyní invazní v Severní Americe. Při pokusech s pěstováním chrpy *C. maculosa* s původním severoamerickým druhem kostřavy *Festuca idahoensis* potlačovala chrpa růst kostřavy. Po smíchání půdy s aktivním uhlím, které na sebe váže organické sloučeniny, chrpa stále dominovala, nicméně rostlinám kostřavy se dařilo lépe než v prvním případě (Ridenour a Callaway 2001). V podobném pokusu byla chrpa *C. diffusa* pěstována s několika druhy trav z oblasti Kavkazu a Severní Ameriky. Ve všech případech převažovala *C. diffusa*, nicméně trávy z Kavkazu, kde je *C. diffusa* původním druhem, prospívaly lépe než severoamerické trávy. Přidání aktivního uhlí mělo za následek zlepšení růstu severoamerických druhů, kavkazským druhům se ale dařilo hůře. To ukazuje, že pro rostliny z původního areálu chrpy *C. diffusa* nepředstavují její alelopatické kořenové exudáty tak velkou překážku jako pro druhy z invadovaného území. Zároveň je ale patrné, že zde kromě alelopatie má význam i kompetice o živiny, které na sebe aktivní uhlí také adsorbují (Callaway a Aschehoug 2000).

Alelopatické látky z kořenových exudátů nemají vliv pouze na okolní rostliny, ale jejich účinek se může promítat i do dalších trofických úrovní. Rostliny ječmene ošetřené kořenovými exudáty pýru plazivého, nebo jednou ze složek jeho exudátů, karbolinem, byly méně často vyhledávány mšicí *Rhopalosiphum padi*. Ječmen pravděpodobně v reakci na vystavení alelopatickým kořenovým exudátům pýru produkuje vlastní obranné látky, nebo u něj alelochemikálie pýru vyvolávají jiné fyziologické změny, díky nimž není pro mšice nadále atraktivní jako zdroj potravy (Glinwood et al. 2003).

2.3 Autotoxicita

Specifickým typem alelopatie je autotoxicita, vnitrodruhová interakce, kdy rostlina potlačuje klíčení a růst semenáčků stejného druhu (Putnam 1985). Autotoxicita je známa u mnoha druhů rostlin včetně zemědělských plodin a ovocných stromů (Singh et al. 1999). Autotoxické látky uvolňované do půdy jsou společně s vyčerpáním živin a nahromaděním specifických patogenů faktory vyvolávajícími takzvanou únavu půdy (*soil sickness*), jev, při kterém dochází ke snižování výnosů plodin při dlouhodobém pěstování jednoho druhu bez střídání plodin. Únava půdy je tak typickým příkladem negativní zpětné vazby mezi rostlinou a půdou (Huang et al. 2013).

Autotoxický účinek na růst semenáčků vykazují kořenové exudáty chřestu lékařského (*Asparagus officinalis*) (Young 1984), některých rostlin z čeledi tykvovitě (*Cucurbitaceae*) (Yu et al. 2000) a bobovité (*Fabaceae*) (Asaduzzaman a Asao 2012), jahodníku velkoplodého (*Fragaria ananassa*) (Kitazawa et al. 2005) nebo kolokázie jedlé (*Colocasia esculenta*) (Asao et al. 2003).

Autotoxické působení bylo v současné době prokázáno u fenolických i alifatických organických kyselin obsažených v kořenových exudátech některých rostlin. Ze všech látek identifikovaných v kořenových exudátech jahodníku velkoplodého a kolokázie jedlé měla nejvýraznější tlumivý vliv na růst kyselina benzoová (Asao et al. 2003; Kitazawa et al. 2005). Kyselina skořicová inhibovala příjem iontů u semenáčků okurky seté (*Cucumis sativus*) (Yu a Matsui 1997).

Někteří autoři ovšem naznačují, že výsledky studií autotoxicity mohou být do značné míry ovlivněny zjednodušenými podmínkami v experimentech a vysokými koncentracemi kořenových exudátů, které by se v půdě běžně nevyskytovaly, a uvádějí, že vliv autotoxických kořenových exudátů na únavu půdy nemusí být přímý, ale může fungovat nepřímo skrze změny ve složení společenstva půdních mikroorganismů (Li et al. 2014; Ye et al. 2004). Fenolické kyseliny představují zdroj uhlíku pro půdní bakterie a houby, a podléhají proto rychlé dekompozici. Kyselina benzoová a kyselina p-kumarová z kořenových exudátů podzemnice olejné (*Arachis hypogaea*) způsobovaly pokles výskytu rhizobakterií podporujících růst rostlin a mykorhizních hub, na druhou stranu zvyšovaly výskyt patogenních hub *Fusarium oxysporum* a *Bionectria ochroleuca* (Li et al. 2014). Zároveň bylo dokázáno, že náchylnost rostlin okurky seté k nákaze houbou *F. oxysporum* může zvyšovat kyselina skořicová obsažená v jejích kořenových exudátech (Ye et al. 2004).

2.4 Interakce s parazitickými rostlinami

Nastartování životního cyklu některých parazitických rostlin přímo závisí na přítomnosti kořenových exudátů jejich hostitelů. Obligátně parazitické rostliny rodu *Striga*, *Alectra* a *Orobanche* z čeledi *Orobanchaceae* napadají kořeny rostlin. Signálem nutným ke klíčení jejich semen jsou strigolaktony, látky obsažené v kořenových exudátech hostitelských rostlin, čímž si parazitická rostlina zajišťuje, že vyrostе v blízké přítomnosti svého hostitele (Estabrook a Yoder 1998).

Zemědělsky významná plodina širok dvoubarevný (*Sorghum bicolor*) je hostitelskou rostlinou pro parazitické rostliny *Striga asiatica* a *Striga hermonthica*. Jeho kořenové exudáty obsahují sorgolakton, který stimuluje klíčení semen těchto strig i dalších parazitických druhů *Striga gesnerioides*, *Orobancha aegyptiaca* a *Alectra vogelii* (Hauck et al. 1992). Strigolaktony jetele lučního (*Trifolium pratense*) alectrol a orobanchol stimuluje klíčení semen zárazy menší (*Orobancha minor*) (Yokota et al. 1998).

Hostitelské rostliny exudují strigolaktony za účelem vytvoření mykorhizní symbiózy s arbuskulárně mykorhizními houbami a parazitické rostliny této exudace využívají (Akiyama a Hayashi 2006) (více v kapitole 3.1.1 Arbuskulární mykorhiza). Množství strigolaktonů uvolňovaných do půdy se zvyšuje, trpí-li rostlina nedostatkem fosforu a má tedy větší potřebu najít mykorhizního symbionta (Yoneyama et al. 2007). Parazitické rostliny jsou častěji zastoupené v půdách chudých na fosfor, což pravděpodobně vysvětluje, proč jim slouží jako signální látky právě strigolaktony (Akiyama a Hayashi 2006).

Kořenová exudace může být ovšem i účinným obranným mechanismem proti parazitickým rostlinám. Některé odrůdy slunečnice (*Helianthus annuus*) vylučují do půdy kumariny (scopoletin, scopolin, ayapin), které zastavují další vývoj klíčících semen zárazy *Orobancha cernua* (Serghini et al. 2001).

2.5 Indukovaná obrana

Kořenové exudáty rostlin napadených herbivory mohou indukovat obranné reakce u sousedních rostlin. Bob obecný (*Vicia faba*) napadený mšicí *Acyrtosiphon pisum* produkuje do okolního vzduchu těkavé látky, které lákají parazitické vosičky *Aphidius ervi*. Nenapadené rostliny pěstované ve sdíleném květináči s napadenými rostlinami s umožněným kontaktem mezi kořeny se stávaly pro tyto vosičky atraktivními, tento jev však nebyl pozorován, pokud byly rostliny umístěné v samostatných květináčích. Zvýšení atraktivity nenapadených rostlin vyvolávalo i po sobě jdoucí pěstování napadených a nenapadených rostlin v živném roztoku, což potvrzuje, že v tuto indukovanou obrannou reakci způsobují kořenové exudáty. Indukce obrany u okolních rostlin má význam jak pro napadenou rostlinu, tak i pro rostliny v okolí, které jsou ohroženy stejným herbivorem, neboť dochází k zesílení signálu pro predátora a zvyšuje se šance úspěšného nalezení rostlin predátorem (Guerrieri et al. 2002).

3. Interakce rostlin s houbami

Kořenové exudáty rostlin obsahují látky stimulující růst hub nebo sloužící jako zdroj uhlíku i antifungální složky, které rostliny používají ke své obraně (Baetz 2016; Broeckling et al. 2008). Interakce mezi rostlinami a houbami regulované kořenovými exudáty mají ohromný význam, patří

sem především různé typy mykorhizních symbióz, ale i vztahy s patogeny (Nelson 1990; Smith a Read 2008).

Složení společenstva půdních hub závisí na konkrétní rostlině, je aktivně formováno skrze kořenové exudáty. V pokusech s modelovými organismy *Arabidopsis thaliana* a *Medicago truncatula* bylo zjištěno, že při pěstování rostlin v jimi ovlivněné půdě si rostlina dokáže lépe udržovat vlastní společenstvo půdních hub, podobná biomasa hub je udržována i bez přítomnosti původní rostliny po ošetření půdy jejími kořenovými exudáty. Pokud je půda ošetřena kořenovými exudáty jiné rostliny, biomasa hub se sníží, zvýší se ale diverzita fylotypů. Struktura houbového společenstva tedy výrazně odráží působení kořenových exudátů konkrétní rostliny (Broeckling et al. 2008).

Působením kořenových exudátů na půdní společenstva se projevují efekty diverzity společenstva rostlin. Vyšší diverzita rostlin vede k převaze hub oproti bakteriím v půdě, tento efekt vyvolává především větší množství kořenových exudátů, v menší míře také větší heterogenita zdrojů uhlíku, které kořenové exudáty představují pro půdní mikroorganismy a houby (Eisenhauer et al. 2017).

3.1 Mykorhizní symbiózy

Mykorhiza, obvykle mutualistický vztah mezi rostlinou a houbou, se vyskytuje v mnoha různých formách (Smith a Read 2008). Role kořenových exudátů v jednotlivých typech mykorhizních symbióz není dopodrobna prozkoumána, znám je jejich význam v signalizaci během formování arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy (Buee et al. 2000; Fries 1987).

3.1.1 Arbuskulární mykorhiza

Arbuskulární mykorhiza (AM) je nejrozšířenějším typem mykorhizní symbiózy, vyskytuje se u většiny terestrických rostlin. Jejich obligátními symbionty jsou houby z oddělení Glomeromycota. Ačkoliv spory těchto hub mohou klíčit i v nepřítomnosti hostitelské rostliny, růst hyf v tomto případě brzo ustává. Kořenové exudáty mají při vzniku AM zásadní funkci jako signální molekuly, bez nichž by kolonizace kořene arbuskulárně mykorhizní houbou nebyla možná (Smith a Read 2008). Rostliny schopné tvořit AM exudují do okolní půdy signální látky, které indukují větvení hyf arbuskulárních mykorhizních hub (branching factors). Exudace těchto látek je pravděpodobně společná pro všechny rostliny tvořící AM, kořenové exudáty nemykorhizních rostlin a rostlin tvořících jiné typy mykorhizy toto větvení hyf AM hub nezpůsobují (Buee et al. 2000; Giovannetti et al. 1994).

Schopnost indukovat větvení hyf arbuskulárních mykorhizních hub byla prokázána u strigolaktonů, chemických látek rostlinného původu ze skupiny seskviterpenů (Akiyama et al. 2005). Tyto kořenové exudáty se vyskytují u mnoha druhů rostlin, patří mezi ně například jetel luční (*Trifolium pratense*) štírovník *Lotus japonicus*, zemědělské plodiny čirok (*Sorghum*), proso seté (*Panicum miliaceum*), kukuřice (*Zea mays*), bavlník (*Gossypium*) nebo okrasná rostlina *Menispermum dauricum* (Bouwmeester et al. 2003). V kořenových exudátech štírovníku byl identifikován strigolakton

5-deoxy-strigol, větvení hyf kromě něj indukují také sorgolacton z kořenových exudátů čiroku a strigol vyskytující se u *Menispermum dauricum* (Akiyama et al. 2005). U jetele lučního měl obdobný pozitivní vliv na větvení hyf orobanchol, taktéž patřící mezi strigolaktony (Yoneyama et al. 2007).

Arbuskulárně mykorhizní rostliny prostřednictvím svého houbového symbionta lépe získávají fosfor a další minerální látky (Smith a Read 2008). Množství fosforu, které má rostlina k dispozici, významně ovlivňuje produkci signálních látek pro AM houby v kořenových exudátech, a tím i míru kolonizace kořenů AM houbami. Zvýšená kolonizace kořenů AM houbou *Gigaspora margarita* byla pozorována u P-deficientních rostlin cibule (*Allium cepa*) (Tawaraya et al. 1998). U jetele lučního vyvolával nedostatek fosforu zvýšení exudace orobancholu, při dostatku fosforu exudace naopak klesala. Zde se ovšem přidává další vysvětlení snížené produkce orobancholu, není-li rostlina limitována fosforem. Orobanchol současně funguje jako látka stimulující klíčení semen zárazy menší (*Orobanche minor*), holoparazitické rostliny, pro kterou je jetel luční hostitelem (Yoneyama et al. 2007).

3.1.2 Ektomykorhiza

Většina rostlin tvořících ektomykorhizní symbiózu (EM) jsou dřeviny, zvláště významná je přítomnost této symbiózy u čeledi borovicovité (*Pinaceae*) a bukovité (*Fagaceae*), které dominují v lesích severní polokoule (Smith a Read 2008). Podobně jako u arbuskulárně mykorhizních rostlin i zde mají při vzniku EM nezastupitelnou úlohu kořenové exudáty jako látky vyvolávající klíčení a růst ektomykorhizních hub (Fries et al. 1985; Fries 1987).

Klíčení spor mnoha druhů ektomykorhizních hub z oddělení Basidiomycota je závislé na blízké přítomnosti kořenů stromů, se kterými vstupují do EM, pravděpodobně se jedná o adaptaci k jejich symbiotickému způsobu života (Fries 1987). Kořenové exudáty borovice lesní (*Pinus sylvestris*) a smrku ztepilého (*Picea abies*) indukují klíčení spor u klouzků *Suillus granulatus* a *Suillus luteus*. Z kořenových exudátů borovice lesní byla izolována kyselina abietová, její pozitivní vliv na klíčení spor však u jiných EM hub nebyl pozorován, jedná se tedy nejspíše o druhově specifickou interakci (Fries 1990). Stimulace klíčení spor kořenovými exudáty byla prokázána také u břízy pýřité (*Betula pubescens*) a EM houby *Hebeloma crustuliniforme* (Ali a Jackson 1988).

Také růst EM hub je ovlivněn kořenovými exudáty, významná je zde především jejich lipidová složka. Pozitivní vliv na růst mycelia EM hub *Laccaria amethystina* a *Laccaria bicolor* vykazovaly lipidy obsažené v kořenových exudátech borovice lesní (*Pinus sylvestris*), která s těmito druhy vytváří mykorhizní symbiózu, oproti tomu u druhu *Leccinum aurantiacum*, mykorhizního symbionta topolu osiky (*Populus tremula*), se tento efekt neprojevoval. Účinek kořenových exudátů je zde pravděpodobně selektivní na druhy vstupující do symbiotického vztahu s borovicí (Fries et al. 1985). Horan a Chilvers (1990) pozorovali růst hyf EM hub *Paxillus involutus* a *Pisolithus tinctorius* skrz

membránu ke kořenům eukalyptu (*Eucalyptus globulus ssp. bicostata*) a navrhli, že látky obsažené v kořenových exudátech mohou zapříčiňovat chemotropismus hyf EM hub směrem ke kořeni. Z kořenových exudátů eukalyptu byl izolován rutin, flavonoid stimující růst hyf EM hub rodu *Pisolithus* (Lagrange et al. 2001).

3.2 Interakce s patogenními houbami

Mezi houbami a oomycety najdeme řadu významných patogenů rostlin. Mnohé patogenní houby využívají kořenové exudáty pro nalezení hostitele. Propagule hub rodu *Fusarium* a oomycet *Pythium* jsou aktivovány aminokyselinami a sacharidy z kořenových exudátů jejich hostitelů, aminokyseliny aktivují také propagule patogenních hub *Verticillium dahliae* a *Macrophomina phaseolina* a oomycet rodu *Phytophthora* (Nelson 1990). Sacharidy a aminokyseliny slouží houbám jako živiny, další složky kořenových exudátů představují specifické signály konkrétních hostitelů. Příkladem může být patogen *Fusarium solani* napadající bobovité rostliny, jehož spory jsou stimulovány flavonoidy (naringenin, genistein a další), které rostliny produkují k vytvoření symbiózy s rhizobii. Zajímavá je stimulace klíčení pisatinem z kořenových exudátů hrachu, který je znám svými antifungálními účinky (Ruan et al. 1995).

Antifungální účinek vykazuje také kyselina rozmarýnová vyskytující se u rostlin čeledi *Lamiaceae*. Studie na bazalce pravé (*Ocimum basilicum*) potvrdila její účinek na řadu patogenních hub, např. *Aspergillus niger* nebo oomycety *Pythium ultimum*. Exudaci kyseliny rozmarýnové kořeny vyvolala obrana rostliny proti patogenům, za normálních podmínek se tato látka v kořenových exudátech bazalky nevyskytuje (Bais et al. 2002). Přímá obrana pomocí kořenových exudátů byla pozorována u ječmene (*Hordeum vulgare*), který v odpovědi na infekci houbovým patogenem *Fusarium graminearum* syntetizuje a vylučuje fenolické kyseliny (k. *t*-skořicovou, k. *p*-kumarovou, k. vanilovou, k. syringovou a k. ferulovou) (Lanoue et al. 2010). Kyselina *p*-kumarová z kořenových exudátů rýže (*Oryza sativa*) inhibuje klíčení a sporulaci také u příbuzného druhu *Fusarium oxysporum*, který způsobuje fusariové vadnutí. Tento účinek má potenciální využití v zemědělství při meziřádkovém pěstování rýže s plodinami, které ohrožuje nákaza houbou *F. oxysporum*, například s vodními melouny (*Citrullus lanatus*), jejichž kořenové exudáty (především aminokyselina alanin) naopak růst tohoto patogenu podporují. Kořenové exudáty s antifungálním působením zde představují náhradu k pesticidům (Hao et al. 2010).

4. Interakce rostlin s půdními mikroorganismy

Pro půdní mikroorganismy jsou kořenové exudáty významným zdrojem živin. Mikroorganismy jsou ke kořenům rostlin přitahovány a množství mikroorganismů v rhizosféře je tak o několik řádů vyšší než ve volné půdě. Organické látky jsou mikroorganismy velmi rychle rozkládány a spotřebovávány, u nízkomolekulárních ve vodě rozpustných exudátů se může jednat pouze o několik hodin. Kromě

významného zdroje živin fungují kořenové exudáty jako signální látky, pomocí nichž se uskutečňuje komunikace mezi rostlinou a bakteriemi, které kolonizují její kořeny (Bais et al. 2006; Kuzyakov 2002).

4.1 Zpětná vazba mezi rostlinou a půdou

Působením kořenových exudátů proměňují rostliny společenstvo mikroorganismů v rhizosféře a tyto změny dále ovlivňují následující generace rostlin. Skrze vliv na mikrobiální společenstva u kořenů rostlin se kořenové exudáty podílejí na zpětné vazbě mezi rostlinou a půdou. Efekty kořenových exudátů ve zpětnovazebných interakcích rostlin a mikrobiálního společenstva byly pozorovány například u kukuřice (*Zea mays*). Benzoxazonoidy z kořenových exudátů kukuřice vyvolávaly změny ve složení společenstva mikroorganismů, které se promítaly ve sníženém růstu a zvýšených obranných reakcích proti herbivorům v další generaci rostlin (Hu et al. 2018).

4.2 Symbióza s rhizobii

Dobře známou mutualistickou symbiózou je vztah mezi bobovitými rostlinami a rhizobii. Tyto bakterie v kořenových hlízkách fixují vzdušný dusík a získávají od rostlin asimiláty. Kořenové hlízký jsou specializovaným orgánem bobovitých rostlin, který vzniká na základě chemické komunikace mezi rostlinou a bakterií. Jedněmi z prvních signálů jsou specifické flavonoidy v kořenových exudátech (Bais et al. 2008).

Flavonoidy indukují transkripci nod genů rhizobií vedoucí k syntéze Nod faktorů, které u bobovitých rostlin vyvolávají tvorbu infekčních vláken a umožňují vstup rhizobií do hostitelské buňky (Liu a Murray 2016).

Symbióza mezi bobovitými rostlinami a rhizobii je druhově specifická, liší se tedy i konkrétní flavonoidy, které zprostředkovávají vytvoření této vazby (Liu a Murray 2016). Medicarpin, formononetin a methoxychalkon z kořenových exudátů tolice vojtěšky (*Medicago sativa*) indukují transkripci nod genů u *Rhizobium meliloti* (Dakora et al. 1993). Genistein, eriodictyol a naringenin z kořenových exudátů fazolu obecného (*Phaseolus vulgaris*) indukují transkripci nod genů jeho specifického symbionta *Rhizobium leguminosarum* bv. *phaseoli*, inhibují ji ale u jiných druhů rhizobií (např. genistein inhibuje transkripci nod genů u *R. leguminosarum* bvs *viceae* a *trifolii*) (Hungria et al. 1991).

4.3 Interakce s PGPR

Významnou složkou bakteriálních společenstev v rhizosféře jsou rhizobakterie podporující růst rostlin (*plant growth promoting rhizobacteria*, PGPR). PGPR mají pozitivní vliv na růst rostlin, zvyšují toleranci rostlin k abiotickým stresům a chrání je proti patogenům (Yuan et al. 2018). Kořenové

exudáty rostlin (především sacharidy a aminokyseliny) fungují pro PGPR jako chemoatraktanty (Huang et al. 2014).

Na modelovém organismu *A. thaliana* bylo dokázáno, že PGPR mohou zprostředkovávat imunitu rostlin proti patogenům a že rostliny pomocí svých exudátů tyto prospěšné bakterie přitahují. Při napadení listů patogenem *Pseudomonas syringae* pv *tomato* exuduje *Arabidopsis* kyselinu jablěčnou, signál pro půdní bakterie *Bacillus subtilis*, které následně kolonizují povrch kořene a dokážou spustit indukovanou systémovou rezistenci v nadzemních částech rostliny (Rudrappa et al. 2008). Dalším příkladem je atrakce PGPR u okurky seté (*Cucumis sativus*). Kořeny okurky napadené patogenem *F. oxysporum* zvyšují sekreci tryptofanu, díky čemuž povrch kořene kolonizují bakterie *Bacillus amyloliquefaciens*, které rostlině pomáhají potlačovat patogeny (Liu et al. 2017).

4.4 Interakce s patogeny

Mnohé ze sekundárních metabolitů rostlin se uplatňují v chemické obraně rostlin proti patogenním mikroorganismům (Dixon 2001). Sloučeniny s antimikrobiálním působením (indoly, benzoxazinoidy, terpenoidy, flavonoidy a isoflavonoidy) jsou zastoupeny v kořenových exudátech některých kulturních plodin, jako je rýže (*Oriza sativa*), sója (*Glycine max*) a kukuřice (*Zea mays*), a modelových organismů *Arabidopsis* a *Medicago truncatula*. (Bais et al. 2006). Antimikrobiální účinky má také kyselina rozmarýnová z kořenových exudátů bazalky (*Ocimum basilicum*), která kromě patogenních hub potlačuje také některé bakterie, mezi nimiž je významná bakterie *Pseudomonas aeruginosa*, oportunní patogen vyskytující se přirozeně v půdě schopný infikovat rostliny i vyvolat onemocnění u člověka (Bais et al. 2002).

Významnou, nicméně velmi málo probádanou součástí obrany rostlin proti patogenům se ukazují být chemické látky produkované rostlinami, které napodobují signální látky bakterií. Bakterie spolu komunikují prostřednictvím takzvaného *quorum sensing*, produkce a přijímání signálních molekul, na základě nichž rozpoznávají hustotu osídlení v jejich okolí a mění podle toho své chování (synchronizují se s okolními bakteriemi), což je mimo jiné důležité pro úspěšnou infekci hostitele (Bauer a Mathesius 2004). Některé rostliny, například hrách (*Pisum sativum*), čičorka pestrá (*Coronilla varia*), *Medicago truncatula*, sója (*Glycine max*), rajče (*Solanum lycopersicum*) nebo rýže (*Oryza sativa*) dokážou exudovat látky, které interagují s receptory bakterií a inhibují nebo jinak ovlivňují reakce bakterií založené na *quorum sensing*. Nápodoba bakteriálních signálů pravděpodobně přispívá k ochraně rostlin proti nákaze patogeny (Teplitski et al. 2000).

5. Interakce rostlin s hlídicemi

Hlístice jsou nejhojnější skupinou živočichů v půdě. Kvůli malým rozměrům (obvykle pod 1 mm délky) tvoří velkou složku půdní biomasy (Bernard 1992), nicméně jejich interakce s rostlinami jsou

významné. Potravní strategie půdních hlístic jsou rozmanité, najdeme tu predátory, herbivory a fytoparazity, mykofágy nebo druhy požírající mikroorganismy (Yeates et al. 1993).

Mezi interakce hlístic s rostlinami, ve kterých se uplatňují kořenové exudáty, patří obrana proti parazitickým druhům, ale i mutualistické interakce, jako je nepřímá obrana proti herbivornímu hmyzu nebo role v nodulaci u bobovitých rostlin. Nepřímo využívají organického uhlíku z kořenových exudátů hlístice živící se na mikroorganismech v rhizosféře, čímž zároveň přispívají k dostupnosti živin pro rostliny (Bais et al. 2006).

K vyhledávání kořenů rostlin v půdě používají hlístice sledování koncentračního gradientu chemických látek (chemoorientaci). Jako atraktant funguje oxid uhličitý, dále aminokyseliny, cukry a další metabolity. Látky obsažené v kořenových exudátech však poskytují hlísticím řadu dalších informací, některé je odpuzují, jiné indukují jejich líhnutí, nebo u nich spouští behaviorální změny (Curtis 2008).

5.1 Obrana rostlin proti parazitickým hlísticím

Hlístice parazitující na kořenech jsou častými obligátními parazity rostlin, vyskytují se u bylin i dřevin a způsobují značné ztráty při pěstování zemědělských plodin (například u brambor, rýže nebo kukuřice). Kořenové exudáty hrají roli v obraně proti přisedlým endoparazitickým hlísticím, mezi něž patří i významní škůdci rodu *Heterodera*, *Globodera* a *Meloidogyne*. Poskytují ochranu před infekcí kořene pohyblivými larvami druhého stadia (J2). Jejich působením jsou larvy odpuzovány, nebo hynou (Barcala et al. 2016; Zhao et al. 2000).

Často studovaným druhem parazitické hlístice je háďátko *Meloidogyne incognita*. Nematocidní účinek proti tomuto druhu vykazuje kyselina laurová obsažená v kořenových exudátech hvězdnicovité rostliny zlateně věncové (*Chrysanthemum coronarium*). Ve velkých koncentracích kyselina laurová tyto hlístice odpuzuje, v nízkých koncentracích je naopak přitahuje a usmrcuje. Jejího účinku by bylo do budoucna možno využít k ochraně zemědělských plodin, jak bylo ukázáno při pokusech s meziřádkovým pěstováním rajčat (*Solanum lycopersicum*), pro které je *M. incognita* významným škůdcem (Dong et al. 2014). Jinou obrannou strategií proti *M. incognita* je utlumení jejich aktivity pomocí exudátů, čehož využívají některé bobovité rostliny a kukuřice. K infekci hlísticemi dochází nejčastěji v prodlužovací zóně kořene, utlumení pohybu hlístic tak poskytne rostlině čas, aby se nejzranitelnější část kořene mohla růstem dostat z jejich dosahu (Zhao et al. 2000).

Možnou reakcí rostlin v obraně proti hlísticím se ukazuje být také zvýšení množství nebo změna složení kořenových exudátů. Přítomnost fytofágních hlístic u kořenů jitrocele kopinatého (*Plantago lanceolata*) vedla k nárůstu množství iridoidních glykosidů aucubinu a catalpolu v kořenových exudátech, sekundárních metabolitů s obrannou funkcí. Podobně infekce kořene jetele plazivého (*Trifolium repens*) parazitickou hlísticí *Heterodera trifolii* vyvolala zvýšení množství organických látek produkovaných rostlinou v rhizosféře. V tomto případě ovšem není zřejmé, zda za těmito efekty

skutečně stojí obrana rostlin proti parazitickým hlísticím, nebo jestli se jedná pouze o únik těchto látek související s poraněním rostliny herbivorií (Wurst et al. 2010; Yeates 1999).

5.2 Mutualistické interakce rostlin a hlístic

Mezi rostlinami a hlísticemi existují i pozitivní interakce. Hlístice mohou rostlinám pomáhat jako biologická kontrola škůdců nebo vektory symbiotických bakterií. Rostliny do svého okolí lákají prospěšné hlístice obvykle prostřednictvím těkavých látek uvolňovaných kořeny (Horiuchi et al. 2005; Rasmann et al. 2005).

5.2.1 Nepřímá obrana pomocí entomopatogenních hlístic

Rostliny pro svoji obranu využívají mnoho různých strategií, účinnou obranu představuje mutualismus s predátory svých škůdců. V půdním prostředí je tento vztah dobře prozkoumán u entomopatogenních hlístic (*entomopathogenic nematodes*, EPN), pro které kořenové exudáty napadené rostliny slouží jako signál k nalezení hostitele (Rasmann a Turlings 2016).

Nepřímá obrana pomocí EPN byla poprvé pozorována u zeravu západního (*Thuja occidentalis*). Larvy nosatcovitého brouka *Otiorhynchus sulcatus* žijící se na kořenech zeravu jsou kořisti entomopatogenních hlístic *Heterorhabditis megidis*. Poškození kořenů zeravu larvami *O. sulcatus* indukuje vylučování kořenových exudátů, které do jejich blízkosti přitahují *H. megidis*. V současné době není známa chemická povaha těchto látek, pravděpodobně ale vstupují do půdního roztoku a hlístice je dokážou rozpoznat na delší vzdálenosti od rostliny (v řádu cm) (Van Tol et al. 2001). Tato nepřímá obrana je známa také u některých odrůd kukuřice (*Zea mays*). Při napadení kořenů larvami brouka *Diabrotica virgifera virgifera* vylučuje kukuřice do půdy (E)- β -karyofylen, seskviterpen, který láká hlístice *H. megidis*. Schopnost uvolňovat (E)- β -karyofylen najdeme u evropských odrůd kukuřice a u divokého předka kukuřice, trávy teosinte (*Zea mays* ssp. *parviglumis*), severoamerické odrůdy ale tuto schopnost ztratily (Rasmann et al. 2005).

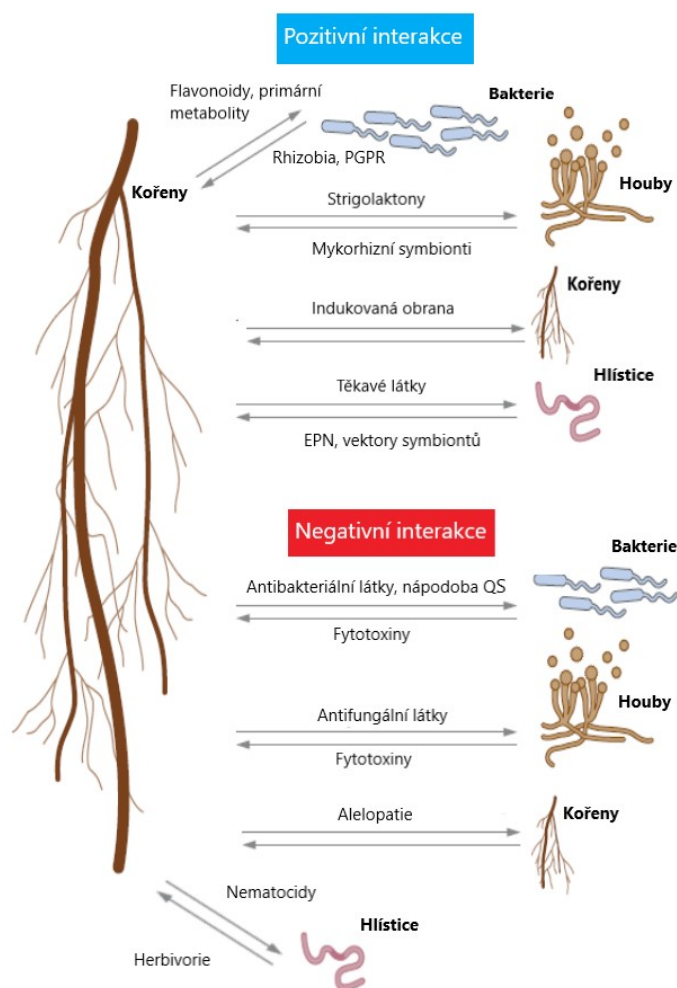
Kořenové exudáty mohou v obraně rostlin zaujímat více různých funkcí a uplatňovat se tak v přímém i nepřímém typu obrany. V pokusech s kořenovými exudáty hrachu (*Pisum sativum*) byl při vysokých koncentracích exudátů zjištěn utlumující účinek nejen na parazitické hlístice, ale i na entomopatogenní hlístice. Při nízkých koncentracích, které se předpokládají při běžných podmínkách v půdě, byla ale naopak aktivita entomopatogenních hlístic zvýšena. Ukazuje se tak, že rostlina se tímto způsobem nejen přímo chrání před útokem parazitických hlístic, ale zároveň nepřímo zvyšuje účinnost obrany proti larvám herbivorního hmyzu (Hiltpold et al. 2015).

EPN se po celém světě používají jako biologická kontrola hmyzích herbivorů při pěstování zemědělských plodin (Subramanian a Muthulakshmi 2016). V současné době se v zemědělství začíná využívat kořenových exudátů rostlin schopných tyto hlístice lákat. Například u severoamerických odrůd kukuřice se podařilo znovuobnovit syntézu (E)- β -karyofylenu pomocí transformace genu pro

(E)- β -karyofylen syntázu z oregána (*Origanum vulgare*) (Degenhardt et al. 2009). Zajímavou se jeví také možnost využití kořenových exudátů jako média pro skladování a převoz komerčně prodávaných entomopatogenních hlístic. Hlístice uchovávané v médiu s kořenovými exudáty hrachu si po zotavení z klidového stavu vyvolaného těmito exudáty lépe udržovaly tukové rezervy, byly pohyblivější a měly lepší schopnost infikovat hostitele, než hlístice uchovávané ve vodě (Hiltpold et al. 2015).

5.2.2 Role hlístic v nodulaci u bobovitých rostlin

Hlístice mají svůj význam také ve zprostředkovávání mutualistického vztahu bobovitých rostlin s rhizobii. Isoflavony, chemické látky v kořenových exudátech bobovitých rostlin, které umožňují přilákání rhizobií a počátek nodulace, mají dosah pouze několik milimetrů. Kořeny tedy uvolňují ještě těžké látky s větším dosahem fungující jako atraktanty pro volně žijící hlístice. Ty rostlinám poslouží jako vektory bakterií, které přepravují na svém povrchu nebo v trávicí soustavě. Tento případ tritrofitické interakce byl popsán u hádátka *Caenorhabditis elegans*. Bobovitá rostlina *Medicago truncatula* uvolňuje dimethyl sulfid, atraktant pro hádátka, díky nimž se k rostlině dostanou rhizobia *Sinorhizobium meliloti* (Horiuchi et al. 2005).



Obr. 1: Interakce mezi rostlinami a půdou zprostředkované kořenovými exudáty
(upraveno podle Bais et al. 2006)

6. Význam kořenových exudátů pro příjem živin rostlinou

Kořenovou exudací rostliny neovlivňují pouze půdní biotu, ale mají vliv i na abiotické podmínky v rhizosféře. Pro příjem živin rostlinou jsou významné změny pH, které rostlinám pomáhají lépe získávat fosfor a některé kovy (Gardner et al. 1983; Hoffland et al. 1989; Romheld 1987). Speciální strategii k získávání železa a dalších kovů nezávislou na pH najdeme u trav (Romheld 1987).

6.1 Příjem fosforu

Fosfor je pro rostliny využitelný ve formě anorganického fosfátu (P_i) z půdního roztoku. Většina fosforu je v půdě ovšem vázaná v organických sloučeninách, nebo vysrážená jako fosfáty železa, hliníku a vápníku (Randall et al. 2001). Některé rostliny, například lupina bílá (*Lupinus albus*) nebo brukev řepka (*Brassica napus*) zvyšují rozpustnost fosfátů okyselením rhizosféry pomocí organických kyselin z kořenových exudátů (k. citronová, k. jablečná) (Gardner et al. 1983; Hoffland et al. 1989). U lupiny je exudace organických kyselin zvýšena díky tvorbě proteroidních kořenů. Proteroidní kořeny, významná adaptace rostlin pro získávání živin, jsou typické pro čeleď *Proteaceae*, ale vyskytují se i u dalších čeledí, které obvykle netvoří mykorhizní symbiózy. Tento speciální typ kořenů exuduje do rhizosféry velké kvantity organických kyselin, fenolických sloučenin a také kyselé fosfatázy, ektoenzymu, díky němuž dokážou rostliny využít i fosfor z organických sloučenin (Neumann a Martinoia 2002). Sekreci ektoenzymů najdeme i u dalších rostlin, tropické trávy *Brachiaria decumbens*, nebo rajčete (*Solanum lycopersicum*), které uvolňují fosfor z organické látky kyseliny fytové pomocí enzymu fytázy (Li et al. 1997).

6.2 Příjem železa

Železo je pro rostliny esenciálním mikroprvkem, v půdě je však často vázané v nerozpustných sloučeninách a tudíž je pro rostliny obtížně dostupné. Některé dvouděložné rostliny produkují v kořenových exudátech dihydroxyfenoly sloužící jako chelatační činidla, která na sebe vážou Fe^{III} z půdních částic. Reduktázy na plazmatické membráně následně převádějí Fe^{III} na Fe^{II} , které je přijímáno rostlinou. Kořeny těchto rostlin zároveň vylučují do okolní půdy H^+ , díky čemuž se snižuje pH, což je zásadní pro funkci reductáz i chelatačních činidel. Okyselení půdy vylučováním H^+ může být ale nedostatečné při vysoké pufrací kapacitě půdy, která je typická pro vápenaté (alkalické) půdy s vysokým obsahem HCO_3^- . Specifickou strategii pro získávání železa nacházíme u trav (*Poaceae*). Kořeny trav exudují fyto siderofory, neproteinogenní aminokyseliny schopné vázat Fe^{III} z málo rozpustných anorganických sloučenin. Fe^{III} – fyto siderofory jsou následně opět přijímány rostlinou. Získávání železa pomocí exudace fyto sideroforů je nezávislé na pH, což má pro trávy ekologický význam při růstu na vápenatých půdách (Romheld 1987). Pomocí fyto sideroforů nezískávají trávy pouze kationty železa, ale i dalších kovů – mědi, manganu a zinku (Treeby et al. 1989).

6.3 Změny pH vyvolané kořenovými exudáty

Dostupnost živin pro rostlinu je výrazně ovlivněna hodnotou pH v rhizosféře. Kvůli zachování elektroneutrarity, která může být narušena vyšším příjmem aniontů oproti kationtům, nebo naopak, vylučují kořeny rostlin ionty H^+ , OH^- a HCO_3^- , což má vliv na změny pH v jejich okolí. Vylučování H^+ má pozitivní vliv na dostupnost živin v zásaditých půdách, vylučování HCO_3^- a OH^- zase zvyšuje dostupnost živin v kyselých půdách (Dakora a Phillips 2002).

Ke zlepšení příjmu živin dokážou rostliny pH půdy i aktivně měnit. Bobovité rostliny tvořící symbiózu s N_2 -fixujícími bakteriemi mají větší potřebu P, Mo a Fe, okyselují tedy půdu vylučováním H^+ , což jim pomáhá tyto živiny lépe získávat (Raven et al. 1990). Zajímavou výjimkou mezi bobovitými rostlinami je rooibos (*Aspalanthus linearis*), africký keř adaptovaný na růst ve velmi kyselé půdě (pH 3 - 5,3). Rooibos naopak ke zlepšení získávání živin pH v rhizosféře aktivně zvyšuje exudací OH^- a HCO_3^- (Muofhe a Dakora 2000).

7. Metody studia kořenových exudátů v rostlinných interakcích

7.1 Sběr exudátů

Běžnou metodou sběru kořenových exudátů je zalévání pěstebních nádob definovaným objemem vody a sběr vody, která proteče skrz půdu (Semchenko et al. 2014; Yamawo et al. 2017), případně se jako roztok s exudáty používá přímo voda, ve které byla rostlina pěstována po určenou dobu (Liu et al. 2017). Další variantou ke sběru exudátů je použití filtrů s aktivním uhlím, které adsorbují organické látky (Asao et al. 2003; Kitazawa et al. 2005).

Jako velmi účinná se jeví možnost vycytávat exudáty metodou *trapping system*, kdy půdní roztok protéká skrz kolonu naplněnou pryskyřicí (Amberlite XAD-4), na níž se adsorbují hydrofobní složky kořenových exudátů (např. fenolické kyseliny, flavonoidy, terpenoidy, alkaloidy a další), zatímco voda a živiny proudí zpět k rostlinám. Tímto způsobem je možné získávat dostatečné množství biologicky aktivních složek exudátů, které rostliny obvykle produkují ve velmi nízkých koncentracích, bez nutnosti pěstování velkého množství rostlin a dlouhé doby sběru (Tang a Young 1982).

Bez nutnosti sběru exudátů a bez kontaktu kořenů funguje metoda přímé aplikace exudátů na principu propojení dvou květníků trubicí tak, že se voda s exudáty jedné rostliny dostává ke kořenům druhé rostliny (Young 1984).

7.2 Studium vlivu kořenových exudátů

Vliv kořenových exudátů na růst rostlin lze sledovat ošetřením půdy, v níž je pěstována sledovaná rostlina (Yang a Kong 2017). Exudáty lze aplikovat na celý kořenový systém, nebo jen lokálně, kdy se zálivka s exudáty dostává pouze k polovině kořenů a druhá polovina je zalévána destilovanou

vodou. V této metodě ovšem nejsou poloviny kořenového systému fyzicky odděleny (Semchenko et al. 2014).

Další z možností, jak sledovat účinek kořenových exudátů na jiné rostliny, je pěstování rostlin v nádobě rozdělené bariérou s různou propustností, od zcela otevřené, přes různě jemné nylonové filtry (první brání kontaktu kořenů, druhý brání i průchodu hyf mykorhizních hub), až po kompletní oddělení plastovou vložkou. Vhodným postupem je následné ověření působení exudátů samostatně ošetřením půdy k vyloučení vlivu mikroorganismů, které se mohou přes filtry dostávat (Kong et al. 2018).

Vliv exudátů na klíčení semen se provádí na filtračním papíře na Petriho miskách (Yokota et al. 1998). Na Petriho miskách se také pozoruje indukce větvení hyf hub, roztok exudátů se vstříkne do jamek v gelu a sleduje se reakce hyf v různých vzdálenostech (Buee et al. 2000).

K hodnocení vlivu kořenových exudátů v rostlinných interakcích se používá také půda smíchaná s aktivním uhlím, které na sebe váže organické látky. Tímto způsobem lze například sledovat vliv alelopatických látek exudovaných rostlinami na růst okolních rostlin (Ridenour a Callaway 2001).

7.3 Studium exudace pod vlivem interakcí s okolím

Studium vlivu jiných organismů na kořenovou exudaci rostliny lze pozorovat například ve *split-root* experimentech, kdy je kořenový systém rozdělen na dvě vzájemně se nedotýkající poloviny, jedna polovina kořenového systému je inokulována daným organismem (houbou, bakterií) a z druhé poloviny se sbírají exudáty (Liu et al. 2017). Výhodou této metody je, že nedochází ke kontaminaci metabolity produkovanými jiným organismem než sledovanou rostlinou.

8. Navazující diplomová práce

V navazující diplomové práci bude mým cílem sledovat vliv kořenových exudátů invazních rostlin na původní rostlinné společenstvo. Kořenová exudace je zásadním prostředkem v komunikaci rostlin s okolím, spektrum kořenových exudátů je však u jednotlivých rostlin široké a jejich složení je druhově velmi specifické.

Mezi interakcemi rostlin se sousedními rostlinami je velmi významná alelopatie. Někteří autoři se přiklání k myšlence, že by produkce alelopatických kořenových exudátů mohla být jedním z faktorů rostlinné invaze. U některých druhů invazních rostlin známe exudované chemické látky s alelopatickým působením, u většiny invazních rostlin je však složení kořenových exudátů neznámé, nebo neznáme jejich funkci. Význam kořenových exudátů v rostlinné invazi nemusí spočívat pouze v přímém účinku na původní rostliny, exudáty mohou například ovlivňovat půdní biotu, což se může promítnout ve změnách v rostlinném společenstvu.

V práci budu hledat odpovědi na následující otázky:

- Mají kořenové exudáty invazních rostlin vliv na společenstvo původních druhů rostlin, se kterým se setkávají?
- Je v interakcích mezi invazními rostlinami a druhy původního společenstva nutný fyzický kontakt kořenů?
- Je vliv kořenových exudátů invazních rostlin na původní společenstvo přímý, nebo působí invazní rostliny na ostatní druhy ve společenstvu skrze vliv na půdní houby a mikroorganismy?
- Je působení kořenových exudátů v popsané interakci podobné u různých druhů invazních rostlin, nebo je druhově specifické?

V experimentu budou použity vybrané invazní rostliny, u nichž jsou známy profily kořenových exudátů, a pozorován bude jejich vliv na ruderalní společenstvo, v němž se tyto invazní druhy v přírodě vyskytují. Experiment bude probíhat formou pěstování invazní rostliny a původního společenstva v nádobě s bariérami s různou propustností za účelem filtrování vlivu fyzického kontaktu kořenů, houbových hyf a mikroorganismů. V poslední fázi pokusu bude nádoba oddělena zcela nepropustnou přepážkou a část s ruderalním společenstvem bude ošetřena kořenovými exudáty invazní rostliny. Tímto způsobem bude možné určit, zda mají exudáty invazních rostlin vliv na původní druhy a zda je tento vliv přímý, nebo nepřímý.

U rostlin ruderalního společenstva budu pozorovat klíčivost semen, přežívání semenáčků a přežívání a biomasy dospělých rostlin. To mi umožní sledovat vlivy kořenových exudátů invazních rostlin na jednotlivá životní stadia původních druhů.

9. Závěr

Chemická komunikace je v půdním prostředí velmi častým jevem (Obr. 1). Kořeny rostlin prostřednictvím exudátů velmi významně ovlivňují své nejbližší okolí (rhizosféru), protože většina chemických látek produkovaných kořeny má dosah pouze v řádu několika milimetrů, výjimku tvoří například některé těkavé látky (Horiuchi et al. 2005).

Studium kořenových exudátů odkrývá jeden ze způsobů, jak rostlina aktivně mění vlastní půdu a ukazuje význam kořenových exudátů ve zpětnovazebných interakcích rostlin a půdy. Roli kořenových exudátů nacházíme v obraně rostlin před patogeny, atrakci symbiotických organismů, či úpravě chemismu půdy. Kořenové exudáty okolních rostlin pak slouží rostlinám jako důležité zdroje informací o jejich okolí, díky nimž se mu dokážou lépe přizpůsobovat.

Využití kořenových exudátů jako signálních látek přináší rostlinám výhody i nevýhody, protože půdní společenstva jsou velmi komplexní a uvolňovaná látka se dostává ke všem organismům v rhizosféře. Signál tak kupříkladu dokáže rozeznat nejen symbiont, ale i patogen či parazit, jako je tomu v případě flavonoidů v interakcích s bakteriálními symbionty a houbovými patogeny, nebo strigolaktonů v interakcích s arbuskulárně mykorrhizními houbami a parazitickými rostlinami.

Výzkum kořenových exudátů se velmi často provádí na zemědělských plodinách. Znalosti kořenové exudace kulturních plodin má význam zejména do budoucnosti jako možná náhrada pesticidů pomocí vhodného kombinování plodin při mezipřádkovém pěstování, využití atrakce přirozených predátorů škůdců, nebo ošetření půdy látkami z kořenových exudátů s obrannou funkcí. Dalším využitím poznatků o kořenové exudaci může být předcházení únavě půdy. Význam studia kořenových exudátů dále spočívá v lepším porozumění úspěchu invazních rostlin a plevelů, ke kterému mohou přispívat alelopatické látky vylučované do okolní půdy potlačující růst původních druhů či zemědělských plodin.

Půdní společenstva jsou velmi provázané, proto přináší studium půdních interakcí celou řadu výzev. Mnoho experimentů sledujících interakce, v nichž se uplatňují kořenové exudáty, probíhá ve velmi zjednodušených laboratorních podmínkách, jako je pěstování rostlin v živném roztoku nebo umělé přidávání chemických látek dříve zjištěných v exudátech zkoumané rostliny. Výsledky tak mohou být výrazně odlišné od způsobu, jakým by daná interakce probíhala v přírodě, kde jsou kupříkladu exudáty produkovány jen některými částmi kořene a jejich rozložení v půdě je tak více ostrůvkovité, nebo dochází ke zpracování exudovaných látek mikroorganismy. V poslední době se ale začínají používat postupy, které se více přibližují přírodním podmínkám a dovolují nám tak lépe porozumět interakcím v rhizosféře.

10. Literatura

- AKIYAMA, K. a HAYASHI H. (2006) Strigolactones: Chemical signals for fungal symbionts and parasitic weeds in plant roots. *Annals of Botany*, **97**(6), 925–931.
- AKIYAMA, K., MATSUZAKI K. I. a HAYASHI H. (2005) Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, **435**, 824–827.
- ALI, N. A. a JACKSON R. M. (1988) Effects of plant roots and their exudates on germination of spores of ectomycorrhizal fungi. *Transactions of the British Mycological Society*, **91**(2), 253–260.
- ASADUZZAMAN, M. a ASAO, T. (2012) Autotoxicity in beans and their allelochemicals. *Scientia Horticulturae*, **134**, 26–31.
- ASAO, T., HASEGAWA K., SUEDA, Y., TOMITA, K., TANIGUCHI, K., HOSOKI, T., PRAMANIK, M H. R. a MATSUI, Y. (2003) Autotoxicity of root exudates from taro. *Scientia Horticulturae*, **97**(3–4), 389–396.

- BADRI, D. V., DE-LA-PEÑA, C., LEI, Z., MANTER, D. K., CHAPARRO, J. M., GUIMARÃES, R. L., SUMNER, L. W. a VIVANCO, J. M. (2012) Root secreted metabolites and proteins are involved in the early events of plant-plant recognition prior to competition. *PLOS ONE*, **7**(10), e46640.
- BAETZ, U.(2016) Root exudates as integral part of belowground plant defence. In: VOS, C., KAZAN, K. (eds.) *Belowground Defence Strategies in Plants*. Signaling and Communication in Plants, pp. 221-251, Springer, Cham.
- BAIS, Harsh P., Corey D. BROECKLING a Jorge M. VIVANCO (2008) Root exudates modulate plant—microbe interactions in the rhizosphere. In: KARLOVSKY P. (ed.) *Secondary Metabolites in Soil Ecology*. Soil Biology, vol. 14, pp. 241-252, Springer, Berlin, Heidelberg.
- BAIS, H. P., WEIR, T. L., PERRY, L. G., GILROY, S. a VIVANCO, J. M. (2006) The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review of Plant Biology*, **57**(1), 233-266.
- BAIS, H. P., PARK, S. W., WEIR, T. L., CALLAWAY, R. M. a VIVANCO, J. M. (2004) How plants communicate using the underground information superhighway. *Trends in Plant Science*, **9**(1), 26-32,
- BAIS, H. P., WALKER, T. S., SCHWEIZER, H. P. a VIVANCO, J. M. (2002) Root specific elicitation and antimicrobial activity of rosmarinic acid in hairy root cultures of *Ocimum basilicum*. *Plant Physiology and Biochemistry* . **40**(11), 983–995.
- BARCALA, M., CABRERA, J., FENOLL, C. a ESCOBAR, C. (2016) Belowground defence strategies against sedentary nematodes. In: VOS C., KAZAN K. (eds.) *Belowground Defence Strategies in Plants*. Signaling and Communication in Plants. pp. 221-251, Springer, Cham.
- BAUER, W. D. a MATHESIUS, U. (2004) Plant responses to bacterial quorum sensing signals. *Current Opinion in Plant Biology*, **7**(4), 429-433.
- BERNARD, E. C. (1992) Soil nematode biodiversity. *Biology and Fertility of Soils*, **14**(2), 99–103.
- BERTIN, C., YANG, X. a WESTON, L. A. (2003) The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant and Soil*, **256**, 67–83.
- BIEDRZYCKI, M. L., JILANY, T. A., DUDLEY, S. A. a BAIS, H. P. (2010) Root exudates mediate kin recognition in plants. *Communicative & Integrative Biology* . **3**(1), 28–35.
- BOUHAOUËL, I., GFELLER, A., FAUCONNIER, M. L., REZGUI, S., SLIM AMARA, H. a DU JARDIN, P. (2015) Allelopathic and autotoxicity effects of barley (*Hordeum vulgare* L. ssp. *vulgare*) root exudates. *BioControl*, **60**(3), 425–436.
- BOUWMEESTER, H. J., MATUSOVA, R., ZHONGKUI, S. a BEALE, M. H. (2003) Secondary metabolite signalling in host-parasitic plant interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, **6**(4), 358-364.
- BROECKLING, C. D., BROZ, A. K., BERGELSON, J., MANTER, D. K. a VIVANCO, J. M. (2008) Root exudates regulate soil fungal community composition and diversity. *Applied and Environmental Microbiology*, **74**(3), 738–744.

- BUEE, M., ROSSIGNOL, M., JAUNEAU, A., RANJEVA, R. a BÉCARD, G. (2000) The pre-symbiotic growth of arbuscular mycorrhizal fungi is induced by a branching factor partially purified from plant root exudates. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **13**(6), 693–698.
- CALLAWAY, R. M. a ASCHEHOUG, E. T. (2000) Invasive plants versus their new and old neighbors: A mechanism for exotic invasion. *Science*, **290**(5491), 521–523.
- CALLAWAY, R. M. a RIDENOUR, W. M. (2004) Novel Weapons: Invasive Success and the Evolution of Increased Competitive Ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**(8), 436–443.
- CURTIS, R. H.C. (2008) Plant-nematode interactions: Environmental signals detected by the nematode's chemosensory organs control changes in the surface cuticle and behaviour. *Parasite*, **15**(3), 310–316.
- DAKORA, F. D., JOSEPH, C. M. a PHILLIPS, D. A. (1993) Alfalfa (*Medicago sativa* L.) root exudates contain isoflavonoids in the presence of *Rhizobium meliloti*. *Plant Physiology*, **101**(3), 819–824.
- DAKORA, F. D. a PHILLIPS, D. A. (2002) Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments. *Plant and Soil*, **245**, 35–47.
- DEGENHARDT, J., HILTPOLD, I., KÖLLNER, T. G., FREY, M., GIERL, A., GERSHENZON, J., HIBBARD, B. E., ELLERSIECK, M. R. a TURLINGS, T. C. J. (2009) Restoring a maize root signal that attracts insect-killing nematodes to control a major pest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**(32), 13213–13218.
- DING, H., CHENG, Z., LIU, M., HAYAT, S. a FENG, H. (2016) Garlic exerts allelopathic effects on pepper physiology in a hydroponic co-culture system. *Biology Open*, **5**(5), 631–637.
- DIXON, R. A. (2001) Natural products and plant disease resistance. *Nature*, **411**, 843–847.
- DONG, L., LI, X., HUANG, L., GAO, Y., ZHONG, L., ZHENG, Y. a ZUO, Y. (2014) Lauric acid in crown daisy root exudate potently regulates root-knot nematode chemotaxis and disrupts Mi-flp-18 expression to block infection. *Journal of Experimental Botany*, **65**(1), 131–141.
- EINHELLIG, F. A. a SOUZA, I. F. (1992) Phytotoxicity of sorgoleone found in grain Sorghum root exudates. *Journal of Chemical Ecology*, **18**(1), 1–11.
- EISENHAUER, N., LANOUE, A., STRECKER, T., SCHEU, S., STEINAUER, K., THAKUR, M. P. a MOMMER, L. (2017) Root biomass and exudates link plant diversity with soil bacterial and fungal biomass. *Scientific Reports*, **7**, 44641.
- ESTABROOK, E. M. a YODER, J. I. (1998) Plant-plant communications: Rhizosphere signaling between parasitic angiosperms and their hosts. *Plant Physiology*, **116**(1), 1–7.
- FALIK, O., HOFFMANN, I. a NOVOPLANSKY, A. (2014) Say it with flowers: Flowering acceleration by root communication. *Plant Signaling and Behavior* . **9**(4), e28258.
- FRIEBE, A., SCHULZ, M., KÜCK, P. a SCHNABL, H. (1995) Phytotoxins from shoot extracts and root exudates of *Agropyron repens* seedlings. *Phytochemistry*, **38**(5), 1157–1159.

FRIES, N. (1987) The Third Benefactors' Lecture. Ecological and evolutionary aspects of spore germination in the higher basidiomycetes. *Transactions - British Mycological Society*, **88**(1), 1–7.

FRIES, N., BARDET, M. a SERCK-HANSEN, K. (1985) Growth of ectomycorrhizal fungi stimulated by lipids from a pine root exudate. *Plant and Soil*, **86**(2), 287–290.

FRIES, N. (1990) The influence of tree roots on spore germination of ectomycorrhizal fungi. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **28**(1–4), 139–144.

GARDNER, W. K., BARBER, D. A. a PARBERY, D. G. (1983) The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. - III. The probable mechanism by which phosphorus movement in the soil/root interface is enhanced. *Plant and Soil*, **70**(1), 107–124.

GIOVANNETTI, M., SBRANA, C. a LOGI, C. (1994) Early processes involved in host recognition by arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, **127**(4), 703–709.

GLINWOOD, R., PETTERSSON, J., AHMED, E., NINKOVIC, V., BIRKETT, M. a PICKETT, J. (2003) Change in acceptability of barley plants to aphids after exposure to allelochemicals from couch-grass (*Elytrigia repens*). *Journal of Chemical Ecology*, **29**(2), 261–274.

GUERRIERI, E., POPPY, G. M., POWELL, W., RAO, R. a PENNACCHIO, F. (2002) Plant-to-plant communication mediating in-flight orientation of *Aphidius ervi*. *Journal of Chemical Ecology*, **28**(9), 1703–1715.

HAO, W., REN, L., RAN, W. a SHEN, Q. R. (2010) Allelopathic effects of root exudates from watermelon and rice plants on *Fusarium oxysporum* f.sp. *niveum*. *Plant and Soil*, **336**(1), 485–497.

HAUCK, C., MÜLLER, S. a SCHILDKNECHT, H. (1992) A germination stimulant for parasitic flowering plants from *Sorghum bicolor*, a genuine host plant. *Journal of Plant Physiology* . **139**(4), 474–478.

HAWES, M. C., GUNAWARDENA, U., MIYASAKA, S. a ZHAO, X. (2000) The role of root border cells in plant defense. *Trends in Plant Science*, **5**(3), 128–133.

HILTPOLD, I., JAFFUEL, G. a TURLINGS, T. C. J. (2015) The dual effects of root-cap exudates on nematodes: from quiescence in plant-parasitic nematodes to frenzy in entomopathogenic nematodes. *Journal of Experimental Botany*, **66**(2), 603–611.

HOFFLAND, E., FINDENEGG, G. R. a NELEMANS, J. A. (1989) Solubilization of rock phosphate by rape - II. Local root exudation of organic acids as a response to P-starvation. *Plant and Soil*, **113**(2), 161–165.

HORAN, D. P. a CHILVERS, G. A., 1990. Chemotropism – the key to ectomycorrhizal formation? *New Phytologist*, **116**(2), 297–301.

HORIUCHI, J. I., PRITHIVIRAJ, B., BAIS, H. P., KIMBALL, B. A. a VIVANCO, J. M. (2005) Soil nematodes mediate positive interactions between legume plants and rhizobium bacteria. *Planta*, **222**(5), 848–857.

HU, L., ROBERT, Ch. A. M., CADOT, S., ZHANG, X., YE, M., LI, B., MANZO, D., CHERVET, N., STEINGER, T., VAN DER HEIJDEN, M. G. A., SCHLAEPI, K. a ERB, M. (2018) Root exudate metabolites drive plant-soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota. *Nature Communications*, **9**(1), 2738.

HUANG, L. F., SONG, L. X., XIA, X. J., MAO, W. H., SHI, K., ZHOU, Y. H. a YU, J. Q. (2013) Plant-soil feedbacks and soil sickness: From mechanisms to application in agriculture. *Journal of Chemical Ecology*, **39**(2), 232–242.

HUANG, X. F., CHAPARRO, J. M., REARDON, K. F., ZHANG, R., SHEN, Q. a VIVANCO, J. M. (2014) Rhizosphere interactions: Root exudates, microbes, and microbial communities. *Botany*, **92**(4), 267-275.

HUNGRIA, M., JOSEPH, C. M. a PHILLIPS, D. A. (1991) Rhizobium nod gene inducers exuded naturally from roots of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Physiology*, **97**(2), 759–764.

JOSE, S. a GILLESPIE, A. R. (1998) Allelopathy in black walnut (*Juglans nigra* L.) alley cropping. I. Spatio-temporal variation in soil juglone in a black walnut-corn (*Zea mays* L.) alley cropping system in the midwestern USA. *Plant and Soil*, **203**(2), 191–197.

KITAZAWA, H., ASAO, T., BAN, T., PRAMANIK, M. H. R. a HOSOKI, T. (2005) Autotoxicity of root exudates from strawberry in hydroponic culture. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, **80**(6), 677–680.

KONG, Ch. H., ZHANG, S. Z., LI, Y. H., XIA, Z. Ch., YANG, X. F., MEINERS, S. J. a WANG, P. (2018) Plant neighbor detection and allelochemical response are driven by root-secreted signaling chemicals. *Nature Communications*, **9**(1), 1–9.

KUZYAKOV, Y. (2002) Review: Factors affecting rhizosphere priming effects. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, **165**, 382–396.

LAGRANGE, H., JAY-ALLGMAND, Ch. a LAPEYRIE, F. (2001) Rutin, the phenolglycoside from eucalyptus root exudates, stimulates *Pisolithus* hyphal growth at picomolar concentrations. *New Phytologist*, **149**(2), 349–355.

LANOUE, A., BURLAT, V., HENKES, G. J., KOCH, I., SCHURR, U. a RÖSE, U. S. R. (2010) De novo biosynthesis of defense root exudates in response to *Fusarium* attack in barley. *New Phytologist*, **185**(2), 577–588.

LI, M., OSAKI, M., RAO, I. M. a TADANO, T. (1997) Secretion of phytase from the roots of several plant species under phosphorus-deficient conditions. *Plant and Soil*, **195**, 161–169.

LI, X. G., DING, Ch. F., HUA, K., ZHANG, T. L., ZHANG, Y. N., ZHAO, L., YANG, Y. R., LIU, J. G., a WANG, X. X. (2014) Soil sickness of peanuts is attributable to modifications in soil microbes induced by peanut root exudates rather than to direct allelopathy. *Soil Biology and Biochemistry*, **78**, 149–159.

- LIU, Ch. a MURRAY, J. (2016) The role of flavonoids in nodulation host-range specificity: An update. *Plants*, **5**(3), 33.
- LIU, Y., CHEN, L., WU, G., FENG, H., ZHANG, G., SHEN, Q. a ZHANG, R. (2017) Identification of root-secreted compounds involved in the communication between cucumber, the beneficial *Bacillus amyloliquefaciens*, and the soil-borne pathogen *Fusarium oxysporum*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **30**(1), 53–62.
- MAHALL, B. E. a CALLAWAY, R. M. (1991) Root communication among desert shrubs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **88**(3), 874–876.
- MUOFHE, M. L. a DAKORA, F. D. (2000) Modification of rhizosphere pH by the symbiotic legume *Aspalathus linearis* growing in a sandy acidic soil. *Australian Journal of Plant Physiology*, **27**(12), 1169–1173.
- NELSON, E. B. (1990) Exudate molecules initiating fungal responses to seeds and roots. *Plant and Soil*, **129**(1), 61–73.
- NEUMANN, G. a MARTINOIA, E. (2002) Cluster roots - An underground adaptation for survival in extreme environments. *Trends in Plant Science*, **7**(4), 162-167.
- PUTNAM, A. R. (1985) Allelopathic Research in Agriculture. In: THOMPSON, A. C. (ed.) *The Chemistry of Allelopathy*, ACS Symposium Series, vol. 268, pp. 1-8, American Chemical Society.
- RANDALL, P. J., HAYES, J. E., HOCKING, P. J. a RICHARDSON, A. E. (2001) Root Exudates in Phosphorus Acquisition by Plants. In: AE, N., ARIHARA, J., OKADA, K., SRINIVASAN, A. (eds.) *Plant Nutrient Acquisition*, pp. 71-100, Springer, Tokyo.
- RASMANN, S., HILTPOLD, I. a ALI, J. (2012) The role of root-produced volatile secondary metabolites in mediating soil interactions. In: MONTANARO, G., DICHIO, B. (eds.) *Advances in Selected Plant Physiology Aspects*. IntechOpen.
- RASMANN, S., KÖLLNER, T. G., DEGENHARDT, J., HILTPOLD, I., TOEPFER, S., KUHLMANN, U., GERSHENZON, J. a TURLINGS, T. C. J. (2005) Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature*, **434**(7034), 732–737.
- RASMANN, S. a TURLINGS, T. C. J. (2016) Root signals that mediate mutualistic interactions in the rhizosphere. *Current Opinion in Plant Biology*, **32**, 62-68.
- RAVEN, J. A., FRANCO, A. A., JESUS, E. L. a JACOB-NETO, J. (1990) H⁺ extrusion and organic-acid synthesis in N₂-fixing symbioses involving vascular plants. *New Phytologist*, **114**(3), 369–389.
- RICE, E. L. (1984) *Allelopathy (Second Edition)*, Academic Press, New York.
- RIDENOUR, W. M. a CALLAWAY, R. M. (2001) The relative importance of allelopathy in interference: The effects of an invasive weed on a native bunchgrass. *Oecologia*, **126**(3), 444–450.
- ROMHELD, V. (1987) Different strategies for iron acquisition in higher plants. *Physiologia Plantarum*, **70**(2), 231–234.
- RUAN, Y., KOTRAIAH, V. a STRANEY, D. C. (1995) Flavonoids stimulate spore germination in

- Fusarium solani* pathogenic on legumes in a manner sensitive to inhibitors of cAMP-dependent protein kinase. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **8**(6), 929–938.
- RUDRAPPA, T., CZYMMEK, K. J., PARÉ, P. W. a BAIS, H. P. (2008) Root-secreted malic acid recruits beneficial soil bacteria. *Plant Physiology*, **148**(3), 1547–1556.
- SANCHEZ--MOREIRAS, A. M., WEISS, O. A. a REIGOSA-ROGER, M. J. (2003) Allelopathic Evidence in the Poaceae. *The Botanical Review*, **69**, 300–319.
- SEMCHENKO, M., SAAR, S. a LEPIK, A. (2014) Plant root exudates mediate neighbour recognition and trigger complex behavioural changes. *New Phytologist*, **204**(3), 631–637.
- SERGHINI, K., PÉREZ DE LUQUE, A., CASTEJÓN-MUÑOZ, M., GARCÍA-TORRES, L. a JORRÍN, J. V. (2001) Sunflower (*Helianthus annuus* L.) response to broomrape (*Orobanche cernua* Loefl.) parasitism: Induced synthesis and excretion of 7-hydroxylated simple coumarins. *Journal of Experimental Botany*, **52**(364), 2227–2234.
- SINGH, H. P., BATISH, D. R. a KOHLI, R. K., 1999. Autotoxicity: Concept, organisms, and ecological significance. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **18**(6), 757-772.
- SMITH, S. a READ, D. (2008) *Mycorrhizal Symbiosis (Third Edition)*. Academic Press, London.
- SUBRAMANIAN, S. a MUTHULAKSHMI, M. (2016) Entomopathogenic nematodes. In: OMKAR (ed.) *Ecofriendly Pest Management for Food Security*, pp. 367-410, Academic Press.
- TANG, Ch. a YOUNG, Ch. (1982) Collection and identification of allelopathic compounds from the undisturbed root system of bigalta limpgrass (*Hemarthria altissima*). *Plant Physiology*, **69**(1), 155–160.
- TAWARAYA, K., HASHIMOTO, K. a WAGATSUMA, T. (1998) Effect of root exudate fractions from P-deficient and P-sufficient onion plants on root colonisation by the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora margarita*. *Mycorrhiza*, **8**(2), 67–70.
- TEPLITSKI, M., ROBINSON, J.B. a BAUER, W. D. (2000) Plants secrete substances that mimic bacterial N-acyl homoserine lactone signal activities and affect population density-dependent behaviors in associated bacteria. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **13**(6), 637–648.
- TREEBY, M., MARSCHNER, H. a RÖMHELD, V. (1989) Mobilization of iron and other micronutrient cations from a calcareous soil by plant-borne, microbial, and synthetic metal chelators. *Plant and Soil*, **114**(2), 217–226.
- VAN TOL, R. W. H. M., VAN DER SOMMEN, A. T. C., BOFF, M. I. C., VAN BEZOOIJEN, J., SABELIS, M. W. a SMITS, P. H. (2001) Plants protect their roots by alerting the enemies of grubs. *Ecology Letters*, **4**(4), 292–294.
- WALKER, T. S., BAIS, H. P., GROTEWOLD, E. a VIVANCO, J. M. (2003) Root exudation and rhizosphere biology. *Plant Physiology*, **132**(1), 44-51.
- WANG, N. Q., KONG, Ch. H., WANG, P. a MEINERS, S. J. (2020) Root exudate signals in plant–

plant interactions. *Plant, Cell & Environment*, **44**(4), 1044-1058.

WU, H., HAIG, T., PRATLEY, J., LEMERLE, D. a AN, M. (2000) Distribution and exudation of allelochemicals in wheat *Triticum aestivum*. *Journal of Chemical Ecology*, **26**(9), 2141-2154.

WURST, S., WAGENAAR, R., BIERE, A. a VAN DER PUTTEN, W. H. (2010) Microorganisms and nematodes increase levels of secondary metabolites in roots and root exudates of *Plantago lanceolata*. *Plant and Soil* . **329**(1), 117–126.

YAMAWO, A., SATO, M. a MUKAI, H. (2017) Experimental evidence for benefit of self discrimination in roots of a clonal plant. *AoB PLANTS* . **9**(6).

YANG, X. F. a KONG, C. H. (2017) Interference of allelopathic rice with paddy weeds at the root level. *Plant Biology* . **19**(4), 584–591.

YE, S. F., YU, J. Q., PENG, Y. H., ZHENG, J. H. a ZOU, L. Y. (2004) Incidence of Fusarium wilt in *Cucumis sativus* L. is promoted by cinnamic acid, an autotoxin in root exudates. *Plant and Soil* . **263**(1), 143–150.

YEATES, G. W. (1999) Effects of plants on nematode community structure. *Annual Review of Phytopathology*, **37**, 127–149.

YEATES, G. W., BONGERS, T., DE GOEDE, R. G. M., FRECKMAN, D. W. a GEORGIEVA, S. S. (1993) Feeding habits in soil nematode families and genera-An outline for soil ecologists. *Journal of nematology*, **25**(3), 315–331.

YOKOTA, T., SAKAI, H., OKUNO, K., YONEYAMA, K. a TAKEUCHI, Y. (1998) Alectrol and orobanchol, germination stimulants for *Orobanche minor*, from its host red clover. *Phytochemistry*, **49**(7), 1967–1973.

YONEYAMA, K., YONEYAMA, K. TAKEUCHI, Y. a SEKIMOTO, H. (2007) Phosphorus deficiency in red clover promotes exudation of orobanchol, the signal for mycorrhizal symbionts and germination stimulant for root parasites. *Planta*, **225**(4), 1031–1038.

YOUNG, C. C. (1984) Autointoxication in root exudates of *Asparagus officinalis* L. *Plant and Soil* . **82**(2), 247–253.

YU, J. Q. a MATSUI, Y. (1997) Effects of root exudates of cucumber (*Cucumis sativus*) and allelochemicals on ion uptake by cucumber seedlings. *Journal of Chemical Ecology*, **23**(3), 817–827.

YU, J. Q., SHOU, S. Y., QIAN, Y. R., ZHU, Z. J. a HU, W. H. (2000) Autotoxic potential of cucurbit crops. *Plant and Soil*, **223**(1/2), 149–153.

YUAN, J., RAZA, W. a SHEN, Q. (2018) Root exudates dominate the colonization of pathogen and plant growth-promoting rhizobacteria. In: GIRI, B., PRASAD, R., VARMA, A. (eds.) *Root Biology*. Soil Biology, vol 52, pp. 167-180, Springer, Cham.

ZHAO, X., SCHMITT, M. a HAWES, M. C. (2000) Species-dependent effects of border cell and root tip exudates on nematode behavior. *Phytopathology*, **90**(11), 1239–1245.