

Univerzita Hradec Králové

Přírodovědecká fakulta

Katedra biologie

**Produkce sekundárních metabolitů rostlin jako odpověď na
napadení herbivory**

Bakalářská práce

Autor: Radka Čechová

Studijní program: B 1501 Biologie

Studijní obor: Systematická biologie a ekologie

Vedoucí práce: doc. Ing. Jiří Tůma, CSc.

Hradec Králové

2016

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma „Produkce sekundárních metabolitů rostlin jako odpověď na napadení herbivory“ vypracovala samostatně a na základě uvedených literárních zdrojů.

V Hradci Králové dne

Jméno a příjmení

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému vedoucímu bakalářské práce panu doc. Ing. Jiřímu Tůmovi, CSc. za poskytování rad při vedení této práce a také za jeho čas a ochotu při řešení tohoto tématu.

Anotace v českém jazyce

ČECHOVÁ, R. *Produkce sekundárních metabolitů jako odpověď na napadení herbivory*. Hradec Králové, 2016. Bakalářská práce na Přírodovědecké fakultě Univerzity Hradec Králové. Vedoucí bakalářské práce Jiří Tůma. 60 s.

Herbivorní živočichové poškozují rostlinu různými způsoby. Rostlina se proti tomu brání mechanickými a chemickými obranami, které si sama utváří. Tato bakalářská práce rozebírá především chemické obrany rostlin. Ty představují hlavně sekundární metabolity, které vznikají různými syntézami z primárních metabolitů v těle rostliny. Toxicky, nebo repelentně působí na hmyzí škůdce. Díky těmto vlastnostem by mohly být tyto látky využívány jako přírodní insekticidy, které by neškodily životnímu prostředí. Tato práce uvádí příklady stošesti sekundárních metabolitů, které by mohly být potenciálně využitelné proti herbivorům.

Klíčová slova

Herbivorie, rostlinné obrany, sekundární metabolity, insekticidy

Anotace v cizím jazyce

ČECHOVÁ, R. *Production of plant secondary metabolites in response to herbivory attack*. Hradec Králové, 2016. Bachelor Thesis at Faculty of Science University of Hradec Králové. Thesis Supervisor Jiří Tůma. 60 p.

Herbivorous animals damage the plant in different ways. Plant prevents them from doing so using mechanical and chemical defense, which produces itself. This bachelor thesis analyzes mainly chemical defense of plants. This mainly mean secondary metabolites that are produced by various synthesis from primary metabolites in the plant body. They have toxic or repellent effect on insect pests. Thanks to these characteristics these substances could be used as a natural insecticide that would not harm the environment. This work introduces 106 examples of the secondary metabolites that could be potentially used against herbivores.

Key words

Herbivory, plant defense, secondary metabolites, insecticides

Obsah

1	Úvod	1
2	Herbivorie	2
3	Obranné mechanismy rostlin proti napadení herbivory	2
4	Mechanické obrany	4
4.1	Trichomy	4
4.2	Kutikula a krystaly	5
4.3	Tuhost rostliny	6
4.3.1	Celulóza	6
4.3.2	Suberin	6
4.3.3	Lignin	6
4.3.4	Sklerenchym	7
4.4	Trny	7
4.5	Mléčnice	7
5	Chemické obrany	7
5.1	Evoluce chemických rostlinných obran	7
5.2	Mechanismy chemické obranné reakce rostlin proti herbivorům	8
5.3	Sekundární metabolity a jejich úloha při obraně proti hmyzím herbivorům	9
5.4	Syntéza sekundárních metabolitů	10
5.5	Typy sekundárních metabolitů a jejich řazení do skupin	11
5.6	TERPENY (Terpenoidy)	11
5.6.1	Terpeny	11
5.6.1.1	Monoterpeny	12
5.6.1.2	Seskviterpeny	15
5.6.1.3	Diterpeny	17
5.6.1.4	Triterpeny	17
5.6.2	Saponiny	17
5.7	DUSÍKATÉ LÁTKY	18
5.7.1	Alkaloidy	18
5.7.1.1	Chinolizidinové alkaloidy	19
5.7.1.2	Piperidinové a pyridinové alkaloidy	20
5.7.1.3	Tropanové alkaloidy	22
5.7.1.4	Pyrrolizidinové alkaloidy	23
5.7.1.5	Izochinolinové alkaloidy	24
5.7.1.6	Indolové alkaloidy	26
5.7.1.7	Chinolinové alkaloidy	29
5.7.1.8	Imidazolové alkaloidy	30
5.7.1.9	Diterpenové alkaloidy	30
5.7.1.10	Steroidní alkaloidy	30
5.7.2	Glykosidy	32
5.7.2.1	Kyanogenní glykosidy	32

5.7.2.2	Glukosinoláty.....	33
5.7.2.3	Antrachinonové glykosidy	33
5.7.2.4	Kardioaktivní glykosidy.....	34
5.7.3	Neproteinové aminokyseliny	35
5.7.4	Lektiny.....	35
5.7.5	Sírné rostlinné metabolity.....	36
5.8	FENOLICKÉ LÁTKY	36
5.8.1	Látky fenolického charakteru.....	36
5.8.1.1	Fenylpropany.....	37
5.8.1.2	Jednoduché fenoly	38
5.8.1.3	Třísloviny	38
5.8.2	Polyalkyny	38
5.8.3	Lignany	38
5.8.4	Kumariny.....	39
6	Návrh experimentu	39
6.1	Průběh navrhovaného experimentu	40
7	Závěr.....	41
8	Literární zdroje.....	42

1 Úvod

Tématem předložené bakalářské práce je výzkumná otázka zaobírající se především obrannými mechanismy, které si rostliny tvoří proti napadení hmyzími škůdci. K tomuto účelu jsme zvolili název práce „Produkce sekundárních metabolitů rostlin jako odpověď na napadení herbivory“. Tato problematika byla vybrána z důvodu zajímavosti a zároveň s cílem zjistit, zda existují biologické insekticidy, jejichž vliv vůči životnímu prostředí by byl méně negativní. Dalším podnětem pro výběr je snaha určit takové přírodní látky k ochraně před škůdci, které by plnily stejnou funkci jako chemické ochranné látky s tím, že by nedošlo ke snížení výnosů ze zemědělské činnosti, případně i k jejímu zefektivnění. Rostliny přece představují, mimo jiné, především zdroj obživy pro samotné lidstvo. Přírodní ochranné látky by tak byly šetrnější k životnímu prostředí, ale i ke zdraví lidí. Proto je důležité a výhodné, aby se člověk pokusil o nalezení takových látek.

Rostliny jsou napadány mnoha druhy herbivorů. Tato práce je ve svém obsahu v první řadě zaměřena na hmyzí herbivory, kteří tvoří rozsáhlou skupinu živočichů vyživujících, nebo rozmnožujících se na různých druzích rostlin. Ty se sami brání pomocí mechanických obran, které herbivorům spíše zamezují proniknutí k rostlinným pletivům. Další obrana je chemická, která je pro tento text stěžejní. Chemickou obranu tvoří především sekundární metabolity, které vznikají z metabolitů primárních. Sekundární metabolity mají široké pole působnosti u rostlin.

Sekundární metabolity se již dlouho využívají ve farmakologických, potravinářských, a často i v dalších oborech průmyslu. Ovšem jejich účinky na hmyz se staly předmětem zkoumání především v posledních několika letech. Zkoumá se, je-li možné takové látky využít jako přírodní insekticidy. Každá látka však vzniká v různorodých čeledích nebo i kategoriích rostlin a také působí jen na některou část. Často jen na druh patřící do rozsáhlé skupiny hmyzu. Proto je vědecké zkoumání této problematiky velmi náročné a zdlouhavé.

Cílem práce bylo zpracovat souhrn sekundárních metabolitů, které by mohly být efektivně využity při kontrole množství hmyzích škůdců. Rostliny si tyto látky vytvářejí po napadení herbivory a mohou na ně působit, nebo se na ně někteří škůdci dokážou přizpůsobit. Tato problematika je poslední dobou velmi diskutovaná a tato práce vychází především z vědeckých článků, které jsou vytvořeny po předešlém experimentu s rostlinou a jejím herbivorem. Dalším cílem bylo navrhnout experiment, který by mohl být využit v navazujícím magisterském studiu.

2 Herbivorie

Býložraví živočichové ovlivňují rostlinu okusem, saním, nebo požerem. Mohou u rostlin způsobovat rozdíly v růstu, příjmu živin nebo i změny při transpiraci a fotosyntéze. Narušení rostliny herbivorem může změnit nebo přerušit tok živin a vody v cévních svazcích rostliny (Mihai et al., 2005).

Živočichové konzumující rostliny, nebo jen jejich části se rozdělují na monofágy a polyfágy. Monofágové jsou živočichové specializovaní pouze na jeden druh rostliny. Polyfágové mohou konzumovat větší množství rostlin a nejsou závislí pouze na jednom druhu. Jsou tedy tolerantnější k obranným mechanismům rostlin, ale když bude velmi vyselektovaná a účinná obranná látka, tak se na ni nedokážou přizpůsobit. Tyto látky se naopak naučí zpracovávat a trávit monofágové, kteří se na to vyspecializují (Fürstenberg-Hägg et al., 2013).

Býložravci si většinou vybírají části rostlin dobře dostupné a na obsah živin bohaté. Rostlinu poškozují jak obratlovci, tak i bezobratlí živočichové a rostlina po napadení většinou neumírá (Crawley, 1983). Na potravní chování škůdců může mít vliv i plošné rozmístění rostlin, nebo jejich nechutnost. Někdy mohou rostliny využívat bezprostřední blízkost u jiných rostlin jako ochranu sebe sama. Mluvíme o ochraně mechanické, kdy jedna rostlina zakryje druhou, nebo o chemické využívající toxických sekundárních metabolitů (Baraza et al., 2006).

Rostliny se tedy mohou proti poškození různými mechanismy bránit, nebo k němu mohou být tolerantní. Po napadení může rostlina začít více fotosyntetizovat, nebo zrychlit růst jiných částí. Také musí mít dobře uložené axilární pupeny a orgány pro ukládání uhlíku. Tolerantní rostliny najdeme většinou na místech, kde jsou výběhy živočichů, nebo na pastvinách. Často však není jisté, zda se jedná o toleranci, nebo rezistenci. Různé druhy strategie si vybírají podle podmínek prostředí a množství herbivorů na ně útočících. Díky specializaci herbivorů se specializují i rostliny a vývoj tak jde stále kupředu (Turley et al., 2013).

3 Obranné mechanismy rostlin proti napadení herbivory

Rostliny nemohou uniknout, když na ně zaútočí patogeny, býložraví živočichové nebo nepříznivé podmínky okolního prostředí. Nejde však o pasivní organismy, ale o jedince aktivně regulující špatné podmínky (Ballhom et al., 2011).

Díky interakcím a koevoluci s herbivory si rostliny vybudovaly širokou škálu obranných mechanismů. Ty se dělí do dvou základních kategorií (Chen, 2008):

1) Konstitutivní obrany zahrnují mechanické a chemické obrany rostlin, které jsou aktivované již před napadením, ale může dojít k jejich zesílení po napadení.

2) Indukované obrany se naopak vyskytnou u rostliny až po napadení jejích pletiv herbivorem a skládají se ze tří základních částí: zjištění o napadení, přenos signálu a tvorba obranných chemických látek. Tyto obrany se dělí na přímé a nepřímé. Přímé tvoří omezování zásobních látek v pletivech rostliny, což způsobuje nižší nutriční hodnotu a toxicitu tkání rostliny

Rostliny se před napadením mohou bránit mechanickými, nebo chemickými prostředky. Mezi mechanické patří například trny, trichomy, kutikula či velmi tvrdá sklerenchymová vlákna. Do této skupiny se dá počítat i latex, který může potřísnit, nebo zalepit herbivora, a tak mu zamezit v poškození rostliny, avšak řadí se i do skupiny chemických obran. Do skupiny chemických obranných mechanismů patří vytváření látek nechutných, páchnoucích a také jedovatých či nestravitelných (Pech, 2016).

Pro rostlinu je někdy lepší a výhodnější rychlejší růst, než tvorba chemických obran, jelikož je menší šance, že býložravec rostlinu celou spase. Rostlina může lépe konkurovat o světlo s rostlinami v okolí. Na chemickou obranu se může býložravec adaptovat a jedovaté látky mu tak nemusí vadit. Jedná se však o herbivory specializující se na specifický druh rostliny (Arab et Trigo, 2011).

Nejdůležitější pro rostlinu je však rozlišit, zda je napadena býložravcem, který ji může různými způsoby devastovat vzrostlé části. Může se jednat i o živočicha, který klade vajíčka na listy či do pletiv, nebo se jedná o mechanické poranění při krupobití, silném větru a podobně. Díky rozpoznání škodlivého vlivu okolního prostředí nemusí rostlina plýtvat energií na vytváření obranných mechanismů. Velmi dobré je pro rostlinu i určení býložravce podle sekretů z jeho slin, jelikož po rozpoznání můžou být obranné látky vytvářeny rychleji (Fürstenberg-Hägg et al., 2013).

Aby mohly být vytvořeny obranné mechanismy, musí se do syntézy zapojit rostlinné hormony. Po napadení býložravcem se uplatňují především etylen a kyselina jasmonová. Ty mohou aktivovat tvorbu rostlinných obran. Rostlina také může po napadení vytvářet látky přivolávající predátory, kteří napadnou býložravce (může jít i o parazitoidy) a poté již nemusí vytvářet mechanické nebo chemické ochrany (Fürstenberg-Hägg et al., 2013).

4 Mechanické obrany

4.1 Trichomy

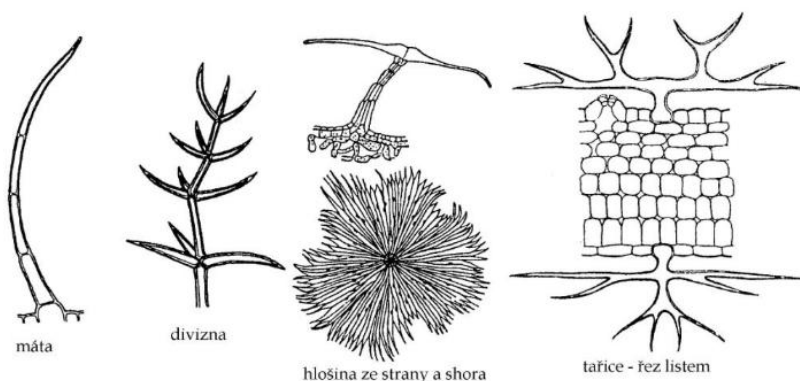
Trichomy se nacházejí v epidermis různých druhů rostlin a vznikají vychlípáním, nebo násobením jejích buněk. Občas se vytvoří složité mnohobuněčné struktury nazvané emergence, tvořené i buňkami podpokožkovými (Novák et Skalický, 2008). Nezasahují do nich cévní svazky. Liší se od sebe především velikostí, specifickými tvary, a zda mají či nemají žlázu. Podle tvarů nebo počtů se díky nim mohou rozlišovat i různé druhy rostlin (Glas et al., 2012).

Obecně trichomy většinou herbivorovi zamezují nebo znepříjemňují pohyb po rostlinných orgánech, nebo znesnadňují přístup k rostlinným pletivům či šťávám (Pech, 2016). Tyto struktury neslouží rostlině pouze jako obrana před býložravci, ale také chrání rostlinu před vysoušením v teplých oblastech. Rostliny mající tyto ochranné prostředky bývají ve výhodě před rostlinami lysými jak z pohledu obrany před napadením, tak i ochrany před vysoušením a silným slunečním zářením, nebo naopak před mrazem (Nogueira et al., 2013).

Dělí se podle funkce:

- Krycí trichomy

Především mají funkci ochrannou, nejen proti herbivorům, ale i před vyschnutím rostliny. Tvoří plstnatý povlak na povrchu rostliny. Do této skupiny patří i ostnitě a háčkovité trichomy, jež slouží především jako ochranný mechanismus před býložravci, nebo jako pomoc při rozšiřování semene na jiné místo. Mohou být upravené do podoby létajícího zařízení, což také podporuje šíření rostliny (Novák et Skalický, 2008). Různé typy krycích trichomů jsou vyobrazeny na obrázku č. 1. Často jde o mrtvé buňky vyplněné vzduchem, což je dobré při odražení a lomu světla a rostlina nepřichází o potřebnou vodu. (Anděrová et Šíma, 2010).



Obr. 1.: různé druhy krycích trichomů

(Převzato

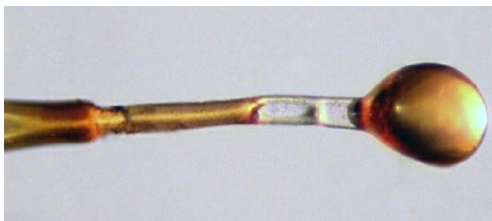
Z:

http://biologickaolympiada.cz/files/45_BiO_CD_studijn%C3%AD_text.pdf)

- **Žlaznaté trichomy**

Oplývají schopností sekrece a vylučují silice, éterické oleje a další podobné látky, které jsou často využívány ve farmaceutickém, potravinářském průmyslu či jako pesticidní látky. Tyto vylučované šťávy se většinou řadí do skupiny sekundárních metabolitů (Glas et al., 2012). Vylučované látky mohou lákat opylovače, nebo svým pachem odpuzovat býložravé živočichy (Novák et Skalický, 2008). Při obraně proti hmyzím opylovačům je důležitá hustota žlaznatých chlupů. Brání škůdcům uchytit se na rostlině, dostat se k výživným pletivům a vyloučené látky brání jeho pohybu, tráví ho nebo dusí. Pro rostlinu však není velká hustota trichomů vždy pozitivní, protože je velmi energeticky náročné je vytvořit (Glas et al., 2012).

Tentakule – zvláštní typ žlaznatého trichomu nacházející se u masožravých rostlin (Novák et Skalický, 2008) na obrázku č. 2. Produkují lepkavé šťávy obsahující enzymy, které slouží k rozkladu těl přilepených živočichů (Anděrová et Šíma, 2010). Umožňují rostlině příjem dusíku z rozkládajících se těl živočichů (Novák et Skalický, 2008).



Obr. 2.: žlaznatý trichom pelargonie s kulovitým sekrečním vrcholem (Převzato z: <http://botany.cz/cs/semenne-rostliny-trichomy/>)

- **Žahavé trichomy**

Správně se řadí mezi emergence, ale mají jednobuněčnou, nerozvětvenou, tvarem lahvicovitou strukturu. Především nesou schopnost bránit rostlinu proti herbivorům. Buněčná stěna trichomu je inkrustovaná kyselinou křemičitou a je tak velice křehká – špička se odlomí, ostrý kraj poraní pokožku poškozovatele a do ranky se dostane žahavá tekutina (obsahuje většinou histamin, acetylcholin nebo serotonin) (Novák et Skalický, 2008).

- **Absorpční trichomy**

Šupinové, nebo vláskovité struktury, většinou jednobuněčné, tenkostěnné, na vrcholu zrosolovatělé – pomáhají přijímat látky, nebo vodu z půdy – jedná se většinou o kořenové vlášení (Novák et Skalický, 2008).

4.2 Kutikula a krystaly

Epikutikulární vosky a krystaly pokrývají pokožku většiny cévnatých rostlin. Chrání rostlinu před odparem vody, patogeny, ale také před herbivory, jelikož zvyšují kluzkost povrchu. Chemické složení těchto struktur se liší u každého jedince (Fürstenberg-Hägg et al., 2013). Avšak základní složkou bývají polymerické

lipidy a rozpustné vosky (Riederer et Müller, 2006). Chemicky odolná struktura, která je téměř nepropustná pro plyny. Voda se přes tuto vrstvu dostává velmi obtížně. Rostliny pokryté vrstvičkou kutikuly vypadají ojiňně (Novák et Skalický, 2008).

4.3 Tuhost rostliny

Tvrdá a tuhá vrchní vrstva listu znepríjemňuje živočichům proniknutí k rostlinným tkáním a šťávám. Velmi nepříjemné je to především pro hmyz se sacím ústním ústrojím. Je pro ně velmi náročné dostat se přes tvrdou překážku. Může se stát, že si při pokusech o probodnutí stěny rostliny poškodí ústrojí pro příjem potravy. Buněčné stěny jsou často zpevněny pomocí celulózy, suberinu, ligninu či sklerenchymu. V této tkáni se můžou vyskytovat i částice oxidu křemičitého (Fürstenberg-Hägg et al., 2013).

4.3.1 Celulóza

Celulóza je základní složka buněčné stěny tvořící 25-40% z celkové stavby (Novák et Skalický, 2008). Rozklad celulózy na menší struktury je složitý a vyžaduje přítomnost enzymů celuláz. Celulóza se poté rozloží na několik jednotek glukózy (Béguin et Aubert, 1994). Pro býložravce je celulóza velmi špatně stravitelná. Někteří, jako třeba skot, mají uzpůsobené žaludky, kde celulózu tráví mikroorganismy a skot poté tráví ty vlastní rozkladače (Pech, 2016).

4.3.2 Suberin

Látka, která se typicky nachází v korkovém pletivu. Můžeme ji však najít i na povrchu semen nebo plodů. Vytváří se také na místě poranění rostliny (Novák et Skalický, 2008). Suberinované buněčné stěny působí jako překážky pro vodu, transport živin, ale i jako obrana před patogeny a býložravci (Franke et Schreiber, 2007).

4.3.3 Lignin

Lignin je složený z velkého množství aromatických polymerů, které jsou uloženy převážně ve stěnách sekundárně ztlustlých buněk. Toto je utváří pevnými a nepropustnými (Vanholme et al., 2010). Způsobuje dřevnatění buněk a dodává jim tvrdost, ale buněčné stěny již nejsou moc pružné (Novák et Skalický, 2008). Může se objevovat i na místech poraněných herbivorem, nebo poškozených nějakým patogenem či stresem. Nejde jen o reakci na poranění, ale stěny buněk jím mohou být vystlané a připravené na útok (Vanholme et al., 2010).

4.3.4 Sklerenchym

Specializovaná tkáň upravená tak, aby vydržela tlak a napětí. Může se vyskytovat ve formě vláken, nebo specializovaných útvarů sklereid. Buňky sklerenchymu mají sekundární vrstvy stěn (Jarvis, 2012). Často buňky umírají a podpůrnou funkci tak tvoří zbylé ztlustlé buněčné stěny (Novák et Skalický, 2008).

4.4 Trny

Jedná se o metamorfózy listů nebo stonku, které vznikly díky působení vnějšího prostředí na rostlinu (Slavíková, 2002). Trny stonkového původu se nazývají kolce. Trny listového původu je možné nazývat také ostny (Novák et Skalický, 2008). Poranění hrozí velkým býložravcům a zamezení pohybu po rostlině malým, většinou hmyzím, herbivorům (Pech, 2016).

4.5 Mléčnice

Jsou to buňky nebo skupiny buněk, které mají ve své vakuole tekutinu zvanou latex (Novák et Skalický, 2008). Jedná se o lepkavou emulzi, která se vyskytuje asi u 10% kvetoucích rostlin (Agrawal et Konno, 2009). Tato tekutina se většinou z rostliny vylučuje na místech poranění. Vyloučená látka má obraný charakter proti herbivorům. Může býložravce odpudit pomocí látek v tekutině obsažených. Latex také může škůdce zalepit, a především hmyzí škůdce se poté nemůže hýbat (Konno, 2011).

5 Chemické obrany

Jedná se o látky, které jsou pro býložravce toxické, odpuzující nebo snižují výživnost pletiv. Většinou se jedná o sekundární metabolity, které se mohou vyskytnout i v latexu. Chemická obrana může působit na býložravce přímo a nepřímo. Přímé obrany využívají toxicity, antinutricity či nechutnosti látek, které herbivor zkonsumuje. Nepřímé naopak přitahují jiné organismy z jiných trofických úrovní, které zneškodňují napadající živočichy a tím se rostlina chrání (Mithöfer et Boland, 2012).

5.1 Evoluce chemických rostlinných obran

Rostlinné obrany se nejspíše vyvinuly kvůli několika činitelům. Byl to především přírodní výběr, evoluční změny a vznik genetických mutací. Náhodné mutace v základních metabolických drahách vedly ke vzniku nových sloučenin, které se staly toxickými proti patogenům a býložravcům. Postupem času se tvorba těchto látek ukázala jako výhodná pro přežití více rostlin a ty se mohly více rozmnožovat

a předávaly tyto poznatky potomkům další generace. Tyto látky jsou také nežádoucí v potravě člověka. Proběhl proto výběr rostlin, které tvoří malé množství sekundárních metabolitů a ty se pěstují jako kulturní rostliny nebo se rostliny šlechtí tak, aby produkovaly menší množství těchto sloučenin (Taiz et Zeizer, 2010).

5.2 Mechanizmy chemické obranné reakce rostlin proti herbivorům

Mnoho rostlin obsahuje neobvyklé aminokyseliny, které jsou přítomné ve volné formě a působí jako ochranné látky. Tyto látky nejsou začleněny do proteinů a nazýváme je neproteinové aminokyseliny. Jsou však velmi podobné běžným proteinogenním aminokyselinám. Příkladem může být neproteinový kanavalin, který je blízkým analogem k argininu. Toxicita je u nich uplatňována různými způsoby. Někteří zástupci blokují syntézu, nebo příjem normálních aminokyselin. Jsou však i takové, které se začleňují do bílkovin a výsledkem je nefunkční protein. Jiné druhy rostlin produkují lektiny, což jsou taktéž obranné proteiny řadící se do skupiny neproteinových aminokyselin, které se vážou na sacharidy, nebo proteiny obsahující sacharidové jednotky. Jedná se o proteiny, které inhibují proteinázu v trávicím traktu. Nalezneme je hlavně v luštěninách, rajčatech i jiných rostlinách. Hmyz, který tyto látky zkonzumuje, trpí nižším tempem růstu a rozvoje (Taiz et Zeiger, 2010).

Škody způsobené býložravcem spouští kaskádu signálních drah (příklad popsán na listech rajčete) (Pearce et al., 1991):

- 1) po poranění listy syntetizují prosystemin, což je velký prekurzorový protein
- 2) prosystemin je proteolyticky zpracováván a vzniká krátký polypeptid systemin, který je prvním zjištěným polypeptidovým hormonem v rostlinách
- 3) systemin je následně uvolňován z poškozených buněk do apoplastu
- 4) následně dochází k transportu systeminu pomocí lýka ven ze zraněného listu
- 5) v cílových buňkách se váže na plazmatickou membránu a iniciuje biosyntézu kyseliny jasmonové, která je důležitým regulátorem růstu s významnými účinky
- 6) kyselina jasmonová nakonec aktivuje expresi genů

Kromě kyseliny jasmonové se mohou jako signální látky objevit například i kyselina abscisová nebo kyselina salicylová. Jasmonová kyselina se syntetizuje z linolenové kyseliny a indukuje transkripci hostitelských genů, které jsou

zapojené do obranných mechanismů rostlin (Taiz et Zeiger, 2010). Také spolu se svými deriváty přispívá k tvorbě sekundárních metabolitů, růstu a správnému vývoji rostliny (Podlešáková et al., 2012). Aktivuje také geny některých primárních metabolických drah, které poskytují prekursorů pro tvorbu některých alkaloidů (Taiz et Zeiger, 2010).

Po napadení rostliny herbivorem jsou tedy reakce rostliny řízeny komplexními signálními drahami, které jsou jak chemické, tak i fyzikální a směřují ke genové expresi a dalším buněčným procesům (Howe, 2004). Jasmonáty regulují biosyntézu několika sekundárních metabolitů, jako jsou například alkaloidy, terpenoidy, fenylypropanoidy či antioxidanty. Existují dva typy základních mechanismů (Avanci et al., 2010):

- 1) Tvorba látek s toxickými nebo anti-výživovými vlastnostmi
- 2) Produkce a uvolňování těkavých látek, které vyvolávají nepřímou obranu – přivolání parazitů na aktivní býložravce

5.3 Sekundární metabolity a jejich úloha při obraně proti hmyzím herbivorům

Problematiku vlivu sekundárních metabolitů začali již v 19. století řešit a zkoumat chemici, kteří se zabývali organickou chemií. Zkoumali, zdali by se mohli využívat jako drogy, jedy nebo průmyslové materiály. Po mnoho let se netušilo, jaký je jejich význam. Předpokládalo se, že jde o nefunkční konečné produkty látkové výměny, či metabolické odpady (Taiz et Zeiger, 2010).

Bylo identifikováno obrovské množství těchto sloučenin a již v roce 1988 bylo v databázi NAPRALERT zavedeno 88 000 látek. Stále se nejedná o konečný počet, protože každý rok se přidávalo a přidává okolo 4000 nově poznáných druhů sekundárních metabolitů. Největší množství tvoří terpenoidy a alkaloidy (Verpoote et Alfermann, 2000).

Mají obrovský význam v rostlinách při jejich ochraně před býložravými živočichy a patogeny. Slouží však také jako atraktanty pro opylovače nebo pro konkurenceschopnost rostliny (Taiz et Zeiger, 2010).

Sekundární metabolity oplývají obrovskou chemickou i biologickou rozmanitostí a každý organismus si vytváří sobě vlastní a originální metabolity. Ty jsou většinou specializovány pro určité druhy nebo čeledi rostlin. Můžeme hovořit o metabolitech, které slouží jako přenašeče informací v těle rostliny (hormony, transmittery), efekторы jiných organismů (barviva, atraktanty, vůně, toxiny, insekticidy), faktory pro využívání ekologických situací (antibiotika, chelatační činidla) a části pro skladování odpadních produktů primárního metabolismu (Musilová et al., 2012).

Často se sekundární metabolity označují také jako rostlinné toxiny či jedy, avšak v malých dávkách se připravují i pro medicínský průmysl a výrobu léků (Ciešla et Michniewska, 2013).

Sekundární metabolity se nacházejí především ve vyšších rostlinách. Mohou být rozmístěny rovnoměrně v těle rostliny, nahromaděny v kořenech, hlízách, kůře, stonku, plodech a dalších částech. Stupeň jejich jedovatosti závisí na mnoha faktorech, jako je typ půdy, roční období, místo, kde se rostlina nachází a také její stáří (Ciešla et Michniewska, 2013).

5.4 Syntéza sekundárních metabolitů

Rostliny si vytvářejí ve svém těle různé specifické látky. Jedná se o primární a sekundární metabolity, které jsou tvořeny pomocí metabolismu dané rostliny. Dráhy takových syntéz jsou znázorněny na obrázku č. 3. Vlastní sekundární metabolity nejsou pro život rostliny nezbytné, avšak zajišťují její konkurenceschopnost a přežívání v prostředí, zatím co primární metabolity jsou nutné pro život rostliny (Verpoote et Alfermann, 2000).

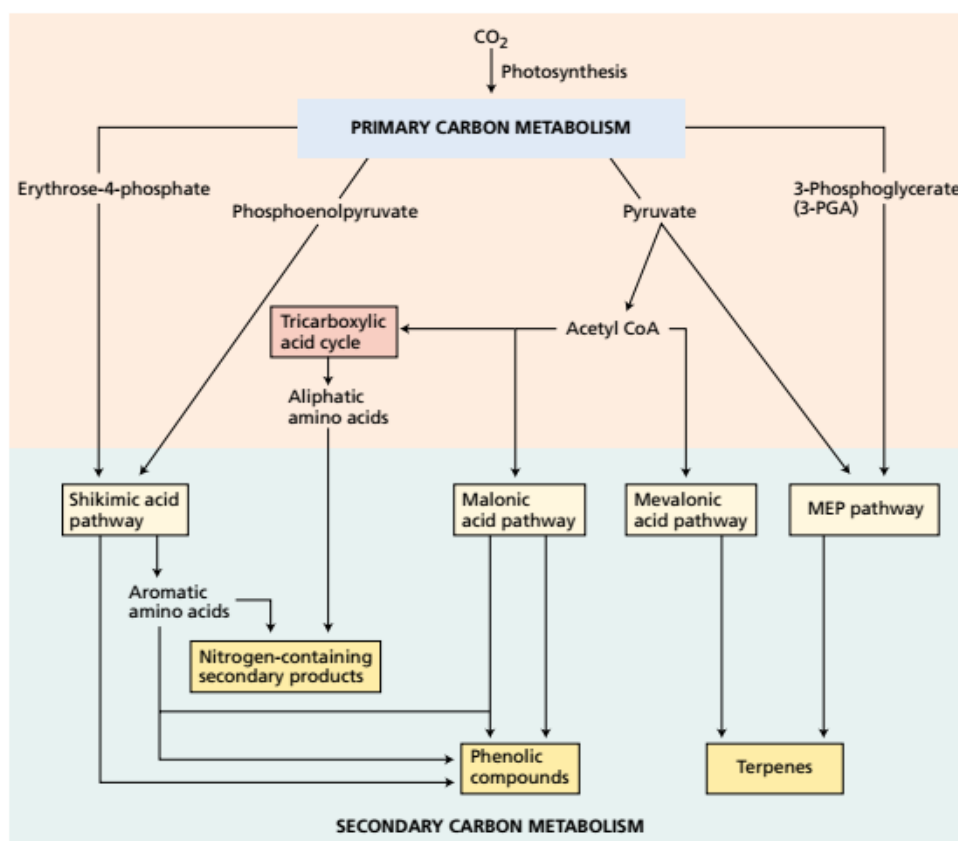


FIGURE 13.4 A simplified view of the major pathways of secondary-metabolite biosynthesis and their interrelationships with primary metabolism.

Obr. 3.: syntéza sekundárních metabolitů z metabolitů primárních (Převzato z: Taiz et Zeiger, 2010. Plant physiology, fifth edition)

Tyto látky se neúčastní procesů, jako je fotosyntéza, dýchání, transport rozpuštěných látek, translokací a dalších. Také se od primárních odlišují svou distribucí, protože se vyskytují různé druhy látek v různých rostlinách. Naopak primární metabolity nalezneme ve všech zástupcích rostlinné říše a to po celé Zemi (Taiz et Zeiger, 2010).

5.5 Typy sekundárních metabolitů a jejich řazení do skupin

Sekundární metabolity se řadí dle různých hledisek. Existuje farmakologické řazení, které tyto látky řadí do mnoha skupin s ohledem na jejich terapeutické využití, ale z hlediska stresové fyziologie rostlin je důležité řazení do třech hlavních skupin: terpeny, fenolické látky a dusíkaté látky (Taiz et Zeiger, 2010).

Každý produkt metabolismu je definován fyzikálně-chemickými konstantami (Jahodář et al., 2004). Existuje velké množství metabolitů a taktéž velké množství jejich zařazení do skupin. Tato práce bude zaměřena pouze na některé vybrané skupiny sekundárních metabolitů. Vybrané skupiny sekundárních metabolitů byly zařazeny do třech hlavních kapitol, avšak řazení metabolitů v podskupinách je podle farmakologického hlediska dle Jahodáře et al. (2004) a Spilkové et al. (2016). Toto řazení bylo vybráno pro přehledné třídění a seznam základních sekundárních metabolitů.

5.6 TERPENY (Terpenoidy)

Rozsáhlá skupina látek obecně nerozpustných ve vodě. Většinou se syntetizují z acetylkoenzymu A, nebo z glykolytických meziproductů. Některé z těchto látek mají významnou úlohu v růstu a vývoji rostliny a často se tak považují za primární metabolity. Jsou to například gibereliny, ale i některé látky ze skupin diterpenů, triterpenů či tetraterpenů. Také kyselina abscisová, která je rostlinným hormonem, se řadí mezi terpeny. Většina těchto látek však spadá pod skupinu sekundárních metabolitů a slouží k obraně rostlin před býložravými živočichy (Taiz et Zeiger, 2010).

5.6.1 Terpeny

Jde o nejrozšířenější skupinu sekundárních metabolitů, které vytvářejí širokou škálu různých vůní a chutí (Velíšek et Hajšlová, 2009). Předpokládá se, že většina terpenů se v rostlinách objevuje jako toxické látky bojující proti hmyzům i savcím herbivorům (Mazid et al., 2011).

Tyto produkty lze odvodit od izoprenu (2-methylbutadienu), což je základní pětiuhlíkatá organická sloučenina tvořící tuto skupinu látek, jejíž strukturní vzorec se nachází na obrázku č. 4. Podle počtu těchto základních jednotek se terpeny dělí

na hemiterpeny (jejich molekuly obsahují 5 atomů uhlíku – C-5), monoterpeny (C-10), sekviterpeny (C-15), diterpeny (C-20), sesterpeny (C-25), triterpeny (C-30) a karoteny (C-40) (Jahodář et al., 2004).

Těchto látek se v přírodě vyskytuje obrovské množství, a proto zde budou zmíněni pouze nejdůležitější zástupci.



Obr. 4.: strukturální vzorec izoprenu (základní stavební jednotka terpenů)

(Převzato z:

http://portalwiedzy.onet.pl/81500,1,,izopren_wzor_strukturalny,haslo.html)

5.6.1.1 Monoterpeny

Monoterpeny se nacházejí v monocyklických, acyklických nebo bicyklických formách a jsou v rostlině syntetizovány v parenchymatických buňkách a poté uloženy ve vakuolách, buněčné stěně, nebo v exkrecních pletivech jako jsou např. pryskyřičné kanálky. Charakteristická je pro ně vůně, uplatnění v růstu rostliny, reprodukčním cyklu, obranných mechanismech a přenosu informací mezi jednotlivými organismy (Dvořáková et al., 2011).

Jedná se o složky některých toxických silic nacházejících se například v čeledích *Lamiaceae* a *Cupresaceae* (Jahodář et al., 2004).

Pro rostlinu jsou nejdůležitější tím, že zprostředkovávají výměnu informací mezi rostlinou a jiným organismem, nebo rostlinou a prostředím celkově, zabraňují vysychání rostliny, napadení škůdci nebo lákají opylovače. Díky jejich funkcím jsou využívány i lidmi a to v potravinářství, kosmetice, farmacii či jako insekticidy a herbicidy (Dvořáková et al., 2011).

BORNEOL

Složka silic levandule lékařské (*Lavandula spica*) a muškátovníku vonného (*Miristica fragans*) (Jahodář et al., 2004).

Toxické účinky této látky se projevily při pokusu na hmyzu. Pilous rýžový (*Sitophilus oryzae*), korovník obilní (*Rhizopertha dominica*) a potěmník hnědý (*Tribolium castaneum*) byli zkoumanými jedinci. Po 24 hodinách se již projevovala asi 25% mortalita a po delší době se dostávala až k hodnotě 100% (Rozman et al., 2007).

CINERIN

Ester kyseliny chryzantémové a cinerolonu syntetizovaný řimbabou neboli kopretinou starčkolistou (*Tanacetum cinerariifolium*) (Jahodář et al., 2004).

Vyskytuje se v již používaném insekticidu spolu s pyrethrinem a jasmolinem. Odpuzuje a zabíjí hmyz tím, že uzavře sodíkové kanály v nervových buňkách. Tato látka má nejen ničivé účinky, ale také repelentní (Thomas et al., 2016).

KAFR

Bicyklický keton získávaný ze dřeva skořicovníku kafrového (*Cinnamomum camphora*), také se nachází v řimbabě obecné (*Tanacetum parthenium*), levanduli (*Lavandula sp.*) a pelyňku (*Artemisia sp.*) (Jahodář et al., 2004).

Rostliny, které vyrůstají pomaleji, jako je například smrk sivý (*Picea glauca*), řeší svoji antipredační teorii způsobem většího množství kafru v pletivech u juvenilních rostlin (až 4x více), než u vzrostlých jedinců (Sinclair et al., 1988).

Toxický účinek tohoto monoterpenu byl prokázán na dospělých červotoče tabákového (*Lasioderma serricorne*). Po určité době docházelo k velkým úhynům dospělých jedinců a kafr by tedy byl slibným insekticidem (Chen et al., 2014).

LIMONEN

Cyklický monotepren vyznačující se citrusovou vůní. Je přítomen v citrusových olejích (grapefruit, mandarinka, pomeranč, limetka a citron) a silicích čeledi *Pinaceae* (Jidong, 2007).

Díky experimentům se zjistilo, že bezobratlí živočichové (testováno na *Culex quinquefasciatus*) nakladou méně vajíček v místě, kde je vyšší koncentrace limonenu (Kassir et al., 1989).

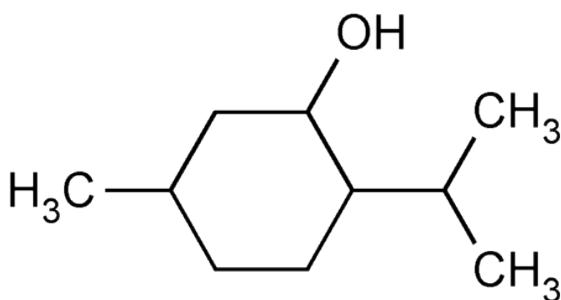
Tento sekundární metabolit se běžně užívá jako insekticid proti ektoparazitům domácích zvířat (Ibrahim et al., 2001). Také je aplikován na bavlněné tkaniny především jako repelentní ochrana proti jejich škůdcům (Hebeish et al., 2008).

MENTHOL

Přírozně se vyskytující cyklický monoterpen v silicích máty (*Mentha sp.*), ale i jiných rostlin. Jeho strukturální vzorec je znázorněn na obrázku č. 5. Používá se ve velkém množství a to hlavně v lékařství (Patel et al., 2007). Také je hojně využíván v oblasti potravinářství, kosmetiky, pesticidů a tabákovém průmyslu. Mentholového oleje je na světě spotřebováno velké množství (asi 32 000 tun) a poptávka po něm stále stoupá. Máta se pěstuje ve velkém množství v Indo-Ganžské oblasti (Kamatou et al., 2013).

Pomocí experimentů bylo zjištěno, že po použití mentholu tam, kde se nacházeli komáři rodů *Culex*, *Aedes* a *Anopheles*, na místě nezůstali žádní komáři, nebo pouze mrtví jedinci. Můžeme tedy usoudit, že menthol působí obecně na hmyz jako odpudivá, či umrtvující látka (Samarasekera et al., 2008).

Toxické a repelentní účinky nebyly prokázány pouze na komáry několika rodů, ale i na jiný fytofágní hmyz. Působí hlavně jako neurotoxin a používá se především ve Spojených Státech (Regnault-Roger et al., 2012).



Obr. 5.: vzorec mentholu

(Převzato z: http://www.pharmacopeia.cn/v29240/usp29nf24s0_m48530.html)

PYRETHRIN

Přírodní insekticid vyskytující se v rostlině *Tanacetum cinerariifolium*, která patří do čeledi hvězdnicovitých (*Asteraceae*). Proti škůdcům byla tato látka využívána již v minulém století (Matsuda, 2011).

I v nynější době jsou velmi často používány a to jako insekticidy jak v zemědělství, tak i v domácnostech. Vyskytuje se například v přípravcích piperonylbutoxix (PBO), kde jsou zintenzivněny jeho účinky. Pyrethriny napadají i sodíkové kanály v membráně (Kakko et al., 2000).

Při pokusu došlo k 90% úmrtnosti potemníka hnědého (*Tribolium castaneum*) a potemníka skladištního (*Tribolium confusum*). Pokus byl proveden na všech vývojových stádiích (Kharel et al., 2014).

THUJON

Jdná se o bicyklický monotepren, který je v silicích přítomný jako směs stereoizomerů. Nalezneme ho především v zeravu západním (*Thuja occidentalis*), vratiči obecném (*Tanacetum vulgare*) a různých druzích pelyňku (*Artemisia sp.*) (Jahodář et al., 2004).

Na zrnokaze fazolového (*Acanthoscelides obtectus*) působila tato látka toxicky. Většina jedinců populace uhynula (Derwich et al., 2009).

Výrazně náchylní na toxicitu thujonu byli také zrnokaz skvrnitý (*Callosobruchus maculatus*), pilous rýžový (*Sitophilus oryzae*) a potemník hnědý (*Tribolium castaneum*). Došlo k úmrtí všech jedinců maximálně do 24 hodin (Negahban et al., 2007).

THYMOL

Zdrojem je mateřídouška obecná (*Thymus vulgaris*), zavirutka tečkovaná (*Monarda punctata*) a zavirutka dvojdomá (*M. didima*). Všechny tyto rostliny patří do čeledi *Lamiaceae* (Jahodář et al., 2004).

Po podání látky hmyzímu zástupci druhu kovolessklec cizokrajný (*Trichoplusia ni*) došlo ke zjištění, že thymol má insekticidní účinky (Wilson et Isman, 2006).

5.6.1.2 Seskviterpeny

Obsahují 15 atomů uhlíku a již se nejedná o výrazně esenciální složky. Jsou důležité spíše jako fixační prostředky pro více těkavých látek (Sell, 2010). Hlavní podskupinou jsou seskviterpenické laktony, do kterých patří většina zástupců toxických látek (Jahodář et al., 2004).

Velmi hojně se vyskytují v čeledi hvězdicovité (*Asteraceae*) a často jsou hořkými metabolity. Vedle řady pozitivních efektů mají i mnoho nežádoucích toxických a alergenních účinků (Jahodář, Klečáková, 1999).

ALANTOLAKTON

Látka syntetizovaná v kořenech omanu pravého (*Inula helenium*). Vykazuje larvicidní účinky na komára *Aedes albopictus* a pakomára *Paratanytarsus grimmii* (Konishi et al., 2008).

CYNAROPIKRIN

Terpen vznikající v nadzemní části *Rhaponticum pulchrum*. Prokázaly se odpuzující účinky na 3 druhy rostlinných škůdců. Byli to pilous černý (*Sitophilus granarius*), rušník skladištní (*Trogoderma granarium*) a potemník skladištní (*Tribolium confusum*) (Cis et al., 2006).

HELENALIN

Produkován rostlinami *Helenium sp.*, *Arnica sp.*, *Balduina sp.* A další z čeledi *Asteraceae* (Jahodář et al., 2004).

Působí negativně na populace mravenců *Attini*, kteří jsou významnými škůdci na zemědělských a lesnických plochách v Novém světě (Boulogne et al., 2012).

NIVEUSIN

Sekundární metabolit vznikající v pletivech slunečnice (*Helianthus sp.*). Insekticidně působí na larvy *Homeosoma electellum* (Prasifka et al., 2015).

PARTENIN

Syntetizován v listech sambaby obecné (*Parthenium hysterophorus*). Toxicky působí na potemníky (*Tribolium sp.*). Inhibiční účinek se projevoval především u dospělců (Kaur et al., 2015).

PIKROTOXININ

Sesquiterpenový lakton, který se vyskytuje v *Anamirta paniculata*. Po jeho podání dojde k přerušení kanálů v nervové soustavě a hmyz umírá. Jedná se tedy o neurotoxickou látku a mohl by se využívat jako insekticid (Price et Lummis, 2014).

VULGARIN

Artemisia sp. produkuje vulgarin ve svých pletivech. Má prokazatelné repelentní účinky proti komárovi *Aedes aegypti* (Ilahi et Ullah, 2013).

XANTHATIN

Látka nacházející se v rostlině řepeň durkoman (*Xanthium strumarium*), která patří do čeledi *Asteraceae*. Insekticidní účinek byl pozorován na jedincích mšice broskvoňové (*Myzus persicae*), kdy po určité době docházelo až k úhynům některých jedinců (Erdoğan et Yildirim, 2016).

GOSSYPOL

Neřadí se již mezi seskviterpenové laktony (Jahodář et al., 2004).

Způsobuje u hmyzích larev ubývání na hmotnosti a má tedy larvicidní účinek. Existuje však tolerantní druh černopáska bavlníková (*Helicoverpa armigera*), která tuto toxickou látku dokáže ve svém střevě rozložit (Mao et al., 2007).

5.6.1.3 Diterpeny

Obsahují ve svých molekulách 20 atomů uhlíku. Významné jedy rostlin, které najdeme především u rostlin z čeledí *Ericaceae*, *Euphorbiaceae*, *Asteraceae* a *Rubiaceae*. Tyto jedy však působí převážně na savčí větší býložravce a ne na hmyzí herbivory (Jahodář et al., 2004).

FORBOL

Dávivec černý (*Jatropha curcas*) produkuje tuto toxickou látku, která projevila insekticidní účinky proti *Spodoptera frugiperda*, což je živočich často se vyskytující na kukuřičných polích (Devappa et al., 2012).

5.6.1.4 Triterpeny

Vyskytují se v rostlině v různých strukturních formách. Jejich molekula však obsahuje 30 atomů uhlíku, což už bylo dříve zmíněno. Nacházejí se hlavně v čeledi *Cucurbitaceae* a *Verbanaceae* (Jahodář et al., 2004).

KUKURBITACIN

Sekundární metabolit nacházející se především v rostlinách čeledi *Cucurbitaceae*, jako je *Citrullus naudinianus*, *Cucumis heptadactylus*, *Cucumis hookeri*, *Momordica balsamina*, *Ecballium elaterium* a mnoho dalších (Jahodář et al., 2004).

Insekticidní účinky se projevily na *Epilachna paenulata* a na *Pseudaletia adultera*. Po podání docházelo až k mortalitě některých jedinců populací a také k larvicidnímu účinku (Lang et al., 2013).

LANTADEN

Nachází se v listech lantany měnivé (*Lantana camara*) a projevuje insekticidní účinky proti západníčkovci polnímu (*Plutella xylostella*). Toxicky působí především na larvy živočicha (Khaidir, 2012).

5.6.2 Saponiny

Látky, které mají charakteristický triterpenový, nebo steroidní aglykon. Mohou se řadit jak do terpenových látek, tak i do dusíkatých (do podskupiny glykosidů). Jsou

tvořeny rostlinami z čeledí *Fabaceae*, *Mimosaceae*, *Ranunculaceae*, *Apiace* a mnoha dalších (Jahodář et al., 2004).

AESCIN

Toxický účinek látky, která byla syntetizována mydlokorem tupolistým (*Quillaja saponaria*), byl prokázán na jedincích kyjatky hrachové (*Acyrtosiphon pisum*) (Geyter et al., 2012).

CYKLAMIN

Rod brambořík (*Cyclamen*) syntetizuje tuto látku, která larvicidně působí na komára pisklavého (*Culex pipiens*) (Oz et al. 2013).

5.7 DUSÍKATÉ LÁTKY

Sloučeniny, u kterých se objevuje ve struktuře dusík. Většinou jsou syntetizovány z běžných aminokyselin (Taiz et Zeiger, 2010).

5.7.1 Alkaloidy

Skupina látek distribuovaných, chemicky i biologicky. Jedná se o obchodně významné přírodní produkty (Cordell et al., 2001). Tyto látky mají ve své molekule zabudovaný jeden nebo i více atomů dusíku aminového charakteru. Dusík může být zabudovaný v cyklickém kruhu molekuly, nebo v alifatickém řetězci. S kyselinami alkaloidy většinou tvoří soli, které bývají rozpustné ve vodě (Fürstenberg-Hägg et al., 2013).

Alkaloidy jsou syntetizovány z aminokyselin, které jsou uloženy v kořenové části rostliny, nebo jsou nahromaděny nad zemí (Fürstenberg-Hägg et al., 2013).

Většinou se nacházejí ve vyšších rostlinách, ale objevují se i v kapradinách, přesličkách, nebo houbách. Dokonce si je mohou syntetizovat i živočichové jako žáby z čeledi pralesničkovitých (*Dendrobatidae*). Příkladem je pralesnička pruhovaná, která je znázorněna na obrázku č. 6. (Fürstenberg-Hägg et al., 2013).



Obr. 6.: pralesnička pruhovaná (*Epipedobates tricolor*)
(Převzato z: <http://www.chovzvirat.cz/clanek/319-pralesnicky-celed-dendrobatidae/>)

Dosud bylo objeveno přibližně 4 000 rostlinných druhů obsahujících alkaloidy, ale předpokládá se, že je může tvořit až 20% rostlin (Ondrejčková et al. 2008). Nyní je známo asi 15 000 alkaloidů a jejich počet neustále roste (Fürstenberg-Hägg et al., 2013).

Význam těchto látek pro rostlinu není doposud zcela jasný, ale předpokládá se, že jsou tvořeny převážně jako obranný mechanismus proti býložravcům a parazitům (Ondrejčková et al. 2008). Další funkcí může být lákání opylovačů a živočichů, kteří by rostlinu rozšířili (Cieśla et Michniewska, 2013).

Alkaloidy se dělí do několika podskupin podle uspořádání formace základního cyklu. Jedná se o alkaloidy chinolizidinové, piperidinové a pyridinové, pyrrolizidinové, izochinololonové, indolové, chinolinové, imidazolové, terpenové a další (Jahodář et al., 2004). Níže bude zmíněno pouze několik podskupin těchto látek a v každé podskupině pouze několik zástupců sekundárních metabolitů.

5.7.1.1 Chinolizidinové alkaloidy

Jedná se o látky vyskytující se především v luštěninách, tedy v rostlinách čeledi *Fabaceae* (Wink, 2003). Tyto alkaloidy se mohou z rostlin izolovat pomocí kapilární elektroforézy, což je vysoce výkonná a spolehlivá metoda (Ding et al., 2005).

LUPINOVÉ ALKALOIDY

Lupinové alkaloidy jsou produkovány lupinami z čeledi *Fabaceae*. Vznikají v chloroplastech v listu a proudí tělem rostliny díky floému až do epidermálních buněk. Jedná se antinutriční, toxické a hořké látky (Philippi et al., 2015). Jsou to lupinin, lupinidin (spartein), lupanin a anagyrin. Ty patří do skupiny chinolizidinových alkaloidů, ale do lupinových alkaloidů se ještě řadí ammodendrin, který je piperidinovým alkaloidem (Patočka et Hon, 2008). Tyto

sekundární metabolity mají biopesticidní a farmakologické účinky (Ruiz-López et al., 2010).

Na lupinách většinou najdeme monofágní mšice, které jsou specializované na určité druhy těchto bobovitých rostlin, avšak vyskytují se i monofágní druhy. Specializované druhy mšic se však lépe adaptují na toxické látky v pletivech, a tak mohou na lupinách přežívat (Philippi et al., 2015).

Využití těchto sekundárních metabolitů jako insekticidů by bylo velmi drahé a náročné na získání z rostlinných pletiv. Tyto látky by měly neblahý vliv na životní prostředí (Philippi et al., 2015).

5.7.1.2 Piperidinové a pyridinové alkaloidy

Vznikají většinou z látek jako je lysin, kyselina octová, či kyselina acetoctová nebo dalších podobných (Buckingham et al., 2010).

AKTINIDIN

Aktinidin je cysteinová proteáza hromadící se především v plodech kiwi. Má účinky působící proti hmyzu nebo bakteriálním, či houbovým nákazám (Nieuwenhuizen et al., 2007). Může se také nacházet v obranných toxických hmyzích sekretech (Jahodář et al. 2004).

GINKGOTOXIN

Alkaloid obsažený v živoucí zkamenělině jinanu dvoulaločném (*Ginkgo biloba*). Má velmi odpuzující účinky na herbivory. Nejen, že býložravce odpuzuje, ale také například sviluškám snižuje plodnost téměř na 0%. Ty se tedy nemohou dále rozmnožovat a rostlinu neohrožuje generace potomků (Mohanta et al., 2012).

KONIIN

Piperidinový alkaloid z rostlin čeledi miříkovité (*Apiaceae*). Tato čeleď zahrnuje jak netoxické, tak i toxické druhy rostlin. Mezi nejedovatější řadíme například bolehlav plamatý (*Conium maculatum*) a rozpuk jízlivý (*Cicuta virosa*) (Doucha, 2013).

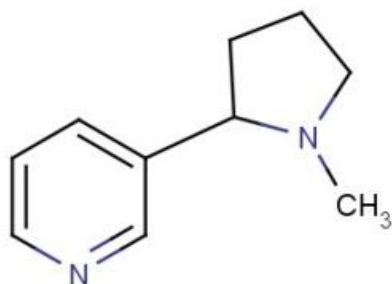
Záznamy o negativním působení uvádějí především stavy větších zvířat po požití jedovaté látky. Koniin je velmi nebezpečný tím, že blokuje zakončení nervů (senzorických i motorických) a poté dochází k zastavení činnosti dýchacích svalů a dojde z udušení (Hon, 2013). O účincích této látky na hmyzí herbivory nebyla nalezena žádná data.

NIKOTIN

Bezbarvá až nažloutlá, olejovitá a prchavá tekutina nacházející se především v rostlinách čeledi *Solanaceae* (Jahodář et al., 2004). Jde o derivát piridinu i pyrimidinu. Strukturní vzorec je znázorněn na obrázku č. 7. Na vzduchu rychle hnědne a uvolňuje se charakteristický zápach. Patří mezi velmi silné jedy a otravy jím způsobené mají rychlý průběh. Při podávání malého množství si na něj organismus může vytvořit různé stupně tolerance (Patočka et Strunecká, 2000).

Hlavním producentem je tabák virginský (*Nicotiana tabacum*), tabák selský (*Nicotiana rustica*) a tabák lesní (*Nicotiana glauca*) (Pavela, 2006). Nikotin je v rostlinách tabáku produkován v kořenech a posléze transportován do listů, kde se ukládá a hromadí ve vakuolách (Adeyemi, 2011). Tuto látku však najdeme i v jiných čeledích. Obsahují ji rostliny jako klejicha hedvábná (*Asclepias syriaca*), plavuně (*Lycopodium*), přeslička polní (*Equisetum arvense*) či *Mucuna pruriens* (Jahodář et al., 2004).

Tabák se jako insekticidní rostlina využíval již před mnoha lety. První zmínky o používání výluhu tabáku proti hmyzím býložravcům se datují k roku 1560 a 1690. První izolace samotného nikotinu proběhla až v roce 1828 (Pavela, 2006).



Obr. 7.: Strukturní vzorec nikotinu

(Převzato z:

<http://www.akademon.cz/clanekDetail.asp?name=Ockovani%20proti%20koureni&source=0512>)

Po zasažení hmyzího jedince insekticidem obsahujícím nikotin dojde v jeho těle k zástavě srdce. Tento sekundární metabolit je také nazýván jako srdeční, nebo nervový jed. Dobrý toxický účinek byl pozorován při boji proti dospělcům mšic, molic, svilušek, trásněnek. Funguje také proti housenkám a larvám mandelinky bramborové (Pavela, 2006).

MYOSMIN

Vzniká biosyntézou nikotinu v rostlinách různých druhů tabáku (*Nicotiana*). Po napadení rostliny se většinou neuvolňuje pouze nikotin, ale i další látky. V těchto látkách lze najít myosmin (Sun et al., 2013).

RICININ

Tento alkaloid se nachází především v druzích skočce (*Ricinus*). Nejspíše hmyz odhání svým pachem (Novák, 2007). Toxická aktivita byla prokázána na larvách much a na mšicích (Arya et al., 2014).

5.7.1.3 Tropanové alkaloidy

Látky dobře známé již ve starověku. Roku 1819 se přišlo na to, že tyto alkaloidy jsou zásadité povahy a mohly by se izolovat. Od roku 1830 docházelo k získávání různých skupin alkaloidů (Gryniewicz et Gadzikowska, 2008). V jejich struktuře je zabudovaný sedmičlenný kruh tropanu (Streblová, 2012).

ATROPIN a HYOSCYAMIN

Atopin a hyoscyamin se řadí mezi produkty rostlin z čeledi lilkovitých (*Solanaceae*). Rulík zlomocný (*Atropa bella-donna*), durman (*Datura sp.*), blín černý (*Hyoscyamus niger*), mandragora lékařská (*Mandragora officinarum*) a mnoho dalších vytváří ve svých pletivech tyto toxické látky (Jahodář et al., 2004).

Roztok atropinu toxicky působil na klíšťata rodu *Rhipicephalus*. Po postřiku došlo k inhibici množství vajíček při kladení a k úhynu části dospělců (Godara et al., 2014).

Extrahované alkaloidy z durmanu působily na larvy i dospělé komárů rodů *Culex* a *Anopheles*. Po 24 hodinách působení výtažků z rostlin došlo ke stoprocentní úmrtnosti komárů *Culex* a 70% úmrtnosti u rodu *Anopheles*. Jako insekticidy by tyto alkaloidy byly šetrné k životnímu prostředí a snížil by se díky nim počet komárů (Olofintoye et al., 2011).

KOKAIN

Získává se především z koky (*Erythroxylum sp.*). Velmi dobře by se dal využívat jako insekticid, avšak lidé na něj stále nahlízejí jako na nebezpečnou drogu (Barron et al., 2009).

Na hmyzí škůdce působí jako neurotoxin (Knight, 2009). Bylo prokázáno, že roztok kokainu nastříkaný na listy rajčat způsobí úbytek hmyzích herbivorů. Při nízké koncentraci roztoku je hmyz spíše odpuzován, ale při vyšších koncentracích je

huben. Výjimkou je larva *Eloria noyesi* znázorněná na obrázku č. 8., která se živí na listech koky (Chen et al., 2006).



Obr. 8.: housenka motýla *Eloria noyesi* – adaptována na toxické listy koky (Převzato z: <http://motherboard.vice.com/de/read/statt-glyphosat-sollen-hungrige-raupen-kolumbiens-kokain-zerstoeren-443>)

Malé dávky málo koncentrovaného roztoku působí na včely. Včely po aplikaci „tančí“ mnohem více a energetičtěji než jindy. Včely pak nosí do úlu více pylu. Po určité době se však na kokainu staly závislými a po přerušení příjmu této drogy měly obtíže (Knight, 2009).

5.7.1.4 Pyrrolizidinové alkaloidy

Pyrrolizidinové alkaloidy zahrnují různé třídy makrocyclických esterů, nebo esterů s otevřeným řetězcem nacházejících se v čeledích *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Senecioneae* a dalších (Hartmann et al., 2005).

Jsou to společné složky mnoha druhů rostlin po celém světě. Jejich toxický účinek je nejčastější proti dobytku a divoké zvěři. Mohou se však vyskytovat i pyrrolizidinové alkaloidy inhibičně působící proti hmyzím škůdcům (Chen et al., 2010).

V rostlině jsou syntetizovány v kořenech ve formě N-oxidů a poté jsou pomocí cévních svazků rozváděny do rostliny. Následně se uskladňují ve vakuolách. Tyto N-oxidy se mohou z rostliny lehce extrahovat. Mohou se však z této podoby přeměnit ještě v rostlině a to do forem terciárních bází (Jahodář et al., 2004).

LYKOPSAMIN

Producentem jsou rostliny *Parsonsia eucalyptophylla*, prlina polní (*Anchusa arvensis*), nebo *Eupatorium compositifolium* (Jahodář et al., 2004). Tento sekundární metabolit prokázal aktivity proti několika druhům hmyzu, jako je

například mandelinka bramborová. Jeho přesné účinky se stále zjišťují (Raven, 2009).

RETORSIN

Alkaloid, který se vyskytuje především v rostlinách rodu starček (*Senecio*), které patří do čeledi hvězdnicovitých (*Asteraceae*). Můžou ho však produkovat i některé rostliny z čeledi bobovitých (*Fabaceae*) (Jahodář et al., 2004).

Starčky jsou většinou plevely na polích a výrazně zvyšují toxicitu těchto ploch. Vykazují toxické účinky na větší býložravce, ale i na hmyz. Působí také jako repelenty proti molům, motýlkům a broukům. Existují však různé druhy hmyzu, které si na pyrrolizidinové alkaloidy vytvořily obranu vzniklou izolací těchto látek (Grass et al., 2009).

SENECIONIN

Tuto látku nalezneme především u rostlin z čeledi hvězdnicovitých (*Asteraceae*) jako je již dříve zmíněný starček (*Senecio sp.*), starčkovec jeřábníkolistý (*Erechtites hieracifolia*) nebo u *Crotolaria sp.*, což je rostlina z čeledi bobovitých (*Fabaceae*) (Jahodář et al., 2004).

Stejně jako retrorsin je senecionin repelentní vůči různým druhům brouků, motýlů nebo dalších hmyzích zástupců (Grass et al., 2009). Někteří noční motýli (*Noctuidae* nebo *Lepidoptera*) mohou být imunní vůči toxicitě senecioninu. Rozloží ho ve svém střevě na neškodný a mohou tak škodit na rostlinách, které ho vytvářejí (Wang, 2012).

5.7.1.5 Izochinolinové alkaloidy

Látky s velmi rozlišnými strukturami, avšak společné mají izochinolinové jádro. Jejich biosyntéza je velmi různá, taktéž jejich působení i výskyt (Jahodář et al., 2004). Patří do aromatických sloučenin a tato skupina obsahuje více jak 400 zástupců (Ho, 2016). Opět bude v této práci vybráno pouze několik základních.

ALOKRYPTOPIN

Tvořen v pletivech rostliny vlašovičníku (*Chelidonium sp.*), *Bocconia sp.*, rohatci (*Glaucium sp.*) a *Pteridophyllum sp.* (Jahodář et al., 2004).

Vykazuje silný jedový účinek proti hmyzu, jako je bělásek řepový (*Pieris rapae*), potěmník hnědý (*Tribolium castaneum*) nebo komár (*Culex quinquefasciatus*). Snižuje jim aktivitu a zabíjí dospělé, inhibuje kladení vajíček a funguje jako repelent (GuoZhou et MinSheng, 2009). Také byl prokázán toxický účinek proti

larvám i dospělcům mšic, které se většinou nacházejí na rostlinách bavlny (Baek et al., 2013).

BERBERIN

Berberin je syntetizován dřívěkem (*Berberis sp.*), mahóníí (*Mahonia sp.*), makem (*Argemone sp.*), dymnivkou (*Coridalis sp.*) a mnoha dalšími rostlinami (Jahodář et al., 2004).

Při pokusu na bělásku řepovém se zjistilo, že berberin má odpudivé účinky a hmyz rostliny, které ho syntetizují, nenapadá tolik. Záleží však v jakém množství a v jaké koncentraci se tato látka v rostlinách vyskytuje (Lin et Ming, 2010).

GLAUCIN

Produkován velkým množstvím rostlin z různých čeledí. Vyskytuje se například v rohatci (*Glaucium sp.*), maku (*Papaver sp.*), dymnivce (*Coridalis sp.*) a mnoha dalších (Jahodář et al., 2004).

V rostlinách se nevyskytuje sám, ale s mnoha dalšími sekundárními metabolity, se kterými působí toxicky proti hmyzu, což bylo pokusem zjištěno na topolu. Ten se potřel roztokem sekundárních metabolitů, který obsahoval glaucin a pozorovaly se úhyny hmyzích býložravců. Takto byla prokázána insekticidní povaha této látky (Barbehenn et Kochmanski, 2013).

KOLCHICIN

Ocún jesenní (*Colchicum autumnale*) je nejvýznamnějším producentem této jedovaté látky. Velmi nebezpečné účinky se projevili po pozření u velkých býložravců i člověka (Jahodář et al., 2004).

U hmyzu byly také objeveny škodlivé vlivy na populace, které byly infikovány. Po postřiku roztoku metanolu a kolchicinu docházelo ke snižování hmotnosti larev a k jejich růstovým abnormalitám. Proto by se tato látka mohla v budoucnu využívat jako růstový regulátor (Nebapure et al., 2014).

NITIDIN

Alkaloid z rostlin čeledi *Rutaceae*, přímo rostliny *Zanthoxylum lemairei*. Tato látka vykazuje larvicidní účinek na komára *Anopheles gambiae*, který je vektorem malárie. Úhyn larev byl pozorován po 24 hodinách (Talontsi et al., 2011). Nepůsobí však pouze na komáry, ale také na jiné druhy hmyzu. Úhyn dospělců brouků a můr byl pozorován ve skladech, kam se aplikoval nitidin (Musa, 2012).

SANGUINARIN

Sekundární metabolit syntetizovaný rostlinami z čeledi *Papaveraceae* a *Fumariaceae* (Jahodář et al., 2004).

Vykazoval toxické účinky na larvy *Peris rapae* (Huang et Yu., 2012). Naopak třásněnky dokážou překonat jedovatou látku a mohou se tak nadále krmit na rostlině, která tento sekundární metabolit produkuje (Schütz et al., 2014).

5.7.1.6 Indolové alkaloidy

Široké spektrum biologicky aktivních látek. Jejich základ je tvořen sloučeninou indolem. Dělí se do několika podskupin (Jahodář et al., 2004).

TYLOPHORIN

Řadí se do indolizidinových alkaloidů. Najdeme ho u *Tylophora asthmatica*, *Tylophora indica*, *Pergularia pallida*, nebo *Ficus septica* (Jahodář et al., 2004).

Toxické látky jsou spíše uloženy v listech rostlin. U pokusu byla prokázána insekticidní účinnost proti organismu *Spodoptera litura*, který je polyfágním škůdcem. Larvy spotřebovaly mnohem menší procento listů toxických. Tento sekundární metabolit má především odpudivé účinky (Reddy et al., 2009).

FYSOSTIGMIN

Podskupina, ve které se nachází, jsou tryptaminy. Můžeme ho nalézt v rostlině *Physostigma venenosum* z čeledi *Fabaceae* (Jahodář et al., 2004).

Látka působící jako repelent proti hmyzím obratlovcům. Také působí na změnu chování, což znamená na krmení, svlékání a růst. Tento pokus byl proveden na různě starých jedincích molice skleníkové (*Trialeurodes vaporariorum*) (Aroiee et al., 2005).

GRAMIN

Gramin je další látka patřící do podskupiny tryptaminů. Vyskytuje se v ječmeni (*Hordeum sp.*), trstí rákosovité (*Arundo donax*) a mnoha dalších nejen z čeledi *Poaceae*, ale i *Aceraceae* nebo *Fabaceae* (Jahodář et al., 2004).

Pokusem na kyjatce osenní (*Sitobion avenae*) byla prokázána toxicita tohoto sekundárního metabolitu. Tento organismus je vyobrazen na obrázku č. 10. Při vyšších koncentracích jedovaté látky docházelo ke stoprocentní mortalitě celé populace kyjatky. Gramin je tedy důležitou látkou, která ničí populace mšic (Cai et al., 2009).



Obr. 9: kyjatka osenní (*Sitobion avenae*), pokusný organismus na toxické účinky graminu
(Převzato z: <http://www.biolib.cz/en/image/id124492/>)

HARMALIN

Harmalin patří do podskupiny β -karbolinových indolových alkaloidů. Syntetizuje se v *Peganum harmala*, *Tribullus terrestris* nebo *Passiflora incarnata* (Jahodář et al., 2004).

Pokus byl prováděn na larvách zavíječe paprikového (*Plodia interpunctella*). Harmalin způsobuje cytotoxicitu epitelových buněk střeva a poté dojde k narušení mikrokřků. Hmyz tak ztrácí na váze, nebo dojde k ruptuře střeva a jedinec hyne. K úmrtí dochází celkem často (Rharrabe et al., 2007).

AFFININ

Látka řadící se do podskupiny monoterpenových indolových alkaloidů produkovaná rostlinami *Peschiera affinis*, *Peschiera laeta* nebo *Tabernaemontana psychotrifolia* (Jahodář et al., 2004).

Toxicita byla prokázána proti komárům *Anopheles albimanus* a *Aedes aegypti*. Pokus prokázal larvicidní účinky proti těmto druhům (Hernández-Morales et al., 2015).

ALSTONIN

Alkaloid syntetizovaný rostlinami jako je zmijovnice (*Rauwolfia sp.*), barvínek (*Vinca sp.*), *Alstonia bonei*, či *Strychnos camptoneura* patřící do podskupiny monoterpenových indolových alkaloidů (Jahodář et al., 2004).

Negativně působil na populace komárů *Aedes aegypti*, *Anopheles dirus*, *Culex quinquefasciatus*, *Aedes albopictus*, *Anopheles funestus*, *Anopheles arabiensis*, *Anopheles annularis*, *Anopheles culicifacies*, *Anopheles stephensi* a *Anopheles*

gambiae. Získává se z listů, kůry stonku a kůry kořenů. Vysoká úmrtnost byla prokázána u larválních stádií, ale i u dospělců. Oleje s touto látkou mohou u hmyzu narušit normální dýchací aktivitu, nebo až zablockovat dýchací orgán. Tato látka tedy vykazuje silné insekticidní účinky proti komárům různých druhů (Ileke et Ogungbite, 2015).

KATARANTIN

Opět látka ze skupiny monoterpenových indolových alkaloidů nacházející se v barvínku růžovém (*Vinca rosea*) (Jahodář et al., 2004).

Katarantin je syntetizován v rostlině a veden pletivy na povrch listů, kde plní ochrannou funkci před hmyzími býložravci nebo plísňovými infekcemi (Salim, 2013).

MITRAGIN

Indolový alkaloid syntetizovaný rostlinami *Mitragyna speciosa* a *Uncana sp.*. Stejně jako katarantin a další patří do skupiny monoterpenových indolových alkaloidů, které jsou velmi rozšířenou skupinou (Jahodář et al., 2004).

Larvicidní aktivita byla zjištěna u larev masařky *Chrysomia megacephala*. Při menší koncentraci látky se u masařek zpožďoval vývoj a asi 40% populace uhynulo. Při vyšší dávce byl vývoj také velmi zpožděný, avšak procento mrtvých jedinců bylo mnohem vyšší (Rashid et al., 2012).

RESERPIN

Zdrojem je opět zmijovnice (*Rauwolfia sp.*) a znovu tato látka patří do podskupiny monoterpenových indolových alkaloidů. Tento sekundární metabolit tvoří v surové formě nažloutlé krystalky, které se ve vodě nedají rozpustit (Jahodář et al., 2004).

Pokus byl proveden na mouchách *Stomoxys calcitrans*. Na vajíčka tato látka neměla žádný vliv, ale na vylíhlé jedince již ano. Především tato látka působí na rozmnožovací aparát. Po podání došlo ke snížení počtu nakladených vajec (Liu et al., 2013).

STRYCHNIN

Monoterpenový indolový alkaloid nacházející se v rostlinách rodu *Strychnos*, které patří do čeledi *Loganiaceae* (Jahodář et al., 2004).

Po opakovaném požívání toxinu v potravě si larvy motýla *Helicoverpa armigera* zvykly a krmení jim nezpůsobovalo žádné obtíže. Larvy, které na podání nebyly

navyklé, po podání jedu ubývaly na váze a někteří jedinci dokonce hynuli (Zhou et al., 2010).

Strichnin způsobuje hořkost v rostlinných pletivech, což odpuzuje *Drosophila melanogaster* (Lee et al., 2015).

5.7.1.7 Chinolinové alkaloidy

Základ těchto látek tvoří tryptofan, či antranilové kyseliny. Nejvíce se vyskytují v čeledi *Rutaceae*, avšak nejsou moc rozšířené (Jahodář et al., 2004).

ARBORININ

Alkaloid, který je syntetizovaný rostlinou rodu *Teclea* (Jahodář et al., 2004). Bylo dokázáno, že vykazuje insekticidní účinky proti larvám *Spodoptera frugiperda*. Ty se na toxickém materiálu méně krmily (Tringali et al., 2001). Pilous kukuřičný (*Sitophilus zeamais*) však po pozření jedovaté látky vykazoval 25% úmrtnost v populaci (Mwangi et al., 2012).

CHININ

Bílá krystalická látka, která se ve vodě téměř nerozpustí. Chinin produkuje chinovník (*Cinchona sp.*) a *Remijia pedunculata*. Tento sekundární metabolit je významným antimalarikem (Jahodář et al., 2004).

Projevuje se repelentně a odpuzuje organismy i svou chutí. Takto na ni reagují komáři *Aedes aegypti* (Sanford et al., 2013). Při zkoumání antimikrobiologických účinků byla tato látka injekčně vpravena do těla kobylek. Jedovatost této látky vyvolala 70% mortalitu jedinců populace (Shajahan et al., 2009).

KAMTOTHECIN

Kamtothecin je syntetizovaný rostlinou *Camptotheca acuminata* a *Mappia foetida* (Jahodář et al., 2004).

Insekticidní látka, která silně působí na hmyz. Toxicita byla pozorována na zástupcích z druhů *Nilaparvata Lugens*, *Brevicoryne Brassicae* and *Chilosuppressalis Walker* (Tong et al., 2009). Kamtothecin řídí růst a vývoj hmyzu. Po požití této látky dochází ke smršťování buněk v těle intoxikovaného hmyzího jedince. Také dochází k rozpadu mikrklků ve střevě a posléze dochází k apoptóze a organismus hyne (Wang et al., 2011).

5.7.1.8 Imidazolové alkaloidy

Sekundární metabolity odvozené od histidinu tvořící velmi malou skupinu rostlinami produkováných látek. Většinou jsou syntetizovány jedinci z čeledí *Rutaceae* nebo *Euphorbiaceae* (Jahodář et al., 2004). O žádném zástupci této skupiny nebyly nalezeny informace i insekticidních účincích.

5.7.1.9 Diterpenové alkaloidy

Diterpenové alkaloidy jsou skupina rostlinných dusíkatých látek, které nemají jako prekurzor aminokyselinu ani izopren. Atom dusíku je do molekuly alkaloidu zabudován později, až při syntéze. Obecně se rozdělují na estery, které jsou toxičtější, a na atisiny, které mají nižší úroveň účinku. Často se tyto látky nazývají jako pseudolalkaloidy (Jahodář et al., 2004).

BIKHAKONITIN

Vysoce toxický esterový diterpen tvořený rodem rostliny oměj, přímo druhem *Aconitum ferox*. Insekticidně působí proti broukům a mšicím (Saxena et al., 2014).

DELKOSIN

V období květu rostlin se nejvíce hromadí v generativních orgánech. Má antimykotické a insekticidní vlastnosti a odpuzuje hmyzí býložravce od rostlin. Vyskytuje se především v rostlinách čeledi *Ranunculaceae*, jako jsou různé druhy rodu *Aconitum* (Borcsa et al., 2007).

HYPAKONITIN

Látka vyskytující se v rodu *Aconitum*, která má výrazné insekticidní účinky. Působila proti *Nilaparvata legum* a *Aphis medicagini*. V budoucnu by mohl být velmi účinným insekticidním přípravkem (Chen, 2010).

KARAKOLIN

Produkt kořenů *Aconitum episcopale* negativně působící na brouka potemníka hnědého (*Tribolium castaneum*). Velmi nebezpečný sekundární metabolit, který po požití způsobuje smrt těchto brouků (Liu et al., 2011).

5.7.1.10 Steroidní alkaloidy

Dělí se do 3 základních podskupin:

- 1) alkaloidy obsahující 21 uhlíků v molekule – pregnanový typ; čeledi *Apocynaceae* a *Buxaceae*

- 2) alkaloidy obsahující 24 uhlíků v molekule – odvozené od cykloartenolu; čeleď *Buxaceae*
- 3) alkaloidy obsahující 27 uhlíků v molekule – pravé steroidy; čeleď *Solanaceae* a *Liliaceae* (Jahodář et al., 2004)

Jednotlivé alkaloidy nebudou zařazovány do skupin, ale pouze do čeledí.

GERMIN

Látka produkovaná rostlinami *Zigadenus venenosum* a *Veratrum sp.* patřících do čeledi *Liliaceae* (Jahodář et al., 2004).

Nachází se v listech rostlin. Vykazuje insekticidní účinky proti zavíječi kukuřičnému (*Ostrinia nubilalis*). Významně ovlivňuje růst i vývoj larev a také jejich počty v populacích. Omezuje také jejich minování v listech a tím tedy chrání rostlinu (Ramputh et al., 2002).

α-CHAKONIN

Solanum chacoense, *S. tuberosum* a *S. nigrum* z čeledi *Solanaceae* a *Notholiron hyacinthinum* a *Veratrum stenophyllum* z čeledi *Liliaceae* jsou rostliny syntetizující tento alkaloid (Jahodář et al., 2004).

Hraje důležitou roli v chemické obraně proti hmyzu. Především v obraně proti mšicím. Ty se na některých rostlinách dokázaly přizpůsobit toxické látce a přežívat a škodit na nich (Soulé et al., 2011).

JERVIN

Jervin je produkován rostlinnými rody *Veratrum* a *Amianthium* patřící do čeledi *Liliaceae* (Jahodář et al., 2004).

Byly zjištěny toxické účinky na mandelinku bramborovou (*Leptinotarsa decemlineata*), která je v zemědělství rozšířeným škůdcem. Tento alkaloid by byl výborným biologickým insekticidem proti mandelince, protože velmi rychle snižoval její stavy při pokusu (Aydin et al., 2014).

SOLANIN a SOLANIDIN

Látky syntetizované rostlinami *Solanum sp.* a *Lycopersicon esculentum*, které patří do čeledi *Solanaceae* (Jahodář et al., 2004).

Toxické účinky byly prokázány na dospělých mšic, třásněnek, svilušek i molic. Účinky platí i proti housenkám a larvám listožravých škůdců (Pavela, 2006).

TOMATIN

Druhy z čeledi *Solanaceae* jako je především *Lycopersicon esculentum* a další z druhů *Solanum sp.* vytváří ve svých pletivech tento steroidní alkaloid (Jahodář et al., 2004).

Tato látka byla také nalezena v nezralých plodech třešní. Nejdůležitější a nejčastěji se vyskytující je tomatin u různých druhů rajčat. Negativně působí na larvy, které se nacházejí v dozrávajících plodech, jelikož je tam látka obsažena v nejvyšší koncentraci. Působí tedy inhibičně na hmyzí herbivory (Mulatu et al., 2006).

5.7.2 Glykosidy

Velká skupina sekundárních metabolitů, které se skládají z cukerné a necukerné složky. Tyto dvě části spojuje glykosidová vazba. Cukernou složku nejčastěji tvoří glukóza nebo arabinóza. Necukernou složku tvoří rozmanité struktury, které často dávají glykosidu jeho jméno (Jahodář et al., 2004).

5.7.2.1 Kyanogenní glykosidy

Působením enzymů se z nich uvolňuje kyanovodík, který je účinným jedem. Je dokázáno, že ho produkuje přes 300 rostlin (Jahodář et al., 2004).

AKACIPETALIN

Látka, která je syntetizovaná rostlinným rodem *Acacia*. Toxicita byla prokázána na larvách klíšťat, kdy docházelo k jejich mortalitě po 24 hodinách (Sindhu et al., 2012).

AKALYFIN

Glykosid produkovaný v rostlině *Acalypha alnifolia* projevil insekticidní účinky proti komáru *Aedes aegypti*. Zpožďoval vývoj komára. Normální vývoj probíhá do 12 dnů a po podání toxické látky se dospělec vyvinul až po 28 dnech (Kamalakaran et al., 2015).

AMYGDALIN

Sekundární metabolit, který se nachází v esenciálních olejích *Vernonia amygdalina*. Letálně působí na pilouse kukuřičného (*Sitophilus zeamais*) (Asawalam et al., 2008).

CYKASIN

Látka, jež je velmi toxická na hmyz. Byl však detekován u motýla *Eumaeus atala florida*. Ten ho dokáže hromadit ve svém těle (Kubínová et al., 2014).

DEIDAKLIN

Mučenka purpurová (*Passiflora foetida*) produkuje deidaklin, který toxicky působí na larvy motýla *Dione juno* (Patil et al., 2013).

LINAMARIN

Linamarin hraje důležitou roli v ochraně rostlin proti býložravcům především svou hořkou chutí. Existuje však specializovaný hmyz, který se na rostlinách produkujících kyanogenní glykosidy může živit. Jedná se například o vřetenušku (*Zygaena sp.*) (Zagrobelny et Møller, 2011).

TAXIPHYLLIN

Látku obsahuje rostlina *Bambusa bambos*, které dodává hořkou chuť. Projevuje velmi larvicidní účinky a odpuzující účinky proti hmyzu (Boer et al., 2011).

5.7.2.2 Glukosinoláty

Hlavní strukturu tvoří glukosový zbytek a druhá skupina v molekule je sulfátová. Hlavní podskupinou jsou strumigenní glukosinoláty, do kterých patří všichni zde uvedení zástupci glukosinolátů. Vyskytují se v čeledích *Brassicaceae*, *Capparaceae*, *Tropaeolaceae* a *Resedaceae* (Jahodář et al., 2004).

EPIPROGOITRIN a PROGOITRIN

Nacházejí se v čeledi *Brassicaceae* ve více druzích. Jsou to významné zemědělské plodiny, která bývají často napadené hmyzími herboviry, a proto si rostliny proti nim tvoří tyto sekundární metabolity s insekticidním účinkem (Ahuja et al., 2010).

SINIGRIN

Látka syntetizovaná opět druhy rostlin z čeledi *Brassicaceae*. Projevovала larvicidní účinky na blýskavku červivcovou (*Spodoptera exigua*) (Wang et al., 2016).

5.7.2.3 Antrachinonové glykosidy

Součástí těchto látek jsou deriváty arachinonu. Vyskytují se v mnoha rodech rostlin z mnoha čeledí (Jahodář et al., 2004).

EMODIN

Látka syntetizovaná v rostlinách rodu *Rumex*, *Rheum*, *Ventilago*, *Frangula*, *Myrsine* nebo *Aloe* (Jahodář et al., 2004).

Vyazuje insekticidní účinky na larvy komárů *Anopheles gambiaea*, které vedly až k mortalitě 85% jedinců. Také působil na dospělé much *Bemisia tabaci* (Georges et al., 2008).

CHRYSOPHANOL

Látka nacházející se v jedlovcí kanadském (*Tsuga canadensis*), která toxicky působí na jedince z populace *Adelges tsugae*. Živočichové po intoxikaci velmi rychle hynuli (Jones et al., 2012).

LUCIDIN

Insekticidně působící látka na živočicha *Spodoptera litura*, která je syntetizovaná v pletivech svízele příृतly (*Galium aparine*) (Morimoto et al., 2005).

5.7.2.4 Kardioaktivní glykosidy

Látky, ve kterých nalezneme tetracyklické steroidní jádro. Vyskytují se v mnoha čeledích i druzích (Jahodář et al., 2004).

BRYOTOXIN

Byly u něj prokázány insekticidní účinky. Vyskytuje se ve třech formách pojmenovaných bryotoxin A, B, nebo C. Syntetizuje se v *Kalanchoe pinnatum* a je hromaděna především v listech (Anusha et al., 2014).

DIGITOXIN

Na larvy bekyně velkohlavé (*Lymantria dispar*) působil velmi inhibičně. Vývoj byl velmi zbržděn a někteří jedinci uhynuli. Tato látka byla získána z náprstníku červeného (*Digitalis purpurea*), který patří do čeledi *Scrophulariaceae* (Karowe et Golston, 2006).

KALAKTIN

Látka objevující se v rostlině *Calotropis procera*. Dokázalo se, že insekticidně působí na zástupce druhu potemníka skladištního (*Tribolium confusum*) (Farrar et al., 2012).

KALOTROPIN

Sekundární metabolit objevující se v plchplodu (*Calotropis sp.*). Toxicita působila na larvy komárů (Kumar et al., 2012).

OLEANDRIN

Látka získaná z listu oleandru, která působí na živočicha *Ceroplastes rubens*. Po aplikaci roztoku docházelo k úmrtí nymf (Quan et al., 2014).

THEVETIN

Sekundární metabolit, který je získávaný z listů *Thevetia neriifolia*. Při pokusu se zjistilo, že tato látka má insekticidní a larvicidní účinky na jedince druhu *Spodoptera litura* (Ray et al., 2012).

5.7.3 Neproteinové aminokyseliny

Vyskytují se hlavně v čeledích *Fabaceae* a *Caesalpiniaceae* ve formě γ -glutamyl peptidů (Jahodář et al., 2004). Můžeme je také řadit do primárních látek (Spilková et al., 2016).

γ -AMINOMÁSELNÁ KYSELINA – GABA

Po poranění rostliny se v ní začne GABA hromadit. Zjistilo se, že tato látka působí proti bezobratlým živočichům, a tedy i proti hmyzím škůdcům. GABA v těle herbivora působí na nervosvalové ploténky, a tak živočicha paralyzuje a zabíjí (Bown et al., 2006).

L-KANAVANIN

Toxická neproteinová kyselina působící i proti hmyzu. Larvy brouka *Caryedes megacarpa* však mají strategie, jak odbourat tento sekundární metabolit. Avšak většina hmyzu je náchylná na jedovatost této látky a po požití hyne (Meadows, 2009).

5.7.4 Lektiny

Toxické proteiny, nebo glykoproteiny. Vyskytují se především v čeledi *Fabaceae*, *Phytolacaceae*, *Brassicaceae*, *Ericaceae* a dalších (Jahodář et al., 2004). Opět se mohou zařazovat do skupiny primárních metabolitů rostlin (Spilková et al., 2016).

ABRIN

Abrin je syntetizován sořetkem obecným (*Abrus precatorius*), který patří do čeledi *Facaceae*. Dřevitá bobovitá rostlina, která se nejčastěji nachází v tropických oblastech, ale v poslední době se jedná o velmi invazivní plevel. Abrin se vyskytuje

v pletivech této rostliny a je velmi toxický. Inhibiční účinky byly prokázány na velkém množství hmyzích zástupců, kteří patří do Coleoptera, Diptera, Hemiptera a dalších (Prasad et al., 2015).

KONKANAVALIN A

Vyazuje insekticidní účinky proti živočichovi *Spodoptera litura*. Snížil plodnost, ale také vykazoval larvicidní účinek (Suby et al., 2008).

RICIN

Velmi účinná látka proti hmyzím škůdcům. Negativní vliv byl prokázán na jedincích druhů *Myzus nicotiana* a *Spodoptera exigua* (Jaber et al., 2010).

5.7.5 Sirné rostlinné metabolity

Vyskytují se především v rostlinách z čeledi *Liliaceae* a *Brassicaceae*. Jedná se o sirné produkty, které vznikají ze sirných aminokyselin (Jahodář et al., 2004).

ALLICIN

Látka získávaná z čeledi *Liliaceae* negativně působí na všechna vývojová stadia potemníka hnědého (*Tribolium castaneum*), lesáka skladištního (*Oryzaephilus surinamensis*) a lesáka moučného (*Cryptolestes ferrugineus*) (Lu et al., 2013).

ALLIIN

Látka získávaná z česneku (*Allium sp.*), který patří do čeledi *Liliaceae*. Na hmyz působí repelentně a odpudivě (Aviello et al., 2009).

5.8 FENOLICKÉ LÁTKY

Produkty rostlin, které obsahují hydroxylovou funkční skupinu na aromatickém kruhu, řadí se mezi sloučeniny, které se dají rozpustit v organických rozpouštědlech, ale jsou zde i zástupci rozpustní ve vodě nebo v kyselinách. Tyto látky oplývají obrovskou chemickou rozmanitostí a každá z nich hraje různou úlohu v rostlině. Slouží proti býložravcům nebo patogenům, k získávání opylovačů nebo pohlcují škodlivé ultrafialové záření. Většina těchto sekundárních metabolitů vzniká pomocí biosyntézy z šikimové nebo mevalonové kyseliny (Taiz et Zeiger, 2010).

5.8.1 Látky fenolického charakteru

Látky, které ve svých molekulách mají fenolickou strukturu se dělí do několika podskupin, u kterých bude vždy zmíněno několik zástupců toxických látek,

například fenypropany, fenoly a fenolové deriváty. Kromě zmíněných podskupin se do této nadřazené skupiny sekundárních metabolitů řadí ještě ketony, chalkony, chinony nebo fenolové kyseliny (Jahodář et al., 2004). Nebyly nalezeny žádné sekundární metabolity z těchto podskupin, které by vykazovaly insekticidní účinky.

Existují však ještě fenolové látky, které se do žádné z těchto podskupin neřadí, ale přesto vykazují insekticidní účinky. Je to například:

ROTENON

Látka využívaná pro boj s hmyzími býložravci. Většinou ji najdeme v rostlinách, které se řadí do čeledi *Fabaceae*, ale objevuje se v čeledi *Scrophulariaceae* (Jahodář et al., 2004).

5.8.1.1 Fenypropany

APIOL

Látka získaná ze semen petržele kořenové (*Petroselinum sativum*) vykazovala insekticidní účinky proti třem druhům roztočů. Jedná se o *Dermatophagoides farinae*, *Dermatophagoides pteronyssinus* a *Tyrophagus putrescentiae* (Song et al., 2011).

ELEMICIN

Látka izolovaná z muškátovníku pravého (*Myristica fragrans*), která toxicky působí na dospělce červotoče tabákového (*Lasioderma serricorne*) (Wu et al., 2015).

MYRISTICIN

Látka nalezená v éterickém oleji z *Piper sarmentosum* negativně působila na vajíčka, larvy i kukly *Brontispa longissima*. Myristicin velmi zpomaluje vývoj hmyzího herbivora (Qin et al., 2010).

SAFROL

Insekticidně působící látka z esenciálního oleje produkovaného *Illicium difengpi*. Negativní působení bylo zjištěno na pilousovi kukuřičném (*Sitophilus zeamais*) a potemníku hnědém (*Tribolium castaneum*). Tato sloučenina by byla velmi vhodná pro využívání ve skladových prostorách, kam se ukládají různá zrna (Chu et al., 2011).

5.8.1.2 Jednoduché fenoly

PYROGALOL

Prokazuje insekticidní účinky na mušky melounu *Bactrocera cucurbitae*. Na vajíčka nemá významný vliv, došlo jen k malému poškození několika kusů. Larvální stádium trvalo mnohem déle, než by mělo a vývoj mušky se tak zpozd'oval. Při vyšších koncentracích toxické látky v roztoku docházelo k vysokému procentu úmrtnosti (Sohal et Sharma, 2011).

5.8.1.3 Třísloviny

Třísloviny se dělí na hydrolyzovatelné a kondenzované. Zjistilo se, že třísloviny nepůsobí toxicky na býložravce. Způsobují v rostlinných pletivech trpkou chuť a to je jediný důvod, proč by herbivoři rostlinu nepoškozovali (Barbehenn et al., 2009).

5.8.2 Polyalkyny

Sloučeniny, které obsahují jednu nebo více trojných vazeb. Většinou se jedná o lineární molekuly, ale mohou být uspořádané i do kruhu. Nejvíce zástupců se nachází v čeledi *Asteraceae*, *Apiace*, *Araliaceae* a *Campanulace* (Jahodář et al., 2004).

FALKARINDIOL

Látka vyskytující se v mrkvi (*Daucus carotta*) po útocích merule mrkvové (*Trioza apicalis*). Spolu s terpeny dodává mrkvi hořkou chuť a býložravci již rostlinné pletivo tolik nenapadají (Johnson et Gregory, 2006).

α -TETHIENYL

Larvy komára rodu *Aedes* uhynuly ve vodě, ve které se nacházela i tato toxická látka. Zjistilo se také, že nepůsobí jen na komáry rodu *Aedes*, ale i na *Culex*, u kterých ničí anální papily, pomocí kterých larva ve vodě dýchá (Tehri et Singh, 2015).

5.8.3 Lignany

Často se vyskytují jako glykosidy. Jedná se o rozšířenou skupinu látek vyskytujících se v přibližně 70 čeledích. Většinou však tyto látky nepůsobí insekticidně, a proto zde bude vypsáno pouze malé množství jejich zástupců (Jahodář et al., 2004).

DEOXYPODOFYLOTOXIN

Byl zjištěn negativní vliv na larvální stádia plavokřídlece (*Mythimna separata*). U larev se prokázala inhibice v růstu a také organismy změnilly poměry látek v těle. Zvýšilo se procento tuků a proteinů kutikuly, avšak právě to dokáže tento sekundární metabolit přerušit (Su et al., 2009).

JUSTICIDIN

Justicia procumbens syntetizuje ve svých pletivech tuto toxickou látku, která negativně působí na hmyz jako je moucha domácí (*Musca domestica*), bělásek řepový (*Pieris rapae*) a komár *Aedes albopictus* (Guo et al., 2013).

5.8.4 Kumariny

Kumariny jsou deriváty laktonu s velmi rozlišnými strukturami. Opět se vyskytují u čeledí *Fabaceae*, *Apiaceae*, či *Asteraceae* (Jahodář et al., 2004).

BERGAPTEN

Bergapten je sekundární metabolit, který vykazuje insekticidní účinky, jako je snížená plodnost, nebo úmrtnost jedinců z hmyzí populace zrnokaze skvrnitého (*Callosobruchus maculatus*) (Guo et al., 2012).

ISOPIMPINELLIN

Látka obsažená v esenciálním oleji, který je získáván z kořenů *Toddalia asiatica*. Isopimpinellin vykazuje velmi silné larvicidní účinky proti larvám komára *Aedes albopictus* (Liu et al., 2012).

FERULENOL

Ločidlo obecné (*Ferula communis*) syntetizuje ferulenol, který se insekticidně projevuje proti *Spodoptera littoralis* a mšici broskvoňové (*Myzus persicae*) (Mamoci et al., 2012).

6 Návrh experimentu

Experiment k vypracování diplomové práce při magisterském studiu by měl být prováděn na rostlině, která by měla být přizpůsobena našim podmínkám v České republice. Takovouto rostlinou by mohla být například kukuřice setá (*Zea mays*), na které by mohl škodit například zavíječ kukuřičný (*Ostrinia nubilalis*). Jsou však již vypěstované geneticky upravené druhy kukuřice (GMO), které si proti zavíječi samy vytvářejí toxické látky. Proto by tento pokus nemusel být tolik důležitý a ojedinelý pro rozvoj vědy. Další možnou variantou by bylo zkoumání obrany

obilnin proti kohoutkům (*Oulema sp.*). Tyto rostliny by musely být izolované od okolního prostředí, aby se hmyz nedostal na jinou rostlinu a nedocházelo tak k nejasným výsledkům.

6.1 Průběh navrhovaného experimentu

Na vzrostlou rostlinu by se aplikoval určitý počet hmyzích jedinců, kteří by rostlinu poškozovali. Po různě dlouhých časových úsecích by se sledovalo, kolik je na rostlině živých jedinců a jak moc je rostlina poškozená. V rostlinách by byly stanoveny vbrané sekundární metabolity, případně změny v poměru zastoupení některých aminokyselin a rostlinných hormonů. Porovnávalo by se množství zjištěných látek z části rostliny poškozené a ze zdravé. Nejednalo by se však pouze o sekundární metabolity, ale také o množství rostlinných hormonů, jako je kyselina jasmonová nebo salicylová, giberelinů a auxinů. Tato zkoumání by se mohla provádět i v různých částech dne, nebo i noci a poté by se zjišťovalo, kdy je pro rostlinu nejvýhodnější produkovat toxické látky, které by odpuzovaly, nebo dokonce zabíjely hmyzí škůdce.

Dalším možným pokusem by mohlo být aplikování kyseliny jasmonové na rostlinná pletiva. Díky tomu by mělo dojít ke spuštění mechanismů pro obranu rostliny. Toxické látky by se tedy vytvořily ještě před tím, než by se na rostlinu umístili herbivoři. Poté by se mohlo zkoumat, jaké množství živočichů by přežilo. Také by se zkoumalo, jak velké množství toxických látek rostlina vytvořila v porovnání s rostlinou, na kterou by kyselina jasmonová nebyla aplikována.

Případně by mohlo být provedeno zkoumání na rostlině, která by byla po aplikaci kyseliny salicylové. Zjistilo by se tak, zda tato látka má stejné účinky jako kyselina jasmonová a opět by docházelo k porovnávání zjištěných dat. Kyselina salicylová však není tolik probádaná a není jisté, zda spouští obranné mechanismy jako kyselina jasmonová.

7 Závěr

V průběhu tvorby bakalářské práce na téma „Produkce sekundárních metabolitů rostlin jako odpověď na napadení herbivory“ bylo dospěno k závěru, že rostliny mají mnoho obranných mechanismů. A to ať se jedná o mechanické, tak i chemické obrany. K rozvoji obranných mechanismů přispívá hlavně evoluční vývoj, klimatické i další podmínky a různé druhy býložravců.

Tato práce je tvořena soupisem stošest různých druhů sekundárních metabolitů, které vykazují insekticidní účinky na hmyzí škůdce. Tyto metabolity se řadí do třech hlavních skupin a to terpenů, dusíkatých látek a fenolických látek. Vzhledem k existenci značného počtu sekundárních rostlinných metabolitů nebylo možné v rozsahu bakalářské práce je všechny shrnout. Z tohoto důvodu byly zvoleny pouze základní toxické látky působící negativně na hmyz. S ohledem na výše zmíněný evoluční vývoj je nutné uvést, že se samozřejmě objevují také skupiny hmyzu, které se dokážou na toxické látky adaptovat a rostlině i nadále škodit.

Můžeme říci, že existuje prostor pro účelné využití sekundárních metabolitů, jelikož jejich účinky jsou srovnatelné s používanými chemickými pesticidy. Některé z těchto látek se již využívají k obraně proti hmyzím býložravcům, ale zatím se jedná o malé počty. Je nutné také poznamenat, že ne ve všech případech mají látky příznivé účinky i na životní prostředí, proto nemohou být užity k takovým účelům. Často se však objevují i předsudky samotných lidí, kteří některé látky považují za nebezpečné. Je prokázáno, že by v malých dávkách nebyly pro život ohrožující, a jako insekticidní přípravky působily velmi dobře.

Výzkumy se v posledních letech rozšiřují. Takovéto výzkumy považujeme za správné. Čím více látek se zkoumá, tím více biologických prostředků bude objeveno a mohly by se využívat v zemědělství. To by následně vedlo ke zvýšení výnosů a zlepšení světové ekonomické situace. Tyto výzkumy bychom chtěli rozšířit některým z navrhovaných experimentů.

8 Literární zdroje

- ADEYEMI M. 2011. A review of secondary metabolites from plant materials for post harvest storage. *International journal of pure and applied sciences and technology*. 6 (2), p. 94 – 102, ISSN: 2229-6107
- AGRAWAL 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, p. 311 – 331
- AHUJA I., ROHLOFF J., BONES A. 2010. Defence mechanisms of Brassicaceae: implications for plant-insect interactions and potential for integrated pest management. A review. *Agronomy for sustainable development*. Vol. 30 (2), p. 311 – 348
- ANDĚROVÁ R., ŠÍMA P. 2010. Biologická olympiáda – studijní text. Česká zemědělská univerzita v Praze, 45. ročník. 37 s.
- ANUSHA R., GURURAJA M., HIMANSKU J. SHASTRY C. 2014. *Kalanchoe pinnatum* in treatment of gallstones: an ethnopharmacological review. *International journal of PharmTech research*. Vol. 6 (1), p. 252 – 261, ISSN: 0974-4304
- ARAB A., TRIGO J. 2011. Host plant invests in growth rather than chemical defense when attacked by a specialist herbivore. *J Chem Ecol*, 37, p. 492 – 495
- AROIEE H., MOSAPOOR S., KARIMZADEH H. 2005. Control of greenhouse whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*) by thyme and peppermint. *KMITL science journal*. Vol. 5 (2), p. 511 – 514
- ARYA H., SINHG B., SINGH K. 2014. Insecticidal activity of petroleum ether extract of castor seeds against mustard aphid *Lipaphis erysimi* Kaltenbach. *Advances in bioresearch*. 5 (1), p. 165 – 168, ISSN: 0976-4585
- ASAWALAM E., EMOSAIRUE S., HASSANALI A. 2008. Contribution of different constituents to the toxicity of the essential oil constituents of *Vernonia amygdalina* (Compositae) and *Xylopiya aetiopica* (Annonaceae) on maize weevil *Sitophilus zeamais* Motschulsky (Coleoptera: Curculionidae). *African journal of biotechnology*. Vol 7 (16), p. 2957 - 2962, ISSN: 1684-5315
- AVANCI N., LUCHE D., GOLDMAN G., GOLDMAN M. 2010. Jasmonates are phytohormones with multiple functions, including plant defense and reproduction. *Genetics and molecular research*. 9 (1), p. 484 – 505
- AVIELLO G., ABENAVOLI L., BORRELLI F., CAPASSO R., IZZO A., LEMBO F., ROMANO B., CAPASSO F. 2009. Garlic: empiricism or science? *Natural product communications*. Vol. 4 (12), p. 1785 – 1796
- AYDIN T., CAKIR A., KAZAZ C., BAYRAK N., BAYIR Y., TAŞKESENLIGIL Y. 2014. Insecticidal metabolites from the rhizomes of *Veratrum album* against adults of colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. *Chemistry & biodiversity*. Vol. 11 (8), p. 1192 – 1204
- BAEK M., PARK H., KIM G., LEE D., LEE G., MOON S., AHN E., KIM G., BANG M., ANONYMOUS. 2013. Insecticidal alkaloids from the seeds of *Macleaya cordata* on cotton aphid (*Aphis gossypii*). *Journal of the Korean society for applied biological chemistry*. Vol. 56 (2), p. 135 – 140, ISSN: 1738-2203
- BALLHOM D., KAUTZ S., JENSEN M., SCHMITT I., HEIL M., HEGEMAN A. 2011. Genetic and environmental interactions determine plant defences against herbivores. *Journal of ecology*, 99, p. 313 – 326

- BARAZA E., ZAMORA R., HÓDAR J. 2006. Conditional outcomes in plant – herbivore interactions: neighbours matter. *OIKOS*, 113, p. 148 – 156, ISSN: 0030-1299
- BARBEHENN R., JAROS A., LEE G., MOZOLA C., WEIR Q., SALMINEN J. 2009. Tree resistance to *Lymantria dispar* caterpillars: importance and limitations of foliar tannin composition. *Plant-animal interactions-original paper*. Vol. 159 (4), p. 777 – 788, ISSN: 0029-8549
- BARBEHENN R., KOCHMANSKI J. 2013. Searching for synergism: effects of combinations of phenolic compounds and other toxins on oxidative stress in *Lymantria dispar* caterpillars. *Research paper*. Vol. 23 (4), p. 219 – 231, ISSN: 0937-7409
- BARRON A., MALESZKA R., HELLIWELL P., ROBINSON G. 2009. Effects of cocaine on honey bee dance behaviour. *Journal of experimental biology*. Vol. 212, p. 163 – 168
- BÉGUIN P., AUBERT J. 1994. The biological degradation of cellulose. *FEMS Microbiology reviews*. 13(1), p. 25 – 58
- BOER H., VONGSOMBATH C., KÄFER J. 2011. A fly in the ointment: evaluation of traditional use of plants to repel and kill blowfly larvae in fermented fish. *PLoS ONE*. Vol. 6 (12), p. 1 – 6
- BORCSA B., FORGO P., VERES K., MOLNÁR A., HOHMANN J. 2007. Diterpene alkaloids from *Aconitum anthroa* and *A. moldavicum*. *Planta medica*. Vol. 73, p. 525
- BOULOGNE I., PETIT P., OZIER-LAFONTAINE H., DESFONTAINES L., LORANGER-MERCIRIS G. 2012. Insecticidal and antifungal chemicals produced by plants: a review. *Environmental chemistry letters*. Vol. 10 (4), p. 325 – 347
- BOWN A., MACGREGOR K., SHELP B. 2006. Gamma-aminobutyrate: defense against invertebrate pests? *Trends in plant science*. Vol. 11 (9), p. 424 – 427
- BUCKINGHAM J., BAGGALEY K., ROBERTS A., SZABÓ L. 2010. *Dictionary of alkaloids*. United States of Amerika. Taylor and Francis Group. 81 s. ISBN: 978-1-4200-7769-8
- CAI Q., HAN Y., CAO Y., HU Y., ZHAO X., BI J. 2009. Dtoxication of gramine by the cereal aphid *Sitobion avenae*. *Journal of chemical ecology*. Vol. 35 (3), p. 320 – 325
- CIEŚLA P., MICHNIEWSKA A. 2013. Wpływ wybranych związków chemicznych na organizmy żywe. Kraków. Uniwersytet Pedagogiczny, Instytut Biologii, 103 s., ISBN: 978-83-7271-796-2
- CIS J., NOWAK G., KISIEL W. 2006. Antifeedant properties and chemotaxonomic implications of sesquiterpene lactones and syringin from *Rhaponticum pulchrum*. *Biochemical systematics and ecology*. Vol. 34 (12), p. 862 – 867
- CORDELL G., QUINN-BEATTIE M., FARNSWORTH N. 2001. The potential of alkaloids in drug discovery. *Phytotherapy Research*. 15 (3), p. 183 – 205
- CRAWLEY J. 1983. *Herbivory: The Dynamics of Animal-Plant Interactions*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK., ISBN: 0-632-00808-3
- DERWICH, ELHOSSINE, BENZIANE, ZINEB, BOUKIR, ABDELLATIF. 2009. Chemical compositions and insecticidal activity of essential oils of three plant *Artemisia* sp.: *Artemisia herba-alba*, *Artemisia absinthium* and *Artemisia pontica* (Morocco). *Agricultural & food chemistry*. Vol. 8 (12), p. 1202 – 1211
- DEVAPPA R., ANGULO-ESCALANTE M., MAKKAR H., BECKER K. 2012. Potential of using phorbol esters as an insecticide against *Spodoptera frugiperda*. *Industrial crops and products*. Vol. 38, p. 50 – 53

- DING P., YU Y., CHEN D. 2005. Determination of quinolizidine alkaloids in *Sophora tonkinensis* by HPLC. *Phytochemical analysis*. 16 (4), p. 257 – 263
- DORMAN D., BEASLEY V. 1991. Neurotoxicology of pyrethrin and the pyrethroid insecticides. *Veterinary and Human Toxicology*, 33 (3), p. 238 - 243
- DVOŘÁKOVÁ M., VLATEROVÁ I., VANĚK T. 2011. Monoterpeny v rostlinách. *Chemické listy*, 105, p. 839 – 845
- ERDOĞAN P., YILDIRIM A. 2016. Insecticidal activity of three different plant extract on the green peach aphid [(*Myzus persicae* Sulzer) (Hemiptera: Aphididae)]. *Journal of the entomological research society*. Vol. 18 (1), p. 27 – 35, ISSN: 1302-0250
- FARRAR N., GOLESTANEH S., FARSI M., SADEGHI S., ASKARI H. 2012. Effectiveness of extract of *Calotropis procera* on nutritional indices of *Tribolium confusum* Duv. *Acta horic*. Vol. 940, p. 669 – 672
- FRANKE R., SCHREIBER L. 2007. Suberin – a biopolyester form in apoplastic plant interfaces. *Current opinion in plant biology*. 10 (3), p. 252 – 259
- FÜRSTENBERG-HÄGG J., ZAGROBELNY M., BAK S. 2013. Plant defense against insect herbivores. *International journal of molecular science*. 14, p. 10242 – 10297, ISSN: 1422-0067
- GEORGES K., JAYAPRAKASAM B., DALAVOY S., NAIR M. 2008. Pest-managing activities of plant extract and anthraquinones from *Cassia nigricans* from Burkina Faso. *Bioresource technology*. Vol. 99 (6), p. 2037 – 2045
- GEYTER E., SMAGGHE G., RABHÉ Y., GEELEN D. 2012. Triterpene saponins of *Quillaja saponaria* show strong aphidicidal and detergent activity against the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Pest management science*. Vol. 68 (2), p. 164 – 169
- GLAS J., SCHIMMEL B., ALBA J., ESCOBAR-BRAVO R., SCHUURINK R., KANT M. 2012. Plant glandular trichomes as targets for breeding or engineering or resistance to herbivores. *International journal of molecular sciences*, 13, p. 17077 – 17103, ISSN: 1422-0067
- GODARA R., KATOCH M., KATOCH R., YADAV A., PARVEEN S., VIJ B., KHAJURIA V., SINGH G., SINGH N. 2014. In vitro acaricidal activity of atropa belladonna and its components, scopolamine and atropine, against *Rhipicephalus (Boophilus) microplus*. Hindawi publishing corporation, *The scientific world journal*. Volume 2014, p. 1 – 6
- GRASS M., CIANCIA M., LEICACH S. 2009. Variación en la producción de alcaloides en inflorescencias de *Senecio Grisebachii* por deficiencia de nutrientes. *Ciencia del suelo*. Vol. 21 (1), ISSN: 1850-2067
- GRYNKIEWICZ G., GADZIKOWSKA M. 2008. Tropane alkaloids as medicinally useful natural products and their synthetic derivatives as new drugs. *Pharmacological reports*. 60, p. 439 – 463, ISSN: 1734-1140
- GUO F., LEI J., SUN Y., CHI Y., GE F., PATIL B., KOIWA H., ZENG R., ZHU-SALZMAN K. 2012. Antagonistic regulation, yet synergistic defense: effect of bergapten and protease inhibitor on development of cowpea bruchid *Callosobruchus maculatus*. *PloS ONE*. Vol. 7 (8), p. 1 – 10
- GUO M., LI B., TANG L., PING X., LI X., LIANG T. 2013. Fungicide and insecticide activity of *Justicia procumbens* extracts. *Chinese journal of eco-agriculture*. Vol. 2013, ISSN: 1671-3990

- GUOZHOU Z., MINSHENG Y. 2009. Measurement of active ingredient of *Macleaya cordata* and its bioactivity against insects. Journal of Anhui Agricultural University. Vol. 36 (1), p. 18 – 21, ISSN: 1672-352X
- HARTMANN T., THEURING C., BERNAYS E., SINGER M. 2005. Acquisition, transformation and maintenance of plant pyrrolizidine alkaloids by the polyphagous arctiid *Grammia geneura*. Insect biochemistry and molecular biology. Vol. 35 (10), p. 1083 – 1099
- HEBEISH A., FOU DA M., HAMDY I., EL-SAWY S., ABDEL-MOHDY F. 2008. Preparation of durable insect repellent cotton fabric: Limonene as insecticide. Carbohydrate polymers. Vol. 74 (2), p. 268 – 273
- HERNÁNDEZ-MORALES A., ARVIZE-GÓMEZ J., CARRANZA-ÁLVAREZ C., GÓMEZ-LUNA B., ALVARADO-SÁNCHEZ B., RAMÍREZ-CHÁVEZ E., MOLINA-TORRES J. 2015. Larvicidal activity of affinin and its derived amides from *Heliopsis longipes* A. gray blake against *Anopheles albimanus* and *Aedes aegypti*. Journal of Asia-Pacific entomology. Vol. 18 (2), p. 227 – 231
- HO J. 2016. Bioactive herbal alkaloids as anti-infective agents. Anti-infective agents. Vol. 14 (2), p. 71 – 75, ISSN: 2211-3525
- HON Z. 2013. Základy toxikologie pro obor vodního hospodářství. České Budějovice. Vysoká škola evropských a regionálních studií. 136 s. ISBN: 978-80-87472-56-9
- HOWE G. 2004. Jasmonates as signals in the wound response. Journal of plant growth regulation. 23 (3), p. 223 – 237
- HUANG Z., YU J. 2012. Effects of sanguinarine on the growth and development of *Peris rapae* L. and its several metabolic enzymes. Journal of mountain agriculture and biology. Vol. 3
- CHEN H., YANG K., YOU C., LEI N., SUN R., GENG Z., MA P., CAI Q., DU S., DENG Z. 2014. Chemical constituents and insecticidal activities of the essential oil of *Cinnamomum camphora* leaves against *Lasioderma serricornis*. Journal of chemistry. Vol. 2014, p. 1 – 5
- CHEN M. 2008. Inducible direct plant defense against insect herbivores: A review. Insect science. 15, p. 101 – 114
- CHEN R., WU X., WEI H., HAN D., GU H. 2006. Molecular cloning and functional characterization of the dopamine transporter from *Eloria moyesi*, a caterpillar pest of cocaine-rich coca plants. Gene. Vol. 336 (1), p. 152 – 160
- CHEN T., MEI N., FU P. 2010. Genotoxicity of pyrrolizidine alkaloids. Journal of applied toxicology. Vol. 30 (3), p. 183 – 196
- CHEN Y. 2010. Study on Chemical Composition of Diterpenoid Alkaloids and Insecticidal Activity form *Aconitum camichaeli* Debx. Journal of Anhui Agricultural Sciences. School of Life Science and Engineering, Southwest University of Science and Technology, Mianyang
- CHU S., WANG C., DU S., LIU S., LIU Z. 2011. Toxicity of the essential oil of *Illicium difengpi* stem bark and its constituent compounds towards two grain storage insects. Journal of insect science. Vol. 11 (152), p. 1 – 10
- IBRAHIM M., KAINULANEN P., AFLATUNI A., TIILIKKALA K., HOLOPAINEN J. 2001. Insecticidal, repellent, antimicrobial activity and phytotoxicity of essential oils: with special reference to limonene and its suitability for control of insect pests. Agricultural and food science. Vol. 10 (3), p. 243 – 259

- ILAHI I., ULAH F. 2013. Larvicidal activities of different parts of *Artemisia vulgaris* Linn. Against *quinquefasciatus* Say. (Diptera: Culicidae). International journal of innovation and applied studies. Vol. 2 (2), p. 189 – 195, ISSN:2028-9324
- ILEKE K., OGUNGBITE O. 2015. *Alstonia boonei* de wild oil extract in the management of mosquito (*Anopheles gambiae*), a vector of malaria disease. Journal of coastal life medicine. Vol. 3 (7), p. 557 – 563
- JABER K., HAUBRUGE É., FRANCIS F. 2010. Development of entomotoxic molecules as control agents: illustration of some protein potential uses and limits of lectins (Review). Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement. Vol. 14 (1), p. 225 – 241
- JAHODÁŘ L., HRDINA V., HRDINA R., MARTINEC Z., MĚRKA V. 2004. Přírodní toxiny a jedy. Praha. Galén, 302 s., ISBN: 80-7262-256-0
- JAHODÁŘ L., KLEČÁKOVÁ J. 1999. Toxicita hvězdnicovitých s přihlédnutím k farmaceuticky významným druhům. Chemické listy, 93, p. 320 – 326
- JIDONG SUN. 2007. D-limonene: Safety and Clinical Applications. Alternative medicine review, 12, p. 259 – 264
- JOHNSON S., GREGORY P. 2006. Chemically-mediated host-plant location and selection by root-feeding insect. Physiological entomology. Vol. 31 (1), p. 11 – 13
- JONES A., MULLINS D., JONES T., SALOM S. 2012. Potential feeding deterrents found in hemlock woolly adelgid, *Adelges tsugae*. Naturwissenschaften. Vol 99 (7), p. 583 – 586, ISSN: 0028-1042
- KAKKO I., TOIMELA T., TÄHTI H. 2000. Piperonyl butoxide potentiates the synaptosome ATPase inhibiting effect of pyrethrin. Chemosphere, 40 (3), p. 301 – 305
- KAMALAKANNAN S., MURUGAN K., CHANDRAMOHAN B. 2015. Insect growth regulatory activity of *Acalypha alnifolia* (Euphorbiaceae) and *Vitex nedugo* (Verbenaceae) leaf extract against *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). International journal of mosquito research. Vol. 2 (1), p. 47 – 52, ISSN: 2348-5906
- KAMATOU G., VERMAAK I., VILJOEN A., LAWRENCE B. 2013. Menthol: A simple monoterpene with remarkable biological properties. Phytochemistry, 96, p. 15 – 25
- KAROWE D., GOLSTON V. 2006. Effect of the cardenolide digitoxin on performance of gypsy moth (*Lymantria dispar*) (Lepidoptera: lymantriidae) caterpillars. The great lakes entomologist. Vol. 39 (1-2), p. 34 – 39
- KASSIR J., MOHSEN Z., MEHDI N. 1989. Toxic effects of limonene against *Culex quinquefasciatus* Say larvae and its interference with oviposition. Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz, 62 (1), p. 19 – 21, ISSN: 0340-7330
- KAUR R., CHADAL K., KANG B. 2015. Insecticidal potential of parthenin and its transformation products against *Tribolium castaneum* (Herbst). Pesticide research journal. Vol. 27 (1), p. 35 – 40, ISSN: 0970-6763
- KHAIDIR H. 2012. Toksisitas ekstrak daun *Lantana camara* L. terhadap hama *Plutella xylostella* L. Jurnal Floratek. Vol. 7 (1), p. 45 – 56, ISSN: 1907-2686
- KHAREL K., ARTHUR F., ZHU K., CAMPBELL J., SUBRAMANYAM B. 2014. Evaluation of synezgized pyrethrin aerosol for control of *Tribolium castaneum* and *Tribolium confusum* (Coleoptera: Tenebrionidae). Journal of economic entomology. Vol. 107 (1), p. 462 – 468
- KNIGHT K. 2009. Honey bees succumb to cocaine's allure. Journal of experimental biology. Vol. 212, p. 217 – 224

- KONISHI T., KONDO S., UCHIYAMA N. 2008. Larvicidal activities of sesquiterpenes from *Inula helenium* (Compositae) against *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) and *Paratanytarsus grimmii* (Diptera: Chironomidae). Applied entomology and zoology. Vol. 43 (1), p. 77 – 81
- KONNO K. 2011. Plant latex and other exudates as plant defense systems: roles of various defense chemicals and proteins contained therein. Phytochemistry. 72 (13), p. 1510 – 1530
- KUBÍNOVÁ R., ŠVAJDLENKA E., KULOVANÁ T. 2014. Kumulace sekundárních metabolitů v larválních stádiích lišaje smrtihlava (*Acherontia atropos*) v závislosti na složení potravy. Chemické listy. Vol. 108, p. 1145 – 1148
- KUMAR P., CHEZHIAN A., RAJA P., SATHIYAPRIYA J. 2012. Computational selections of terpenes present in the plant *Calotropis gigantea* as mosquito larvicide's by blocking the sterol carrying protein, AeSCP-2. Bangladesh journal of pharmatology. Vol. 7 (1), p. 1 – 5, ISSN: 1991-0088
- LANG K., DEAGOSTO E., ZIMMERMANN L., MACHADO V., BERNARDEST L., SCHENKEL E., DURAN F., PALERMO J., ROSSINI C. 2013. Chemical modification produces species-specific changes in cucurbitacin antifeedant effect. Journal of agricultural and food chemistry. Vol. 61 (23), p. 5534 – 5539
- LEE Y., MOON S., WANG Y., MONTELL C. 2015. A drosophila gustatory receptor required for strychnine sensation. Chemical senses. Vol. 40 (7), p. 525 – 533
- LIN W., MING L. 2010. The antifeeding effect experiment of berberine chloride against *Pieris rapae* Linnaeus and *Plutella xylostella* L. Guangxi agricultural sciences. Vol. 41 (6), p. 562 – 564, ISSN: 1002-8161
- LIU S., LI A., WITT C., PERÉZ DE LEÓN A. 2013. Effects of reserpine on reproduction and serotonin immunoreactivity in the stable fly *Stomoxys calcitrans* (L.). journal of insect physiology. Vol. 59 (9), p. 974 – 982
- LIU X., DONG H., ZHOU L., DU S., LIU Z. 2012. Essential oil composition and larvicidal activity of *Toddalia asiatica* roots against the mosquito *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). Original paper. Vol 112 (3), p. 1197 – 1203, ISSN: 0932-0113
- LIU Z., CAO J., ZHANG H., LIN L., LIU H., DU S., ZHOU L., DENG Z. 2011. Feeding deterrents from *Aconitum episcopale* roots against the red flour beetle, *Tribolium castaneum*. Journal of agricultural and food chemistry. Vol. 59 (8), p. 3701 – 3706
- LU Y., ZHONG J., WANG Z., LIU F., WAN Z. 2013. Fumigation toxicity of allicin against three stored product pests. Journal of stored products research. Vol. 55, p. 48 – 54
- MAMOCI E., CAVOSKI I., ANDRES M., DÍAZ C., GONZALEZ-COLOMA A. 2012. Chemical characterization of the aphid antifeedant extracts from *Dittrichia viscosa* and *Ferula communis*. Biochemical systematics and ecology. Vol. 43, p. 101 – 107
- MAO Y., CAI W., WANG J., HONG G., TAO X., WANG L., HUANG Y., CHEN X. 2007. Silencing a cotton bollworm P450 monooxygenase gene by plant-mediated RNAi impairs larval tolerance of gossypol. Nature biotechnology. Vol. 25, p. 1307 – 1313
- MATSUDA K. 2011. Pyrethrin Biosynthesis and Its Regulation in *Chrysanthemum cinerariaefolium*. Pyrethroids. From Chrysanthemum to Modern Industrial Insecticide, 314, p. 73 – 81
- MEADOWS R. 2009. Bad taste protects fruit flies from eating a toxic amino acid in plants. PLoS biology. Vol. 7 (6), p. 1-2

- MIHAI ALDEA, JASON G. HAMILTON, JOSEPH P. RESTI, ARTHUR R. ZANGERL, MAY R. BERENBAUM & EVAN H. DE LUCIA. 2005. Indirect effects of insect herbivory on leaf gas exchange in soybean. *Plant, Cell and Environment*, 28, p. 402-411
- MITHÖFER A., BOLAND W. 2012. Plant defense against herbivores: Chemical aspects. *Annual review of plant biology*. 63, p. 431 – 450
- MOHANTA T., OCCHIPINTI A., ZEBELO S., FOTI M., FLIEGMANN J., BOSSI S., MAFFEI M., BERTEA C. 2012. *Ginkgo biloba* to herbivory by activating early signaling and direct defense. *PLoS ONE*. 7(3), p. 1 – 14
- MORIMOTO M., TANIMOTO K., KOMAI K. 2005. An insect antifeedant in catch weed (*Galium aparine* L.): a strategy for damage avoidance. *Establishing the scientific base*. Vol. 2005, p. 400 – 402
- MULATU B., APPLEBAUM S., KEREM Z., COLL M. 2006. Tomato fruit size, maturity and α -tomatine content influence the performance of larvae of potato tuber moth *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Bulletin of entomological research*. Vol. 96 (2), p. 173 – 178
- MUSA A. 2012. Suppression of Seed Beetle (*Callosobruchus maculatus*) Population with Root Bark Powder of *Zanthoxylum Zanthoxyloides* (Lam.) Waterm. (Rutaceae) on Cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Agrosearch*. Vol. 12 (2), p. 196 – 204, ISSN: 1117-9996
- MUSILOVÁ L., UHLÍK O., MACKOVÁ M., MACEK T. 2012. Úloha sekundárních metabolitů rostlin v bakteriální degradaci organických xenobiotik. *Chemické listy*, 106, p. 1029 – 1033
- MWANGI E., KERIKO J., MACHOCHO A., CHHABRA S., WANYONYI A., TARUS P. 2012. Adulticidal activity and toxicology of extractives from *Teclea trichocarpa* against adult maize weevil (*Sitophilus zeamais*). *Annals, food science and technology*. Vol. 13 (2), p. 215 – 222
- NEBAPURE S., SRIVASTAVA C., WALIA S. 2014. Insect growth inhibitory potential of glory lily, *Gloriosa superba* Linn. (Colchicaceae) against tobacco leaf eating caterpillar, *Spodoptera litura* [Fabricius] (Lepidoptera: Noctuidae). *Entomologie generalis*. Vol. 35 (1), p. 61 – 74
- NEGAHBAN M., MOHARRAMIPOUR S., SEFIDKON F. 2007. Fumigant toxicity of essential oil from *Artemisia sieberi* Besser against three stored-product insects. *Journal of stored products research*. Vol. 43 (2), p. 123 – 128
- NIEUWENHUIZEN N., BEUNING L., SUTHERLAND P., SHARMA N., COONEY J., BIELESKI L., SCHRÖDER R., MACRAE E., ATKINSON R. 2007. Identification and characterisation of acidic and novel basic forms of actidin, the highly abundant cysteine protease from kiwifruit. *Functional plant biology*. 34 (10), p. 946 – 961
- NOGUIERA A., EL OTTRA J., GUIMARÄES E., RODRIGUES MACHADO S., LOHMANN L. 2013. Trichome structure and evolution in Neotropical lianas. *Annals of botany*, 112, p. 1331 – 1350
- NOVÁK J. 2007. *Jedovaté rostliny kolem nás*. Praha. Grada publishing a. s., 176 s., ISBN: 978-80-247-1549-0
- NOVÁK J., SKALICKÝ M. 2008. *Botanika: cytologie, histologie, organologie a systematika*. Powerprint, Praha., ISBN: 978-80-904011-1-2
- OLOFINTOYE L., SIMON-OKE I., OMOREGIE O. 2011. Larvicidal properties of *Datura stramonium* (jimson weed) and *Nicotiana tabacum* (tobacco) extracts against the

larvae of (*Anopheles* and *Culex*) mosquitoes. African research review. Vol. 5 (2), p. 337 – 344, ISSN: 1994-9057

- ONDREJKOVIČOVÁ I. a kol. 2008. Pokroky v chémii a v biológii – vyššia kvalita života. Slovenská technická univerzita v Bratislave. Fakulta chemickej a potravinárskej technológie STU v Bratislave, 100 s., ISBN: 978-80-227-2932-1
- OZ E., KOC S., DUNSEN O., MAMMADOV R., CETIN H. 2013. Larvicidal activity of *Cyclamen* (Myrisinaceae) extract against the larvae of west Nile virus vector *Culex pipiens* L. (Diptera: Cucilidae). Asian pacific journal of tropical medicine. Vol. 6 (6), p. 449 – 452
- PATEL T., ISHIUJI Y., YOSIPOVITCH G. 2007. Menthol: A refreshing look at this ancient compound. Journal of the American Academy of Dermatology, 57 (5), p. 873 – 878
- PATIL A., PAIKRAO H., PATIL A. 2013. *Passiflora foetida* Linn: a complete morphological and phytopharmacological review. International journal of pharma and bio sciences. Vol. 4 (1), p. 285 – 296, ISSN: 0975-6299
- PATOČKA J., HON Z. 2008. Lupina a lupininové alkaloidy: máme se jich bát?. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Zdravotně sociální fakulta, katedra radiologie a toxikologie. Souborný referát, p. 194 – 197
- PATOČKA J., STRUNECKÁ A. 2000. Nikotin: jed, nebo lék? Vliv nikotinu na funkce mozku. Vesmír. 79, p. 204 – 208
- PAVELA R. 2006. Rostlinné insekticidy, hubíme hmyz bez chemie. Praha. Grada publishing a. s., 96 s., ISBN: 978-80-247-6401-6
- PEARCE G., STRYDOM D., JOHNSON S., RYAN C. 1991. A polypeptide from tomato leaves induces wound-inducible proteinase inhibitor proteins. *Science*. Vol. 253, p. 895 - 898
- PHILIPPI J., SCHLIEPHAKE E., JÜRGENS H., JANSEN G., ORDON F. 2015. Correlation of the alkaloid content and composition of narrow-leafed lupins (*Lupinus angustifolius* L.) to aphid susceptibility. Journal of pest science. p. 1 – 15, ISSN: 1612-4766
- PODLEŠÁKOVÁ K., TARKOWSKÁ D., PĚNČÍK A., OKLEŠŤKOVÁ J., TUREČKOVÁ V., FLOKOVÁ K., TARKOWSKI P. 2012. Nové trendy v analýze fytohormonů. Chemické listy. 106, p. 373 – 379
- PRASAD R., BRODIE G., VANDERWOULE C., HODGE S. 2015. Potential of the weed *Abrus precatorius* Linnaeus (Fabales: Fabaceae) for control of insect pests in the south pacific: a review. International journal of entomological research. Vol 3 (3), p. 113 – 124, ISSN: 2310-5119
- PRASIFKA J., SPRING O., CONRAD J., COOK L., PALMQUIST D., FOLEY M. 2015. Sesquiterpene lactone composition of wild and cultivated sunflowers and biological activity against an insect pest. Journal of agriculture and food chemistry. Vol. 63 (15), p. 4042 – 4049
- PRICE K., LUMMIS S. 2014. An atypical residue in the pore of *Varroa destructor* GABA-activated RDL receptors affects picrotoxin block and thymol modulation. Insect biochemistry and molecular biology. Vol. 55, p. 19 – 25
- QIN W., HUANG S., LI C., CHEN S., PENG Z. 2010. Biological activity of the essential oil from the leaves of *Piper sarmentosum* Roxb. (Piperaceae) and its chemical constituents on *Brontispa longissima* (Gestro) (Coleoptera: Hispididae). Pesticide biochemistry and physiology. Vol. 96 (3), p. 132 – 139

- QUAN J., MA X., LIU Y., GUO Y., LU X., WANG B. 2014. Effects of the extract of oleander's leaves on the prevention and control of the nymph of *Ceroplastes rubens* Maskell. Hebei journal of forestry and orchard research. Vol. 2014, ISSN: 1007-4961
- RAMPUTH A., ARNASON J., CASS L., SIMMONDS J. 2002. Reduced herbivory of the European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) on corn transformed with germin, a wheat oxalate oxidase gene. Plant science. Vol. 162 (3), p. 431 – 440
- RASHID R., ZULKIFLI N., RASHID R., ROSLI S., SULAIMAN S., AHMAD N. 2012. Effects of Ketum extract on blowfly *Chrysomya megacephala* development and detection of mitragynine in larvae sample. Engineering and industrial applications. p. 337 – 341, IBSN: 978-1-4577-1632-4
- RAVEN B. 2009. Synthesis of the bicyclic core of pyrrolizidine and indolizidine alkaloids. Eastern Michigan University. Senior honors theses. 46 s.
- RAY D., DUTTA D., SRIVASTAVA S., KUMAR B., SAHA S. 2012. Insect growth regulatory activity of *Thevetia nerifolia* Juss. against *Spodoptera litura* (Fab.). Journal of applied botany and food quality. Vol. 85 (2), p. 212 – 215
- REDDY B., BALAJI M., REDDY P., LAILAJA G., VAIDYANATH K., NARASIMHA G. 2009. Antifeedant and antimicrobial activity of *Tylophora indica*. African journal of biochemistry research. Vol. 3 (12), p. 393 – 397, ISSN: 1996-0778
- REGNAULT-ROGER C., VINCEST C., ARNASON J. 2012. Essential oils in insect control: low-risk products in a high-stakes world. Annual review of entomology. Vol. 57, p. 405 – 424
- RHARRABE K., BAKRIM A., GHAILANI N., SAYAH F. 2007. Bioisecticidal effect of harmaline on *Plodia interpunctella* development (Lepidoptera: Pyralidae). Pesticide biochemistry and physiology. Vol. 89 (2), p. 137 – 145
- ROZMAN V., KALINOVIC I., KORUNIC Z. 2007 Toxicity of naturally occurring compounds of *Lamiaceae* and *Lauraceae* to three stored-product insect. Journal of stored products research. Vol. 43 (4), p. 349 – 355
- RUIZ-LÓPEZ M., GARCÍA-LÓPEZ P., RODRÍGUEZ-MACÍAS R., ZAMORA NATERA J. 2010. Mexican wild lupines as a source of quinolizidine alkaloids of economic potential. Polib tácnica. 29, p. 159 – 164, ISSN: 1405-2768
- SALIM V. 2013. Functional characterization of monoterpenoid indole alkaloid (MIA) biosynthetic genes in *Catharanthus roseus*. Brock university, St. Catharines, Ontario. Submitted to the centre for biotechnology
- SAMARASEKERA R., WEERASINGHE I., HEMALAL P. 2008. Insecticidal activity of menthol derivatives against mosquitoes. Pest management science, 64 (3), p. 290 – 295
- SANFORD J., SHIELDS V., DICKENS J. 2013. Gustatory receptor neuron responds to DEET and other insect repellents in the yellow-fever mosquito, *Aedes aegypti*. Naturwissenschaften. Vol. 100 (3), p. 269 – 273, ISSN: 0028-1042
- SAXENA H., TRIPATHI Y., PAWAR G., KAKKAR A., MOHAMMAD N. 2014. Botanicals as biopesticides: active chemical constituents and biocidal action. Taxonomy and its importance. Vol. 21, p. 219 – 240
- SELL C. Handbook of essential oils: Chemistry of Essential Oils. Boca Raton: CRC Press, 2010, s. 121-150. ISBN 14-200-6315-4.
- SHAJHAN J., NIMMO A., FISHER M., INKS E., KIRKPATRICK R., MILLER P., JOHNSON A., LITES K., WHITEHOUSE C., WHITMAN D. 2009. Testing intra-hemocelic injection of

antimicrobials against *Encephalitozoon sp.* (Microsporidia) in an insect host. Parasitology research. Vol. 104 (2), p. 419 – 424, ISSN: 0932-0113

- SCHÜTZ I., MORITZ G., ROOS W. 2014. Alkaloid metabolism in thrips-Papaveraceae interaction: Recognition and mutual response. Journal of plant physiology. Vol. 171 (2), p. 119 - 126
- SINCLAIR A., MAHDU J., ANDERSEN R. 1988. Camphor from juvenile white spruce as an antifeedant for snowshoe hares. Journal of chemical ecology, 14 (6), p. 1505-1514
- SINDHU Z., JONSSON N., IQBAL Z. 2012. Syringe test (modified larval immersion test): A new bioassay for testing acaricidal activity of plant extracts against *Rhipicephalus microplus*. Veterinary parasitology. Vol. 188 (3-4), p. 362 – 367
- SLAVÍKOVÁ Z. 2002. Morfologie rostlin. Nakladatelství Karolinum. Univerzita Karlova v Praze. ISBN: 80-246-0327-6
- SOHAL S., SHARMA R. 2011. Bioactivity of pyrogallol against melon fruit fly, *Batrocera cucurbitaceae*. Phytoparasitica. Vol. 39, p. 361
- SONG H., YANG J., SUH J., LEE H. 2011. Acaricidal activities of apiol and its derivatives from *Petroselinu sativum* seeds against *Dermatophagoides farinae*, *Dermatophagoides pteronyssinus*, and *Tyrophagus putrescentiae*. Journal of agricultural and food chemistry. Vol. 59 (14), p. 7759 – 7764
- SOULÉ S., GÜNTER C., PETERSSON C., FERREIRA F. 2011. Presence of glycoalkaloids in phloem of *Solanum* plants. CIENCIA. Vol. 19 (3), p. 181 – 186, ISSN: 1315-2076
- SPILKOVÁ J., MARTIN J., SIATKA T., TŮMOVÁ L., KAŠPAROVÁ M. 2016. Farmakognozie. Univerzita Karlova v Praze. 369 s. ISBN: 978-80-246-3264-3
- STREBLOVÁ E. 2012. Souhrnné texty z chemie. Univerzita Karlova v Praze. Karolinum. 228 s., ISBN: 978-80-246-2242-2
- SU G., MA Z., SUN F., FENG J., ZHANG X. 2009. Influence of deoxypodophyllotoxin on integument components of *Mythimna separata* Walker. Journal of Northwest A & F University. Vol. 2009, ISSN: 1671-9387
- SUBY S., SINGH B., GUPTA G. 2008. Biological effect of certain plant lectins against tobacco caterpillar, *Spodoptera litura* (Fabricius). Indian journal of entomology. Vol. 70 (1), p. 16 – 20, ISSN: 0367-8288
- SUN B., ZHANG F., CHU G., LI F., WANG R., LUO Z., WEI C., HUANG F., LIN F., ZHOU G., YANG J. 2013. Effects of different environmental locations on alkaloid accumulation in tobacco leaves in China. Journal of food, agriculture & environment. 11 (2), p. 1337 – 1342
- TAIZ L., ZEIGER E. 2010. Plant physiology, fifth edition. Sunderland. Sinauer Associates, 782 s., ISBN: 0878938664
- TALONSI F., MATASOYH J., NGOUMFO R., CHEPRORIR R. 2011. Mosquito larvicidal activity of alkaloids from *Zanthoxylum lemairei* against the malaria vector *Anopheles gambiae*. Pesticide biochemistry and physiology. Vol. 99 (1), p. 82 – 85
- TEHRI K., SINGH N. 2015. The role of botanicals as green pesticides in integrated mosquito management – a review. International journal of mosquito research. Vol. 2 (1), p. 18 – 23, ISSN: 2348-5906
- THOMAS D., WONG A., GLINSKI J., ACWORTH I. 2016. Determination of pyrethrins in pyrethrum oil extract by UHPLC-UV-CAD. Planta medika. Vol. 82 (5)

- TONG S., WANG P., SUN Y., ZHANG L., MA J., SHENG X. 2009. Insecticidal effect of camptothecin against *Nilaparvata lugens*, *Brevicoryne brassicae* and *Chilosuppressalis walker*. *Acta agriculturae Zhejiangensis*. Vol. 21 (3), p. 288 – 292, ISSN: 1004-1524
- TRINGALI C., SPATAFORA C., CALÌ V., SINNONDS M. 2001. Antifeedant constituents from *Fagara macrophylla*. *Fitoterapia*. Vol. 72 (5), p. 583 – 543
- TUKOV F., ANAND S., GADEPALLI R., GUNATILAKA A., MATTHEWS J., RIMOLDI J. 2004. Inactivation of the Cytotoxic Activity of Repin, a Sesquiterpene Lactone from *Centaurea repens*. *Chem. Res. Toxicol.*, 17 (9), P. 1170 - 1176
- TURLEY N., GODFREY R., JOHNSON M. 2013. Evolution of mixed strategies of plant defense against herbivores. *New phytologist*. 197, p. 359 – 361
- VANHOLME R., DEMEDS B., MORREEL K., RALPH J., BOERJAN W. 2010. Lignin biosynthesis and structure. *Plant physiology*. 153 (3), p. 895 – 905
- VERPOOTE, R., ALFERMANN, A. W. 2000. *Metabolic engineering of plant secondary metabolism*. The Netherlands. Kluwer Academic Publishers, 297 s., ISBN 0-7923-6360-4
- WANG L. 2012. *Molekulare Identifizierung und Charakterisierung der Flavin-abhängigen Monooxygenasen in verschiedenen Pyrrolizidin-Alkaloid-adaptierten Insekten*. Dissertation, der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel. Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät. 127 s.
- WANG W., ZHO (NG G., HU M., HUANG J., GE C. 2011. Induced apoptosis of camptothecin in *Spodoptera frugiperda* Sf9 cells. *Acta entomologica sinica*. Vol. 54 (8), p. 894 – 901, ISSN: 0454-6296
- WANG X., GAO X., LIANG P., SHI X., SONG D. 2016. Induction of cytochrome P450 activity by the interaction of chlorantraniliprole and sinigrin in the *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental entomology*. Vol. 2016
- WILSON J., ISMAN M. 2006. Influence of essential oils on toxicity and pharmacokinetics of the plant toxin thymol in the larvae of *Trichoplusia ni*. *The canadian entomologist*. Vol. 138 (4), p. 578 - 589
- WINK M. 2003. Evolution of secondary metabolites from an ecological and molecular phylogenetic perspective. *Phytochemistry*. 64 (1), p. 3 – 19
- WU Y., ZHANG W., WANG P., YANG K., HUANG D., WIE J., TIAN Z., BAI J., DU S. 2015. Contact toxicity and repellency of the essential oil of *Liriope muscari* (DECN.) bailey against three insect tobacco storage pests. *Molecules*. Vol. 20 (1), p. 1676 – 1685
- ZAGROBELNY M., MØLLER B. 2011. Cyanogenic glucosides in the biological warfare between plant and insects: the burnet moth-birdsfoot trefoil model system. *Phytochemistry*. Vol 72 (3), p. 1585 – 1592
- ZHOU D., LOON J., WANG C. 2010. Experience-based behavioral and chemosensory changes in the generalist insect herbivore *Helicoverpa armigera* exposed to two deterrent plant chemicals. *Journal of comparative physiology A*. Vol. 196 (11), p. 791 – 799

Ústní sdělení

- PECH P. 2016. Ústní sdělení, předmět ekologie živočichů, Univerzita Hradec Králové

Internetový zdroj

- DOUCHA M. 2013. Alkaloid koniin a jeho historie [online]. Web toxicology.cz [citováno 19.4.2016]. Dostupné z WWW:
<http://www.toxicology.cz/modules.php?name=News&file=print&sid=606>
- JARVIS M. 2012. Sclerenchyma [online]. General life sciences [citováno 22.3.2016]. Dostupné z WWW:
<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9780470015902.a0002082.pub2/abstract>