

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra biochemie



**Parazitická rostlina *Cuscuta* jako možný vektor pro
přenos elektrických signálů v rostlinách**

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Autor:	Martina Lušňáková
Studijní program:	B1406 Biochemie
Studijní obor:	Biotechnologie a genové inženýrství
Forma studia:	Prezenční
Vedoucí práce:	doc. Mgr. Andrej Pavlovič, Ph.D.
Rok:	2020

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně s vyznačením všech použitých pramenů a spoluautorství. Souhlasím se zveřejněním bakalářské práce podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách, ve znění pozdějších předpisů. Byla jsem seznámena s tím, že se na moji práci vztahují práva a povinnosti vyplývající ze zákona č. 121/2000 Sb., autorský zákon, ve znění pozdějších předpisů.

V Olomouci dne

Poděkování

Ráda bych poděkovala vedoucímu bakalářské práce doc. Mgr. Andreji Pavlovičovi Ph.D. za vždy vstřícný přístup, odborné rady a velikou trpělivost během psaní mé bakalářské práce. Dále také děkuji mému příteli Jakubu Pavlíkovi za morální podporu a pomoc, ve chvílích, kdy zavládla beznaděj a v neposlední řadě mé rodině, díky které mohla tato práce spatřit světlo světa.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora	Martina Lušňáková
Název práce	Parazitická rostlina rodu <i>Cuscuta</i> jako možný vektor pro přenos elektrických signálů v rostlinách
Typ práce	Bakalářská
Pracoviště	Katedra biofyziky
Vedoucí práce	doc. Mgr. Andrej Pavlovič, Ph.D.
Rok obhajoby práce	2020

Abstrakt

Jak bylo již dříve prokázáno, parazitická rostlina *Cuscuta* je schopna mimo vodu a potřebné živiny přenášet mezi hostitelskými rostlinami i mnoho různých molekul. Cílem této bakalářské práce bylo zjistit, zda je parazitická rostlina *Cuscuta europaea* mezi svými hostiteli schopna vést i elektrický signál na dlouhou vzdálenost. Pro tyto účely byla měřena změna elektrického potenciálu vyvolaná popálením v soustavě rostlin *Nicotiana benthamiana-Cuscuta europaea-Nicotiana benthamiana*. I přes to, že parazitická rostlina *Cuscuta europaea* je schopna tvořit elektrický signál, jak potvrzují výsledky této bakalářské práce, není schopna vést elektrický signál na dlouhou vzdálenost mezi hostiteli, a pravděpodobně spíše narušuje šíření tohoto elektrického potenciálu v rámci jejího hostitele.

Klíčová slova	Elektrické signály, variační potenciál, parazitická rostlina, <i>Cuscuta</i> , <i>Nicotiana benthamiana</i>
Počet stran	44
Počet příloh	0
Jazyk	Český

Bibliographical identification

Autor's first name and surname	Martina Lušňáková
Title	Parasitic plant of the genus <i>Cuscuta</i> as the possible vector for propagation of electrical signals in plants
Type of thesis	Bachelor
Department	Department of biophysics
Supervisor	assoc. prof. MSc. Andrej Pavlovič, Ph.D.
The year of presentation	2020

Abstract

As it was previously discovered, the parasitic plant *Cuscuta* is able to transfer many different molecules in addition to water and the necessary nutrients among host plants. The aim of this bachelor's thesis was to determine the ability of the parasitic plant *Cuscuta europaea* to conduct an electrical signal over a long distance between its hosts. For this purpose, the change of electrical potential caused by burning was measured in the *Nicotiana benthamiana-Cuscuta europaea-Nicotiana benthamiana* plant cluster. As it is confirmed by results of this bachelor's thesis, the parasitic plant *Cuscuta europaea* is able to generate an electrical signal. However the parasitic plant *Cuscuta europaea* is not able to propagate an electrical signal between hosts over the long distance. Moreover, it seems that it suppresses the propagation of this electrical signal within the host itself.

Keywords	Electrical signals, variation potential, parasitic plant, <i>Cuscuta</i> , <i>Nicotiana benthamiana</i>
Number of pages	44
Number of appendices	0
Language	Czech

OBSAH

1	ÚVOD	1
2	SOUČASNÝ STAV ŘEŠENÉ PROBLEMATIKY	2
2.1	Signály vyvolané stresem	2
2.2	Elektrické signály v rostlinách	3
2.2.1	Akční potenciál (AP)	3
2.2.2	Variační potenciál (VP)	5
2.2.3	Systémový potenciál (SP)	7
2.3	Parazitické rostliny	8
2.3.1	Evoluce genomu parazitických rostlin	9
2.3.2	Reakce hostitelských rostlin na přítomnost parazita	10
2.3.3	<i>Cuscuta</i> spp.	11
2.3.4	Haustoria parazitické rostliny <i>Cuscuta</i>	13
2.3.5	Přenos molekul mezi hostitelem a parazitickou rostlinou <i>Cuscuta</i>	15
3	EXPERIMENTÁLNÍ ČÁST	17
3.1	Materiály	17
3.1.1	Rostlinný materiál	17
3.1.2	Použité chemikálie	18
3.1.3	Použité přístroje	18
3.1.4	Použité software	18
3.2	Metody	18
3.2.1	Skarifikace a sázení semen	18
3.2.2	Postup měření a vyhodnocení dat	18
4	VÝSLEDKY	21
4.1	Měření soustavy rostlin <i>Nicotiana benthamiana</i>-<i>Cuscuta europaea</i>-<i>Nicotiana benthamiana</i>	21
4.1.1	První měřená soustava rostlin <i>Nicotiana benthamiana</i> - <i>Cuscuta europaea</i> - <i>Nicotiana benthamiana</i>	22
4.1.2	Druhá měřená soustava rostlin <i>Nicotiana benthamiana</i> - <i>Cuscuta europaea</i> - <i>Nicotiana benthamiana</i>	25
4.2	Kontrolní měření <i>Nicotiana benthamiana</i>	27
4.2.1	První kontrolní měření <i>Nicotiana benthamiana</i>	28
4.2.2	Druhé kontrolní měření <i>Nicotiana benthamiana</i>	30
4.2.3	Třetí kontrolní měření <i>Nicotiana benthamiana</i>	32
5	DISKUSE	34
6	ZÁVĚR	37
7	LITERATURA	38
8	SEZNAM POUŽITÝCH SYMBOLŮ A ZKRATEK	44

Cíle

1. Teoretická část

V teoretické části shrnuji dosud publikované informace o elektrických signálech v rostlinách, jejich šíření a působení, dále o parazitických rostlinách, se zaměřením na rod *Cuscuta* a přenosu molekul mezi parazitickou rostlinou a jejím hostitelem.

2. Praktická část

V praktické části má tato bakalářská práce za cíl zjistit, zda je parazitická rostlina rodu *Cuscuta* schopná přenosu elektrického signálu na dlouhou vzdálenost mezi dvěma hostitelskými rostlinami *Nicotiana benthamiana*.

1 ÚVOD

Rostliny rodu *Cuscuta* jsou celosvětově rozšířené invazivní parazitické rostliny, neschopné dlouhodobě přežít bez svého hostitele. Jejich hlavní strategií je čerpání vody a potřebných živin pomocí haustorií propojených s cévními svazky hostitelské rostliny. Parazitická rostlina *Cuscuta* však může kolonizovat hned několik hostitelů zároveň bez ohledu na rostlinný druh jednotlivých hostitelských rostlin. *Cuscuta* tak může tvořit rostlinné kolonie propojující mezi sebou desítky rostlin různých druhů. Široké spektrum jejich hostitelů zahrnuje mnoho zemědělských plodin (například je rajče, tabák nebo jetel), ale také některé stromy a keře. Vzhledem k rozmanitosti hostitelů parazitické rostliny *Cuscuta* je velice obtížné kontrolovat její růst a šíření.

Jak je dnes již známo, mezi parazitickými rostlinami rodu *Cuscuta* a koloniemi jejich hostitelských rostlin nemusí být transportována pouze voda a životně důležité živiny, ale také signály vyvolané stresem nebo nukleové kyseliny. Vzhledem k podstatě spojení mezi parazitickou rostlinou *Cuscuta* a jejím hostitelem se nabízí otázka, zda je parazitická rostlina rodu *Cuscuta* schopna vést i elektrický signál mezi svými hostiteli. A právě řešení této otázky je cílem předložené bakalářské práce.

2 SOUČASNÝ STAV ŘEŠENÉ PROBLEMATIKY

2.1 Signály vyvolané stresem

Stres je funkčním stavem živého organismu, kdy je tento organismus vystaven mimořádným podmínkám (stresorům). Vyvolává obranné reakce, které jsou dynamickým komplexem několika reakcí a mají za cíl zachovat homeostázu a zabránit poškození nebo smrti rostliny (Sikorová U., 2010). Stresory se dělí na abiotické a biotické. Abiotický stres je způsoben fyzikálními vlivy, jako je dostupnost vody, světla, tepla nebo obsah soli ve vodě či půdě. Biotický stres může být způsoben býložravci nebo patogeny, přičemž interakce mezi býložravci nebo patogeny a rostlinou jsou často vysoce specifické a závisí jak na druhu rostliny, tak na typu stresoru (Huber a Bauerle, 2016).

Zvířata mají nervovou soustavu, která umožňuje rychlý přenos elektrického signálu mezi různými částmi těla. Tato soustava je složena ze sítě neuronů propojenými přes jejich axony. Axony slouží jako kabely přenášející informaci kódovanou frekvencí procházejícího akčního potenciálu. Takto je význam stimulační, jako je popálení ruky, která se nechtěně dotkla trouby, převedeno na svalovou kontrakci odtahující zraněnou ruku pryč (Hedrich *et al.*, 2016).

Rostliny se však na rozdíl od zvířat nemohou pohybovat a musely si tak vyvinout vysoce sofistikované systémy pro snímání změn jejich vnějšího prostředí. Stresové stimuly přicházejí velice nepravidelně jak časově, tak místně, což způsobuje, že často působí na části rostliny vzdálené od místa vzniku reakce (Choi *et al.*, 2016).

Lokální působení stresorů může vyvolat systémové změny v expresi genů, respiračních a fotosyntetických procesech, transkripci, v produkci fytohormonů, atd. a tyto systémové fyziologické odpovědi na lokální stres generují signály šířící se na dlouhé vzdálenosti (Grams *et al.*, 2007; Sukhov *et al.*, 2019). Dlouhý dosah signalizace u vyšších organismů je nezbytný pro flexibilní odpověď na environmentální hrozby (Hedrich *et al.*, 2016). U vyšších rostlin jsou známy tři druhy těchto signálů: hydraulické, chemické a elektrické signály (León *et al.*, 2001).

Hydraulické signály jsou indukovány změnou vodního tlaku v xylému cévních svazků rostlin. Voda je spojovacím médiem mezi rostlinnými orgány, zároveň je zodpovědná za výměnu živin a udržování metabolických procesů, díky čemuž je

vynikajícím prostředkem pro rychlou výměnu informací. Hydraulické signály ovlivňují rozpínání buněk v nestresovaných částech rostlin, což vyvolává fyziologickou odpověď jako je zvýšená produkce rostlinných hormonů (např. kyselina abscisová, kyselina jasmonová). Vzhledem k tomu, že změny tlaku nemohou být vnímány mrtvými buňkami xylému, musí být rozpoznány sousedními parenchymatickými buňkami. Tyto rychlé signály mohou být indukovány vysokými teplotami, mechanickým poškozením nebo suchem (Tyree a Yang, 1990; Farmer *et al.*, 2014; Huber a Bauerle, 2016).

Chemické signály zajišťují především rostlinné hormony. Konkrétně se jedná o kyselinu abscisovou a jasmonovou, také ROS (např. peroxid vodíku), Ca^{2+} ionty, rostlinné proteiny a další makromolekuly. Produkci rostlinných hormonů a jiných chemických signálů může vyvolat např. sucho, fytopatogeny, vysoká salinita nebo mechanické poškození (Sukhov *et al.*, 2019). Chemické signály jsou nejčastěji diskutovanými signály v rostlinách, což jen zdůrazňuje jejich význam při iniciaci obranné reakce. Zároveň je však stále zpochybňováno jejich působení na dlouhou vzdálenost, a to hned v několika experimentech, které ukazují, že klíčové rostlinné hormony odpovědné za reakci na stres, nejsou schopny transportu na delší vzdálenosti a rychlost jejich šíření je ve srovnání se signály hydraulickými nebo elektrickými pomalá (např. kyselina abscisová). Chemické signály se řadí mezi pomalé, jejich rychlost však může být zvýšena transportem pomocí floému či xylému (Huber a Bauerle, 2016).

Co se týče elektrických signálů, jsou známy tři typy: akční potenciál (AP), variační potenciál (VP) a systémový potenciál (SP) (Vodeneev *et al.*, 2015). Na rozdíl od chemických signálů jsou signály elektrické (konkrétně VP) schopny rychlého přenosu informace na dlouhé vzdálenosti (Fromm a Lautner, 2007).

Hydraulický signál může často vyvolat signál elektrický a chemický (reaktivní formy kyslíku), proto se předpokládá jejich vzájemná interakce a kopropagace (Gilroy *et al.*, 2016).

2.2 Elektrické signály v rostlinách

2.2.1 Akční potenciál (AP)

Akční potenciál v rostlinách je krátkodobý elektrický signál (o délce trvání v řádech jednotek až desítek sekund), který má dvě fáze: rychlou depolarizaci (změna rozdílu elektrického potenciálu napříč plasmatickou membránou

ve směru šíření signálu) a repolarizaci plasmatické membrány (Fromm a Lautner, 2007).

Působením stresoru dochází k depolarizaci plasmatické membrány a uvolnění vápníku z vnitřních (mitochondrie, vakuoly, endoplasmatické retikulum) a vnějších (apoplasty) uložišť do cytoplasmy přes iontové Ca^{2+} kanály aktivované změnou potenciálu plasmatické membrány nebo mechanickým podnětem, což vede ke zvýšení koncentrace Ca^{2+} iontů v cytoplasmě (Reddy *et al.*, 2011). V reakci na nastalý stav dochází k otevření aniontových kanálů pro odliv Cl^- iontů a H^+ -ATPasy jsou inaktivovány (Lunevsky *et al.*, 1983; Vodeneev *et al.*, 2006). Depolarizaci plasmatické membrány způsobí odliv K^+ iontů z buňky, nastává krátká hyperpolarizace plasmatické membrány. Po rychlé depolarizaci nastává rychlá repolarizace plasmatické membrány zahájena zpětným tokem K^+ iontů do buňky a doprovázena deaktivací Ca^{2+} kanálů, což způsobí snížení koncentrace Ca^{2+} iontů v cytoplasmě a zastavení odlivu Cl^- iontů do mezibuněčného prostoru. Zároveň jsou opět aktivovány H^+ -ATPasy (Pavlovič, 2012; Huber a Bauerle, 2016; Sukhov *et al.*, 2019).

Tvorba AP u vyšších rostlin je doprovázena změnami v intra- a extracelulárním prostoru, zvýšení koncentrace Ca^{2+} iontů (až o několik μM) i změna koncentrace Cl^- a K^+ iontů (až o několik mM), vede k poklesu pH cytoplasmy ($\Delta\text{pH} \sim -0,5$) a zvýšení pH v mezibuněčném prostoru ($\Delta\text{pH} \sim 1$), jak uvádějí Sukhov *et al.* (2019).

Vedlejším efektem tvorby a šíření AP je krátkodobá inhibice fotosyntézy a stimulaci respirace. Ca^{2+} ionty jsou regulátory mnoha důležitých procesů ve fotosyntéze, jako je například Calvinův cyklus nebo funkce ATP-syntázy a je tedy pravděpodobné, že vlivem zvýšené koncentrace Ca^{2+} iontů v cytoplasmě buňky může docházet k inhibici těchto reakcí. Stejně tak mohou enzymatické reakce fotosyntézy ovlivňovat změny pH, doprovázející AP. Stimulace respirace nastává vlivem úbytku adenosintrifosfátu (ATP), který je spotřebováván při obnovení klidového režimu plasmatické membrány (Pavlovič, 2012).

Akční potenciál může působit pouze lokálně, může se však šířit i na dlouhé vzdálenosti pomocí floému, rychlostí $20\text{--}30 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$. V ojedinělých případech může rychlost šíření akčního potenciálu dosahovat až $20 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$, jako je tomu u masožravé rostliny mucholapky podivné (*Dionaea muscipula*), při zavření pasti podrážděné hmyzem. Běžně je indukován abiotickými stresory, jako je kyselý

děšť, sucho nebo dotek (Huber a Bauerle, 2016; Pavlovič, 2012). Řídí se pravidlem „vše nebo nic“, pro iniciaci signálu je tedy potřeba přesáhnout určitou intenzitu podnětu. Zajímavostí je, že tento podnět může být velice slabý, například snížení teploty o pár °C (Retivin *et al.*, 1997). Po dosažení prahové hodnoty je signál udržován prostřednictvím plazmodesmat sousedních parenchymatických buněk nebo pomocí floému a jeho amplituda je tak konstantní (Trebacz *et al.*, 2006; Pavlovič, 2012).

2.2.2 Variační potenciál (VP)

Variační potenciál v rostlinách je dlouhodobý elektrický signál (o délce trvání v řádech minut až desítek minut), který má stejně jako akční potenciál dvě fáze: rychlou nebo pomalou depolarizaci a velice pomalou repolarizaci plasmatické membrány. Na rozdíl od AP však variační potenciál není indukován přímo stresovým podnětem, ale až hydraulickým či chemickým signálem. Tyto hydraulické a chemické signály jsou vyvolány abiotickými nebo biotickými stresory (např. mechanické poranění, napadení herbivory nebo popálení) (Mancuso, 1999; Hlaváčková *et al.*, 2006; Vodeneev *et al.*, 2015; Huber a Bauerle, 2016; Sukhov *et al.* 2019).

Hydraulický signál šířící se xylémem rostliny v podobě tlakové vlny způsobí aktivaci mechanosenzitivních Ca^{2+} kanálů. Následuje zvýšení koncentrace Ca^{2+} iontů v cytoplasmě a dlouhodobá inaktivace H^+ -ATPas. V případě chemického signálu se nejspíš jedná o látku uvolněnou poškozením rostliny (Vodeneev *et al.*, 2015; Sukhov, 2016). Tato chemická látka se následně šíří xylémem, vyvolává aktivaci ligand-dependentních Ca^{2+} kanálů a stejně jako v předchozím případě, zvýšení koncentrace Ca^{2+} iontů v cytoplasmě, doprovázené dlouhodobou inaktivací H^+ -ATPas. Touto chemickou látkou je pravděpodobně H_2O_2 , kyselina jasmonová nebo kyselina abscisová (León *et al.*, 2001; Hlavinka *et al.*, 2012; Vodeneev *et al.*, 2015). V neposlední řadě se může jednat o glutamát, který aktivuje specifické „GLUTAMATE-RECEPTOR-LIKE“ (GLR) kanály, důležité pro šíření VP u *Arabidopsis thaliana* (Mousavi *et al.*, 2013; Nguyen *et al.*, 2018; Toyota *et al.*, 2018).

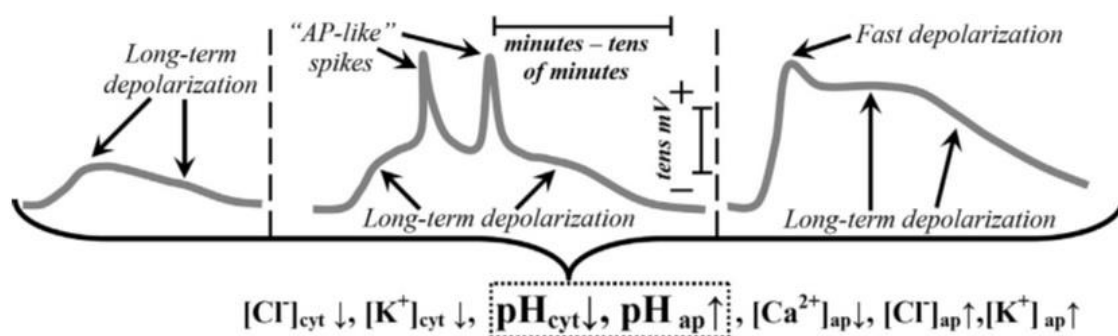
Existují dvě kombinované hypotézy, které tvrdí, že variační potenciál je vyvoláván kombinací signálů hydraulických a chemických. První hypotéza tvrdí, že stresorem indukovaný hydraulický signál způsobí tlakovou vlnu šířící se

xylémem, která zvýší transport chemické látky uvolněné poškozením rostliny (Malone, 1994; Evans a Morris, 2017). Podle druhé hypotézy dochází vlivem tohoto tlaku k mohutné difúzi látky uvolněné poškozením a následnému zvýšení rychlosti jejího transportu v xylému rostliny, což indukuje VP (Vodeneev *et al.*, 2012; Sukhov *et al.*, 2013). Chemické látky způsobující chemický signál mohou být také produkovány až sekundárně působením variačního potenciálu a není zatím plně vyloučeno, že VP se šíří v různých rostlinách, pod různými stresory, pomocí různých mechanismů (Vodeneev *et al.*, 2018; Sukhov *et al.*, 2019).

První fáze variačního potenciálu, depolarizace plasmatické membrány, je způsobena aktivací mechanosenzitivních nebo ligand-dependentních Ca^{2+} kanálů a zvýšením koncentrace Ca^{2+} iontů v cytoplasmě, doprovázené produkcí reaktivních forem kyslíku (ROS). Zvýšení koncentrace Ca^{2+} iontů v cytoplasmě je nejspíš důvodem dlouhodobé inaktivace H^+ -ATPas v plasmatické membráně. Stejně jako u AP následuje aktivace aniontových kanálů a odliv Cl^- iontů z buňky. Rychlost a povaha depolarizace plasmatické membrány závisí na stresoru, respektive síle neelektrického signálu (hydraulický signál, chemický signál nebo jejich kombinace), který depolarizaci vyvolal. Depolarizace tak může mít průběh pomalý, rychlý nebo s vrcholy podobnými průběhu AP (Obr. 1). Rychlost šíření variačního potenciálu je kolem $0,2\text{--}20\text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$ (Vodeneev *et al.*, 2012; Sukhov *et al.*, 2019).

Po ukončení signálu, který vyvolal VP dochází k inaktivaci Ca^{2+} kanálů, což způsobí pokles koncentrace Ca^{2+} iontů v cytoplasmě, reaktivaci H^+ -ATPas a nastává pomalá repolarizace plasmatické membrány (Sukhov *et al.*, 2019).

Tvorba variačního potenciálu je stejně jako tvorba AP doprovázena změnami v intra- a extracelulárním prostoru, které zahrnují zvýšení koncentrace Ca^{2+} iontů



Obr. 1: Rozdíl mezi záznamy různých typů depolarizace plasmatické membrány při průběhu variačního potenciálu (Převzato ze Sukhov *et al.*, 2019 – upraveno).

v cytoplasmě, snížení koncentrace Cl^- a K^+ iontů v cytoplasmě, což způsobuje pokles pH cytoplasmy a zvýšení pH v extracelulárním prostoru, kde se zvyšuje koncentrace Cl^- a K^+ iontů zároveň s klesající koncentrací Ca^{2+} iontů (Sukhov *et al.*, 2019).

Vedlejším efektem tvorby a šíření variačního potenciálu je (stejně jako v případě akčního potenciálu) inhibice fotosyntézy, a to na výrazně větší vzdálenost (Koziolok *et al.*, 2004; Lautner *et al.*, 2005). Ve vzdálených listech dochází k hromadění kyseliny abscisové a kyseliny jasmonové, což může způsobit inhibici fotosyntézy a uzavírání průduchů i po ukončení variačního potenciálu. Kyselina jasmonová slouží ve vzdálených listech jako signální molekula, varující například před příchodem herbivora a rostlina se tak může připravit na působení stresoru. Metylací kyseliny jasmonové navíc vzniká prchavý metyljasmonát, díky kterému jsou varovány i okolní rostliny a dosah variačního potenciálu se tak ještě více zvětšuje (Farmer a Ryan, 1990; Hlaváčková *et al.*, 2006; Pavlovič, 2012; Sukhov, 2016).

Variační potenciál působí na dlouhé vzdálenosti a je považován za velice důležitý stresový signál vyšších rostlin. Šíří se díky narušení negativního hydrostatického tlaku v xylému. Na rozdíl od AP však může přecházet i do buněk, které nejsou propojeny floémem nebo cytoplasmaticky přes plasmodesmy (Pavlovič, 2012). VP je vyvolán invazivními stresovými podněty, jako je mechanické poranění, napadení herbivory nebo popálení a může být pozorován v celé rostlině. Amplituda a rychlost šíření variačního potenciálu závisí na druhu stresoru a jeho intenzitě, vypovídá tak mnohem více informací o rozsahu poranění v porovnání s AP (Huber a Bauerle, 2016; Sukhov *et al.*, 2019). Variační potenciál se neřídí pravidlem „vše nebo nic“ a jeho rychlost i amplituda se vzdáleností slábnou (o 2,5 % na každý jeden centimetr), čím dál se signál šíří, tím je slabší (Stahlberg *et al.*, 2005; Huber a Bauerle, 2016).

2.2.3 Systémový potenciál (SP)

Systémový potenciál je elektrický signál působící přechodnou hyperpolarizaci napříč plasmatickou membránou. Může být indukován abiotickými i biotickými stresory. Mechanismus systémového potenciálu však zatím není zcela známý (Zimmermann *et al.*, 2009; Sukhov *et al.*, 2019).

Systémový potenciál se šíří v apoplastu rostlin a jeho indukce je spojena s aktivací H^+ -ATPas v plasmatické membráně. SP je doprovázen poklesem koncentrace Ca^{2+} a K^+ iontů a zvýšením koncentrace Cl^- iontů v apoplastu rostlin. Tyto změny v koncentracích iontů vedou ke zvýšení pH v apoplastu. Zajímavostí je, že k poklesu, respektive zvýšení koncentrace iontů dochází až po změně potenciálu plasmatické membrány, s výjimkou poklesu koncentrace Ca^{2+} iontů v apoplastu, která probíhá paralelně (Zimmermann *et al.*, 2009).

Na rozdíl od AP a VP se systémový potenciál může šířit rostlinou zároveň s jiným elektrickým signálem. Indukce systémového potenciálu je silně závislá na místě působení stresoru, například popálení prvního listu může indukovat systémový potenciál, ale popálení čtvrtého listu vyvolá variační potenciál (Lautner *et al.*, 2005; Zimmermann *et al.*, 2016). Eschrich *et al.* (1988) uvádějí, že zvýšená koncentrace sacharózy u cukety vyvolala akční potenciál v řapíku, ale systémový potenciál v plodu rostliny.

Parametry systémového potenciálu (amplituda a rychlost) závisí na stresovém podnětu, který jej vyvolal. Například rozdílné ionty a jejich rozdílná koncentrace vyvolají systémový potenciál s jinou amplitudou (Zimmermann *et al.*, 2009). Uváděná rychlost šíření systémového potenciálu se u různých autorů liší. Zimmermann *et al.* (2009) udávají, že běžná rychlost SP je $0,4\text{--}1,0\text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$. Podle Lautner *et al.* (2005) však může být rychlost šíření SP $4\text{--}8\text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$.

2.3 Parazitické rostliny

Parazité byli definováni jako organismy, které získávají živiny z hostitele a působí jeho poškození, ne však neprodleně smrt (Begon *et al.*, 2006). Běžnými rostlinnými parazity jsou houby, bakterie a viry. Některé vyšší rostliny si však osvojily strategie, díky kterým mohou být také nazývány parazity. Mezi tyto se řadí například rostliny mykoheterotrofní (Furuhashi *et al.*, 2011).

Parazitické rostliny můžeme rozdělit do dvou hlavních skupin: holoparazité a hemiparazité. Úplní parazité (holoparazité) jsou nezelené rostlinné druhy odebírající hostitelské rostlině vodu a veškeré živiny potřebné pro svůj růst a vývoj. Tito parazité většinou nemají listy ani kořeny a jelikož získávají veškeré živiny a asimiláty od hostitele prostřednictvím haustorií, ztratili schopnost fotosyntézy. Mezi holoparazity se řadí například podbílek šupinatý (*Orobanche*

alba) nebo kokotice evropská (*Cuscuta europaea*) (Psota a Šebánek, 2003; Furuhashi *et al.*, 2011).

Druhou skupinou jsou poloparazitické (hemiparazitické) rostliny, které si zachovaly schopnost fotosyntézy a organické živiny jsou schopny si fotosyntézou vytvořit. Od své hostitelské rostliny získávají pouze vodu a minerální látky. Mezi poloparazitické rostliny můžeme zařadit například jmelí bílé (*Viscum album*) nebo světlík lékařský (*Euphrasia rostkoviana*) (Psota a Šebánek, 2003).

2.3.1 Evoluce genomu parazitických rostlin

Přestože vývoj parazitismu vyžaduje komplexní metabolické, vývojové a anatomické změny, parazitismus se vyvinul nejméně desetkrát v rámci krytosemenných rostlin a nachází se přibližně u 4000 druhů rostlin, řadících se do 22 čeledí (Nickrent *et al.*, 1998). V některých případech parazitických rostlin vedla schopnost získávat cukry z hostitelské rostliny ke snížení selekčního tlaku na udržení funkčního fotosyntetického aparátu a došlo tak ke změnám struktury plastidového genomu. Například rostlina *Epifagus virginiana* parazitující na buku lesním (*Fagus sylvatica*) je achlorofylní, a tedy nemá schopnost fotosyntézy. Plastidový genom *Epifagus virginiana* má 70 kbp, jeho velikost tak odpovídá pouze 45 % velikosti genomu chloroplastu tabáku. Tyto zbylé geny kódují specifické složky potřebné pro expresi plastidových genů *Epifagus virginiana* (dePamphlis a Palmer, 1990; Wolfe *et al.*, 1992). Dalším příkladem parazitických rostlin, u kterých došlo ke zmenšení plastidového genomu je *Lathraea clandestina* nebo *Orobancha hederæ* (Thalouarn *et al.*, 1994; Delavaut *et al.*, 1995). Jedinou dosud známou parazitickou rostlinou, u které došlo k úplné ztrátě plastidového genomu je *Rafflesia* (Graham *et al.*, 2017).

Zatímco *Epifagus virginiana* nebo *Orobancha hederæ* zcela postrádají chlorofyl, nacházejí se zde i parazitické rostliny, u kterých dochází k reorganizaci plastidového genomu a procházejí procesem ztráty fotosyntézy (Haberhausen *et al.*, 1992; Bommer *et al.*, 1993; Haberhausen a Zetsche, 1994). Mezi tyto parazitické rostliny se řadí například rod *Cuscuta*. Existují důkazy o schopnosti fotosyntézy u různých druhů parazitické rostliny *Cuscuta*, jedná se však vždy o omezenou formu fotosyntézy, její přežití tak závisí na rychlém nalezení hostitele a vytvoření haustorií (Machado a Zetsche, 1990; Hibberd *et al.*,

1998; Sherman *et al.*, 1999; Van der Kooij *et al.*, 2000). Zdá se, že velikost plastidového genomu u parazitické rostliny *Cuscuta* souvisí se schopností fotosyntézy, přičemž druhy, které si udržely tuto schopnost mají větší genom než druhy bez schopnosti fotosyntézy (Berg *et al.*, 2003). U některých druhů parazitické rostliny *Cuscuta* došlo v důsledku ztráty genů pro plastidem kódovanou polymerázu k výměně části motivu promotoru fotosyntetických genů za motiv rozpoznávaný polymerázou kódovanou jadernými geny (Berg *et al.*, 2004).

2.3.2 Reakce hostitelských rostlin na přítomnost parazita

Rostliny si vyvinuly schopnost vnímat stresové podněty a reagovat na ně aktivací obranných mechanismů. Použitá obranná strategie závisí na působícím stresoru a může být vysoce specifická (Karban a Baldwin, 1997; Dangel a Jones, 2001). Obranné reakce vyvolané napadením rostliny patogeny nebo herbivory zahrnují komplexní signální dráhy regulované rostlinnými hormony, konkrétně kyselinou jasmonovou a kyselinou salicylovou. V reakci na napadení herbivory je přednostně aktivována dráha kyseliny jasmonové, která indukuje produkci sloučenin narušujících trávení herbivorů a těkavých rostlinných látek, přitahujících jejich přirozené nepřátele (Turlings *et al.*, 1990; Chen *et al.*, 2005). Dráha kyseliny salicylové je přednostně aktivována v odpovědi na napadení rostliny patogeny a zprostředkovává hypersenzitivní odpověď. Aktivace dráhy kyseliny salicylové může vést až k systémově získané rezistenci vůči širokému spektru patogenů. Role obou těchto signálních drah se však prolínají a nelze je od sebe zcela oddělit (Durrant a Dong, 2004; Runyon *et al.*, 2008).

Rostliny si mimo obranných reakcí proti herbivorům a patogenům musely vyvinout také mechanismy na obranu proti parazitickým rostlinám (Runyon *et al.*, 2008). Parazitické rostliny mohou výrazně ovlivnit růst, vývoj a schopnost hostitele se reprodukovat, mají tak značný dopad na produktivitu ekosystému, ve kterém se vyskytují (Wolswinkel, 1974; Press a Graves, 1995; Press a Phoenix, 2005; Bardgett *et al.*, 2006). Runyon *et al.* (2010) uvádějí, že v případě rostliny *Cuscuta pentagona* parazitující na sazenicích rajčete dochází v hostitelské rostlině k produkci kyseliny jasmonové i salicylové, stejně jako při reakci rostlin na herbivory a patogeny. Navíc se u rajčete zvýšila produkce kyseliny abscisové a volných mastných kyselin. Role kyseliny

abscisové a volných mastných kyselin v obraně proti parazitické rostlině *Cuscuta pentagona* u rajčete však zůstává nejasná.

Nejlépe studovanými obrannými reakcemi jsou odpovědi rezistentní odrůdy rajčete na parazitickou rostlinu *Cuscuta reflexa*, kde nejprve dochází k indukci hypersenzitivní reakce následované akumulací fenolických látek a peroxidáz, které v místě připojení parazitické rostliny *Cuscuta* tvoří mechanickou bariéru blokující tvorbu haustorií (Ihl *et al.*, 1988; Sahn *et al.*, 1995). Nedávné studie prokázaly, že během neúspěšného pokusu o připojení parazitické rostliny *Cuscuta reflexa* jsou v rajčeti exprimovány geny aquaporinu (*LeAqp2*, *TRAMP*) a enzymu modifikujícího buněčnou stěnu (*LeXTH1*), ale jejich role v obraně není dosud objasněna (Werner *et al.*, 2001; Albert *et al.*, 2004). Obranné mechanismy hostitelů kořenových parazitických rostlin zatím také nejsou zcela jasné.

2.3.3 *Cuscuta* spp.

Cuscuta, v českém jazyce nazývaná kokotice je holoparazitická rostlina bez listů a kořenů (po vytvoření haustorií odumírají). Rozšířena je celosvětově a v angličtině bývá nazývána „dodder“. Po vyklíčení má *Cuscuta* zelenou barvu, což značí přítomnost chlorofylu, po napojení na hostitelskou rostlinu však ztrácí schopnost fotosyntézy a její barva se mění na oranžovou až fialovou. Navzdory krátkodobé přítomnosti chlorofylu se *Cuscuta* řadí mezi holoparazitické rostliny, protože se bez hostitele nemůže rozmnožovat (Furuhashi *et al.*, 2011).

První zmínka o kokotici pochází již z Babylonu, kde byla popsána Theophrastem mezi lety 372–287 př. n. l. Po objevení světelného mikroskopu se výzkum zaměřil spíše na anatomii haustoria a následně na propojení mezi hostitelskou rostlinou a parazitem (Furuhashi *et al.*, 2011).

Rod *Cuscuta*, spadající do čeledi *Convolvulaceae* (svlačcovité), obsahuje kolem 200 druhů, z nichž mnoho může parazitovat na zemědělských plodinách (např. rajčata, brambor, tabák) a nežádka dochází k sebe parazitismu (Furuhashi *et al.*, 2011).

Kokotice je schopna jenom omezené formy fotosyntézy, díky čemuž nevytváří dostatečné množství cukrů a její přežití tak závisí na rychlém vytvoření haustorií, tedy pletiva speciálně vyvinutého pro čerpání živin z cévních svazků hostitelské rostliny (Dawson *et al.*, 1994; Hibberd *et al.*, 1998). Právě silný mechanický stres vyvolaný obtáčením kolem hostitele by mohl být impulzem k redukci vývoje

chlorofylu, kořenů a listů u kokotice. Zároveň je však nezbytný pro indukci tvorby haustorií (Furuhashi *et al.*, 2011).

Nalezení hostitelské rostliny u kokotice zahrnuje detekci nižšího poměru červeného a far-red světla u potenciální hostitelské rostliny pomocí fytochromu, neboť zvýšení cytokininů, potřebných pro tvorbu haustoria, patrně souvisí se zhoršením světelných podmínek (Furuhashi *et al.*, 2011). Rostliny kokotice jsou zároveň schopné vnímat volatilní látky uvolněné svým hostitelem a následně usměrňují růst směrem k němu (Runyon *et al.*, 2006).

Po vyklíčení má *Cuscuta* pouze pár dní či týdnů (závisí na druhu) pro vytvoření haustorií a proniknutí do hostitele, jinak odumírá (Furuhashi *et al.*, 2011). Pokud však dojde úspěšně k propojení, dochází k velice rychlému a mohutnému růstu (až 7 cm za den), což umožňuje parazitické rostlině *Cuscuta* kolonizovat i několik hostitelských rostlin zároveň (Lanini a Kogan, 2005; Hettenhausen *et al.*, 2017). Díky rychlému kolonizování více rostlin zároveň může *Cuscuta* hrát klíčovou roli v rostlinných komunitách (Obr. 2; Kaiser *et al.*, 2015). Nedávné studie prokázaly, že *Cuscuta* může kompenzovat odběr živin kolonii hostitelských rostlin tím, že mezi nimi umožňuje přenos informací (Hettenhausen *et al.*, 2017). Molekulární signály, které by tak byly v normálním případě zodpovědné



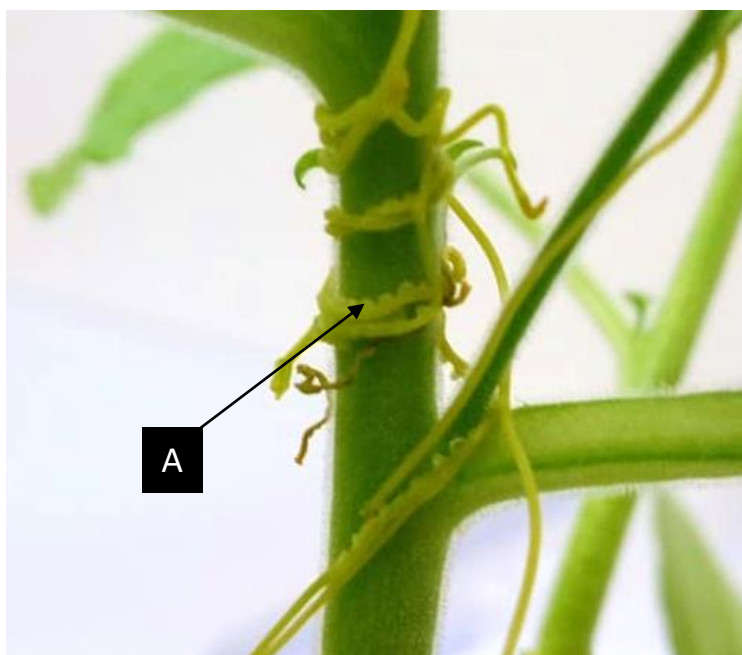
Obr. 2: Parazitická rostlina *Cuscuta europaea* a její kolonie hostitelských rostlin. (foto: Andrej Pavlovič, 2005)

za komunikaci uvnitř rostliny jsou schopné projít sítí tvořenou kokoticí do jiné rostliny v kolonii jejích hostitelů a zprostředkovat fyziologicky relevantní informace (Li *et al.*, 2020).

2.3.4 Haustoria parazitické rostliny *Cuscuta*

Haustorium je pletivo speciálně vyvinuté pro čerpání živin z cévních svazků hostitelské rostliny a není srovnatelné s žádným jiným rostlinným pletivem (Obr. 3). Slovo „haustorium“ pochází z latinského „*haurire*“, což v češtině znamená „pít“ a odkazuje tak na nejdůležitější charakteristiku parazitických rostlin.

Podnětem pro vývoj haustorií je chemický, mechanický nebo světelný signál. Chemický podnět indukující vývoj je dobře známý u některých kořenových parazitů (Estabrook a Yoder, 1998). Parazitická rostlina *Cuscuta* potřebuje k vývoji haustorií podnět mechanický (dotek) a zároveň i podnět světelný (Tada *et al.*, 1996). *Cuscuta* tvoří haustoria mnohem lépe ve stínu než na přímém slunečním světle, neboť při napojení na hostitele se nachází v blízkosti jeho stonku a je tak jím a listem zastíněna (Haidar *et al.*, 1997; Furuhashi *et al.*, 2011). Dalším důležitým faktorem pro tvorbu haustorií u kokoticice je poměr červeného a far-red světla. Haidar a Orr (1999) udávají, že ideální hodnota poměru



Obr. 3: *Cuscuta europaea* parazitující na rostlině *Nicotiana benthamiana*. Jsou zde zřetelně pozorovatelná haustoria. (A) Haustorium.

červeného a far-red světla pro parazitickou rostlinu *Cuscuta planiflora* je mezi 0,02 a 1,0 (nejlépe 0,1).

Druhým podnětem indukujícím tvorbu haustorií u kokotice je dotek. Mechanické podráždění může aktivovat dvě různé signální dráhy. První je depolarizace plasmatické membrány a následný tok Ca^{2+} iontů (spojený se změnami pH a produkcí ROS) nebo dochází k aktivaci kinázové signální dráhy prostřednictvím „wall-associated kinase“ (WAK). Která z těchto signálních drah je aktivována u kokotice však zatím není známo (Peyronnet *et al.*, 2008; Hofmann, 2009; Monshausen a Gilroy, 2009; Furuhashi *et al.*, 2011).

Světelný a mechanický podnět způsobí nárůst koncentrace cytokininů a indukcii tvorby haustorií. Kdy nejprve dochází k vývoji diskového meristému dediferenciací buněk kortexu, nezbytného pro vývoj plně funkčního haustoria. Následně dochází ke změně orientace mikrotubulů v epidermálních buňkách prehaustoria z příčné na podélnou (Kaštier *et al.*, 2018). U parazitické rostliny *Cuscuta campestris* bylo prokázáno, že po indukcii tvorby haustorií následuje produkce enzymů pektinesterás, polyfenoloxidás a polygalakturonás. Tyto enzymy slouží k narušení pletiv hostitele a snadnější napojení na cévní svazky rostliny (Wood, 1960; Nun a Mayer 1999a; Nun *et al.*, 1999b). Buňky na špičce haustoria tvoří „průzkumné hyfy“, které se snaží nalézt cévní svazky hostitelské rostliny. Po kontaktu s buňkou floému ji buňky průzkumné hyfy obrostou, jako prsty. Povrch buněk parazitické hyfy interagující s buňkou floému se zvětší více než dvacetkrát. Tyto parazitické buňky mají následně ambivalentní charakter, slouží jako buňky floému i transportní buňky (Dörr, 1968, 1972; Dawson *et al.*, 1994). Během tohoto procesu dochází ke tvorbě chimérické buněčné stěny hostitelských a parazitických složek a mezidruhových plazmodesmat, vytvářejících cytoplasmatické syncytium mezi kokoticí a hostitelskou rostlinou (Haupt *et al.*, 2001; Birschwilks *et al.*, 2006; Vaughn *et al.*, 2006).

Uspořádání cévních svazků xylému u kokotice je náhodné (rozptýlený typ) nebo kruhové (kolaterální svazky cévní), což je pro tento rostlinný druh specifické (Toma *et al.*, 2005). Pro propojení xylému kokotice a hostitelské rostliny dochází k synchronizovanému vývoji parenchymatických buněk xylému hostitele a parazita, což vede k vytvoření kontinuálního propojení mezi nimi

(Dörr, 1972; Dawson *et al.*, 1994). Haustorium je plně vyvinuto 5 až 6 dní po kontaktu s hostitelskou rostlinou (Furuhashi *et al.*, 2011).

Pro dělení a růst rostlinných buněk je důležitá dynamická reorganizace mikrotubulů a aktinových mikrovláken. Přestože zatím nebyl popsán vzorec cytoskeletu v parazitických rostlinách, je jisté, že při tvorbě haustorií jsou široce zapojeny i mikrotubuly a aktinová vlákna (Yoder a Scholes, 2010; Kaštier *et al.*, 2018). Kaštier *et al.* (2018) ve své práci potvrzují klíčovou roli kortikálních mikrotubulů při diferenciaci xylému v rychle se vyvíjejících výhoncích kokotice.

Prostřednictvím haustorií může následně *Cuscuta* čerpat vodu a potřebné živiny pro svůj vývoj (Furuhashi *et al.*, 2011). Propojením může mimo živiny procházet mnoho různých molekul zahrnující zelený fluorescenční protein (GFP) (Haupt *et al.*, 2001), sekundární metabolity (Birschwilks *et al.*, 2006), mRNA (Roney *et al.*, 2007), malé RNA (Shahid *et al.*, 2018) nebo viry (Birschwilks *et al.*, 2006).

2.3.5 Přenos molekul mezi hostitelem a parazitickou rostlinou

Cuscuta

Pomocí haustorií může být mimo vodu a potřebné živiny, přenášeno i mnoho různých molekul. Přenos molekul z hostitelské rostliny na kokotici byl dobře zdokumentován zejména u parazitické rostliny *Cuscuta reflexa* (Dawson *et al.*, 1994). Prvním důkazem takového molekulového transportu pomocí haustorií byl přenos virových chorob mezi dvěma hostiteli prostřednictvím parazitické rostliny *Cuscuta* (Bennett, 1944; Hosford, 1967). Hosford (1967) demonstroval přenos 56 různých virů kokotici na různé hostitele. Přenos byl realizován pomocí plazmodesmat, které viry běžně využívají pro svůj transport. Mezi transportované viry se řadí například virus mozaiky rajčat (ToMV), virus Y brambor (PVY) nebo virus mozaiky okurek (CMV) (Heinlein, 2002; Matthews, 2002). V případě přenosu izolátu N bramborového viru Y (PVYN) mezi dvěma rostlinami tabáku (*Nicotiana tabacum*) propojenými kokotici byla hladina viru v obou hostitelských rostlinách (dárce i příjemci) vysoká. Hladina viru v parazitické rostlině *Cuscuta* však byla téměř nedetekovatelná, což naznačuje, že virus se parazitickou rostlinou přenáší bez významného množení (Birschwilks *et al.*, 2007). Přítomnost virů byla zaznamenána i v semenech parazitické rostliny *Cuscuta campestris* (Bennett, 1944), což by mohlo mít zásadní ekonomický

dopad na zemědělské plodiny. Na druhou stranu mají rostlinné viry vliv na životaschopnost semen rostlin, a proto by mohly být použity ke kontrole množení parazitických rostlin (Aly, 2013).

Dalšími přenášenými molekulami jsou nukleové kyseliny, a to jak z parazita na hostitele, tak z hostitele na parazita. Přenos se prokázal například u mRNA z rajčete a dýně (*Cucurbita maxima*) na parazitickou rostlinu *Cuscuta pentagona*. Hostitelské transkripty byly v kokotici dostatečně stabilní a mobilní, díky čemuž mohly být pozorovány až 30 cm od haustoria (Roney *et al.*, 2007). Pomocí haustorií mohou procházet z kokotice na hostitelskou rostlinu i miRNA, indukující umlčování genů obraných mechanismů hostitele (Shahid *et al.*, 2018).

Dobře zdokumentovaným přenosem molekul z hostitelské rostliny na parazita je přenos proteinů. Haupt *et al.* (2001) popsali přenos zeleného fluorescenčního proteinu (GFP) z floému transgenní rostliny tabáku na parazitickou rostlinu *Cuscuta*. Birschwilks *et al.* (2007) následně pozorovali přenos proteinu tabákové mozaiky značeného pomocí GFP z hostitele na parazitickou rostlinu *Cuscuta reflexa*. Možnost transportu GFP mezi hostitelskou rostlinou a kokoticí naznačuje, že mezi různými hostiteli a parazitickou rostlinou by mohlo docházet k výměně široké škály proteinů. Omezení v přenosu spočívá ve velikosti proteinů, kdy byl mezní limit velikosti proteinů stanoven mezi 27 a 36 kDa (Birschwilks *et al.*, 2007).

V neposlední řadě jsou pomocí haustorií transportovány sekundární metabolity, které mohou dokonce chránit parazitickou rostlinu *Cuscuta* proti herbivornímu hmyzu (Smith *et al.*, 2016). Systémový signál indukovaný krměním herbivora je přenášen také v opačném směru z kokotice na hostitele nebo pomocí kokotice mezi dvěma hostitelskými rostlinami, kdy dochází k indukci obranné reakce. Propojení hostitelů pomocí parazitické rostliny *Cuscuta* poskytuje hostitelským rostlinám jisté výhody v dostupnosti informací, díky kterým se mohou připravit na příchod stresoru (například akumulací kyseliny jasmonové) i přesto, že jsou parazitismem oslabeny (Hettenhausen *et al.*, 2017; Zhuang *et al.*, 2018).

3 EXPERIMENTÁLNÍ ČÁST

3.1 Materiály

3.1.1 Rostlinný materiál

- *Cuscuta europaea*
 - *Cuscuta europaea* (český název: kokotice evropská) holoparazitická rostlina patřící do čeledi *Convolvulaceae* (svlačcovité). Přirozeně se vyskytuje v oblasti západní a střední Evropy, evropského Ruska, Sibiř, Střední Asie a Číny. Tento druh byl však zanesen i na území severní Ameriky a do Austrálie. Parazituje převážně na bobu obecném, kopřivě dvoudomé, jasanu ztepilém, hluchavce bílé, zlatobýlu kanadském a ostružiníku maliníku. Jedná se o velice invazivní druh (CABI, Invasive Species Compendium, 20.5.2020).
- *Cuscuta monogyna*
 - *Cuscuta monogyna* je holoparazitická rostlina patřící do čeledi *Convolvulaceae* (svlačcovité). Přirozeně se vyskytuje v oblasti Středozemního moře, jižní Evropy, střední a západní Asie. Parazituje převážně na okrasných dřevinách, jako je réva vinná, řečík pistáciový, olivovník evropský, vrba babylónská nebo marhaník obecný a bylinných rostlinách (Piwowarczyk *et al.*, 2018).
- *Nicotiana benthamiana*
 - *Nicotiana benthamiana* je jednoletá bylina původem z Austrálie patřící do čeledi *Solanaceae*. Rozšířena je celosvětově. Jedná se o důležitou rostlinu využívanou zejména v oblasti rostlinné virologie jako modelový organismus (Goodin *et al.*, 2008).
- *Nicotiana tabacum*
 - *Nicotiana tabacum* je jednoletá bylina původem ze střední a jižní Ameriky patřící do čeledi *Solanaceae*. Rozšířena je celosvětově díky společenskému a medicínskému využití. Jedná se o důležitou rostlinu využívanou pro biotechnologické a molekulárně biologické studie jako modelový organismus (CABI, Invasive Species Compendium, 20.5.2020).

3.1.2 Použité chemikálie

- H₂SO₄ (Lachner, Neratovice, Česká republika)
- EV gel (Hellada, Praha, Česká republika)

3.1.3 Použité přístroje

- Vícekanálová aparatura pro povrchové měření elektrického potenciálu podle Ilík *et al.* (2010).
- Fytokomora AR75L (Percival-Scientific, USA)

3.1.4 Použité software

- ScopeWin (Tedia, Plzeň, Česká republika)
- Origin 8.5.1. (OriginLab, Northampton, MA, USA)

3.2 Metody

3.2.1 Skarifikace a sázení semen

Semena parazitických rostlin *Cuscuta europaea* a *Cuscuta monogyna* byla před sázením skarifikována pomocí 96% kyseliny sírové po dobu jedné hodiny. Následně byla semena promyta destilovanou vodou a oddělena od jejich obalů. Takto připravená semena byla přiložena vždy po čtyřech, co nejbližší ke stonku 30 dní starých rostlin *Nicotiana benthamiana* (10 až 15 cm vysoké).

Rostliny byly vloženy na 14 dní do fytokomory AR75L (Percival-Scientific, USA) nebo byly ponechány volně na okenním parapetu. Po připojení parazitické rostliny *Cuscuta* na první (primární) rostlinu *Nicotiana benthamiana* byl šlahoun kokotice přiložen ke druhé (sekundární) rostlině *Nicotiana benthamiana* pro vytvoření přemostění.

3.2.2 Postup měření a vyhodnocení dat

Pro povrchové měření elektrického potenciálu byla použita vícekanálová aparatura podle Ilík *et al.* (2010). Fotografie aparatury je na obr. 4.

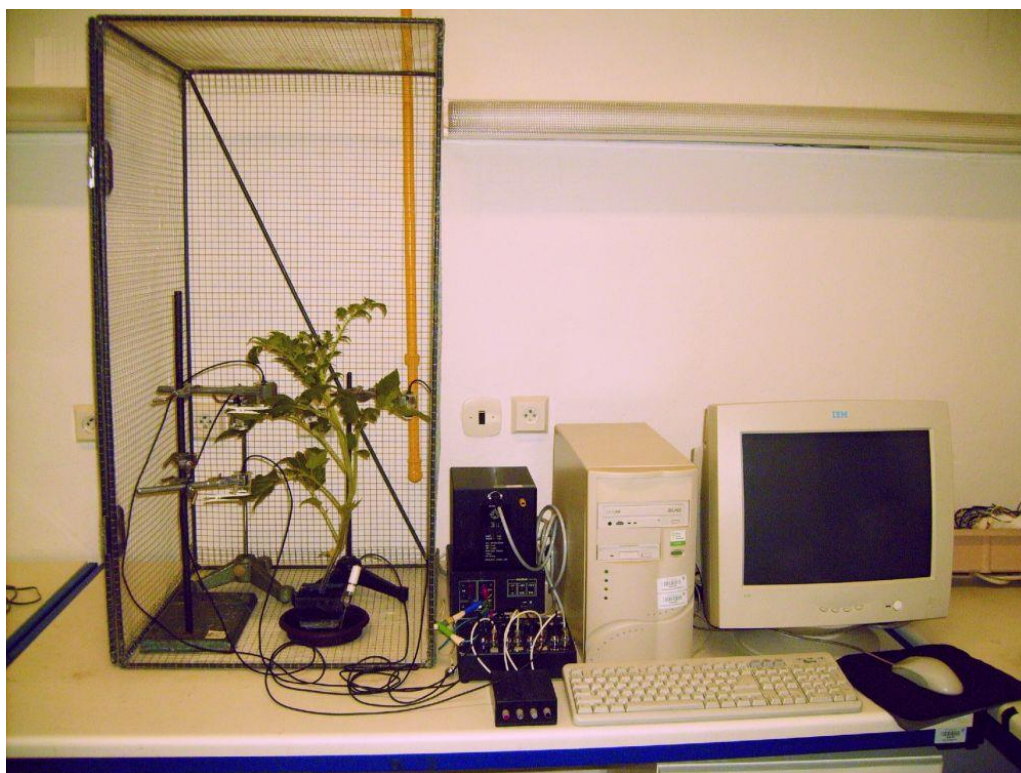
Dvě rostliny *Nicotiana benthamiana* ve společné skleněné Petriho misce, propojeny pomocí parazitické rostliny *Cuscuta* byly vloženy do Faradayovy klece. Vybrány byly listy lokální a systémový na primární rostlině *Nicotiana benthamiana* a list systémový-2 na sekundární rostlině *Nicotiana benthamiana*, na které byly umístěny elektrody. Následně byla elektroda přiložena i k parazitické rostlině *Cuscuta* spojující obě rostliny *Nicotiana benthamiana*. Do Petriho misky byla nakonec umístěna elektroda referenční. Schématické

zobrazení umístění elektrod je zobrazeno na obr. 5. Mezi konec elektrody a list, případně stonek parazitické rostliny byl nanesen vodivý EV gel (Hellada, Praha, Česká republika) pro zvýšení poměru signálu k šumu.

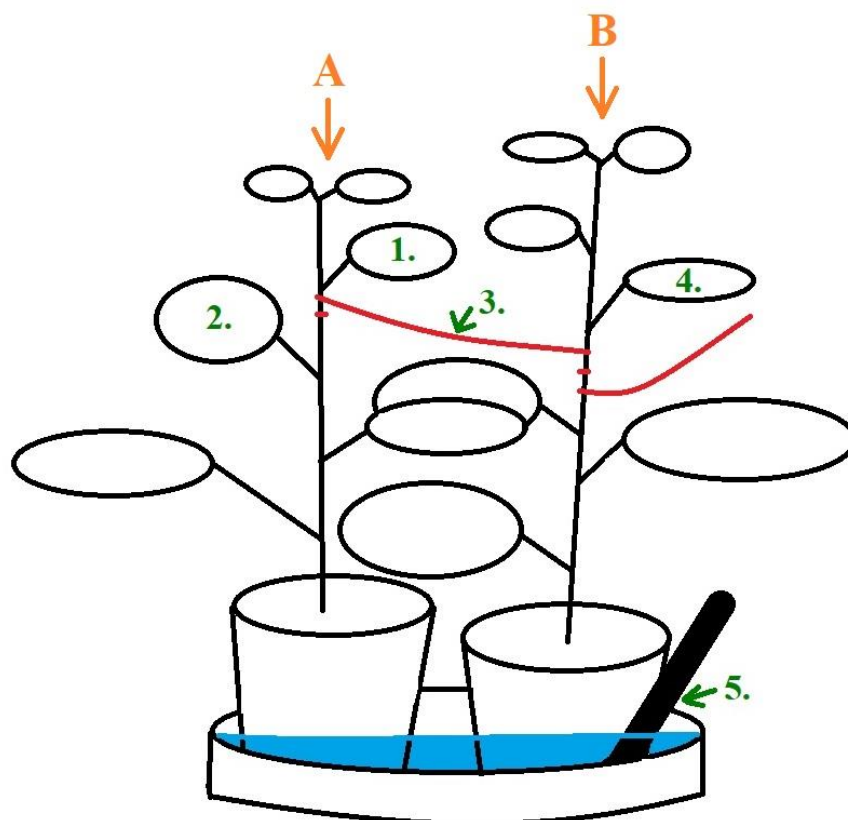
Po připojení elektrod byly nastaveny parametry měření v software ScopeWin (Tedia, Plzeň, Česká republika). Měření probíhalo po dobu 1080 s, každých 30 ms, naměřeno bylo tedy 36 000 bodů při laboratorní teplotě. Naměřený signál je čtyřicetkrát zesílen. Před začátkem samotného měření proběhlo ustálení měřeného napětí.

Zhruba 70 s po zahájení měření byl popálen lokální list, co nejbliže k primární žilnatině. Následně byl pozorován naměřený signál a byla očekávána reakce v listech systémových a parazitické rostlině *Cuscuta*. Takto byly postupně popáleny všechny listy i stonek parazitické rostliny *Cuscuta* a zaznamenané grafy změny napětí byly následně sloučeny a vyhlazeny pomocí programu Origin 8.5.1. (OriginLab, Northampton, MA, USA).

Postup měření a vyhodnocení dat byl stejný i pro kontrolní rostliny *Nicotiana benthamiana* bez parazitické rostliny *Cuscuta*. Všechny 4 elektrody však byly umístěny pouze na této kontrolní rostlině.



Obr. 4: Vícekanálová aparatura pro povrchové měření elektrického potenciálu podle Ilík *et al.* (2010).



Obr. 5: Schéma napojení elektrod na měřenou soustavu rostlin *Nicotiana benthamiana*-*Cuscuta-Nicotiana benthamiana*. Pořadová čísla označují elektrody: (1.) lokální list s elektrodou, (2.) systémový list s elektrodou, (3.) stonek kokotice s elektrodou, (4.) list systémový-2 s elektrodou, (5.) referenční elektroda. (A) primární rostlina *Nicotiana benthamiana*, (B) sekundární rostlina *Nicotiana benthamiana*.

4 VÝSLEDKY

V této kapitole jsou shrnuty dosažené výsledky povrchového měření elektrického potenciálu v soustavě rostlin hostitel-parazit-hostitel. Původně měla být jako hostitelská rostlina využita *Nicotiana tabacum*. Ukázalo se však, že není vhodným hostitelem pro parazitickou rostlinu *Cuscuta* a tak byla využita jako hostitelská rostlina *Nicotiana benthamiana*. Stejně tak měla být jako parazitická rostlina původně použita *Cuscuta europaea* i *Cuscuta monogyna*. V případě parazitické rostliny *Cuscuta monogyna* však nedošlo ve většině případů k vytvoření haustorií a byla tak použita pouze *Cuscuta europaea*. Úspěšná tvorba haustorií a průnik parazita do hostitele se podařil pouze u rostlin pěstovaných na okenním parapetu, nikoli u rostlin pěstovaných ve fotokomoře. Vysvětlujeme si to absencí far-red světla ve fytofoto-komoře, které je potřebné k iniciaci tvorby haustorií (Tada *et al.*, 1996; Furuhashi *et al.*, 1997).

Podle postupu a parametrů shrnutých v části „metody“ byla provedena povrchová měření změny napětí vyvolané popálením hostitelské rostliny *Nicotiana benthamiana*. Cílem bylo zjistit, zda takto vyvolaný signál je parazitická rostlina *Cuscuta* schopna přenést z jedné hostitelské rostliny *Nicotiana benthamiana* na druhou.

U každé dvojice rostlin *Nicotiana benthamiana* propojených kokoticí byla provedena celkem 4 měření. Při každém z těchto 4 měření byl popálen jiný list (respektive stonek parazitické rostliny *Cuscuta*), pokaždé se však jednalo o list s umístěnou elektrodou nebo stonek parazitické rostliny *Cuscuta* s umístěnou elektrodou.

Pro kontrolu byly následně měřeny změny napětí vyvolané popálením v samostatné rostlině *Nicotiana benthamiana* bez parazitické rostliny *Cuscuta*. Průběh měření kontrolních rostlin byl totožný s průběhem měření dvou rostlin *Nicotiana benthamiana* propojených kokoticí.

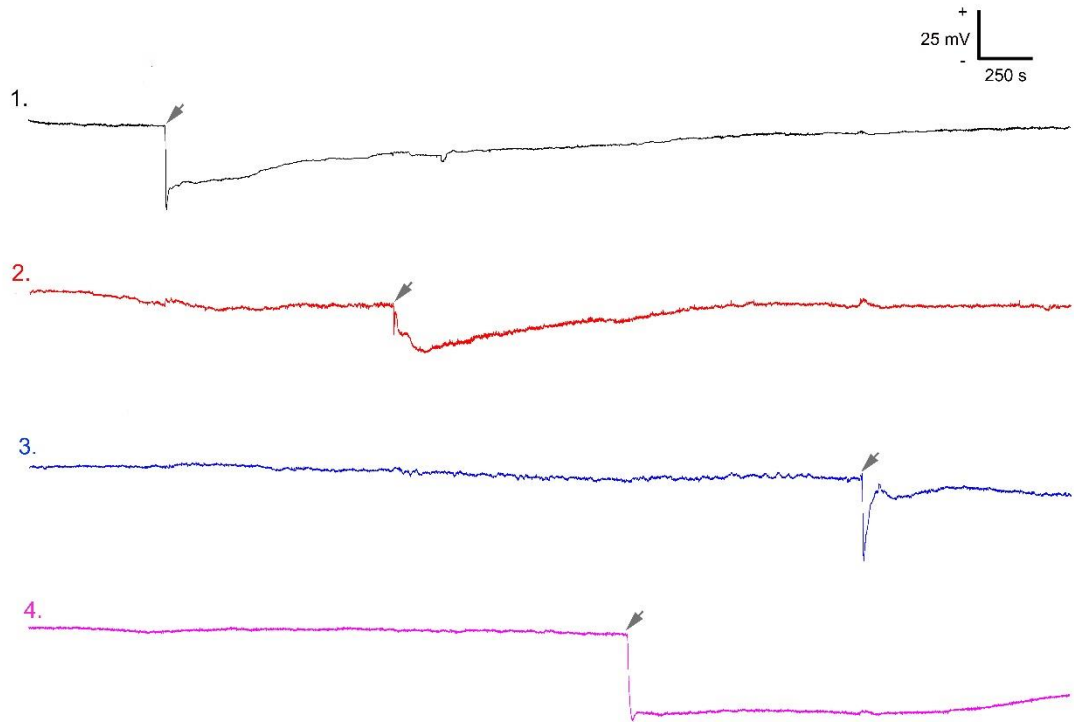
4.1 Měření soustavy rostlin *Nicotiana benthamiana*-*Cuscuta europaea*-*Nicotiana benthamiana*

U soustavy dvou rostlin *Nicotiana benthamiana* propojených parazitickou rostlinou *Cuscuta europaea* byla pomocí vícekanálové aparatury podle Ilík *et al.* (2010) povrchově měřena změna elektrického potenciálu, vyvolaná popálením.

4.1.1 První měřená soustava rostlin *Nicotiana benthamiana*- *Cuscuta europaea*-*Nicotiana benthamiana*



Obr. 6: Vizualizace napojení elektrod na první měřenou soustavu rostlin *Nicotiana benthamiana*-*Cuscuta europaea*-*Nicotiana benthamiana*. Pořadová čísla označují listy, na které byly napojeny elektrody: (1.) napojení elektrody na list primární rostliny *Nicotiana benthamiana*, (2.) napojení elektrody list primární rostliny *Nicotiana benthamiana*, (3.) napojení elektrody na stonk kokotice, (4.) napojení elektrody na list sekundární rostliny *Nicotiana benthamiana*.



Obr. 7: Záznam prvního měření soustavy rostlin *Nicotiana benthamiana-Cuscuta europaea-Nicotiana benthamiana*. Pořadová čísla označují záznamy naměřené pomocí elektrod umístěných na příslušných listech: (1.) napojení elektrody na list primární rostliny *Nicotiana benthamiana*, (2.) napojení elektrody list primární rostliny *Nicotiana benthamiana*, (3.) napojení elektrody na stoněk kokotice, (4.) napojení elektrody na list sekundární rostliny *Nicotiana benthamiana*. Šipka označuje popálení daného listu. Každý záznam je složen ze čtyř měření, při každém měření byl popálen jiný list.

Napojení parazitické rostliny *Cuscuta europaea* na primární hostitelskou rostlinu *Nicotiana benthamiana* se nacházelo mezi 1. a 2. listem. Na sekundární hostitelskou rostlinu *Nicotiana benthamiana* byla parazitická rostlina *Cuscuta* napojena pod 4. listem (obr. 6).

Obr. 7 zobrazuje záznam povrchového měření změny elektrického potenciálu v čase, vyvolané popálením soustavy rostlin *Nicotiana benthamiana-Cuscuta europaea-Nicotiana benthamiana* na obr. 6.

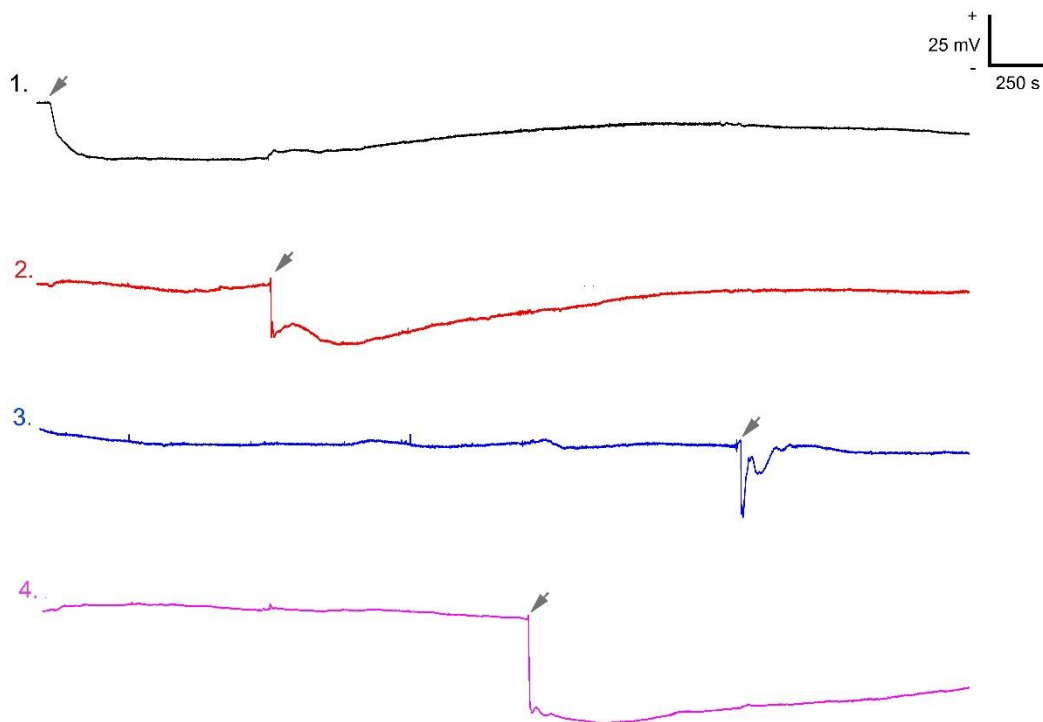
Při popálení listů hostitelských rostlin *Nicotiana benthamiana* byla změna elektrického potenciálu naměřena vždy pouze u popáleného listu. Systémová odezva nebyla pozorována. Tuto změnu elektrického potenciálu je možné popsat jako variační potenciál vzhledem k průběhu záznamu (obr. 7). Variační potenciál je charakteristický rychlou depolarizací a velmi pomalou repolarizací plasmatické membrány.

U parazitické rostliny *Cuscuta europaea* nebyl naměřen signál v žádném ze tří případů popálení listu její hostitelské rostliny *Nicotiana benthamiana*. Pouze v případě popálení přímo stonku kokotice byla naměřena změna elektrického potenciálu, kterou je možné popsat jako akční potenciál vzhledem k průběhu záznamu (obr. 7). Akční potenciál je charakteristický rychlou depolarizací a rychlou repolarizací plasmatické membrány.

4.1.2 Druhá měřená soustava rostlin *Nicotiana benthamiana*- *Cuscuta europaea*-*Nicotiana benthamiana*



Obr. 8: Vizualizace napojení elektrod na druhou měřenou soustavu rostlin *Nicotiana benthamiana*-*Cuscuta europaea*-*Nicotiana benthamiana*. Pořadová čísla označují listy, na které byly napojeny elektrody: (1.) napojení elektrody na list primární rostliny *Nicotiana benthamiana*, (2.) napojení elektrody na list primární rostliny *Nicotiana benthamiana*, (3.) napojení elektrody na stonek kokotice, (4.) napojení elektrody na list sekundární rostliny *Nicotiana benthamiana*.



Obr. 9: Záznam druhého měření soustavy rostlin *Nicotiana benthamiana*-*Cuscuta europaea*-*Nicotiana benthamiana*. Pořadová čísla označuj záznamy naměřené pomocí elektrod umístěných na příslušných listech: (1.) napojení elektrody na list primární rostliny *Nicotiana benthamiana*, (2.) napojení elektrody list primární rostliny *Nicotiana benthamiana*, (3.) napojení elektrody na stoněk kokotice, (4.) napojení elektrody na list sekundární rostliny *Nicotiana benthamiana*. Šipka označuje popálení příslušného listu. Každý záznam je složen ze čtyř měření, při každém měření byl popálen jiný list.

Napojení parazitické rostliny *Cuscuta europaea* na primární hostitelskou rostlinu *Nicotiana benthamiana* se nacházelo mezi 1. a 2. listem. Na sekundární hostitelskou rostlinu *Nicotiana benthamiana* byla parazitická rostlina *Cuscuta* napojena na 4. list (obr. 8).

Obr. 9 zobrazuje záznam povrchového měření změny elektrického potenciálu v čase, vyvolané popálením soustavy rostlin *Nicotiana benthamiana*-*Cuscuta europaea*-*Nicotiana benthamiana* na obr. 8.

Při popálení listů hostitelských rostlin *Nicotiana benthamiana* byla změna elektrického potenciálu naměřena vždy pouze u popáleného listu stejně, jako u předchozího měření. Systémová odezva opět chyběla. Tuto změnu elektrického potenciálu je možné popsat jako variační potenciál vzhledem k průběhu záznamu (obr. 9). Variační potenciál je charakteristický rychlou depolarizací a velmi pomalou repolarizací plasmatické membrány.

U parazitické rostliny *Cuscuta europaea* nebyl naměřen signál v žádném ze tří případů popálení listu její hostitelské rostliny *Nicotiana benthamiana*. Pouze v případě popálení přímo stonku kokotice byla naměřena změna elektrického potenciálu, kterou je možné popsat jako akční potenciál vzhledem k průběhu záznamu (obr. 9). Akční potenciál je charakteristický rychlou depolarizací a rychlou repolarizací plasmatické membrány. Měření mělo totožný průběh s předchozím měřením (obr. 7).

4.2 Kontrolní měření *Nicotiana benthamiana*

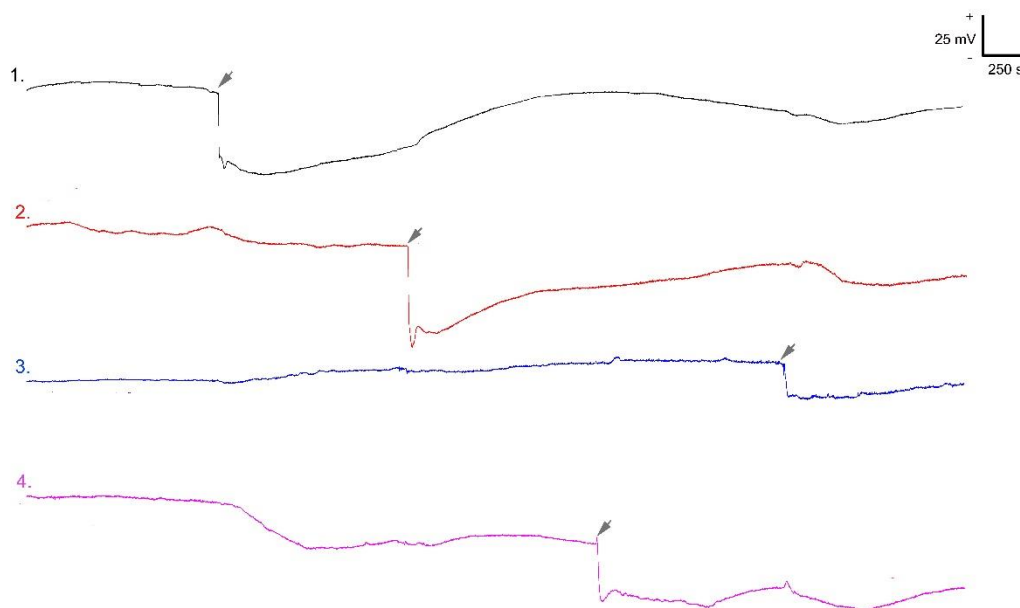
Vzhledem k výsledkům měření soustavy rostlin *Nicotiana benthamiana*-*Cuscuta europaea*-*Nicotiana benthamiana*, kdy nebyl naměřen žádný signál, který by byl přenesen rostlinou *Nicotiana benthamiana* do sousedních listů, parazitické rostliny *Cuscuta* nebo sekundární rostliny *Nicotiana benthamiana*, bylo provedeno kontrolní měření pouze s rostlinou *Nicotiana benthamiana*.

4.2.1 První kontrolní měření *Nicotiana benthamiana*

Obr. 11 zobrazuje záznam povrchového měření změny elektrického potenciálu v čase, vyvolané popálením kontrolní rostliny *Nicotiana benthamiana* na obr. 10.



Obr. 10: Vizualizace napojení elektrod při prvním kontrolním měření rostliny *Nicotiana benthamiana*. Pořadová čísla (1., 2., 3., 4.) označují listy, na které byly napojeny elektrody.



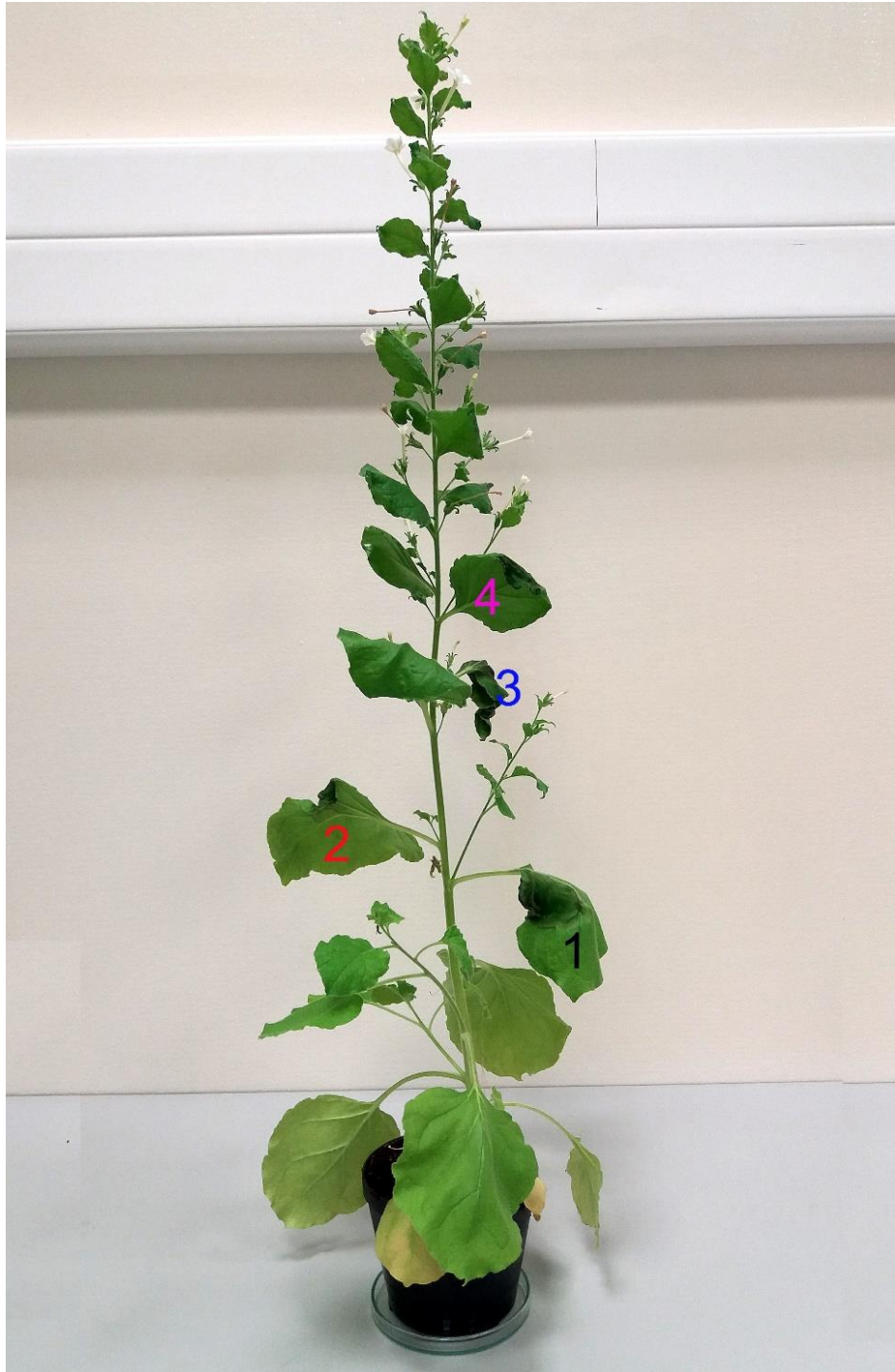
Obr. 11: Záznam prvního kontrolního měření rostliny *Nicotiana benthamiana*. Pořadová čísla označují záznamy naměřené pomocí elektrod umístěných na příslušných listech (viz obr. 10). Šipka označuje popálení daného listu. Každý záznam je složen ze čtyř měření, při každém měření byl popálen jiný list.

Při popálení 1. listu kontrolní rostlin *Nicotiana benthamiana* byla změna elektrického potenciálu naměřena v popáleném a 4. listu. U 2. a 3. listu se objevil pouze malý náznak změny elektrického potenciálu (obr. 11).

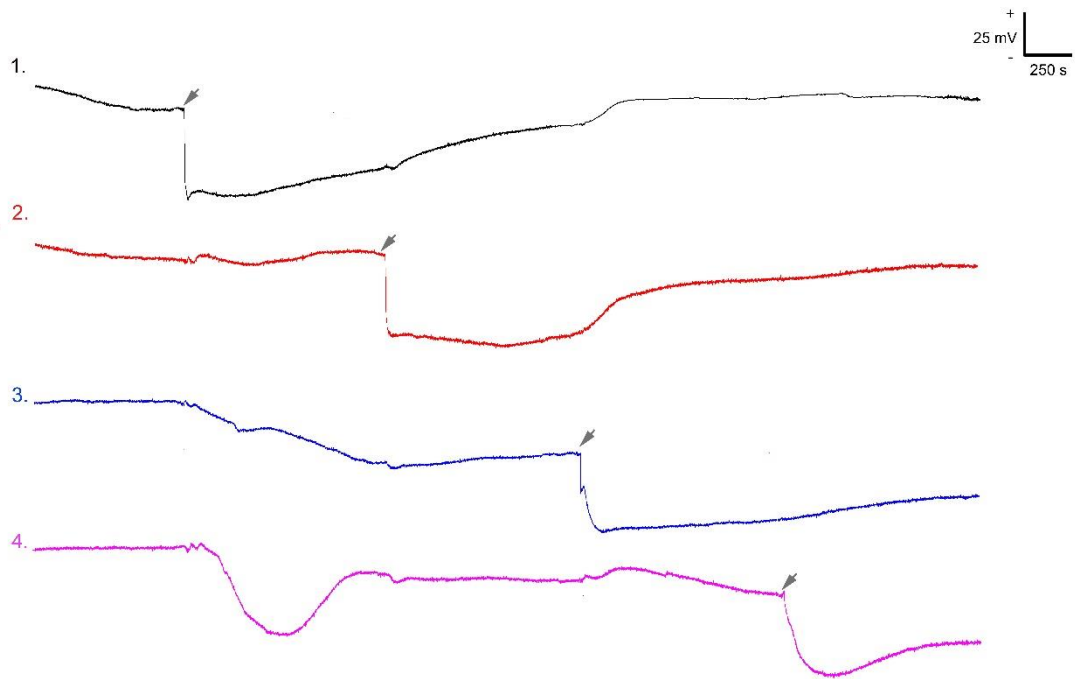
Při popálení 2. a 4. listu došlo ke změně elektrického potenciálu pouze v těchto popálených listech kontrolní rostliny *Nicotiana benthamiana* na rozdíl od měření, při kterém byl silně popálen 3. list, kdy došlo k výrazné změně elektrického potenciálu v 1., 2., 3. i 4. listu. Tyto změny elektrického potenciálu je možné charakterizovat jako variační potenciál vzhledem k průběhu záznamu, kdy se ve všech případech jedná o depolarizaci membránového potenciálu (obr. 11).

4.2.2 Druhé kontrolní měření *Nicotiana benthamiana*

Obr. 13 zobrazuje záznam povrchového měření změny elektrického potenciálu v čase, vyvolané popálením kontrolní rostliny *Nicotiana benthamiana* na obr. 12.



Obr. 12: Vizualizace napojení elektrod při druhém kontrolním měření rostliny *Nicotiana benthamiana*. Pořadová čísla (1., 2., 3., 4.) označují listy, na které byly napojeny elektrody.



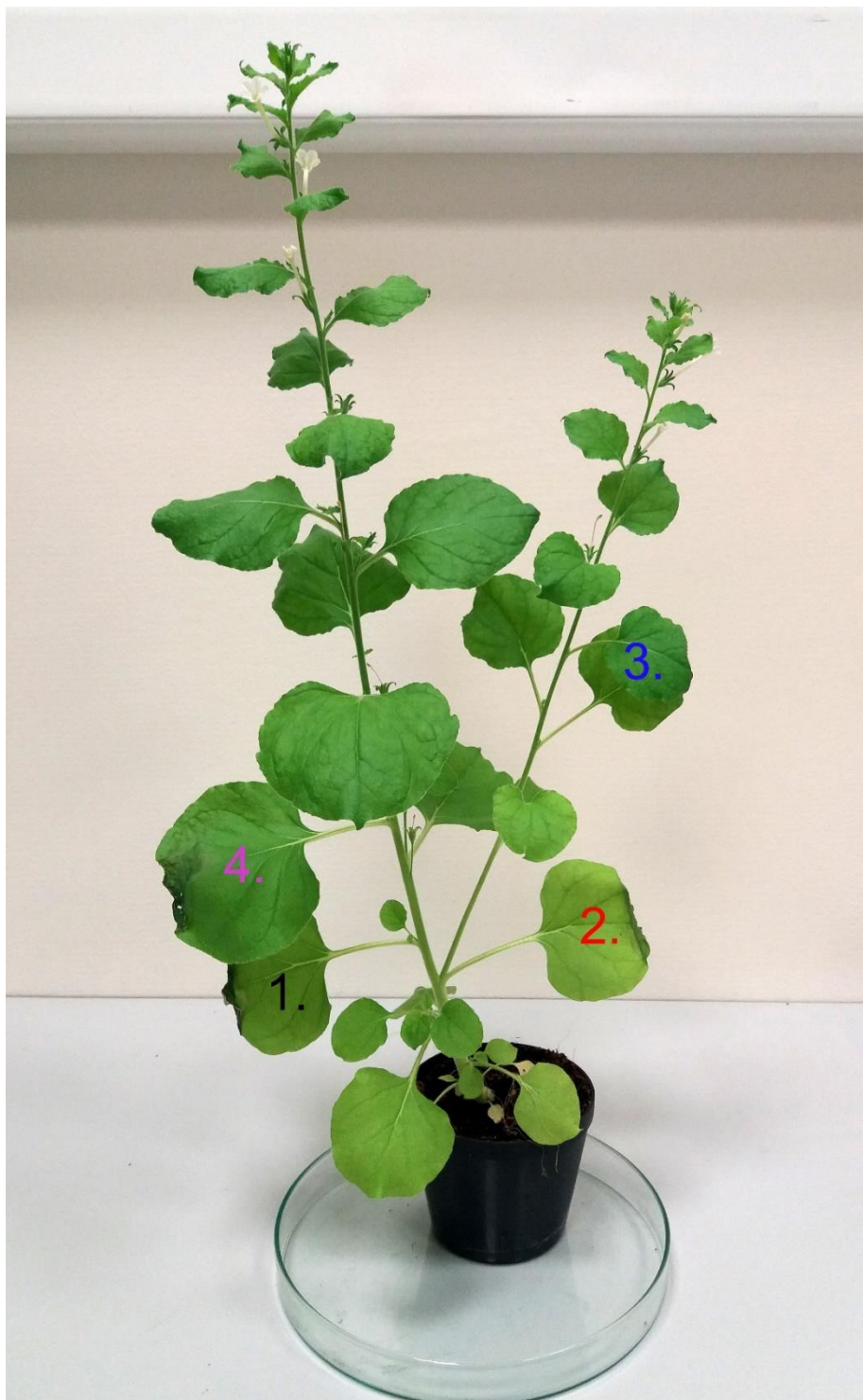
Obr. 13: Záznam druhého kontrolního měření rostliny *Nicotiana benthamiana*. Pořadová čísla označují záznamy naměřené pomocí elektrod umístěných na příslušných listech (viz obr. 12). Šipka označuje popálení daného listu. Každý záznam je složen ze čtyř měření, při každém měření byl popálen jiný list.

Při silném popálení 1. listu kontrolní rostlin *Nicotiana benthamiana* byla změna elektrického potenciálu naměřena ve 1., 3. i 4. listu. Reakce v podobě změny elektrického potenciálu byla nejsilnější v případě 4. listu. Silně popálen byl i 3. list, což mohlo také vyvolat změnu elektrického potenciálu naměřenou ve všech zbývajících listech včetně listu popáleného. V tomto případě bohužel není jisté, zda se nejedná pouze o repolarizaci předcházejícího elektrického signálu (obr. 13).

Při popálení 2. a 4. listu došlo k výrazné změně elektrického potenciálu pouze v popálených listech kontrolní rostliny *Nicotiana benthamiana* (obr. 13).

4.2.3 Třetí kontrolní měření *Nicotiana benthamiana*

Obr. 15 zobrazuje záznam povrchového měření změny elektrického potenciálu v čase, vyvolané popálením kontrolní rostliny *Nicotiana benthamiana* na obr. 14.



Obr. 14: Vizualizace napojení elektrod při třetím kontrolním měření rostliny *Nicotiana benthamiana*. Pořadová čísla (1., 2., 3., 4.) označují listy, na které byly napojeny elektrody.

Při silném popálení 1. listu kontrolní rostlin *Nicotiana benthamiana* byla změna elektrického potenciálu naměřena ve 4. listu a v listu popáleném. Silně popálen byl i 2. list, kdy se objevil malý náznak změny elektrického potenciálu ve 3. listu a jasně pozorovatelná změna elektrického potenciálu v listu popáleném (obr. 15).

Při popálení 3. listu by se mohlo jednat o systémovou reakci u 1. a 2. listu a při popálení 4. listu by se mohlo jednat o systémovou reakci taktéž u 1. a 2. listu. V obou případech bohužel není jisté, zda se nejedná pouze o repolarizaci předcházejícího elektrického signálu, pozorovatelná změna elektrického potenciálu však byla pozorovatelná v popáleném 3. a 4. listu kontrolní rostliny *Nicotiana benthamiana* (obr. 15).

Naměřené změny elektrického potenciálu je možné charakterizovat jako variační potenciál vzhledem k průběhu záznamu, kdy se ve všech případech jedná o depolarizaci membránového potenciálu (obr. 15).



Obr. 15: Záznam třetího kontrolního měření rostliny *Nicotiana benthamiana*. Pořadová čísla označuj záznamy naměřené pomocí elektrod umístěných na příslušných listech (viz obr. 14). Šipka označuje popálení daného listu. Každý záznam je složen ze čtyř měření, při každém měření byl popálen jiný list.

5 DISKUSE

Vzhledem k napojení kokotice na hostitele pomocí haustorií, kdy dochází k funkčnímu propojení floému i xylému, lze předpokládat, že by parazitická rostlina *Cuscuta* mohla být schopna vést elektrický signál na dlouhou vzdálenost mezi dvěma rostlinami, na kterých parazituje. Elektrický signál byl popsán jako důležitý komunikační prostředek v rámci rostliny při obranných reakcích rostlin vůči herbivorům (Mousavi *et al.*, 2013; Toyota *et al.*, 2018). Jeho význam v parazitem zprostředkované komunikaci mezi dvěma hostitelskými rostlinami však doposud popsán nebyl, ačkoli chemická komunikace v takovýchto systémech je známá již delší dobu (Kim a Westwood, 2015).

Cílem praktické části této bakalářské práce bylo zjistit, zda parazitická rostlina *Cuscuta* je schopna přenést elektrický signál z jedné hostitelské rostliny na druhou. Pro měření byly vybrány parazitické rostliny *Cuscuta europaea* a *Cuscuta monogyna*. V případě parazitické rostliny *Cuscuta monogyna* však nedocházelo ve většině případů ke tvorbě haustorií, pro měření tak byla použita pouze parazitická rostlina *Cuscuta europaea*. Jako hostitelská rostlina byla původně vybrána *Nicotiana tabacum*, která se však neosvědčila, neboť kokotice nevytvářela haustoria, a tak byla nahrazena rostlinou *Nicotiana benthamiana*. Nejefektivnější vytvoření experimentálního systému proběhlo při pěstování na okenním parapetu, což lze vysvětlit přítomností dlouhovlnného far-red záření, které absentuje u fotokomory, a které je potřebné pro tvorbu haustorií (Tada *et al.*, 1996; Furuhashi *et al.*, 1997).

Měření probíhalo za pomoci vícekanálové aparatury pro povrchové měření elektrického potenciálu podle Ilík *et al.* (2010) a změna elektrického potenciálu byla ve všech případech vyvolána popálením.

Při měření soustavy rostlin *Nicotiana benthamiana*-*Cuscuta europaea*-*Nicotiana benthamiana* nedošlo k přenosu elektrického signálu z jedné hostitelské rostliny na druhou, z primární popálené hostitelské rostliny na parazitickou rostlinu *Cuscuta* a dokonce ani mezi listy v rámci jedné hostitelské rostliny.

Vzhledem k povaze variačního potenciálu lze předpokládat, že elektrický signál bude naměřen v nejbližším měřeném listu od místa popálení a se vzdáleností bude jeho síla klesat. V případě prvního měření soustavy rostlin

Nicotiana benthamiana-*Cuscuta europaea*-*Nicotiana benthamiana* by tak bylo možné očekávat při popálení 1. listu naměření změny elektrického potenciálu ve 2. listu primární rostliny *Nicotiana benthamiana*. Mezi 1. a 2. listem se však nacházelo napojení parazitické rostliny *Cuscuta*, kde by také bylo možné očekávat naměření změny elektrického potenciálu. Při popálení 1. listu primární rostliny *Nicotiana benthamiana* však nebyl naměřen elektrický signál v 2. listu této rostliny ani v parazitické rostlině *Cuscuta europaea*. Jak bylo popsáno v teoretické části této bakalářské práce, variační potenciál je indukován hydraulickým signálem, chemickým signálem nebo kombinací obou těchto signálů (Farmer *et al.*, 2014). A právě šíření hydraulického signálu v podobě tlakové vlny, který indukuje tvorbu signálu elektrického by mohlo být těsným ovinutím parazitické rostliny *Cuscuta* znemožněno. Při tvorbě haustorií navíc dochází k propojení xylému a floému hostitelské rostliny a parazitické rostliny *Cuscuta*. Toto propojení pravděpodobně narušuje integritu buněk vodivého systému (cév, cévic, sítkovic a vodivého parenchymu) hostitele, který je potřebný pro šíření variačního potenciálu. Změna vlastností buněčných stěn tak výrazným způsobem modifikuje šíření elektrického signálu (Kurenda *et al.*, 2019).

Při popálení stonku parazitické rostliny *Cuscuta europaea* byl naměřen v obou případech elektrický signál přímo v kokotici, který lze podle průběhu záznamu charakterizovat jako akční potenciál. Při popálení primární hostitelské rostliny *Nicotiana benthamiana* nebyl v parazitické rostlině *Cuscuta* ani v sekundární hostitelské rostlině *Nicotiana benthamiana* naměřen žádný elektrický signál. Parazitická rostlina *Cuscuta* tedy je schopna elektrický signál tvořit, má však odlišný průběh od variačního potenciálu hostitele. Je proto možné, že se na šíření elektrického signálu podílí u kokotice a hostitelské rostliny jiné iontové kanály, což by mohlo vysvětlovat, proč parazitická rostlina *Cuscuta* není schopna tento signál přenést na svého hostitele. Analogii lze najít u masožravé rostliny mucholapky podivné (*Dionaea muscipula*), která není schopna přenést elektrický signál z pasti do asimilačního listu a naopak. Past generuje na poškození akční potenciál, asimilační list naopak variační potenciál a jejich propagace je omezena na konkrétní orgán (Pavlovič *et al.*, 2017). Dalším z možných vysvětlení je, že parazitická rostlina *Cuscuta* tvoří tak velký odpor pro elektrický signál, že jej utlumí a variační potenciál se tak v kokotici ztrácí, neboť variační

potenciál ztrácí na své amplitudě 2,5 % na každý centimetr (Stahlberg *et al.*, 2005).

Při měření soustavy rostlin *Nicotiana benthamiana*-*Cuscuta europaea*-*Nicotiana benthamiana* bylo neočekávaným zjištěním, že nedošlo k přenosu elektrického signálu ani v rámci jedné hostitelské rostliny a bylo tak provedeno kontrolní měření rostliny *Nicotiana benthamiana* bez parazitické rostliny *Cuscuta europaea*. U všech třech kontrolních měření došlo k přenosu elektrického signálu v rámci rostliny *Nicotiana benthamiana*, ne v každém měřeném listu byl však signál detekován. Důvodem, proč nebyl při popálení jednoho listu signál měřitelný v jemu nejbližších listech by mohla být distribuce vodivých svazků cévních rostliny *Nicotiana benthamiana* mezi jednotlivé listy. Vliv distribuce vodivých svazků cévních na šíření elektrického signálu je známý a byl popsán již dříve (Mousavi *et al.*, 2013; Zimmermann *et al.*, 2016). Na detailní analýzu by byla potřeba aparatura s více jak čtyřmi nezávislými kanály pro povrchové měření elektrického potenciálu, která však není v současné době k dispozici.

6 ZÁVĚR

Z experimentů provedených v praktické části této bakalářské práce vyplývá, že parazitická rostlina *Cuscuta europaea* není schopna vést elektrický signál na dlouhou vzdálenost, a navíc narušuje šíření variačního potenciálu v rámci jedné hostitelské rostliny. Parazitická rostlina *Cuscuta* však je schopna tvořit elektrický signál, konkrétně akční potenciál, jak vyplývá z měření v praktické části této bakalářské práce.

Zároveň bylo potvrzeno, že rostlina *Nicotiana benthamiana* je schopna vést elektrické signály na dlouhou vzdálenost, velký vliv na šíření tohoto elektrického signálu má však distribuce vodivých svazků cévních v rostlině.

Pro bližší a detailnější analýzu schopnosti parazitické rostliny *Cuscuta europaea* přenášet a tvořit elektrický signál by bylo potřeba provést více měření, nejlépe na aparatuře s více jak čtyřmi nezávislými kanály pro povrchové měření elektrického potenciálu.

7 LITERATURA

- Albert M., Werner M., Proksch P., Fry S.C., Kaldenhoff R. (2004): The cell wall-modifying xyloglucan endotransglycosylase/hydrolase *LeXTH1* is expressed during the defence reaction of tomato against the plant parasite *Cuscuta reflexa*. *Plant Biology* **6**, 402–407.
- Aly R. (2013): Trafficking of molecules between parasitic plants and their hosts. *Weed Research* **53**, 231–241.
- Bardgett R.D., Smith R.S., Shiel R.S., Peacock S., Simkin J.M., Quirk H., Hobbs P.J. (2006): Parasitic plants indirectly regulate below-ground properties in grassland ecosystems. *Nature* **439**, 969–972.
- Begon M., Townsend C.R., Harper J.L. (2006): *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. 4th ed. Blackwell Publishing, Oxford, 750 stran.
- Bennett C.W. (1944): Studies of dodder transmission of plant viruses. *Phytopathology* **34**, 905–932.
- Berg S., Krupinska K., Krause K. (2003): Plastids of three *Cuscuta* species differing in plastid coding capacity have a common parasite specific RNA composition. *Planta* **218**, 135–142.
- Berg S., Krause K., Krupinska K. (2004): The *rbcL* genes of two *Cuscuta* species, *C. gronovii* and *C. subinclusa*, are transcribed by the nuclear-encoded plastid RNA polymerase (NEP). *Planta* **219**, 541–546.
- Birschwilks M., Haupt S., Hofius D., Neumann S. (2006): Transfer of phloem-mobile substances from the host plants to the holoparasite *Cuscuta* sp. *Journal of Experimental Botany* **57**, 911–921.
- Birschwilks M., Sauer N., Scheel D., Neumann S. (2007): *Arabidopsis thaliana* is a susceptible host plant for the holoparasite *Cuscuta* spec. *Planta* **226**, 1231–1241.
- Bommer D., Haberhausen G., Zetsche K. (1993): A large deletion in the plastid DNA of the holoparasitic flowering plant *Cuscuta reflexa* concerning two ribosomal proteins (*rpl2*, *rpl23*), one transfer RNA (*trnI*), and an ORF 2280 homologue. *Current Genetics* **24**, 171–176.
- CABI, Invasive Species Compendium home page: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/17113#tosummaryOfInvasiveness> (20.5.2020).
- CABI, Invasive Species Compendium home page: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/36326#toidentity> (20.5.2020).
- Chen H., Wilkerson C.G., Kuchar J.A., Phinney B.S., Howe G.A. (2005): Jasmonate-inducible plant enzymes degrade essential amino acids in the herbivore midgut. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**, 19237–19242.
- Choi W.G., Hilleary R., Swanson S.J., Kim S.H., Gilroy S. (2016): Rapid, long-distance electrical and calcium signaling in plants. *Annual Review of Plant Biology* **67**, 287–307.
- Dangl J.L., Jones J.D.G. (2001): Plant pathogens and integrated defence responses to infection. *Nature* **411**, 826–833.
- Dawson J.H., Musselman L.J., Wolswinkel P., Dörr I. (1994): Biology and control of *Cuscuta*. *Reviews of Weed Science* **6**, 265–317.
- Delavaut P., Sakanyan V., Thalouarn P. (1995): Divergent evolution of two plastid genes, *rbcL* and *atpB*, in a non-photosynthetic parasitic plant. *Plant Molecular Biology* **29**, 1071–1079.
- dePamphilis C.W., Palmer J.D. (1990): Loss of photosynthetic and chlororespiratory genes from the plastid genome of a parasitic flowering plant. *Nature* **348**, 337–339.
- Dörr I. (1968): Localization of cell contacts between *Cuscuta odorata* and different higher host plants. *Protoplasma* **65**, 435–448.
- Dörr I. (1972): Contact of *Cuscuta*-Hyphae with sieve tubes of Its host plants. *Protoplasma* **75**, 167–187.

- Durrant W.E., Dong X. (2004): Systemic acquired resistance. *Annual Review of Phytopathology* **42**, 185–209.
- Eschrich W., Fromm J., Evert R.F. (1988): Transmission of electric signals in sieve tubes of zucchini plants. *Botanica Acta* **101**, 327–331.
- Estabrook E.M., Yoder J.I. (1998): Plant-plant communications: rhizosphere signaling between parasitic angiosperms and their hosts. *Plant Physiology* **116**, 1–7.
- Evans M.J., Morris R.J. (2017): Chemical agents transported by xylem mass flow propagate variation potentials. *The Plant Journal* **91**, 1029–1037.
- Farmer E.E. a Ryan C.A. (1990): Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **87**, 7713–7716.
- Farmer E.E., Gasperini D., Acosta I.F. (2014): The squeeze cell hypothesis for the activation of jasmonate synthesis in response to wounding. *New Phytologist* **204**, 282–288.
- Fromm J. a Lautner S. (2007): Electrical signals and their physiological significance in plants. *Plant, Cell and Environment* **30**, 249–257.
- Furuhashi K., Tada Y., Okamoto K., Sugai M., Kubota M., Watanabe M. (1997): Phytochrome participation in induction of haustoria in *Cuscuta japonica*, a holoparasitic flowering plant. *Plant Cell Physiology* **38**, 935–940.
- Furuhashi T., Furuhashi K., Weckwerth W. (2011): The parasitic mechanism of the holostemparasitic plant *Cuscuta*. *Journal of Plant Interactions* **6**, 207–219.
- Gilroy S., Bialasek M., Suzuki N., Górecka M., Devireddy A.R., Karpiński S., Mittler R. (2016): ROS, calcium and electric signals: key mediators of rapid systemic signaling in plants. *Plant Physiology* **171**, 1606–1615.
- Goodin M.M., Zaitlin D., Naidu R.A., Lommel S.A. (2008): *Nicotiana benthamiana*: Its history and future as a model for plant-pathogen interactions. *Molecular Plant-Microbe Interactions* **21**, 1015–1026.
<https://doi.org/10.1094/MPMI-21-8-1015>
- Graham S.W., Lam V.K.Y., Merckx V.S.F.T. (2017): Plastomes on the edge: the evolutionary breakdown of mycoheterotroph plastid genomes. *New Phytologist* **214**, 48–55.
- Grams T.E.E., Koziol C., Lautner S., Matyssek R., Fromm J. (2007): Distinct roles of electric and hydraulic signals on the reaction of leaf gas exchange upon re-irrigation in *Zea mays* L. *Plant, Cell and Environment* **30**, 79–84.
- Haberhausen G., Valentin K., Zetsche K. (1992): Organization and sequence of photosynthetic genes from the plastid genome of the holoparasitic flowering plant *Cuscuta reflexa*. *Molecular and General Genetics* **232**, 154–161.
- Haberhausen G., Zetsche K. (1994): Functional loss of all *ndh* genes in an otherwise relatively unaltered plastid genome of the holoparasitic flowering plant *Cuscuta reflexa*. *Plant Molecular Biology* **24**, 217–222.
- Haidar M.A., Orr G.L., Westra P. (1997): Effects of light and mechanical stimulation on coiling and prehaustoria formation in *Cuscuta* spp. *Weed Research* **37**, 219–228.
- Haidar M.A., Orr G.L. (1999): The response of *Cuscuta planiflora* seedlings to red and far-red, blue light and end-of-day irradiations. *Annals of Applied Biology* **134**, 117–120.
- Haupt S., Oparka K.J., Sauer N., Neumann S. (2001): Macromolecular trafficking between *Nicotiana tabacum* and the holoparasite *Cuscuta reflexa*. *Journal of Experimental Botany* **52**, 173–177.
- Hedrich R., Salvador-Recatala V., Dreyer I. (2016): Electrical wiring and long-distance plant communication. *Trends in Plant Science* **21**, 376–387.
- Heinlein M. (2002): The spread of Tobacco mosaic virus infection: insights into the cellular mechanism of RNA transport. *Cellular and Molecular Life Sciences* **59**, 58–82.
- Hettenhausen C., Li J., Zhuang H., Sun H., Xu Y., Qi J., Zhang J., Lei Y., Qin Y., Sun G., Wang L., Baldwin I.T., Wu J. (2017): Stem parasitic plant *Cuscuta australis*

- (dodder) transfers herbivory-induced signals among plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **114**, E6703–E6709. <https://doi.org/10.1073/pnas.1704536114>
- Hibberd J.M., Bungard R.A., Press M.C., Jeschke W.D., Scholes J.D., Quick W.P. (1998): Localization of photosynthetic metabolism in the parasitic angiosperm *Cuscuta reflexa*. *Planta* **205**, 506–513.
- Hlaváčková V., Krchnák P., Nauš J., Novák O., Spundová M., Strnad M. (2006): Electrical and chemical signals involved in short-term systemic photosynthetic responses of tobacco plants to local burning. *Planta* **225**, 235–244.
- Hlavinka J., Nožková-Hlaváčková V., Floková K., Novák O., Nauš J. (2012): Jasmonic acid accumulation and systemic photosynthetic and electrical changes in locally burned wild type tomato, ABA-deficient *sitiens* mutants and *sitiens* pre-treated by ABA. *Plant Physiology and Biochemistry* **54**, 89–96.
- Hofmann N.R. (2009): Early signaling events in mechanosensing. *Plant Cell* **21**, 2191.
- Hosford R.M. (1967): Transmission of plant viruses by dodder. *The Botanical Review* **33**, 387–406.
- Huber A.E., Bauerle T.L. (2016): Long-distance plant signaling pathways in response to multiple stressors: the gap in knowledge. *Journal of Experimental Botany* **67**, 2063–2079.
- Ihl B., Tutakhil N., Hagen A., Jacob F. (1988): Studies on *Cuscuta Reflexa* Roxb: VII. Defense mechanisms of *Lycopersicon esculentum* Mill. *Flora* **181**, 383–393.
- Ilík P., Hlaváčková V., Krchnák P., Nauš J. (2010): A low-noise multi-channel device for the monitoring of systemic electrical signal propagation in plants. *Biologia Plantarum* **54**, 185–190.
- Kaiser B., Vogg G., Furst U.B., Albert M. (2015): Parasitic plants of the genus *Cuscuta* and their interaction with susceptible and resistant host plants. *Frontiers in Plant Science* **6**, 45.
- Karban R., Baldwin I.T. (1997): *Induced Responses to Herbivory*. University of Chicago Press, Chicago, USA, 330 stran.
- Kaštier P., Krasylenko Y.A., Martinčová M., Panteris E., Šamaj J., Blehová A. (2018): Cytoskeleton in the parasitic plant *Cuscuta* during germination and prehaustorium formation. *Frontiers in Plant Science* **9**, 794.
- Kim G., Westwood J.H. (2015): Macromolecule exchange in *Cuscuta*-host plant interactions. *Current Opinion in Plant Biology* **26**, 20–25.
- Koziolek C., Grams T.E.E., Schreiber U., Matyssek R., Fromm J. (2004): Transient knockout of photosynthesis mediated by electrical signals. *New Phytologist* **161**, 715–722.
- Lanini W., Kogan M. (2005): Biology and management of *Cuscuta* in crops. *Ciencia e Investigación Agraria* **32**, 165–179.
- Lautner S., Grams T.E.E., Matyssek R., Fromm J. (2005): Characteristics of electrical signals in poplar and responses in photosynthesis. *Plant Physiology* **138**, 2200–2209.
- León J., Rojo E., Sánchez-Serrano J.J. (2001): Wound signalling in plants. *Journal of Experimental Botany* **52**, 1–9.
- Li S., Zhang J., Liu H., Liu N., Shen G., Zhuang H., Wu J. (2020): Dodder-transmitted mobile signals prime host plants for enhanced salt tolerance. *Journal of Experimental Botany* **71**, 1171–1184.
- Lunevsky V.Z., Zherelova O.M., Vostrikov I.Y., Berestovsky G.N. (1983): Excitation of *Characeae* cell membranes as a result of activation of calcium and chloride channels. *Journal of Membrane Biology* **58**, 43–58.
- Machado M.A., Zetsche K. (1990): A structural, functional, and molecular analysis of plastids of the holoparasites *Cuscuta reflexa* and *Cuscuta europaea*. *Planta* **181**, 91–96.
- Malone M. (1994): Wound-induced hydraulic signals and stimulus transmission in *Mimosa pudica* L. *New Phytologist* **128**, 49–56.

- Mancuso S. (1999): Hydraulic and electrical transmission of wound-induced signals in *Vitis vinifera*. *Australian Journal of Plant Physiology* **26**, 55–61.
- Matthews R.I.B. (2002): *Plant Virology*. 4th ed., Academic Press, London, 1001 stran.
- Monshausen G.B., Gilroy S. (2009): Feeling green: mechanosensing in plants. *Trends in Cell Biology* **19**, 228–235.
- Mousavi S.A.R., Chauvin A., Pascaud F., Kellenberger S., Farmer E.E. (2013): GLUTAMATE RECEPTOR-LIKE genes mediated leaf-to-leaf wound signalling. *Nature* **500**, 422–426.
- Nguyen C.T., Kurenda A., Stolz S., Chételat A., Farmer E.E. (2018): Identification of cell populations necessary for leaf-to-leaf electrical signaling in a wounded plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **115**, 10178–10183.
- Nickrent D.L., Duff R.J., Colwell A.E., Wolfe A.D., Young N.D., Steiner K.E., dePamphilis C.W. (1998): Molecular phylogenetic and evolutionary studies of parasitic plants. In: *Molecular systematics of plants, II*. (Soltis D.E., Soltis P.S., Doyle J.J. eds.), Boston, MA, USA.
- Nun N.B., Mayer A.M. (1999a): Culture of pectin methylesterase and polyphenoloxidase in *Cuscuta campestris*. *Phytochemistry* **50**, 719–727.
- Nun N.B., Mor A., Mayer A.M. (1999b): A cofactor requirement for polygalacturonase from *Cuscuta campestris*. *Phytochemistry* **52**, 1217–1221.
- Pavlovič A. (2012): The Effect of Electrical Signals on Photosynthesis and Respiration. In: *Plant Electrophysiology*. (Volkov A. ed.), Springer, Berlin, Heidelberg, 33–62.
- Pavlovič A., Jakšová J., Novák O. (2017): Triggering a false alarm: wounding mimics prey capture in the carnivorous Venus flytrap (*Dionaea muscipula*). *New Phytologist* **216**, 927–938.
- Peyronnet R., Haswell E.S., Barbier-Brygoo H., Frachisse J.M. (2008): AtMSL9 and AtMSL10: sensors of plasma membrane tension in *Arabidopsis* roots. *Plant Signaling & Behavior* **3**, 726–729.
- Piwowarczyk R., Góralski G., Denysenko-Bennett M., Kwolek D., Joachimiak A.J., Fayvush G. (2018): First Report of Eastern Dodder (*Cuscuta monogyna*) Parasitizing Licorice (*Glycyrrhiza glabra*) in Armenia. *Plant Disease* **102**, 2664.
- Press M.C., Graves J.D. (1995): *Parasitic plants*. 1st ed., Chapman and Hall, London, UK, 292 stran.
- Press M.C., Phoenix G.K. (2005): Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist* **166**, 737–751.
- Psota V., Šebánek J. (2003): Chemoheterotrofní výživa rostlin. In: *Nový přehled biologie*. 1st et., (Rosypal S. ed.), Scientia, Praha, Česká republika, 230–231.
- Reddy A.S.N., Ali G.S., Celesnik H., Day I.S. (2011): Coping with stresses: roles of calcium- and calcium/calmodulin-regulated gene expression. *The Plant Cell* **23**, 2010–2032.
- Retivin V.G., Opritov V.A., Fedulina S.B. (1997): Generation of action potential induced preadaptation of *Cucurbita pepo* L. stem tissues to freezing injury. *Russian Journal of Plant Physiology* **44**, 432–442.
- Roney J.K., Khatibi P.A., Westwood J.H. (2007): Cross-species translocation of mRNA from host plants into the parasitic plant dodder. *Plant Physiology* **143**, 1037–1043.
- Runyon J.B., Mescher M.C., De Moraes C.M. (2006): Volatile chemical cues guide host location and host selection by parasitic plants. *Science* **313**, 1964–1967.
- Runyon J.B., Mescher M.C., De Moraes C.M. (2008): Parasitism by *Cuscuta pentagona* attenuates host plant defenses against insect herbivores. *Plant Physiology* **146**, 987–995.
- Runyon J.B., Mescher M.C., Felton G.W., De Moraes C.M. (2010): Parasitism by *Cuscuta pentagona* sequentially induces JA and SA defence pathways in tomato. *Plant, cell & environment* **33**, 290–303.

- Sahm A., Pfanz H., Grunsfelder M., Czygan F.C., Proksch P. (1995): Anatomy and phenylpropanoid metabolism in the incompatible interaction of *Lycopersicon esculentum* and *Cuscuta reflexa*. *Botanica Acta* **108**, 358–364.
- Shahid S., Kim G., Johnson N.R., Wafula E., Wang F., Coruh C., Bernal-Galeano V., Phifer T., dePamphilis C.W., Westwood J.H., Axtell M.J. (2018): MicroRNAs from the parasitic plant *Cuscuta campestris* target host messenger RNAs. *Nature* **553**, 82–85.
- Sherman T.D., Pettigrew W.T., Vaughn K.C. (1999): Structural and immunological characterization of the *Cuscuta pentagona* L. chloroplast. *Plant and Cell Physiology* **40**, 592–603.
- Sikorová U. (2010): *Vliv stresových faktorů na fyziologii rostlin*. Diplomová práce, Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc, Česká republika.
- Smith J.D., Woldemariam M.G., Mescher M.C., Jander G., De Moraes C.M. (2016): Glucosinolates from host plants influence growth of the parasitic plant *Cuscuta gronovii* and its susceptibility to aphid feeding. *Plant Physiology* **172**, 181–197.
- Stahlberg R., Cleland R.E., Van Volkenburg E. (2005): Decrement and amplification of slow wave potentials during their propagation in *Helianthus annuus* L. shoots. *Planta* **220**, 550–558.
- Sukhov V., Akinchits E., Katicheva L., Vodeneev V.A. (2013): Simulation of variation potential in higher plant cells. *The Journal of Membrane Biology* **246**, 287–296.
- Sukhov V. (2016): Electrical signals as mechanism of photosynthesis regulation in plants. *Photosynthesis Research* **130**, 373–387.
- Sukhov V., Sukhova E., Vodeneev V. (2019): Long-distance electrical signals as a link between the local action of stressors and the systemic physiological responses in higher plants. *Progress in Biophysics and Molecular Biology* **146**, 63–84.
- Tada Y., Sugai M., Furuhashi K. (1996): Haustoria of *Cuscuta japonica*, a holoparasitic flowering plant, are induced by cooperative effect of far-red light and tactile stimuli. *Plant Cell Physiology* **37**, 1049–1053.
- Thalouarn P., Theodet C., Russo N., Delevaut P. (1994): The reduced plastid genome of a non-photosynthetic angiosperm *Orobancha hederæ* has retained the *rbcL* gene. *Plant Physiology and Biochemistry* **32**, 233–242.
- Toma C., Andronache A., Toma I. (2005): Histo-anatomical investigations on some *Cuscuta* species. *Romanian Journal of Biology* **49**, 41–46.
- Toyota M., Spencer D., Sawai-Toyota S., Jiaqi W., Zhang T., Koo A.J., Howe G.A., Gilroy S. (2018): Glutamate triggers long-distance, calcium-based plant defense. *Science* **361**, 1112–1115.
- Trebacz K., Dziubinska H., Krol E. (2006): Electrical signals in long-distance communication in plants. In: *Communication in Plants. Neuronal Aspects of Plant Life*. (Baluška F., Mancuso S., Volkmann D. eds.), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 277–290.
- Turlings T.C.J., Tumlinson J.H., Lewis W.J. (1990): Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science* **250**, 1251–1253.
- Tyree M.T., Yang S. (1990): Water-storage capacity of Thuja, Tsuga and Acer stems measured by dehydration isotherms. The contribution of capillary water and cavitation. *Planta* **182**, 420–426.
- Van der Kooij T.A.W., Krause K., Dorr I., Krupinska K. (2000): Molecular, functional and ultrastructural characterization of plastids from six species of the parasitic flowering plant genus *Cuscuta*. *Planta* **210**, 701–707.
- Vaughn K.C. (2006): Conversion of the searching hyphae of dodder into xylem and phloem hyphae: a cytochemical and immunocytochemical investigation. *International Journal of Plant Sciences* **167**, 1099–1114.
- Vodeneev V.A., Opritov V.A., Pyatygin S.S. (2006): Reversible changes of extracellular pH during action potential generation in a higher plant *Cucurbita pepo*. *Russian Journal of Plant Physiology* **53**, 481–487.

- Vodeneev V.A., Orlova A., Morozova E., Orlova L., Akinchits E., Orlova O., Sukhov V. (2012): The mechanism of propagation of variation potentials in wheat leaves. *Journal of Plant Physiology* **169**, 949–954.
- Vodeneev V., Akinchits E., Sukhov V. (2015): Variation potential in higher plants: Mechanisms of generation and propagation. *Plant Signaling & Behavior* **10**, e1057365.
<https://doi.org/10.1080/15592324.2015.1057365>
- Vodeneev V.A., Mudrilov M., Akinchits E., Balalaeva I., Sukhov V. (2018): Parameters of electrical signals and photosynthetic responses induced by them in pea seedlings depend on the nature of stimulus. *Functional Plant Biology* **45**, 160–170.
- Werner M., Uehlein N., Proksch P., Kaldenhoff R. (2001): Characterization of two tomato aquaporins and expression during the incompatible interaction of tomato with the plant parasite *Cuscuta reflexa*. *Planta* **213**, 550–555.
- Wolfe K.H., Morden C.W., Palmer J.D. (1992): Function and evolution of a minimal plastid genome from a non-photosynthetic parasitic plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **89**, 10648–10652.
- Wolswinkel P. (1974): Complete inhibition of setting and growth of fruits of *Vicia faba* L. resulting from the draining of the phloem system by *Cuscuta species*. *Acta Botanica Neerlandica* **23**, 48–60.
- Wood R.K.S. (1960): Pectic and cellulolytic enzymes in plant diseases. *Annual Review of Plant Physiology* **11**, 299–322.
- Yoder J.I., Scholes J.D. (2010): Host plant resistance to parasitic weeds; recent progress and bottlenecks. *Current Opinion in Plant Biology* **13**, 478–484.
- Zhuang H., Li J., Song J., Hettenhausen C., Schuman M.C., Sun G., Zhang C., Li J., Song D., Wu J. (2018): Aphid (*Myzus persicae*) feeding on the parasitic plant dodder (*Cuscuta australis*) activates defense responses in both the parasite and soybean host. *The New Phytologist* **218**, 1586–1596.
- Zimmermann M.R., Maischak H., Mithofer A., Boland W., Felle H.H. (2009): System potentials, a novel electrical long-distance apoplastic signal in plants, induced by wounding. *Plant Physiology* **149**, 1593–1600.
- Zimmermann M.R., Mithofer A., Will T., Felle H.H., Furch A.C. (2016): Herbivore-triggered electrophysiological reactions: candidates for systemic signals in higher plants and the challenge of their identification. *Plant Physiology* **170**, 2407–2419.

8 SEZNAM POUŽITÝCH SYMBOLŮ A ZKRATEK

AP	akční potenciál
bp (kbp)	pár basí (kilo párů basí)
cm · s ⁻¹	centimetr za sekundu
CMV	virus mozaiky okurek
Da (kDa)	Dalton (kilodalton)
GFP	zelený fluorescenční protein
GLR	GLUTAMATE-RECEPTOR-LIKE kanály
mm · s ⁻¹	milimetr za sekundu
mM (μM)	milimolární koncentrace (mikromolární koncentrace)
př. n. l.	před našim letopočtem
PVY	virus Y brambor
PVYN	izolát N bramborového viru Y
ROS	reaktivní formy kyslíku
SP	systemový potenciál
ToMV	virus mozaiky rajčat
VP	variační potenciál
WAK	wall-associated kinase
ΔpH	změna pH