

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Barbora Koutská

Ekologická role sekundárních metabolitů druhů z čeledi Asteraceae
What is the role of secondary metabolites in ecology of Asteraceae species?

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Martin Weiser

Praha, 2015

Poděkování

Děkuji svému školiteli Martinu Weiserovi za mnohé rady, trpělivost a optimistický přístup. Velký dík patří také mé rodině, přátelům a kolegům muzikantům, bez jejichž podpory bych jen těžko mohla být tam, kde jsem.

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci vypracovala 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, 12. 5. 2015

Podpis

Abstrakt

Během evoluce rostliny vytvořily nejrůznější obranné mechanismy proti býložravcům a patogenům v závislosti na ekologickém kontextu prostředí, ve kterém se vyskytují. Práce v úvodu shrnuje možnosti obrany rostlin. V naprosté většině případů rostlina z energetických důvodů volí mezi strategiemi „rychle rostoucí nejedovatý“ a „pomalu rostoucí jedovatý“. Další část práce pojednává o chemické obraně čeledi Asteraceae. Pro sekundární metabolity hvězdnicovitých jsou typické isoprenoidy, které způsobují hořkou chuť esenciálních olejů a latexu. Tato práce se zaměřuje především na seskviterpenové laktony, jelikož prokazatelně vystupují v interakcích s herbivory a mimo jiné mají široké uplatnění ve farmacii.

Klíčová slova: sekundární metabolismus; Asteraceae; seskviterpenové laktony; herbivorie; obrana

Abstract

Plants have evolved various defence mechanisms depending on the ecological context of their environment. The first part of this review summarises possibilities of plant defence. All types of defence are energy intensive. In most cases, a plant chooses between two strategies: being ‘fast growing and non-poisonous’ or being ‘slowly growing and poisonous’. The next part of the review focuses on chemical defence of the Asterace family. Secondary metabolites of the Compositae are characterized by isoprenoids which cause bitterness of essential oils and latex. This review is mainly about sesquiterpene lactones due to their great role in plant – herbivore interactions and their pharmaceutical potential.

Key words: secondary metabolism; Asteraceae; sesquiterpene lactones; herbivory; defence

Obsah

1	Úvod	6
2	Sekundární metabolismus rostlin	7
3	Ekologický význam sekundárních metabolitů.....	10
3.1	Výhody indukované obrany rostlin	11
3.2	Další faktory ovlivňující obsah sekundárních metabolitů v rostlinách	12
3.3	Nechemická obrana rostlin: trade-off mezi růstem a produkcí sekundárních metabolitů	13
3.3.1	Nahrazování ztrát novými orgány	13
3.3.2	Obrana rostlin pomocí morfologických útvarů	14
3.4	Generalističtí a specializovaní býložravci	14
4	Sekundární metabolismus Asteraceae se zaměřením na seskviterpenové laktony.....	16
4.1	Seskviterpenové laktony a hmyz	20
4.2	Seskviterpenové laktony a měkkýši	21
4.3	Antifungální účinky seskviterpenových laktonů	22
4.4	Vliv seskviterpenových laktonů na obratlovce.....	22
4.5	Role seskviterpenových laktonů v alelopatii	23
5	Závěr.....	25
6	Seznam použité literatury	26

1 Úvod

Výroba sekundárních metabolitů je pro rostlinný organismus velmi energeticky náročná. Rostlina musí v kontextu konkrétních biotických i abiotických podmínek prostředí vhodně rozložit energii.

Bloom, Chapin, & Mooney (2012) zajímavým způsobem srovnali hospodaření rostlin s hospodařením obchodních firem. Rostlina čerpá z okolí zdroje (vodu, živiny,...), které může dále uchovávat, nebo utrácet mnoha způsoby tak, aby získala produkt (listy, stonek, kořeny,...). Tento produkt poté rostlina využívá k získávání dalších zdrojů. Rostlina, stejně jako obchodní firma, musí umět fungovat za stále se měnících podmínek (analogie klimatu a trhu), přičemž optimální podmínky bývají pomíjivé. Pro své přežití je nucena zvládat krátkodobé i dlouhodobé plánování.

Ekonomická analogie universálního platebního prostředku (tzn. v případě obchodní firmy peněz) není úplně možná, protože rostlina pracuje s vícero zdroji, které může uchovávat, utrácet, nebo na nich vydělávat. Tyto zdroje jsou navíc závislé na klimatických podmínkách. Rostlina se dá tedy připodobnit spíše ke společnosti fungující na podkladě výměnného obchodu (věci, služby).

Rostliny mezi sebou soupeří a vyvíjejí technické pokroky (např. C4 metabolismus), což jim usnadňuje další investování. Koneckonců mnoho úspěšných ekonomických aplikací se vztahuje k zemědělským plodinám.

Cílem této práce je dokázat, že správné rozdělení energie je pro rostlinu velmi zásadní. Jedná se o dilema mezi tím, jestli se rostlině vyplatí investovat do rychlého růstu a rozmnožování, nebo vsadí na pomalý růst a energii investuje do výroby obranných látek.

V první, obecnější části práce, shrnuji možné způsoby obrany proti býložravcům a jejich výhody. Ve druhé části se zaměřuji na čeleď Asteraceae. Jedná se o druhově nebohatší skupinu dvouděložných rostlin vyskytující se v nejrůznějších podmínkách a společenstvích.

Ukazuje se, že druhy z čeledi hvězdnicovitých upřednostňují chemickou obranu. I zde však existují výjimky potvrzující pravidlo a zástupci vyvinuli tolik specializovaných strategií, že je někdy obtížné výsledky studií jednoznačně zobecnit.

2 Sekundární metabolismus rostlin

Metabolismus zahrnuje veškerou látkovou a energetickou výměnu. Rozlišujeme metabolismus primární a sekundární.

Produkty primárního metabolismu jsou sloučeniny pro rostlinu nepostradatelné: sacharidy, proteiny, lipidy a nukleové kyseliny. Jsou nutné pro postavení rostlinného těla a fungování základních fyziologických procesů. Primární metabolismus je aktivní po celou dobu života rostliny.

Sekundární metabolismus rostlin je velmi komplexní a dynamický systém. Jednotlivé produkty rostlina často vytváří jen v určitých stádiích svého vývoje, mnohdy pouze v některé své části (Luštinec & Žárský 2003).

Složení sekundárních metabolitů je specifické pro čeledi i nižší taxonomické jednotky. Proto je ho využíváno jako jednoho z možných taxonomických znaků (Luštinec & Žárský 2003). Největší důležitost bývá přikládána benzylisochinolinovým alkaloidům, iridoidům a betalainům, dále pak glukosinolátům, polyacetylenům a dalším alkaloidům, některým terpenoidům, flavonoidům, fenolům, kyanogenním glykosidům a neproteinovým aminokyselinám (Gershenzon & Mabry 1983).

Chemické složení rostlin je velmi variabilní.

Podle variability chemismu v rámci jednoho druhu rozlišujeme chemotypy, které jsou určeny převažující složkou v sekundárních metabolitech. Na jednotlivých chemotypech se vyskytují různí herbivoři (Kleine & Müller 2011) a rostliny zaujímají odlišné strategie. Více způsobů chemické obrany může být jak překážkou pro rozeznání rostliny herbivorem, tak i adaptací na herbivorii. Existence více typů chemického složení může vysvětlovat úspěšnou radiaci druhu a jeho široké rozšíření (Kunze et al. 1995).

Rozšíření některých chemotypů je závislé na zeměpisné délce a šířce (Zust et al. 2012). Jednotlivé chemotypy *Tanacetum vulgare* se liší počtem květů, načasováním kvetení i výškou stonku (Keskitalo et al. 2001).

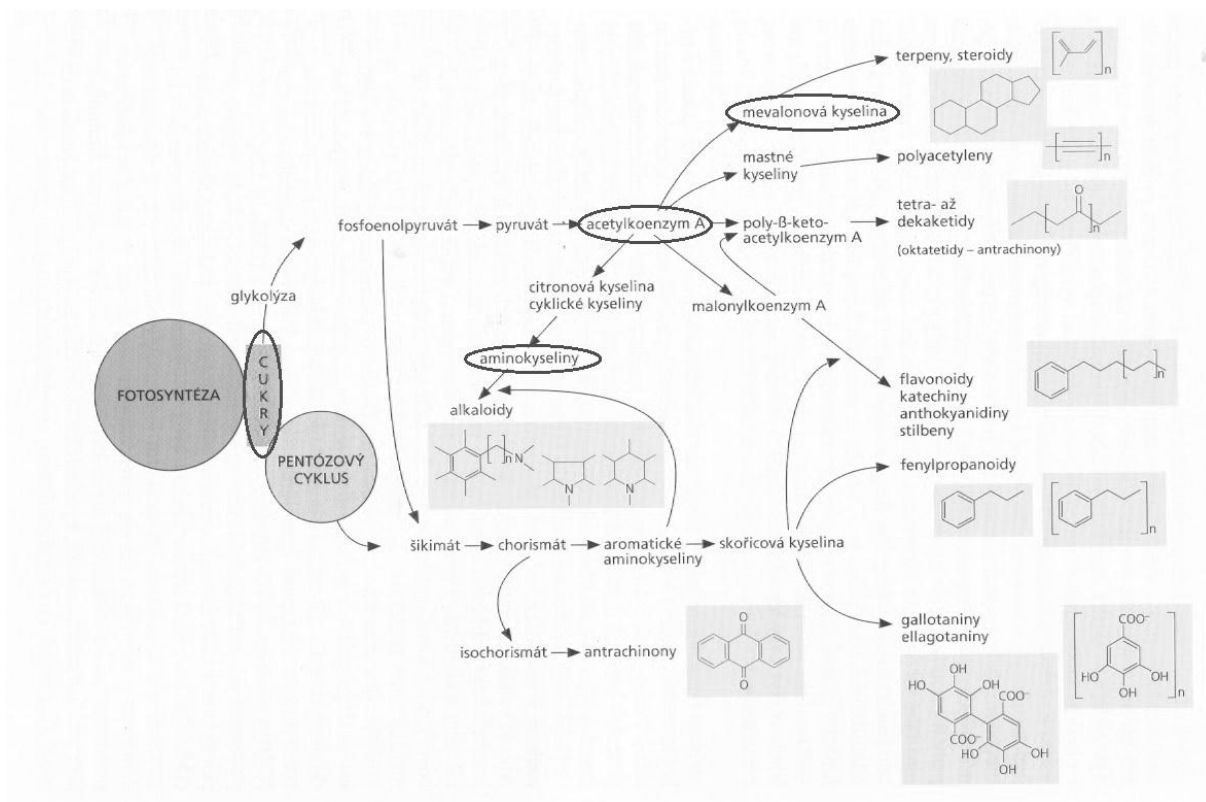
Rozložení sekundárních metabolitů se liší i intraspecificky – v rámci jedince. Například v esenciálních olejích nadzemní části rostliny *Tanacetum vulgare* dominují monoterpenoidy, zatímco v kořenech převažují seskviterpenoidy. Jednotlivé orgány navíc mohou podléhat různým selekčním tlakům (Kleine & Müller 2013). *Tanacetum vulgare* během vegetační sezóny nemění svou celkovou relativní biomasu (v době květu roste méně listů a naopak). Je

totiž třeba, aby byl zachován dostatek prostoru pro výrobu a skladování esenciálních olejů. V době kvetení se více esenciálních olejů nachází v květech než v listech, stonek jich obecně obsahuje nejméně (Dragland et al. 2005).

Ke všemu extrakty ze žláznatých trichomů mohou být chemicky komplexnější než extrakty ze samotných listů (Schorr & Da Costa 2005).

Množství i složení sekundárních metabolitů rostlin se liší podle toho, zda je rostlina pěstovaná či divoce rostoucí (Dussourd 2003), odlišuje se mezi jedinci téhož druhu (Kleine & Müller 2011), mezi jednotlivými částmi rostliny (Kleine & Müller 2013) a mění se v průběhu vývoje rostliny (Bowers & Stamp 1993). Proto se pro lékařské účely se nezdá využívat pěstování rostlin *in vitro*. Tyto metody umožňují vytvořit rostlině přesně definované neměnné podmínky, které jsou ideální pro vznik požadovaných výtěžků sekundárních metabolitů. Lze pěstovat jen konkrétní rostlinný orgán, ze kterého jsou látky později extrahovány (Zobayed & Saxena 2003), nebo kultivaci omezit na pouhý určitých okruh buněk. Produkce sekundárních metabolitů z buněčných kultur má řadu výhod, mezi které patří například nezávislost na geografických podmínkách, sezónních změnách a environmentálních faktorech (Ramachandra Rao & Ravishankar 2002).

Biogeneze sekundárních metabolitů se odvíjí od několika málo produktů primárního metabolismu: aminokyselin, acetylkoenzymu A, kyseliny melvanové a z meziproductů kyseliny šikimové (viz Obrázek 1). Výsledné produkty nazýváme polyketidy, terpeny a steroidy, polyalkyny a šikimáty (Jahodář 2009). Herbivor či patogen indukuje změnu genové exprese rostliny a primární metabolismus hladce přejde do sekundárního (Halitschke et al. 2001).



Obrázek 1 – Schéma biosyntézy sekundárních metabolitů v rostlinách (Jahodář 2009). Od zvýrazněných produktů primárního metabolismu se odvíjí syntéza metabolitů sekundárních. Kyselina šikimová je součástí metabolismu cukrů.

3 Ekologický význam sekundárních metabolitů

V průběhu let se objevily různé hypotézy pro význam sekundárních metabolitů rostlin. Od názoru, že sekundární metabolity jsou vedlejší odpadní produkty primárního metabolismu, se již téměř upustilo.

Barevné sekundární metabolity lákají opylovače a roznašeče semen a mohou působit ve složitějších ekologických sítích. Kromě barevných chemikálií rostliny vábí hmyz nektarem. Pokud blízká rostlina nektar nevyrábí, je možný tzv. magnetový efekt. Druhy tvořící nektar se „svezou“ s nektarovými, spoléhají na to, že větší množství opylovačů pohybující se kolem nektarových jedinců opylí i je. Opylovači se v tomto případě mohou orientovat například podle fialové barvy květů obou typů rostlin. Tuto strategii používá čmeláky opylovaná orchidej *Anacamptis morio* ve společnosti s nektarem tvořícím *Geum rivale* a *Allium schoenoprasum* (Johnson et al. 2003). Jiné orchideje produkují tzv. GLVs – green-leaf volatiles, kterými lákají opylovače – konkrétně *Epipactis helleboriense* láká pomocí aldehydů opylovače z řad sociálně žijících vos (Brodmann et al. 2008).

Zajímavá je teorie koevoluce sekundárních metabolitů se strukturami endogenních substrátů (hormonů, neurotransmiterů) herbivorů a mikrobů. Například některé alkaloidy mají stejný kvarterní charakter dusíku jako většina neurotransmiterů a mohou se tedy vzájemně ovlivňovat (Lin et al. 2013). To znamená, že rostliny tyto alkaloidy využívají jako obrany proti živočichům a ne proti jiným rostlinám ani mikrobům, jelikož ty neurotransmitery nemají.

V současné době převládá názor, že hlavní funkcí sekundárních metabolitů rostlin je obrana proti herbivorům a patogenům. Rostliny vyrábějící chemikálie bývají nezdědka odolnější než jedinci bez obranných látek (Agrawal 2014). Některé sekundární metabolity mohou být sice pro herbivora požitelné a stravitelné, ale zpracování xenobiotik je tak energeticky náročné, že se potravě raději vyhnou. Může docházet k narušení homeostáze a změně pH tělních tekutin herbivora (Guglielmo et al. 2011).

Přítomnost herbivorů kolem rostliny může být víceúrovňová a jednotlivé úrovně se mohou vzájemně ovlivňovat. Na keřovité rostlině *Lupinus chamissonis* se pasou jeleni, kteří do systému nepřímo introdukují dalšího bezobratlého herbivora (Warner & Cushman 2002). Rostliny kukuřice seté, na nichž je přítomná larva, která je sama napadená endoparazitem, produkují až o 30 % více semen než jedinci sužovaní zdravou larvou (Hoballah & Turlings 2001).

3.1 Výhody indukované obrany rostlin

Reakce rostlin na přítomnost herbivora jsou dynamické a rostliny jsou schopné se v relativně krátkém čase adaptovat. Slouží k tomu právě indukované způsoby obrany, které se aktivují až v přítomnosti herbivora (Gómez, Latzel, Verhulst, & Stuefer, 2007).

Obrana jakožto energeticky náročná činnost často snižuje fitness rostliny: jedinci keře *Psychotria horizontalis* sužovaní herbivorií vůbec nekvetou a energii směřují do výroby taninů a tuhých listů, mohou i pomaleji růst a nedosahovat takové biomasy jako ochránění jedinci (Sagers & Coley 1995). Přítomnost herbivora může ovlivňovat fitness rostlin v populaci ať už přímo, nebo nepřímo kvůli ztrátě největších jedinců, kteří se na populačním růstu podílejí nejvíce a zároveň bývají pro býložravce nejviditelnější (Ehrlén 1995).

Indukovaná obrana rostlin toto nebezpečí snižuje a umožňuje rostlině šetřit energii a vyrobit přesné množství konkrétních obranných látek či morfologických útvarů až v případě potřeby. Býložravci mohou indukovat biosyntézu obranných metabolitů rostliny a přibývání žláznatých trichomů (případně jiných útvarů, ve kterých se metabolity syntetizují). Zároveň se v některých případech zvyšuje diverzita obranných chemických látek (Agrawal 2014). Během studie nenapadení jedinci *Arabidopsis thaliana* s každou generací snižovali hustotu listových žláznatých trichomů. Při vystavení specializovaným mšicím se jejich hustota opětovně zvýšila (Zust et al. 2012). Signály ohrožení býložravcem se navíc mohou přenášet mezi jednotlivými rametami rostliny (Gómez, Latzel, Verhulst, & Stuefer, 2007).

Rychlou reakci na přítomnost nepřítele zajišťují fytoalexiny. Jsou to nízkomolekulární látky, které rostlina syntetizuje až po napadení patogenem. Patří mezi ně některé fenolické látky a isoprenoidy. Mívají lipofilní charakter, díky němuž snáze pronikají plasmatickou membránou patogenů (hub, bakterií) a narušují ji. Jejich tvorba je indukována elicitory, které mají polysacharidovou povahu (Luštinec & Žárský 2003).

Pisum sativum při vystavení sporám *Fusarium solani* f. sp. *phaseoli* produkuje jeden ze svých hlavních fytoalexinů. Fytoalexiny jsou zde lokalizovány v epidermálních buňkách luskového endokarpu (Seneviratne et al. 2014). Čím více je rostlina napadená, tím větší množství fytoalexinů vyrábí. Při vysoké koncentraci houbových spor druhu *Phytophthora palmivora* dosahuje hladina fytoalexinů stromu *Hevea brasiliensis* svého maxima rychleji než rostliny napadené malým množstvím spor (Churngchow & Rattarasarn 2001).

Rostliny jsou schopné rychle reagovat nejen na infekce houbové, ale i na infekce bakteriální. V přítomnosti bakterií se rychle hromadí ROS (reaktivní formy kyslíku). V buněčné

stěně se začínají tvořit peroxidázy, které generují a katalyzují vznik H_2O_2 , který posléze slouží jako obrana proti bakteriím. Při nefunkčnosti peroxidáz nevzniká dostatečné množství peroxidu vodíku, který zprostředkovává vazby v buněčných stěnách rostlinných buněk. Důsledkem je přestavba buněčné stěny rostlinné buňky a bakterie jí snáze pronikají (O'Brien et al. 2012).

3.2 Další faktory ovlivňující obsah sekundárních metabolitů v rostlinách

Pokud rostlina přednostně používá ke své obraně jinou strategii než výrobu jedovatých látek, koncentrace sekundárních metabolitů není ovlivněna herbivorií (Redak et al. 1997; Callaway & De Luca 1999). Chemismus rostliny v těchto případech souvisí se stářím rostliny, jejím genotypem, či s podmínkami prostředí, v kterém se rostlina vyskytuje.

Rozsáhlá studie na *Plantago lanceolata* (Bowers & Stamp 1993) ukázala, že v průběhu sezóny obsah iridoidních glykosidů v listech klesá, stejně tak klesá množství dusíku. Celkové změny v obsazích těchto látek jsou u jitrocele kopinatého dané z 30 % stářím listu, z 9 % genotypem rostliny a z pouhých 7 % jsou ovlivněny herbivorií.

Dědičná může být také výroba taninů; liší se u jednotlivých klonů keře *Psychotria horizontalis* (Sagers & Coley 1995). Na množství syntetizovaných sekundárních metabolitů má vliv i ploidie rostliny: kořenové vlásky tetraploidů *Artemisia annua* produkují až šestkrát více artemisininu než diploidů (De Jesus-Gonzalez & Weathers 2003).

Množství a složení sekundárních metabolitů je závislé i na abiotických podmínkách a mění se v průběhu roku. Na jaře listy dubu obsahují maximum proteinů a minimum sacharidů, což znamená pro herbivora větší dostupnost dusíku než uhlovodíků. Během léta stoupá množství taninů, které se tvoří na úkor dusíku a pro býložravce již není strava tak chutná a výhodná (Feeny 1970).

Koncentrace sekundárních metabolitů může být dlouhodobě ovlivněna zvyšujícím se množstvím UV-B záření dopadajícího na naši planetu (Thines et al. 2008).

3.3 Nechemická obrana rostlin: trade-off mezi růstem a produkcí sekundárních metabolitů

Růst rostliny je důsledkem dělení buněk, jejich prodlužování a diferenciaci. Rostlinné buňky na rozdíl od buněk živočišných po celou dobu své existence setrvávají na jednom místě a nemohou migrovat, což si vyžaduje velkou přesnost v načasování i regulaci jednotlivých kroků buněčného života (Votrubová 1997). Rostlina při tom čerpá ze svých zásob a jednotlivé pochody jí stojí spoustu energie.

Výroba jedovatých látek je také energeticky náročná a rostlina tedy musí volit mezi dvěma strategiemi: odpuzovat herbivory chemickými látkami (být rezistentní), nebo dorůstat býložravci způsobené ztráty (být tolerantní). Rezistence je vlastnost, díky které rostlina předchází poškození herbivorem, zatímco tolerance je schopnost rostliny přežít ztrátu, aniž by byla ovlivněna její biologická zdatnost (Rausher 1992, podle Mauricio, 2000).

Tolerance může být brána jako obrana pomocí primárního metabolismu; primární metabolismus (a tedy růst, skladování zásob a rozmnožování) je poháněn energií a zdroji, které rostlina získává z okolního prostředí. Obrana zprostředkovaná metabolismem sekundárním čerpá energii z produktů primárního metabolismu právě na úkor růstu a reprodukce. Dalo by se tedy říct, že primární metabolismus může fungovat jako přímá obrana (Schwachtje & Baldwin 2008). Rezistenci by pak naopak měly na starost sekundární metabolity.

3.3.1 Nahrazování ztrát novými orgány

Strategií některých rostlinných druhů je schopnost nahrazování ztrát novými či zásobními orgány (Callaway & De Luca 1999). Jedinci různých populací *Lathyrus vernus* řeší přítomnost herbivora zvětšením svých proporcí, vytvořením dormantních stadií, zvýšenou produkcí semen, či zvýšeným ročním populačním růstem. Druh tím zvyšuje své šance na přežití: nashromáždí „zásoby“, ze kterých může čerpat, když útok pomine (Ehrlén 1995). Jiný druh, *Acacia drepanolobium*, po ztrátě prýtu či listů v dalším roce roste mnohem rychleji. Nekompenzuje ztráty ani změnou výroby trnů, ani biosyntézou většího množství taninů (Gadd et al. 2001).

Stálezelené dřeviny oproti opadavým pomaleji rostou, mívají tužší listy a jsou méně chutné pro generalistické bezobratlé herbivory. Listy stálezelených dřevin jsou více rezistentní k rozkladu. Vlastnosti listů jim pomáhají efektivně skladovat živiny a udržovat jejich nižší mineralizaci, díky čemuž nedovolí rychle rostoucím opadavým druhům vyhrát v kompetici (Cornelissen et al. 1999). Hojně rozšířené alkenylové chemotypy produkují nejvíc glukosinolátů a zároveň patří mezi nejpomaleji rostoucí (Zust et al. 2012).

Signifikantně pozitivní korelace mezi růstem a herbivorií byla prokázána na světlomilných stromovitých druzích v deštném pralese. Jejich listy byly měkčí a obsahovaly méně ligninů a taninů než listy druhů rostoucích ve stínu. Byly spásány až šestkrát rychleji. Zato byly schopné za rok zvětšit svou výšku i velikost listů až dvojnásobně. Stínomilné rostliny rostly pomaleji. Mladší listy byly napadány více než starší, které obsahovaly více odpuzujících látek (Coley 1983). To dokazuje, že vlastnosti listů včetně jejich chemického složení souvisí i s abiotickými podmínkami prostředí.

3.3.2 Obrana rostlin pomocí morfologických útvarů

Rostliny se umí bránit i pomocí morfologických útvarů.

Rostliny s tuhými rovnými trny jsou býložravci napadány mnohem méně než rostliny, kterým byly trny experimentálně odstraněny. Větve *Acacia seyal* mají delší trny rostoucí ve větších hustotách ve výšce, kam dosáhnou jejich herbivoři (Milewski et al. 1991). Trnů jakožto indukovaného způsobu obrany využívá i keř *Hormathophylla spinosa* (Brassicaceae) napadaný kopytníky. Růst trnů je však pro rostlinu energeticky náročný a má vliv na fitness rostliny – při větší produkci trnů rostliny méně plodí; po odstranění působení herbivorů keře snižují hustotu trnů a produkují větší množství semen (Gómez & Zamora 2002).

Ani trny však nemusí vždy rostlinu ochránit před býložravci. Specializovaný hlodavec *Neotoma albigua* jednoznačně preferuje trnité jedince kaktusů *Opuntia*. Důvodem může být předpoklad, že tyto rostliny jsou bohatší na proteiny a vlákninu oproti přirozeně nepichlavým kaktusům (Kohl et al. 2014). Někdy je určující kvalita listových pletiv - obsah vody, fosforu, SLA (specific leaf area, poměr listové plochy k sušině), zatímco přítomnost obranných mechanismů rostlin (trny, chlupy) je až vedlejší (Münzbergová & Skuhrovec 2013).

3.4 Generalističtí a specializovaní býložravci

Biogeneze sekundárních metabolitů se může lišit i podle toho, jestli je rostlina ohrožována generalistickým nebo specializovaným herbivorem.

Brassica nigra produkuje více sinigrinu, pokud je přítomný generalistický měkkýš, zatímco v přítomnosti specializované mšice se jejich koncentrace nemění. Za přítomnosti obou typů herbivorů dosahuje koncentrace sinigrinu středních hodnot a tyto rostliny jsou obecně nejodolnější (Lankau 2007). Podobně alkenylové glukosinoláty jednoho z chemotypů huseníčku jsou využívány jen jako obrany proti generalistickým housenkám (Zust et al. 2012).

Glukosinoláty obsažené v *Lepidium virginicum* (Brassicaceae) slouží jako obrana proti generalistickým housenkám, na specializované housenky však nemají žádný vliv (Agrawal 2014).

Obrana proti specializovaným herbivorům bývá důvtipnější. Samička brouka hostujícího na stromu *Ulmus minor* před kladením vajíček do listu vykouše žlábek. Přitom vylučuje sekret, který u napadeného stromu indukuje biogenezi BVOCs (biogenic volatile organic compounds), jež lákají parazitoida vajíček. Pro vylučování BVOCs je nutná kombinace narušeného povrchu listu a přítomnost broučího sekretu (Meiners & Hilker 2000).

Jsou známé i kaskádovité efekty. Příkladem je *Alnus rubra*, olše rostoucí na pobřeží severozápadních amerických řek. Spadané listí je konzumováno terestrickými herbivory a vodními rozkladači. Listy na napadení herbivory odpovídají poklesem obsahu dusíku, čímž se zvýší poměr C:N. Vodní rozkladači preferují listy s nižším poměrem C:N a tedy pro ně již okousané listí není atraktivní. Terestriční půdní rozkladači preferují domácí listí s vyšším obsahem dusíku. Ukazuje se tak, že změny v jednom ekosystému mohou nepřímo ovlivnit strukturu jiného ekosystému (Jackrel & Wootton 2015).

Generalisté jsou více ovlivněni klimatickými podmínkami, které se mění i s nadmořskou výškou. Specialisté jsou méně ovlivňováni abiotickými (klimatickými) podmínkami a rozhodují se spíše podle velikosti a jiných vlastností hostitelské populace (Scheidel et al. 2003).

4 Sekundární metabolismus Asteraceae se zaměřením na seskviterpenové laktony

Mezi chemotaxonomické znaky čeledi Asteraceae patří výskyt zásobního polysacharidu inulinu, polyinů (polyacetylenů), seskviterpenových laktonů a pentacyklických triterpenů v latexu. Dále je čeleď hvězdicovitých charakterizována přítomností silic, lokalizovaných alkaloidů, kávové kyseliny a jejich derivátů. Zcela chybí iridoidy (Jahodář 2009). Nejdůležitějšími látkami jsou právě isoprenoidy, které způsobují charakteristickou hořkou chuť esenciálních olejů a latexu (Hegnauer 1964).

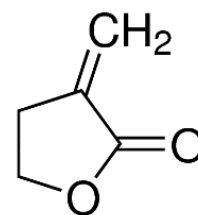
Rostliny čeledi Asteraceae mají systém článkovaných mléčnic v lýku, které obsahují latex (především Cichorioideae), nebo systém schizogenních pryskyřičných kanálků často vystlaných epitelem. Oba sekreční systémy se obvykle v rámci jednoho druhu nevyskytují. (Jahodář 2009). Studie na *Lactuca* sp. prokázala, že koncentrace seskviterpenových laktonů v latexu může být až 147,1 mg/ml (Reuben A. Sessa, Mark H. Bennett, Mervyn J. Lewis, John W. Mansfield 2000). Latex je viskózní lepkavá tekutina, která svými vlastnostmi umožňuje rostlině používat další obranné strategie (Dussourd 1997).

Základní jednotkou terpenů a steroidů je pětiuhlíkatý isopren, který se v organismu v aktivní formě vyskytuje jako 3-methyl-3-butenyldifosfát a 3-methyl-2-butenyldifosfát. Jejich biogeneze vychází z acetylkoenzymu A a je součástí melvanátové dráhy (Heldt & Piechulla 2010). Isoprenové jednotky se následně lineárně spojují. Vznikají tak hemiterpeny (C-5), monoterpeny (C-10), seskviterpeny (C-15), diterpeny (C-20), sesterterpeny (C-25), triterpeny (C-30) a tetraterpeny (C-40). Cyklizací triterpenu – skvalenu vzniká základní struktura steroidů (fytoosterolů). V případě, kdy lineární triterpen cyklizuje do pěti kruhů, vzniká základ pentacyklických triterpenů (Jahodář 2009).

Tato práce se zaměřuje na seskviterpenové laktony, jelikož hrají velkou roli v chemické obraně rostlin a mají nezanedbatelný význam ve farmacii.

V roce 2012 bylo známo 1111 seskviterpenových laktonů, které byly extrahovány ze 161 rodů a 658 druhů čeledi Asteraceae. Nejvíce jich bylo nalezeno u skupin Heliantheae, dále ve velké míře v Anthemidae, Eupatorieae, Veronieae a Helenieae (Scotti et al. 2012).

Pro seskviterpenové laktony je charakteristická α -metylen- γ -laktonová funkční skupina (viz Obrázek 2), podle které se určují nově objevené molekuly (Ambrósio et al. 2008). Právě tato skupina se uplatňuje v obraně rostlin proti býložravcům (Ahern & Whitney 2014) a je mimo jiné odpovědná za vlastnosti seskviterpenových laktonů, které se využívají v medicíně – vlastnosti cytotoxické (Lee et al. 1971), protizánětlivé (Tschiggerl & Bucar 2012), antimalarické (Elufioye & Agbedahunsi 2004) a další.



Obrázek 2 –
 α -metylen- γ -laktonová
funkční skupina.

Seskviterpenové laktony se vyskytují i v čeledích Apiaceae (Yoshioka et al. 1973, podle Gershenzon & Mabry, 1983), Cactaceae, Solanaceae, Araceae a Euphorbiaceae. V čeledi Asteraceae jich je největší množství (Canales et al. 2005).

Proběhly snahy vytvořit taxonomický strom Asteraceae založený na obsahu monoterpenů, seskviterpenů, seskviterpenových laktonů, polyacetylenů, flavonoidech, benzofuranů a benzopyranů, kumarinů, diterpenoidů a triterpenoidů obsažených mezi sekundárními metabolity této čeledi (Scotti et al. 2012). Porovnávali ho s kladogramem Bremera (1987), který svůj fylogenetický strom postavil na morfologii a DNA. Nebyl nalezen žádný vztah mezi stupněm oxidace seskviterpenových laktonů a evolucí tribů Asteraceae. Jistá role seskviterpenových laktonů antheinduroolidů jako chemotaxonomické charakteristiky se připouští u *Anthemis* (Vučković et al. 2006).

Četnost výskytu seskviterpenových laktonů v jednotlivých podskupinách čeledi Asteraceae zobrazuje Tabulka 1.

Seskviterpenové laktony nemusí být nutně přítomné ve všech druzích jednoho rodu. I blízce příbuzné rostliny se vyskytují v odlišných prostředích nabízejících různé zdroje. Tyto zdroje se rostlina během evoluce naučila využívat tak, aby jí poskytly co nejideálnější možnosti pro existenci v konkrétních podmínkách společenství, ve kterém žije. *Achillea ptarmica* seskviterpenové laktony na rozdíl od svého blízkého příbuzného druhu *A. millefolium* neobsahuje. Zato řebříček bertrám obsahuje alkamidy, které působí antiprotozoálně (Althaus et al. 2014). Podobně je tomu tak například u chrp. V druzích *Centaurea granatensis*, *C. maroccana* a dalších byly seskviterpenové laktony nalezeny (Barrero et al. 2000). *Centaurea stoebe* však seskviterpenové laktony neobsahuje a je charakterizována především katechinem patřícím mezi flavonoidy (Kaushik et al. 2010).

Tabulka 1 - Četnost výskytu seskviterpenových laktonů v jednotlivých podskupinách čeledi Asteraceae (Chaturvedi, 2011).

Tribus (počet rodů)	Počet rodů se SL	Typ přítomných SL
Eupatorieae (50)	4	Germacranolidy Elemanolidy Guaianolidy Ambrosanolidy Seco-Ambrosanolidy
Vernonieae (50)	4	Germacranolidy Elemanolidy Guaianolidy
Astereceae (100)	1	Germacranolidy Elemanolidy Guaianolidy
Inuleae (100)	5	Guaianolidy Xanthanolidy Ambrosanolidy Helenanolidy Seco-Eudesmanolidy Seco-Ambrosanolidy Germacranolidy
Heliantheae (250)	24	Elemanolidy Guaianolidy Eudesmanolidy Xanthanolidy Ambrosanolidy Helenanolidy Seco-Eudesmanolidy Seco-Ambrosanolidy Seco-Helenanolidy
Senecioneae (50)	4	Germacranolidy Xanthanolidy Eremophilanolidy Helenanolidy Bakkenolidy
Anthemideae (50)	10	Germacranolidy Elemanolidy Guaianolidy Helenanolidy Cadinanolidy Chrymoranolidy
Arcototeae – Calenduleae (50)	1	Guaianolidy
Cynareae (50)	8	Germacranolidy Elemanolidy Guaianolidy Eudesmanolidy
Mutisieae (55)	1	Eudesmanolidy
Lactucaae (75)	7	Germanocranolidy Eudesmanolidy Guaianolidy

Obsah seskviterpenových laktonů může a nemusí být ovlivňován sezonalitou.

U druhu *Eremanthus seidelii* bylo rozpoznáno několik chemotypů, ty však během studie nejevily známky závislosti na sezonalitě (Sakamoto et al. 2005).

Gouvea et al. (2012) zjistili, že příbuzný druh *Eremanthus matto Grossoensis* obsahuje nejméně sekundárních metabolitů v období sucha a jejich množství stoupá s přibývajícím srážkami. Seskviterpenové laktony ve studii prokázaly své maximum kolem horkých deštivých měsíců, kdy dosahovaly až 6,49 µg/mL. Nejméně, 3,62 µg/mL, jich bylo v chladných suchých měsících (Gouvea et al. 2012). Rostliny *Lychnophora pinaster* sice v horkých vlhkých měsících obsahují méně esenciálních olejů než v jiných obdobích, ale jejich složky ani jejich množství poměry se téměř nemění (Reis et al. 2010).

Obsah sekundárních metabolitů v hvězdnicovitých může tedy být ovlivněn sezonalitou a srážkami. Otázkou je, zda tyto vlivy mohou působit odděleně. Lze se například domnívat, že konkrétní podmínky prostředí mohou více vyhovovat býložravcům a proto mají rostliny potřebu se bránit. Nicméně je jisté, že množství seskviterpenových laktonů je ovlivňované přítomností herbivorů a patří mezi býložravci indukované obranné mechanismy.

Rostliny čeledi Asteraceae vyskytující se na Blízkém východě používají jiné životní strategie. Mají k dispozici naprosto odlišné zdroje než evropští zástupci hvězdnicovitých a vyvinuly zcela jiné obranné mechanismy.

Silybum marianum, zástupce Asteraceae žijící v Izraeli, má některé listy trnité, vlnité a bílé skvrnité. Je možné, že rostlina jimi odpuzuje více typů herbivorů. Trny odrazují savce, kteří by se na ní chtěli pást, bílé kresby rostlinu pomáhají zvýraznit pro černobíle vidící býložravce. Zároveň bílé skvrny připomínají poškození rostliny mouchami ze skupiny Agromyzidae a odrazují tak další samičky hmyzu. Jedná se o určitý typ mimeze (Lev-Yadun 2003). Mimeze obecně není u rostlin tak častá jako u živočichů. Rostliny jsou přisedlé organismy tvořící shluky, takže se je herbivoři naučí rychle lokalizovat a rozeznávat, na základě čehož si potom mezi nimi vybírají (Barrett 1987).

Na Blízkém Východě i zástupci Asteraceae tvoří fytolity, anorganická křemičitá tělíska. Tohoto způsobu obrany jinak využívají především trávy z čeledi Poaceae. Více fytolitů se u čeledi Asteraceae nachází v květenství než v ostatních nadzemních částech rostliny. Je jich však mnohem méně než u travních druhů a nemají takový antiherbivorní potenciál (Katz et al. 2014).

4.1 Seskviterpenové laktony a hmyz

Seskviterpenové laktony hrající roli v interakcích rostlin s hmyzem patří mezi guaianolidy, seco-guaianolidy, heliangolidy (Ambrósio et al. 2008).

Obranné látky obsažené v esenciálních olejích bývají účinnější v přímém kontaktu s hmyzem, než když se jedná o pouhé výpary. V případě esenciálních olejů rostlin *Artemisia absinthium* a *Eupatorium buniifolium* se stejný efekt u výparů dostavuje až při jejich dvojnásobné dávce (Umpiérrez et al. 2012).

Larvy hmyzu si v rámci rostliny vybírají plochy s nízkým obsahem toxických látek. Abaxiální strana listů rostliny *Tithonia diversifolia* je poseta žláznatými trichomy se seskviterpenovými laktony a nežláznatými vlásky (jedno i mnohobuněčnými, jednoduchými i větvenými). Raná stadia housenek motýlů se vyskytují výhradně na adaxiální straně listů, kde je hustota vlásků mnohem nižší a žláznaté trichomy se tam nevyskytují vůbec. Zároveň se na listech objevují až na podzim, kdy je koncentrace seskviterpenových laktonů v rostlině nižší než na jaře (0,33 % a 0,22 % v sušině). Při velkém zamoření rostliny obsah seskviterpenových laktonů stoupá (Ambrósio et al. 2008).

Pokud už hmyz klade svá vajíčka na rostliny obsahující toxické látky, snaží se omezit jejich přísun k potomkům. Přítomnost seskviterpenového laktonu lactucinu v latexu *Lactuca sativa* způsobuje, že samičky *Trichoplusia ni* vykusují rýhy, kterým naruší vedení toxického laktonu (Dussourd 2003). V průběhu evoluce se však některé rostliny adaptovaly i na toto – latex je veden systémem dlouhého řetízku buněk, které jsou vzájemně propojené otvory a tvoří dohromady síťovitou strukturu. Tímto způsobem se latex snáze dostane na konkrétní místo a při přerušení sítě buněk v jednom místě je stále vysoká šance, že latex k vajíčkům či larvám doputuje z jiné strany (Agrawal & Konno 2009).

Ne vždy si hmyz vybírá rostlinu podle jejího chemického složení; v některých případech je ovlivněn i jinými faktory. V případě brouka *Oreina elongata* samička klade vajíčka na listy rostliny *Cirsium spinosissimum*. Ostnitě zubaté, pichlavé listy poskytují vajíčkům mechanickou ochranu v nepříznivém počasí. Larvy později migrují na jedince *Adenostyles alliariae*, kteří jim poskytují kvalitnější potravu a obsahují pyrrolizidinové alkaloidy. Tyto látky larvy zabudují do svého těla a využívají je ke své vlastní obraně (Ballabeni et al. 2001).

Seskviterpenové laktony jsou schopné reagovat s obrannými látkami v těle hmyzu. Glutathion redukuje organické peroxidy vzniklé endogenně nebo jako důsledek působení xenobiotik a chrání tak organismus motýla *Manduca sexta*. Seskviterpenové laktony (především helenalin) snižují množství glutathionu a způsobují tak mortalitu larev. Účinky ještě zvyšuje

přidaný fototoxin (látka, která se stává toxickou na světle) α -Terthienyl – úmrtnost larev poté ve studii dosahovala až 85 % (Guillet et al. 2000). Některé seskviterpenové laktony způsobují více než devadesátiprocentní mortalitu larev herbivorů. Tak je tomu například u farinosinu a enecalínu z rostliny *Encalia farinosa* (Kunze et al. 1995).

4.2 Seskviterpenové laktony a měkkýši

Seskviterpeny a seskviterpenové laktony vyvolávají u měkkýšů přímou neurofyziologickou citlivost, která je odradí od dalšího konzumování, nebo vyvolávají při opětovném shledání se s rostlinou negativní asociace (Hägele et al. 1998). Měkkýši reagují různě na extrakty z různých částí rostliny, což znamená, že se v nich vyskytují v různých koncentracích či složení – je tomu tak například u rostliny *Adenostyles alpina* (Hägele et al. 1998).

V květnu listy *Adenostyles alliariae*, *A. alpina*, *Senecio* sp. a *Petasites albus* obsahují více vody a dusíku, přesto na jaře dávají šneci přednost rozkládajícímu se listí před čerstvým. Během sezóny se postupně přeorientovávají na čerstvé listí v souladu s klesajícím množstvím sekundárních metabolitů obsažených v rostlinách (Hägele & Rahier 2001).

Měkkýši jsou častými mezihostiteli parazitických motolic, které jako dalších hostitelů využívají rybu či vodního ptáka a způsobují tak škody ekosystémové i ekonomické. Sekundární metabolity čeledi Asteraceae se využívají k přerušení cyklu parazita. Takto se používá například seskviterpen Vulgaron B z nadzemních částí rostliny *Artemisia douglasiana*. Seskviterpen zvyšuje mortalitu motolic již po 12 hodinách. Koncentrace Vulgaronu B toxická pro měkkýše *Planorbella trivolvis* je bezpečná pro sumce i pro vegetaci. Ryby se navíc vyskytují ve větších hloubkách než měkkýši, takže levný, snadno dostupný a ekologicky neškodný Vulgaron B se může aplikovat jen do mělkých vod a jeho případné negativní účinky na ryby se tím minimalizují (Meepagala et al. 2004). Stejně tak se prokázaly moluscicidní účinky extraktů *Actinoseris angustifolia* a *Alomia myriadenia*. Způsobují až 100% mortalitu měkkýšů, kteří jsou mezihostiteli helmintů z rodu *Schistosoma* (Mendes et al. 1999).

4.3 Antifungální účinky seskviterpenových laktonů

Mykorrhiza je obecně považována za oboustranně prospěšný vztah mezi rostlinou a houbou. V posledních letech však přibývá názorů, že je soužití těchto dvou organismů spíše balancováním na hraně parazitismu (Mack & Rudgers 2008). Lze předpokládat, že rostliny čeledi Asteraceae si mohou pomocí seskviterpenových laktonů udržovat bezpečný odstup od symbionta. Důkazem může být fakt, že seskviterpenové laktony s antifungálními vlastnostmi se v některých druzích vyskytují především v kořenech rostlin (Skaltsa et al. 2000). U jiných druhů jsou aktivní seskviterpenové laktony akumulovány v kořenech rostliny, zatímco neaktivní jsou skladovány v nadzemních částech rostliny. Antifungální seskviterpenové laktony patří mezi germacranolidy (Skaltsa et al. 2000) a lindenanolidy, mírnější antifungální účinky mají guaianolidy v nadzemních částech rostlin (Fernández et al. 2014).

Antifungální vlastnosti seskviterpenových laktonů pramení z výrazné lipofility molekul, díky které se snáze dostanou skrz buněčnou stěnu hub. Naopak pohyb polárních, tedy hydrofobních molekul skrz vnější vrstvu buněčné stěny je značně zpomalený (Skaltsa et al. 2000). Často je nutný přímý kontakt obou organismů, pouhé výpary esenciálních olejů bývají na inhibici hub nedostačující (Umpiérrez et al. 2012).

Některé přírodní seskviterpenové laktony jsou účinnější než komerční fungicidy, na které si houby už vytvořily rezistenci (Wedge et al. 2000).

Přítomnost houby *Glomus macrocarpum* a *G. fasciculatum* na rostlině *Artemisia annua* významně zvyšuje množství artemisininu v rostlině. Zároveň jsou listy napadené rostliny pokryty větším množstvím žláznatých trichomů, kde se artemisinin syntetizuje a uvolňuje (Kapoor et al. 2007).

4.4 Vliv seskviterpenových laktonů na obratlovce

Účinky seskviterpenových laktonů na obratlovce jsou relativně dobře známé, jelikož se některých jejich vlastností využívá v lékařství.

Charakteristická α -metylen- γ -laktonová skupina některých seskviterpenových laktonů inhibuje kontrakce hladkého svalstva a způsobuje tak nenávratnou ztrátu tonusu (Hay et al. 1994). Jiné seskviterpenové laktony způsobují kontaktní dermatitidy (Paulsen et al. 2015): α -metylen- γ -laktonová skupina penetruje do pokožky, kde reaguje s volnými thiolovými skupinami a aminoskupinami (Salapovic et al. 2013). Nejvyšší alergenní aktivitu mají eudesmanolidy, zatímco guaianolidy a pseudoguaianolidy jsou méně aktivní (Mitchell et al. 1970).

Seskviterpenové laktony (například glaucolid B z *Vernonia eremophila*) také inhibují buněčný růst, v některých koncentracích zvyšují frekvenci chromozomových aberací lidských lymfocytů a působí cytotoxicky (Burim et al. 1999). Cytotoxické účinky mají obecně seskviterpenové laktony patřící mezi santanolidy, xanthanolidy, germacronolidy a guaianolidy (Lee et al. 1971). Seskviterpenové laktony z rostliny *Inula britannica* mají cytotoxický efekt a ničí i buněčné linie, které jsou na použití jiných léčiv rezistentní (Fischedick et al. 2013).

Parthenolid má vliv na apoptózu myeloidních leukemických buněk, zatímco zdravé krevní buňky neovlivňuje, což ho zvyhodňuje oproti jiným léčivům. Parthenolid indukuje vznik reaktivních forem kyslíku a jejich zvýšená hladina potom vede k buněčné smrti leukemických buněk, které jsou v oxidovaném stavu citlivější (Guzman et al. 2005). Bohužel však tyto pokusy často fungují pouze na *in vitro* kulturách. Důvodem může být nestabilita látek v roztocích (Pan et al. 2010) nebo jejich omezená rozpustnost (Guzman et al. 2005).

Z výše uvedených příkladů je patrné, že obratlovci jsou schopni přijmout a zužitkovat pouze omezené množství seskviterpenových laktonů naráz a jejich větší množství může být škodlivé. Rostliny tímto způsobem mohou regulovat své ztráty způsobené herbivorem.

Důkazem je studie na šimpanzích. Ukázalo se, že seskviterpenové laktony v určité koncentraci zamezují pohybu a kladení vajíček schistozom a leishmanií, pročež šimpanzi vyhledávají rostliny obsahující hořčiny. Opice se přitom vyhýbají konzumaci listů a kůry *Vernonia amygdalina*, kde je hořkých látek nejvíce. Výrazná chuť je varováním o vysoké bioaktivitě látek a nedovolí šimpanzům jich zkonzumovat příliš mnoho (Koshimizu et al. 1994).

4.5 Role seskviterpenových laktonů v alelopatii

Alelopatie je komunikace mezi rostlinami prostřednictvím sekundárních metabolitů. Velká část výzkumu alelochemikálií se soustředí na invazivní rostliny.

Exotické rostliny, které unikly svým herbivorům a patogenům, se stávají v novém prostředí velmi invazními. Obsahují látky (např. hořčiny v *Centaurea maculosa*), které herbivoři neznají, nejsou na ně adaptovaní, a proto se jim vyhýbají (Jogesh et al. 2008). Sekundární metabolity invazní rostliny *Onopordum acanthium* inhibují růst pšeničných koleoptilů a napomáhají rostlině v šíření se (Novaes et al. 2014). Stejný účinek mají terpenoidy, seskviterpeny i seskviterpenové laktony slunečnice *Helianthus annuus*. Připouští se souvislost těchto vlastností laktonů s přítomností α -methylen- γ -laktonové funkční skupiny (Macías et al. 2002). Invazivní rostliny dosahují v novém prostředí často větších populačních hustot i větší celkové biomasy. Klimatické podmínky na to přitom nemusí mít žádný vliv (Jakobs et al. 2004).

Sekundární metabolity hrají roli i v případě kompetice neinvazivních rostlin. Esenciální oleje *Heterorhalmus psiadioides* negativně ovlivňují kořenové vlášení huseníčku. Látky obsažené v esenciálním oleji mimo jiné vyvolávají vznik peroxidu vodíku, který snižuje expresi hormonu auxinu zodpovědného za kořenové vlášení. Příliš velké množství peroxidu vodíku navíc způsobuje bílou listovou pigmentaci (Lazarotto et al. 2014).

Vliv alelochemikálií může být druhově specifický. Slunečnicové seskviterpenové laktony indukují klíčení parazitické rostliny *Orobanche cumana*, zatímco na jiné druhy *Orobanche* nemají vliv (De Luque et al. 2000).

5 Závěr

Rostliny používají různé obranné strategie proti býložravcům. Typ obranného mechanismu se odvíjí od aktuálních i dlouhodobě působících biotických a abiotických podmínek prostředí, kde se rostlina vyskytuje.

Rostlina může kompenzovat ztráty způsobené býložravcem růstem nových orgánů, bránit se pomocí morfologických útvarů (trnů, trichomů), nebo se soustředit na výrobu jedovatých látek. Málokdy jedinec používá více strategií naráz, jelikož oba procesy jsou energeticky náročné. Jedná se o trade-off mezi strategiemi být „rychlý nejedovatý“, či „pomalý jedovatý“.

Složení chemismu rostliny je velmi variabilní a liší se v rámci druhu, populace i jedince samotného. Přesto je možné vysledovat hlavní složky sekundárního metabolismu jednotlivých taxonomických jednotek.

Pro čeleď Asteraceae jsou charakteristickými sekundárními metabolity isoprenoidy, mezi které patří i seskviterpenové laktony. Seskviterpenové laktony obsahují α -metylen- γ -laktonovou funkční skupinu, která je zodpovědná za značnou část antiherbivorních účinků. Má prokazatelný vliv na hmyz, měkkýše, ale i na obratlovce včetně člověka. Seskviterpenové laktony se uplatňují také v alelochemii a jsou hojně studované v souvislosti s invazivními rostlinami. Biosyntéza seskviterpenových laktonů představuje jednu z chemických indukovaných obran rostlin.

Interakce mezi organismy prostřednictvím sekundárních metabolitů jsou často vícestupňové a podílí se na nich hned více druhů rostlin i živočichů, nebo jde o kombinaci živého i neživého okolí rostliny. Seskviterpenové laktony nejsou výjimkou.

Dosavadní výzkumy se zaměřují především na několik rodů čeledi Asteraceae (například *Artemisia* sp., *Tanacetum* sp., *Centaurea* sp.), zatímco ostatní zůstávají neprobádané. Také se ukazuje, že biosyntéza a skladování seskviterpenových laktonů nejsou vždy ovlivněné jen jedním faktorem. Často se jedná o souhru více okolností; dochází k různým kombinacím interakcí zástupců jak rostlinné, tak živočišné říše a nelze zanedbat ani vliv environmentálních podmínek. I přes velké množství již publikovaných studií je spousta otázek stále nezodpovězená a zaslouží si bližší prozkoumání.

6 Seznam použité literatury

- Agrawal, A.A., 2014. Benefits and Costs of Induced Plant Defense for *Lepidium virginicum* (Brassicaceae). , 81(7), pp.1804–1813.
- Agrawal, A.A. & Konno, K., 2009. Latex: A Model for Understanding Mechanisms, Ecology, and Evolution of Plant Defense Against Herbivory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, pp.311–331.
- Ahern, J.R. & Whitney, K.D., 2014. Stereochemistry affects sesquiterpene lactone bioactivity against an herbivorous grasshopper. *Chemoecology*, 24, pp.35–39.
- Althaus, J. et al., 2014. Antiprotozoal Activity of *Achillea ptarmica* (Asteraceae) and Its Main Alkamide Constituents. *Molecules*, 19, pp.6428–6438.
- Ambrósio, S.R. et al., 2008. Constituents of glandular trichomes of *Tithonia diversifolia*: Relationships to herbivory and antifeedant activity. *Phytochemistry*, 69, pp.2052–2060.
- Ballabeni, P. et al., 2001. Spatial proximity between two host plant species influences oviposition and larval distribution in a leaf beetle. *Oikos*, 92, pp.225–234.
- Barrero, F. et al., 2000. New sources and antifungal activity of sesquiterpene lactones. *Fitoterapia*, 71, pp.60–64.
- Barrett, S.C.H., 1987. Mimicry in Plants. *Scientific American*, 257(3), pp.76–83.
- Bloom, A.J., Chapin, F.S. & Mooney, H.A., 2012. Plants - an Economic Analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16(1985), pp.363–392.
- Bowers, M.D. & Stamp, N.E., 1993. Effects of Plant Age, Genotype and Herbivory on *Plantago* Performance and Chemistry. *Ecology*, 74(6), pp.1778–1791.
- Brodmann, J. et al., 2008. Orchids Mimic Green-Leaf Volatiles to Attract Prey-Hunting Wasps for Pollination. *Current Biology*, 18(10), pp.740–744.
- Burim, R. V. et al., 1999. Genotoxic action of the sesquiterpene lactone glaucolide B on mammalian cells in vitro and in vivo. *Genetics and Molecular Biology*, 22(3), pp.401–406.
- Callaway, R.M. & De Luca, T.H., 1999. Biological-control herbivores may increase competitive ability of the noxious weed *centaurea maculosa*. *Ecology*, 80(4), pp.196–201. Available at: Callaway 1999 Ecology.pdf.
- Canales, M. et al., 2005. Informant consensus factor and antibacterial activity of the medicinal plants used by the people of San Rafael Coxcatlán, Puebla, México. *Journal of Ethnopharmacology*, 97, pp.429–439.
- Coley, P.D., 1983. Herbivory and Defensive Characteristics of Tree Species in a Lowland Tropical Forest. *Ecological Monographs*, 53(2), pp.209–234.

- Cornelissen, J.H.C. et al., 1999. Leaf structure and defense control litter decomposition rate across species and life forms in regional flora on two continents. *New Phytologist*, 143, pp.191–200.
- Dragland, S. et al., 2005. Harvest regimen optimization and essential oil production in five tansy (*Tanacetum vulgare* L.) genotypes under a northern climate. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53(12), pp.4946–4953.
- Dussourd, D.E., 2003. Chemical stimulants of leaf-trenching by cabbage loopers: Natural products, neurotransmitters, insecticides, and drugs. *Journal of Chemical Ecology*, 29(9), pp.2023–2047.
- Dussourd, D.E., 1997. Plant exudates trigger leaf-trenching by cabbage loopers, *Trichoplusia ni* (Noctuidae). *Oecologia*, 112(3), pp.362–369.
- Ehrlén, J., 1995. Demography of the Perennial Herb *Lathyrus-Vernus*. II. Herbivory and population dynamics. *Journal of Ecology*, 83, pp.287–295.
- Elufioye, T.O. & Agbedahunsi, J.M., 2004. Antimalarial activities of *Tithonia diversifolia* (Asteraceae) and *Crossopteryx febrifuga* (Rubiaceae) on mice in vivo. *Journal of Ethnopharmacology*, 93(August 2002), pp.167–171.
- Feeny, P., 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, 51(4), p.565–&.
- Fernández, L.R. et al., 2014. Antifungal terpenoids from *Hyalis argentea* var. *latisquama*. *Journal of Natural Products*, 77, pp.1579–1585.
- Fischedick, J.T. et al., 2013. Cytotoxic activity of sesquiterpene lactones from *Inula britannica* on human cancer cell lines. *Phytochemistry Letters*, 6, pp.246–252.
- Gadd, M.E., Young, T.P. & Palmer, T.M., 2001. Effects of simulated shoot and leaf herbivory on vegetative growth and plant defense in *Acacia drepanolobium*. *Oikos*, 92(3), pp.515–521.
- Gershenzon, J. & Mabry, T.J., 1983. Secondary metabolites and the higher classification of angiosperms. *Nordic Journal of Botany*, 3(1), pp.5–34.
- Gómez, J.M. & Zamora, R., 2002. Thorns as induced mechanical defense in a long-lived shrub (*Hormathophylla spinosa*, Cruciferae). *Ecology*, 83(4), pp.885–890.
- Gómez, S. et al., 2007. Costs and benefits of induced resistance in a clonal plant network. *Oecologia*, 153(4), pp.921–930.
- Gouvea, D.R. et al., 2012. Seasonal variation of the major secondary metabolites present in the extract of *Eremanthus mattogrosensis* Less (Asteraceae: Vernoniae) leaves. *Química Nova*, 35(11), pp.2139–2145.
- Guglielmo, C.G., Karasov, W.H. & Jakubas, W.J., 2011. Nutritional Costs of a Plant Secondary Metabolite Explain Selective Foraging by Ruffed Grouse. *Ecology*, 77(4), pp.1103–1115.

- Guillet, G. et al., 2000. Synergistic insecticidal mode of action between sesquiterpene lactones and a phototoxin, alpha-terthienyl. *Photochemistry and photobiology*, 71, pp.111–115.
- Guzman, M.L. et al., 2005. The sesquiterpene lactone parthenolide induces apoptosis of human acute myelogenous leukemia stem and progenitor cells. *Blood*, 105(11), pp.4163–4169.
- Hägele, B.F. et al., 1998. Long-term effects on food choice of land snail *Arianta arbustorum* mediated by petasin and furanopetasin, two sesquiterpenes from *Petasites hybridus*. *Journal of Chemical Ecology*, 24(11), pp.1733–1743.
- Hägele, B.F. & Rahier, M., 2001. Determinants of seasonal feeding of the generalist snail *Arianta arbustorum* at six sites dominated by Senecioneae. *Oecologia*, 128(2), pp.228–236.
- Halitschke, R. et al., 2001. Molecular Interactions between the Specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and Its Natural Host *Nicotiana attenuata*. III. Fatty Acid-Amino Acid Conjugates in Herbivore Oral Secretions Are Necessary and Sufficient for Herbivore-Specific. *Plant physiology*, 125(2), pp.711–717.
- Hay, a J. et al., 1994. Toxic inhibition of smooth muscle contractility by plant-derived sesquiterpenes caused by their chemically reactive alpha-methylenebutyrolactone functions. *British journal of pharmacology*, 112(1), pp.9–12.
- Hegnauer, R., 1964. *Chemotaxonomie der Pflanzen. III. Dicoyledoneae 1 Teil. Acanthaceae - Cyrillaceae*, Basel & Stuttgart: Birkhauser Verlag.
- Heldt, H.-W. & Piechulla, B., 2010. *Plant Biochemistry* 4th ed., Sant Louis: Elsevier, xxiv.
- Hoballah, M.E.F. & Turlings, T.C.J., 2001. Experimental evidence that plants under caterpillar attack may benefit from attracting parasitoids. *Evolutionary Ecology Research*, 3, pp.553–565.
- Churugchow, N. & Rattarasarn, M., 2001. Biosynthesis of scopoletin in *Hevea brasiliensis* leaves inoculated with *Phytophthora palmivora*. *Journal of Plant Physiology*, 882, pp.875–882.
- Jackrel, S.L. & Wootton, J.T., 2015. Cascading effects of induced terrestrial plant defences on aquatic and terrestrial ecosystem function. *Proceedings of the Royal Society*, 282(1805).
- Jahodář, L., 2009. *Farmakobotanika: semenné rostliny*, Praha: Karolinum.
- Jakobs, G., Weber, E. & Edwards, P.J., 2004. Introduced plants of the invasive *Solidago gigantea* (Asteraceae) are larger and grow denser than conspecifics in the native range. *Diversity and Distributions*, 10, pp.11–19.
- De Jesus-Gonzalez, L. & Weathers, P.J., 2003. Tetraploid *Artemisia annua* hairy roots produce more artemisinin than diploids. *Plant cell reports*, 21, pp.809–813.
- Jogesh, T., Carpenter, D. & Cappuccino, N., 2008. Herbivory on invasive exotic plants and their non-invasive relatives. *Biological Invasions*, 10, pp.797–804.

- Johnson, S.D. et al., 2003. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology*, 84(11), pp.2919–2927.
- Kapoor, R., Chaudhary, V. & Bhatnagar, K., 2007. Effects of arbuscular mycorrhiza and phosphorus application on artemisinin concentration in *Artemisia annua* L. *Mycorrhiza*, 17, pp.581–587.
- Katz, O., Lev-Yadun, S. & Bar, P., 2014. Do phytoliths play an antiherbivory role in southwest Asian Asteraceae species and to what extent? *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209(7), pp.349–358.
- Kaushik, S. et al., 2010. Catechin is a phytotoxin and a pro-oxidant secreted from the roots of *Centaurea stoebe*. *Plant signaling & behavior*, 5(9), pp.1088–1098.
- Keskitalo, M., Pehu, E. & Simon, J.E., 2001. Variation in volatile compounds from tansy (*Tanacetum vulgare* L.) related to genetic and morphological differences of genotypes. *Biochemical Systematics and Ecology*, 29, pp.267–285.
- Kleine, S. & Müller, C., 2013. Differences in shoot and root terpenoid profiles and plant responses to fertilisation in *Tanacetum vulgare*. *Phytochemistry*, 96, pp.123–131.
- Kleine, S. & Müller, C., 2011. Intraspecific plant chemical diversity and its relation to herbivory. *Oecologia*, 166(1), pp.175–186.
- Kohl, K.D., Miller, A.W. & Dearing, M.D., 2014. Evolutionary irony: evidence that “defensive” plant spines act as a proximate cue to attract a mammalian herbivore. *Oikos*.
- Koshimizu, K., Ohigashi, H. & Huffman, M., 1994. Use of *Vernonia amygdalina* by wild chimpanzee: possible roles of its bitter and related constituents. *Physiology & behavior*, 56(6), pp.1209–1216.
- Kunze, A., Müller, C. & Proksch, P., 1995. Chemical variation and defense of *Encelia farinosa*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 23(4), pp.355–363.
- Lankau, R., 2007. Specialist and generalist herbivores exert opposing selection on a chemical defense. *New Phytologist*, 175, pp.176–184.
- Lazarotto, D.C. et al., 2014. Phytotoxic effects of *Heterothalamus psiadioides* (Asteraceae) essential oil on adventitious rooting. *Acta Physiologiae Plantarum*, 36, pp.3163–3171.
- Lee, K. et al., 1971. Cytotoxicity of Sesquiterpene Lactones. *Cancer Research*, pp.1649–1654.
- Lev-Yadun, S., 2003. Why do some thorny plants resemble green zebras? *Journal of Theoretical Biology*, 224(4), pp.483–489.
- Lin, T.-Y. et al., 2013. Berberine Inhibits the Release of Glutamate in Nerve Terminals from Rat Cerebral Cortex. *PloS ONE*, 8(6).
- De Luque, A.P. et al., 2000. Sunflower sesquiterpene lactone models induce *Orobancha cumana* seed germination. *Phytochemistry*, 53, pp.45–50.

- Luštinec, J. & Žárský, V., 2003. *Úvod do fyziologie vyšších rostlin* 1. ed., Praha: Karolinum.
- Macías, F. et al., 2002. Bioactive terpenoids from sunflower leaves cv. Peredovick®. *Phytochemistry*, 61, pp.687–692.
- Mack, K.M.L. & Rudgers, J., 2008. Balancing multiple mutualists: Asymmetric interactions among plants, arbuscular mycorrhizal fungi, and fungal endophytes. *Oikos*, 117(2), pp.310–320.
- Mauricio, R., 2000. Natural selection and the joint evolution of tolerance and resistance as plant defenses. *Evolutionary Ecology*, 14, pp.491–507.
- Meepagala, K.M. et al., 2004. Molluscicidal activity of vulgarone B against ram's horn snail (*Planorbella trivolvis*). *Pest Management Science*, 60(October 2003), pp.479–482.
- Meiners, T. & Hilker, M., 2000. Induction of plant synomones by oviposition of a phytophagous insect. *Journal of Chemical Ecology*, 26(1), pp.221–232.
- Mendes, N.M. et al., 1999. Screening of Asteraceae (Compositae) plant extracts for molluscicidal activity. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 94(3), pp.411–412.
- Milewski, V., Young, T.P. & Madden, D., 1991. Thorns as induced defenses. Experimental evidence. *Oecologia*, 86(August 1987), pp.70–76.
- Mitchell, J.C. et al., 1970. Allergic contact dermatitis from *Frullania* and Compositae. *Journal of Investigative Dermatology*, 54(3), pp.233–239.
- Münzbergová, Z. & Skuhrovec, J., 2013. Effect of Habitat Conditions and Plant Traits on Leaf Damage in the Carduoideae Subfamily. *PLoS ONE*, 8(5).
- Novaes, P. et al., 2014. Phytotoxic Potential of *Onopordum acanthium* L. (Asteraceae). *Chemistry & Biodiversity*, 11, pp.1247–1255.
- O'Brien, J. et al., 2012. A Peroxidase-Dependent Apoplastic Oxidative Burst in Cultured *Arabidopsis* Cells Functions in MAMP-Elicited Defense. *Plant Physiology*, 158(4), pp.2013–2027.
- Pan, L. et al., 2010. Bioactivity-guided isolation of cytotoxic sesquiterpenes of *Rolandra fruticosa*. *Phytochemistry*, 71(5-6), pp.635–640.
- Paulsen, E. et al., 2015. Sunflower seeds as eliciting agents of Compositae dermatitis. *Contact Dermatitis*, 72(3), pp.172–177.
- Ramachandra Rao, S. & Ravishankar, G.A., 2002. Plant cell cultures: Chemical factories of secondary metabolites. *Biotechnology Advances*, 20, pp.101–153.
- Redak, R.A., Trumble, J.T. & Paine, T.D., 1997. Interactions between the *Encelia* leaf beetle and its host plant, *Encelia farinosa*: The influence of acidic fog on insect growth and plant chemistry. *Environmental Pollution*, 95(2), pp.241–248.

- Reis, É.S. et al., 2010. Seasonal Variation in Essential Oils of *Lychnophora*. *Journal of Essential Oil Research*, 22(July 2008), pp.2008–2011.
- Reuben A. Sessa, Mark H. Bennett, Mervyn J. Lewis, John W. Mansfield, M.H.B., 2000. Metabolite profiling of sesquiterpene lactones from *Lectuca* species. *The Journal of Biological Chemistry*, 275(35), pp.26877–26884.
- Sagers, C.L. & Coley, P.D., 1995. Benefits and costs of defense in a neotropical shrub. *Ecology*, 76(6), pp.1835–1843.
- Sakamoto, H.T. et al., 2005. Quantitative HPLC analysis of sesquiterpene lactones and determination of chemotypes in *Eremanthus seidelii* MacLeish & Schumacher (Asteraceae). *Journal of the Brazilian Chemical Society*, 16(6 B), pp.1396–1401.
- Salapovic, H., Geier, J. & Reznicek, G., 2013. Quantification of sesquiterpene lactones in asteraceae plant extracts: Evaluation of their allergenic potential. *Scientia Pharmaceutica*, 81, pp.807–818.
- Scotti, M.T. et al., 2012. Self-organizing maps of molecular descriptors for sesquiterpene lactones and their application to the chemotaxonomy of the Asteraceae family. *Molecules*, 17, pp.4684–4702.
- Seneviratne, H.K. et al., 2014. Non-host disease resistance response in pea (*Pisum sativum*) pods: Biochemical function of DRR206 and phytoalexin pathway localization. *Phytochemistry*.
- Scheidel, U., Röhl, S. & Bruelheide, H., 2003. Altitudinal gradients of generalist and specialist herbivory on three montane Asteraceae. *Acta Oecologica*, 24, pp.275–283.
- Schorr, K. & Da Costa, F.B., 2005. Quantitative determination of enhydrin in leaf rinse extracts and in glandular trichomes of *Smallanthus sonchifolius* (Asteraceae) by reversed-phase high-performance liquid chromatography. *Phytochemical Analysis*, 16(3), pp.161–165.
- Schwachtje, J. & Baldwin, I.T., 2008. Why does herbivore attack reconfigure primary metabolism? *Plant physiology*, 146(3), pp.845–851.
- Skaltsa, H. et al., 2000. Sesquiterpene lactones from *Centaurea thessala* and *Centaurea attica*. Antifungal activity. *Phytochemistry*, 55, pp.903–908.
- Thines, N.J. et al., 2008. UV-B effects on the nutritional chemistry of plants and the responses of a mammalian herbivore. *Oecologia*, 156(1), pp.125–135.
- Tschiggerl, C. & Bucar, F., 2012. Guaianolides and Volatile Compounds in Chamomile Tea. *Plant Foods for Human Nutrition*, 67, pp.129–135.
- Umpiérrez, M.L. et al., 2012. Essential oils from Asteraceae as potential biocontrol tools for tomato pests and diseases. *Phytochemistry Reviews*, 11, pp.339–350.
- Votrubová, O., 1997. *Anatomie rostlin*, Praha: Karolinum.

- Vučković, I. et al., 2006. Sesquiterpene lactones from the aerial parts of *Anthemis arvensis* L. *Biochemical Systematics and Ecology*, 34, pp.303–309.
- Warner, P.J. & Cushman, J.H., 2002. Influence of herbivores on a perennial plant: Variation with life history stage and herbivore species. *Oecologia*, 132(1), pp.77–85.
- Wedge, D.E., Galindo, J.C.G. & Macías, F.A., 2000. Fungicidal activity of natural and synthetic sesquiterpene lactone analogs. *Phytochemistry*, 53, pp.747–757.
- Zobayed, S.M.A. & Saxena, P.K., 2003. In vitro-grown roots: A superior explant for prolific shoot regeneration of St. John's wort (*Hypericum perforatum* L. cv "New Stem") in a temporary immersion bioreactor. *Plant Science*, 165(3), pp.463–470.
- Zust, T. et al., 2012. Natural Enemies Drive Geographic Variation in Plant Defenses. *Science*, 338(2012), pp.116–119.