

LESZEK S. JANKIEWICZ

*Emerytowany profesor Instytutu Warzywnictwa
Reymonta 20 m 6, 96–100 Skierniewice
e-mail: lsjankiew@inwarz.skierniewice.pl*

TAJEMNICE PIĘKNA KWIATÓW I NIEKTÓRE PROBLEMY JAKIE WYNIKNĘŁY PRZY ICH BADANIU

Jak tworzył się kwiat w trakcie ewolucji wiemy jeszcze bardzo mało. Przypuszcza się, że powstał on z szyszkopodobnego utworu strobili, jaki spotykamy u wielu paprotników kopalnych i u niektórych do dzisiaj żyjących np. u widliczki (*Selaginella* – podgromada widłakowe). W takiej strobili jedne listki niosły makrosporangia wytwarzające zarodniki, z których wyrastały potem przedrośla żeńskie, a inne listki niosły mikrosporangia, z których wysypywały się zarodniki, dające potem przedrośla męskie. Poniżej nich zaś znajdowały się listki płonne. W trakcie ewolucji międzywęźla stawały się coraz krótsze, a zarodniki zaczęły kielkować i wytwarzać przedrośla już w zarodniach (patrz SZWEJKOWSKA i SZWEJKOWSKI 1997).

Kwiaty roślin okrytozalążkowych, jakie znamy dzisiaj, uważa się za pędy o bardzo skróconych międzywęźlach. Pędy te mają ograniczony wzrost przez to, że merystem wierzchołkowy tworzy owocolistki żeńskie uformowane w zalążnię i słupek. Poniżej nich znajdują się pręciki powstałe także z przekształconych liści. Jeszcze niżej znajduje

się „powabnia”, czyli liście płonne przekształcone w płatki i działki kielicha, służące do przywabiania zwierząt zapylających. W tej części kwiatu międzywęźla są skrajnie skrócone, tak że płatki i działki kielicha tworzą okółki. Nie mniej, u roślin z rodziny magnoliowatych, która zachowała dużo cech pierwotnych, można jeszcze dopatrzeć się skróconego układu działek kielicha i płatków korony (patrz SZWEJKOWSKA i SZWEJKOWSKI 1997).

Przyroda w trakcie ewolucji wyposażała kwiaty wielu roślin w piękne zapachy i barwy, które służą do zwabiania owadów czy innych zwierząt pośredniczących w zapylaniu. Już Darwin zauważył, że tylko kwiaty owadopylne mają jaskrawe barwy. Barwne kwiaty ułatwiają owadom odnalezienie źródła nektaru i pyłku na tle zieleni liści czy szarości skał, natomiast kwiaty wiatropylne mają płatki i działki kielicha zredukowane i bez intensywnych kolorów. Trawy i turzycy, rośliny typowo wiatropylne mają kwiaty zupełnie pozbawione okwiatu (bezokwiatowe) (SZWEJKOWSKA i SZWEJKOWSKI 1997).

BUDOWA ANATOMICZNA PŁATKÓW KORONY I DZIAŁEK KIELICHA

Skoro płatki korony i działki kielicha powstały w trakcie ewolucji z liści, to warto porównać ich strukturę anatomiczną ze strukturą liścia. Jako przykład mogą służyć liście i płatki miechunki pomidorowej (*Physalis ixocarpa* Brot.) – rośliny warzywnej szeroko uprawianej w Meksyku, która ma także perspektywy uprawy w Polsce (Ryc. 1) (JANKIEWICZ i BORKOWSKI 1990).

Liść miechunki ma strukturę typową dla wielu roślin dwuliściennych (Ryc. 2A) (DYKI i współaut. 1998). Posiada dobrze wykształcony miękisz palisadowy; w tym przypadku jest to jedna warstwa komórek silnie wydłużonych prostopadle do powierzchni. Poniżej leży miękisz gąbczasty (5–6 warstw) o luźno ułożonych nieregularnego kształtu komórkach oraz o dużych przestworach międzyko-

mórkowych. Komórki skórki (epidermy) są prawie płaskie z zewnątrz.

Płatki mają budowę bardzo zmienioną w stosunku do liścia (Ryc. 2B) (DYKI i współaut. 1998). Mięsz jest bardzo skąpy – występują zwykle tylko 2 warstwy o bardzo luźno ułożonych komórkach; jedynie w pobliżu żyłek jest więcej warstw. Mięsz ten zawiera plastydy, ale bez chlorofilu. Przewroty międzykomórkowe są wielkie, tak że często przyrównuje się ten miész do aerenchimy – miészu powietrznego. Widać, że miészunka nie „wysiliła się” na budowę płatków, ale czy można się dziwić – po co miałyby zużywać budulec na organ, który ma trwać ledwie kilka dni? U niektórych roślin o kwiatach bardzo trwałych budowa płatka jest oczywiście bardziej masywna (ESAU 1973).

Najciekawsze jednak różnice w budowie płatka, w porównaniu do budowy liścia, spotykamy w skórcie, czyli epidermie. Jak można przypuszczać są to przystosowania do funkcji przywabiania owadów. Komórki epidermy płatka są stożkowate, „brodawkowate” (Ryc. 2B), gdy tymczasem w liściu są one płaskie lub lekko soczewkowate. Jaki może być biologiczny sens takiej budowy epidermy w skórcie płatka? Jak często spotyka się w przyrodzie płatki z taką brodawkową epidermą? KAY i współaut. (1981) zbadali pod tym względem około 200 gatunków roślin należących do około 60 rodzin. Budowę brodawkową skórki miały płatki 56% gatunków, np. u zawilca gajowego (*Anemone nemorosa*), prócz tego u 6,5% gatunków komórki skórki były wydłużone i miały więcej niż jedną brodawkę na sobie, przykładem

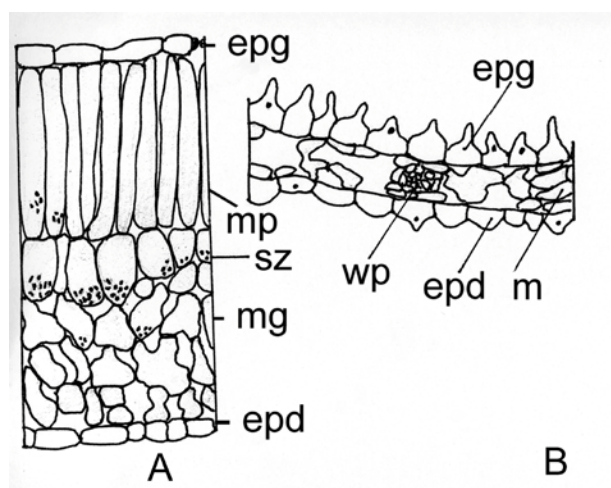
może być gwiazdnica wielkokwiatowa (*Stellaria holostea*). Razem daje to 62,5% badanych gatunków. U 16,5% gatunków komórki skórki miały kształt odwróconej brodawki (stożkowate było dno komórki) (Ryc. 3C); jest tak np. u dzwonka (*Campanula isophylla*). Gdy komórki skórki są wydłużone jest na nich czasem po kilka odwróconych brodawek, np. u wierzbowki kiprzy (*Epilobium angustifolium*) lub u krokusa (*Crocus vernus*). Tylko u 16% gatunków epiderma miała strukturę soczewkową, np. u cyklamena (*Cyclamen persicum*) i zaledwie u 5,5% gatunków powierzchnia skórki była płaska, przykładem piwonii (*Peonia*).

KAY i współaut. (1981) przypuszczają, zgodnie z wcześniejszą sugestią EXNER i EXNER (1910), że sens biologiczny brodawkowej powierzchni płatka związany jest z tym, że promienie padające na brodawki są w mniejszym stopniu odbijane od zewnętrznej powierzchni i więcej ich przechodzi przez wakuolę, gdzie głównie gromadzą się barwniki rozpuszczalne w wodzie, jak antocyjany i betalany. Dopiero po przejściu przez wakuolę są odbijane od zawierającego dużo powietrza miészu (mezofilu). Trafiają więc do oka jako bardzo rozproszone promienie o określonej barwie. W sumie daje to wrażenie powierzchni aksamitnej o „głębokiej” barwie (MARTIN i współaut. 2002). Płatki roślin o epidermie gładkiej, np. ziarnopłonu (*Ficaria verna*), błyszczą, gdyż promienie odbite od ich powierzchni tworzą wiązkę równoległą, tak jak promienie odbite od lustra. Prawdopodobnie promienie takie trochę oślepiają owada i nie łatwo mu określić barwę kwiatu,



Ryc. 1. Miészunka pomidorowa (*Physalis ixocarpa*): kwiat i owoc.

Osobliwość miészunki: kielich intensywnie rośnie po zapłodnieniu. Owoc zwykle wystaje z niego dopiero w czasie dojrzewania (Fot. B. Dyki) (Nieco zmniejszone).

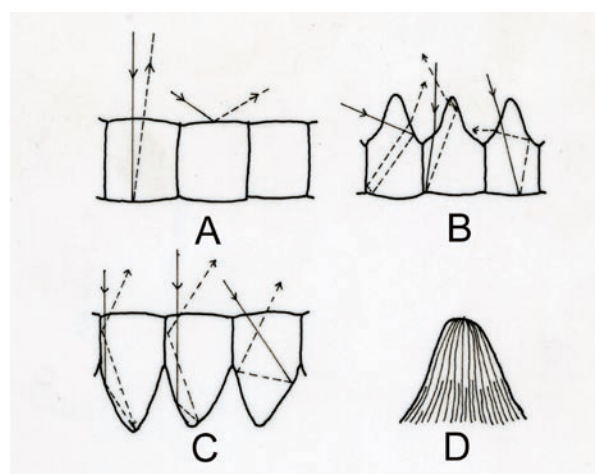


Ryc. 2. Struktura anatomiczna liścia i płatka miechunki pomidorowej. (powiększenie ok. 600 x, schemat, na podstawie fot. B. Dyki i M. Staniaszek).

A – liść, mp – miąższ palisadowy, sz – kryształy szczawianu wapnia, mg – miąższ gąbczasty, epg – epiderma górna (adaksjalna), epd – epiderma dolna. B – płatek, m – miąższ, epg – brodawkowata epiderma górna i epd – przeważnie soczewkowata epiderma dolna, wp – wiązka przewodząca.

a w każdym razie mogą być dla niego mniej przyjemne. Tak można sądzić skoro większość roślin wytworzyła w płatkach struktury brodawkowe, rozpraszające światło odbite. Komórki skórki na spodniej (abaksjalnej) powierzchni płatków miały u większości gatunków roślin kształt soczewkowaty chociaż zdarzały się i takie, które miały powierzchnię brodawkową po obu stronach (KAY i współaut. 1981).

Przebieg promieni odbitych od mezofilu w brodawkowatych komórkach skórki ilustruje Ryc. 3B, środkowa komórka). Okazuje się, że promienie te skupiają się we wierzchołku stożka (brodawki). Powinien on więc świecić – i rzeczywiście świeci. Widać to na fotografii płatka *hippeastrum* (*Hippeastrum*) spod mikroskopu (Ryc. 4). Ponadto, gdy przyjrzeć się uważnie z bliska, gołym okiem płatkom tej rośliny i innym roślin o brodawkowatej epidermie w świetle słonecznym, widać, że niektóre komórki świecą jak diamentki. Dodaje to wiele uroku kwiatom i zapewne jest też sygnałem dla owadów. Jeszcze jedna rzecz wydaje się ważna: więcej niż połowa roślin badanych przez KAYA i współaut. (1981) miała powierzchnię brodawek urzeźbioną w delikatne bruzdki (Ryc. 3D). Takie ukształtowanie powierzchni dodatko-



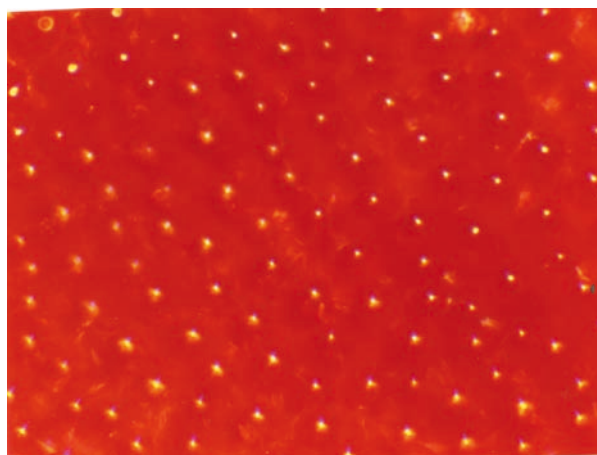
Ryc. 3. Droga promieni świetlnych w komórkach epidermy.

A. płaskich, B. stożkowych (brodawkowatych) – promienie odbite od miąższu powietrznego skupiają się we wierzchołku brodawki (środkowa komórka), C. komórki epidermy o typie odwróconej brodawki, D. bruzdkowanie na wierzchołku brodawki u *Veronica chamaedrys* (wg KAYA i współaut. 1981, zmodyfikowany).

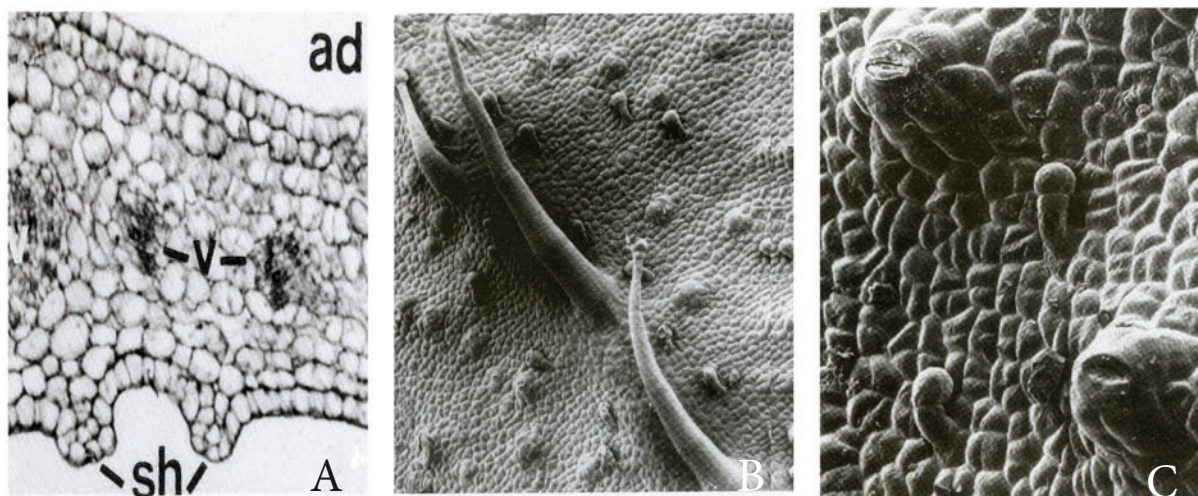
wo przyczynia się do rozproszenia światła odbitego i przechodzącego.

W badaniach z zastosowaniem metod biologii molekularnej znaleziono u lwiej paszczy (*Antirrhinum majus*) czynnik transkrypcji MIXTA R2R3 MYB konieczny, aby wytworzyły się komórki brodawkowe skórki. Rośliny, które nie miały tego czynnika, a przez to ich komórki skórki były płaskie, miały bledszą barwę (NODA i współaut. 1994).

Kielich u miechunki jest zrosłodziątkowy; jego osobliwością jest to, że zaczyna intensywnie



Ryc. 4. Płatek *hippeastrum* pod mikroskopem: wierzchołki komórek świecą (fot. B. Dyki i M. Staniaszek) (pow. 600 x).



Ryc. 5. A – przekrój poprzeczny przez kielich; ad – powierzchnia adaksjalna, sh – wzgórki związane z aparatami szparkowymi, v – wiązki przewodzące (pow. 600x); B – powierzchnia zewnętrzna (abaksjalna) kielicha, różne typy włosków (SEM 350x); C – powierzchnia zewnętrzna kielicha – osobliwość miechunki – aparaty szparkowe na wzgórkach (SEM 1200x) (fot B. Dyki i M. Staniaszek).

nie rosnać po zapłodnieniu kwiatu, tworząc okrywę dla owocu (DYKI i współaut. 1997) (Ryc. 1). Kielich ma strukturę anatomiczną (Ryc. 5A) nieco uproszczoną w porównaniu do struktury liścia: nie ma wyróżnionej warstwy palisadowej, a miękisz jest podobny do miękiszu gąbczastego liścia, ale bardziej zbity. Podobnie jak liść, zawiera chloroplasty. Jego osobliwością anatomiczną jest to, że szparki oddechowe są na wzgórkach (Ryc. 5C); tego typu szparki są rzadkością w świecie roślin. Włoski jakie występują na kielichu są takie same jak na liściu: jedne są proste, inne niosą gruczoł na czubku, prawdopodobnie z substancją aromatyczną, a jeszcze inne są niewielkie, maczugowate (Ryc. 5B) (DYKI i współaut. 1998). U wielu roślin włoski wy-

dzielają substancje aromatyczne, np. u bazylii substancje te są wydzielane przez włoski tarczowate i w nich właśnie bardzo aktywne są geny odpowiedzialne za produkcję eugenolu i jego pochodnych (GANG i współaut. 2001). U mięty również biosynteza monoterpenu zlokalizowana jest głównie we włoskach (trichomach) (GERSHENZON i współaut. 1989).

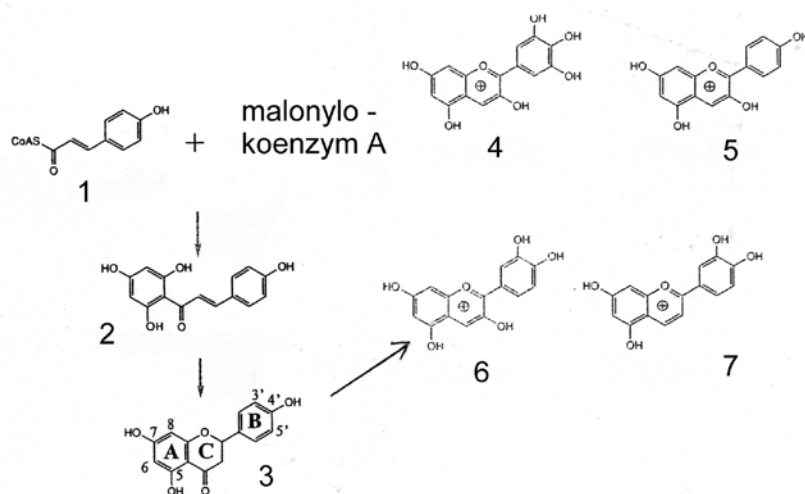
Wydaje się potrzebne, aby w pracach hodowlanych nad nowymi odmianami kwiatów i w badaniach fizjologicznych, np. nad przechowywaniem kwiatów, uwzględniano również sprawę struktury anatomicznej okwiatu. Sporo jest także jeszcze znaków zapytania jeśli chodzi o optykę powierzchniową płatków, a od tego zależy przecież w dużym stopniu ich piękno.

BARWNIKI KWIATÓW

Jakie barwniki występują w kwiatkach? Są ich trzy główne rodzaje: antocyjanidyny, karotenoidy i betalainy (GROTEWOLD 2006).

Antocyjanidyny należą do grupy flawonoidów, związków bardzo rozpowszechnionych w świecie roślin. Związkiem wyjściowym dla wszystkich flawonoidów jest tetrahydroksychalkon (Ryc. 6), a głównym enzymem biorącym udział w jego syntezie jest syntaza chalconowa, która katalizuje połączenie trzech cząsteczek malonylu-CoA z cząsteczką *p*-kumarylo-S-CoA.

Antocyjanidyny występują powszechnie w przyrodzie i oprócz tego, że są znane jako barwniki kwiatów, spełniają szereg innych funkcji w roślinie, np. niektóre z nich, łącznie z ich prekursorami związkami flawonoidowymi takimi jak flawony i flawonole, stanowią filtr w epidermie (skórcie) chroniący tkanki rośliny przed promieniami ultrafioletowymi (z tym, że bardziej skuteczne są pokrewne związki, pochodne fenylopropenu, jak kwas hydroksycynamonowy) (LANDRY i współaut. 1995). Antocyjanidyny występują



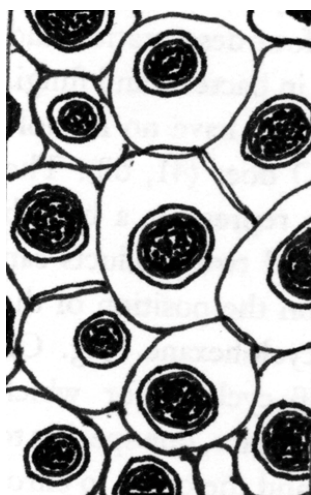
Ryc. 6. Ważniejsze etapy tworzenia się antocyjanidyn.

1. *p*-kumarylokoenzym A; 2. tetrahydrochalcon; 3. naryngena. Pospolitsze antocyjanidyny: 4. delfinidyna; 5. pelargonidyna; 6. cyjanidyna; 7. luteolinidyna.

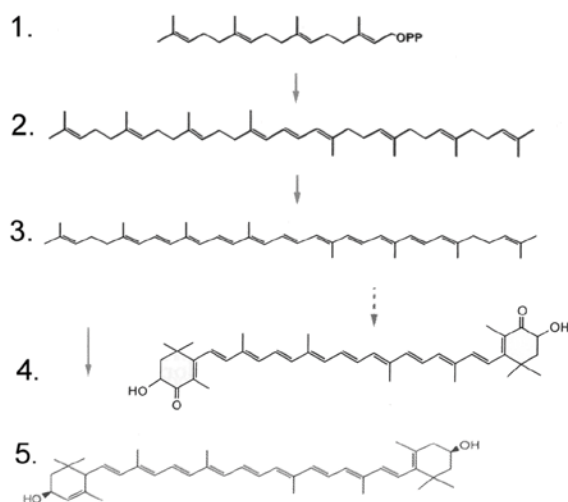
często w roślinach podlegających stresom. Na przykład przy przeniesieniu roślin z warunków cienistych na pełne oświetlenie słoneczne lub, gdy nagle obniżymy temperaturę w szklarni, ich liście przybierają czerwony odcień od pojawiających się antocyjanidyn.

Cechą charakterystyczną antocyjanidyn jest ładunek dodatni w środkowym pierścieniu C cząsteczki (Ryc. 6). Dotychczas wyizolowano z roślin 17 antocyjanidyn, a najpopularniejszymi są te, przedstawione na Ryc. 6. Różnice w barwie danego związku zależą głównie od ilości grup -OH w pierścieniu B i ich ewentualnej metylacji czy glikozylacji. Jako cukry występują głównie glukoza, ale może to być także ramnoza lub inny cukier. Antocyjanidyny w formie glikozydów

zwie się antocyjanami (lub antocyjaninami) (STRZAŁKA 2002). Antocyjanidyny oprócz glikozylacji mogą jeszcze następnie ulec acylacji, czyli mogą przyłączać kwasy i formować kompleksy. Nie mniej, dzięki temu, że cząsteczki antocyjanidyn są opatrzone ładunkiem dodatnim ich barwa zależy od pH soku komórkowego i np. u petunii przy niskim (kwaśnym) odczynie mają kolor czerwony, a przy alkalicznym – kolor zbliżony do niebieskiego. Każda mutacja wpływająca na pH soku komórkowego wpływa u tej rośliny na barwę kwiatu.

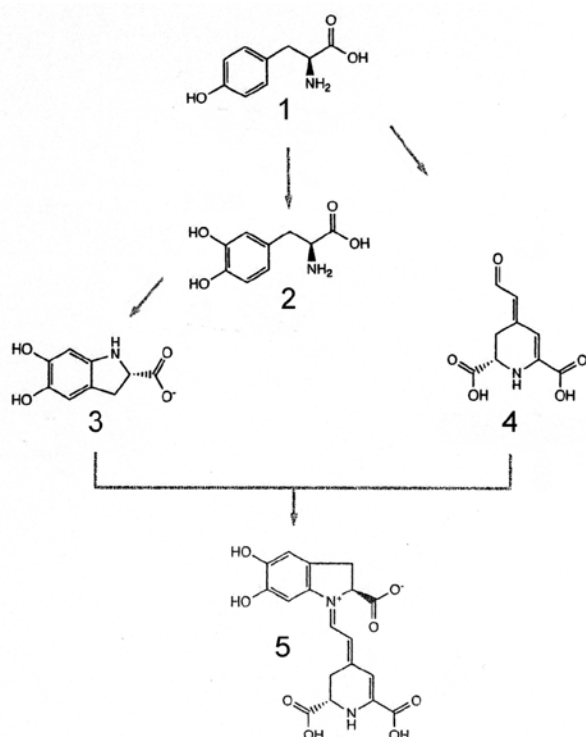


Ryc. 7. Antocyjanoplasty (ciałka AVI) w epidermie goździka *Dianthus caryophyllus* (pow. około 1000 x) (wg fot. Markhama i współaut. 2000).



Ryc. 8. Ważniejsze etapy tworzenia się barwników karotenoidowych.

1. geranylogeranylodifosforan; 2. fitoen; 3. likopen; 4. astaksantyna (barwnik pomarańczowy); 5. luteina (barwnik żółty).



Ryc. 9. Ważniejsze etapy tworzenia się betalain.

1. tyrozyna, 2. DOPA (dihydroksyfenyloalanina); 3. cyklo-DOPA; 4. kwas betalaminowy, 5. betanidyna (barwnik czerwony).

Antocyjanidyny i ich pochodne są rozpuszczalne w wodzie i gromadzą się w wakuoli. Ciekawe było stwierdzenie, że w wakuoli znajdują się kuliste ciała białkowe pozbawione błony, które gromadzą barwniki antocyjanowe. Zwykle na jedną wakuolę przypada jedno takie ciało (Ryc. 7). Nazwano je antocyjanoplastami (PECKET i SMALL 1980), a ostatnio wprowadza się nazwę AVI (ang. anthocyanic vacuolar inclusions) (MARKHAM i współaut. 2000). Zmiany następujące z wiekiem w kolorze róży odmiany „Rhapsody in Blue”, od czerwono-purpurowego do niebiesko-purpurowego, są spowodowane stopniowym, coraz większym upakowaniem antocyjanin w strukturach AVI (GONNET 2003). Ciekawe jest, że gatunki roślin, które mają w kwiatach jako barwniki antocyjaniny, nie mają barwników z grupy betalain: te dwie grupy wykluczają się wzajemnie; obie są rozpuszczalne w wodzie i gromadzą się w wakuolach.

Karotenoidy są pochodnymi pięciowęglowego związku difosforanu izopentenyłu, a więc należą do terpenoidów (Ryc. 8). Ze względu na długi, 40-węglowy łańcuch związki te są trudno rozpuszczalne w wo-

dzie i nie występują w wakuolach, ale w plastydach, m.in. w chloroplastach, gdzie pełnią ważną rolę w fotosyntezie. Droga ich syntezy wiedzie przez połączenie dwóch cząsteczek difosforanu geranylogeranylu, co prowadzi do wytworzenia się 40-węglowego fitoenu, a ten, poprzez szereg reakcji desaturacji (zamiana wiązań nasyconych na nienasycone), przekształca się w związek o czerwonej barwie – likopen. Potem następuje cyklizacja jednego lub obu końców łańcucha likopenu, co prowadzi do wytworzenia się karotenów. Karoteny są barwnikami występującymi w owocach i zlokalizowane są w plastydach. Utlenienie karotenów prowadzi do powstania żółtych barwników – ksantofili. Spośród nich, luteina jest barwnikiem aksamitki (*Tagetes*). Obecnie prowadzi się prace nad zmianą szlaku syntezy ksantofili, aby uzyskać w różnych roślinach ozdobnych piękniejsze barwy kwiatów. Prace z zastosowaniem metod inżynierii genetycznej są w przypadku roślin ozdobnych bezpieczniejsze, ponieważ rośliny te nie są pokarm dla człowieka i zwierząt domowych.

Betalainy (Ryc. 9) są barwnikami występującymi w soku wakuoli. Pochodzą od pospolitego we wszystkich organizmach aminokwasu tyrozyny; posiadają więc w swojej cząsteczce azot. Występują na przykład w kwiatach portulaki (*Portulaca grandiflora*). Jeśli chodzi o ich biosyntezę, pierwszą pochodną tyrozyny na drodze syntezy betalain jest dihydroksyfenyloalanina, czyli DOPA. Przez cyklizację bocznego łańcucha powstaje z niej cyklo-DOPA, a ta łączy się z kwasem betalaminowym (ang. betalamic acid), który również pochodzi od DOPA, dając czerwony barwnik betanidynę. Z kwasem betalaminowym mogą też łączyć się aminokwasy, np. seryna, leucyna, izoleucyna i fenyloalanina, walina lub ich pochodne, np. 3-metoksytyramina, tworząc barwniki różnego koloru, od żółtego do pomarańczowego (GROTEWOLD 2006).

Badania nad barwami kwiatów przynoszą czasem niespodziewane odkrycia z innych dziedzin biologii. Wszyscy znamy odkrycia Mendla dotyczące zasad dziedziczenia, które były wykonywane m.in. na białych i czerwonych kwiatach groszku.

Kilkanaście lat temu dokonano również na kwiatach ciekawego odkrycia: VAN DER KROL i współaut. (1990) szukali sposobów, jak uczynić kwiaty petunii bardziej purpurowymi. U tej rośliny, podobnie jak u innych, syntaza chalkonowa jest kluczowym enzy-

mem dla tworzenia się barwników antocyjaninowych, badacze spróbowali więc dodać roślinie gen kodujący ten enzym drogą bombardowania mikropociskami. Ku swojemu zdumieniu stwierdzili, że efekt był odwrotny od spodziewanego: kwiaty stały się białe lub mozaikowe, w białe i czerwone łaty. Wniosek ich był prosty i bardzo, jak się potem okazało, ważny: gen obcy zahamował działanie genu własnego rośliny. Nazwano to zjawisko wyciszaniem genu rodzimego przez gen obcy. Co ciekawe, geny rodzime rośliny wykazywały niezmienny poziom transkrypcji, ale mimo to ilość transkryptów była bardzo zmniejszona. Zjawisko „wyciszania” następowało więc później, na poziomie post-transkrypcyjnym. Nazwano je więc post-transkrypcyjnym wyciszeniem genu (ang. post-transcriptional gene silencing, PTGS) (WATERHOUSE i współaut. 1999). Ale to nie wszystko – okazało się, że zjawisko to wiąże się z mechanizmem odporności roślin na choroby wirusowe. DOUGHERTY i PARKS (1995) zaobserwowali, że wprowadzenie do rośliny wirusowego mRNA może wywołać odporność na ten wirus lub wirusy bardzo podobne. Mamy tu do czynienia ze zjawiskiem nazwanym po angielsku „RNA mediated virus resistance” (RMVR), czyli „uodpornianie na choroby wirusowe za pośrednictwem wirusowego mRNA”. Podobnie jak w opisanym przypadku barwników kwiatowych, transkrypcja nie ulegała zmianie, ale powstające transkrypty były niszczone. Reakcja wyciszania może rozprzestrzeniać się po roślinie przez plazmodesmy i przez floem. Wirus zwycięża, gdy się rozprzestrzenia w roślinie szybciej lub, gdy posiada mechanizmy zapobiegania reakcji wyciszania (JORGENSEN i współaut. 1998). Reakcja wyciszania genów powstała w drodze ewolucji prawdopodob-

nie jako obrona przed chorobami wirusowymi.

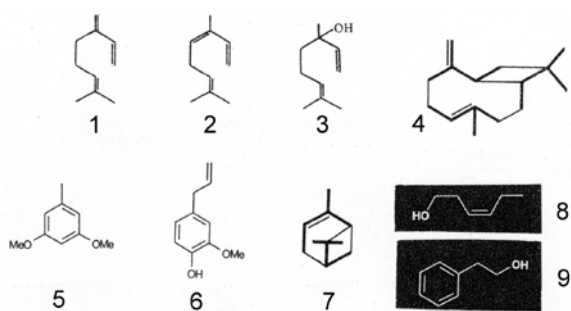
Zjawiska te są obecnie przedmiotem intensywnych badań (BAULCOMBE 2004, DUNOYER i współaut. 2004, ECKARDT 2004, YOO i współaut. 2004, MACDIARMID 2005). Okazało się, że w roślinach występuje cała gama małych jednostek RNA, nazwanych mikroRNA (miRNA), lub inny ich rodzaj, zwany małymi interferującymi (ang. small interfering) cząsteczkami RNA (siRNA). Oba ich rodzaje zawierają najczęściej 20–24 nukleotydów (JONES-RHOADES i współaut. 2006). Pierwsze z nich są tworzone przez specjalne geny, różne od genów kodujących białka, a drugie tworzą się z dsRNA (ang. double stranded RNA, czyli RNA o podwójnej nici). siRNA powstają z dsRNA pod działaniem rybonukleazy III zwanej u roślin DICER-LIKE (DCL). RNA o podwójnej nici powstaje niekiedy z mRNA, z transpozonów, z wirusów lub z heterochromatynowego DNA (BARTEL i BARTEL 2003). Te małe cząsteczki RNA, jak się teraz udowadnia, mogą być transportowane we floemie przy pomocy specjalnych białek (PSRP1), ułatwiających między innymi przejście RNA przez plazmodesmy. Małe cząsteczki RNA biorą udział w etykietowaniu do likwidacji np. wirusów. Stanowią także cząstki sygnałne biorące udział w regulacji procesów rozwojowych i w obronie rośliny przed abiotycznymi czynnikami stresowymi (SUNKAR i ZHU 2004). Chociaż miRNA i siRNA zostały odkryte w roślinach tak niedawno (około 2002 r.), wydaje się jednak, że należą do jednych z najstarszych i ważnych elementów komórkowej maszynery. Występują zarówno u roślin, jak i u zwierząt i np. 80 % genów dla miRNA, które znajdują się u człowieka, występuje też u ryb (patrz BARTEL i BARTEL 2003, ARTEAGA-VAZQUEZ i współaut. 2006).

ZWIĄZKI LOTNE ODPOWIEDZIALNE ZA ZAPACH KWIATÓW

Aromat jest ważnym czynnikiem przywabiania owadów. Nadzwyczajna wrażliwość owadów na zapachy jest znana od dawna. Kwiaty nawet niepozorne, ale intensywnie pachnące, z daleka przywabiają owady, np. kwiaty lipy.

Cechą istotną związków odpowiedzialnych za zapach kwiatów jest ich lotność, dlatego są to związki o małej cząsteczce (masa cząsteczkowa poniżej 300), posiadające prze-
ważnie niski punkt wrzenia i wysokie ciśnienie pary w temperaturze otoczenia (DU-

DAREVA i współaut. 2004, GANG 2005). Poza tymi cechami wspólnymi, związki zapachowe bardzo się różnią i należą do różnych grup związków chemicznych, np. do izoprenoidów/terpenoidów, do fenylopropanoidów, do węglowodorów o krótkim łańcuchu i innych. Posiadają także najrozmaitsze grupy funkcyjne, jak alkoholowe, aldehydowe, eterowe, aminowe, estrowe i inne. Wydzielają je zwykle nie tylko kwiaty, ale w mniejszych ilościach także różne inne części rośliny. Wytwarzają je nie tylko rośliny okrytozaląż-



Ryc. 10. Przykłady związków lotnych, składników aromatu kwiatów.

1. β -mircen; 2. β -ocymen; 3. linalool; 4. kariofilen; 5. dimetoksytoluen; 6. eugenol; 7. α -pinen; 8. cis-3-heksenylo-1-alkohol; 9. fenyloetanol.

kowe, ale i przedstawiciele innych, bardziej prymitywnych grup roślin, np. znamy dobrze piękne aromaty drzew iglastych (DUDAREVA i współaut. 2004, GANG 2005, KNUDSEN i współaut. 2006).

Obszerny przegląd związków zapachowych roślin okrytozalążkowych przedstawili ostatnio KNUDSEN i współaut. 2006. Praca ich jest tym wartościowsza, że brali pod uwagę tylko substancje występujące w atmosferze ponad kwiatem, a nie substancje wyekstrahowane ze zmacerowanej tkanki. Omawiają 1719 związków zapachowych z roślin przynależnych do 90 rodzin, opierając się na 270 publikacjach. Związkami najczęściej występującymi (u więcej niż połowy rodzin roślin) były: spośród monoterpenu – limonen, (E)- β -ocymen, mircen, linalool, poza tym występowały: kwas metylo 2-hydroksybenzoesowy, benzyloetanol i 2-fenyloetanol, pospolity był też seskwiterpen kariofilen i nieregularny terpen – 6-metylo-5-hepteno-3-on (Ryc. 10).

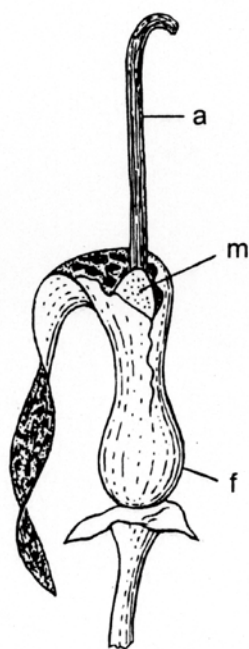
Zapachowe związki alifatyczne są biosyntetyzowane głównie z kwasów tłuszczowych, np. bardzo częste w aromatach aldehydy i alkohole C6 i C9 pochodzą z rozkładu kwasów linolenowego i linolowego, który katalizuje lipoksygenaza. Inne tworzą się przez skracanie łańcucha kwasów tłuszczowych dzięki β -oksydacji lub przez utlenianie podwójnych wiązań. Związki pochodne benzenu i fenylopropanoidy powstają dzięki początkowej deaminacji aminokwasu fenyloalaniny. Rozgałęzione związki C5 pochodzą od waliny, leucyny i izoleucyny, a terpeny – od izopentenu, związki zawierające azot i siarkę powstają w wyniku metabolizmu aminokwasów, np. indol pochodzi

od prekursora tryptofanu – fosforanu indolo-3-glicerolu.

Związki lotne wydzielane przez rośliny służą nie tylko do przywabiania owadów zapylających, ale często mają też inne ważne funkcje w roślinie. Na przykład, specjalne związki lotne wydzielane są przez rośliny uszkodzone przez owady roślinożerne. Związki te przyciągają owady drapieżne lub owady pasożytujące na tych szkodnikach (PARÉ i TUMLINSON 1999). Jest to „wołanie” rośliny skierowane do owadów drapieżnych o ratunek. Zapachy roślin uszkodzonych są często bardzo silne i prawie każdy z nas je zna. Mieszkając kiedyś na przedmieściach niewielkiego miasta otoczonego łąkami. W czasie sianokosów całe miasto pełne było zapachu skoszonej trawy – to był właśnie ten zapach „alarmowy” roślin. Ostatnio prowadzone są nawet prace o aspekcie praktycznym nad substancjami przyciągającymi owady pasożytne. Badania te prowadzi się w nadziei, że wyselekcjonowane rośliny produkujące więcej takich substancji będą odporniejsze (DEGAN i współaut. 2004).

Wiele substancji zapachowych, zwłaszcza te, które występują w innych częściach roślin niż kwiaty, ma także inną funkcję niż przywabianie owadów: są to silne substancje bakteriobójcze, pierwotniakobójcze i grzybobójcze. Rosjanie nadali im niegdyś nazwę fitoncydy (TOKIN 1960), choć nazwa ta wychodzi z użycia. Przykładem są substancje zapachowe cebuli i czosnku oraz liści czerechy. Rzeczywiście, substancje te działają „piorunująco” na pierwotniaki, np. orzęski. Można to świetnie obserwować pod mikroskopem. Dezintegracja *Paramecium* następuje w ciągu kilku sekund lub minut, gdy położymy w pobliżu kropli z pierwotniakami zmiażdżony czosnek lub cebulę (świetne ćwiczenie dla uczniów liceum lub studentów).

Istnieje hipoteza, że ewolucja przebiegała w ten sposób, iż początkowo związki, które spotykamy w aromacie kwiatów, jak eugenol, miały głównie funkcję ochronną i kwiaty, jako bardzo ważne i najdelikatniejsze części rośliny, wydelały eugenolu lub innych substancji ochronnych najwięcej, a dopiero stopniowo owady „przystosowały” się do tego, że pyłku czy nektaru trzeba szukać tam, gdzie występuje zapach eugenolu lub innych substancji o podobnym działaniu i silnym aromacie (GANG 2005). Mało wiemy o tych aspektach ewolucji roślin. Możliwe, że i człowiek odczuwa te zapachy jako przy-



Ryc. 11 Kwiat lilii „wudu” (*Sauromatum guttatum*).

a – wyrostek (maczużka); m – kwiaty męskie; f – komora utworzona przez pochwę, w niej mieszczą się kwiaty żeńskie.

jemne, gdyż sprzyjają jego zdrowiu np. zapach lasu iglastego, w którym jest mnóstwo fitoncydów, a w związku z tym bardzo mało szkodliwych mikroorganizmów. Zjawiska współzależności między kwiatami a zwierzętami szeroko omawiają SZAFER i WOJTUSIAKOWA (1969).

Ciekawy, z punktu widzenia fizjologii roślin, jest „kwiat” lilii „wudu” (*Sauromatum guttatum*) z rodziny obrazkowatych (Araceae) (Ryc. 11) (RASKIN 1992). Kwiat ten ma woń padliny, odrażającą dla człowieka, ale za to bardzo atrakcyjną dla muchówek. Gdy okrywa kwiatostanu przybiera jaskrawe kolory, ponad nią „wystrzela” płonny wyrostek (maczużka), który służy dla przywabiania owadów. Na wejściu do komory, którą stwarza okrywa, znajdują się kwiaty męskie. W dniu poprzedzającym otwarcie się okrywy i pojawienia wyrostka w kwiatostanie męskim produkowany jest w stosunkowo pokaźnych ilościach hormon pobudzający wytwarzanie ciepła w wyrostku czyli „kalorygen”, który udało się określić pod względem chemicznym jako kwas salicylowy. Hormon ten jest transportowany do wyrostka i powoduje w nim gwał-

towne przyspieszenie metabolizmu tak, że jego temperatura wzrasta i może przewyższyć temperaturę otoczenia nawet o 20°C. To ułatwia ulatnianie się substancji takich jak kadaweryna, indol, skatol, aminy i inne o zapachu padliny. Przywabione muchówki wciskają się do komory uformowanej przez okrywę, zbierając po drodze pyłek, ale nie mogą się z komory wydobyć. W tym czasie także w komorze podwyższa się temperatura, owady stają się bardzo ruchliwe i zapylają kwiaty żeńskie znajdujące się w dnie komory. Wkrótce potem okrywa więdnie i uwalnia owady, które obciążone pyłkiem udają się na inne lilie „wudu”. W Polsce, do tego typu kwiatów pułapkowych należą obrazki plamiste (*Arum maculatum*) występujące w południowo-wschodnich województwach. Obrazki plamiste także wydzielają ciepło i posiadają maczużkę wydzielającą nieprzyjemny zapach moczu (SZAFER i WOJTUSIAKOWA 1969).

Ze zjawisk występujących u lilii „wudu” i u innych obrazkowatych fizjologowie wyciągnęli następujący ważny wniosek: nie wszystkie hormony roślinne można nazywać wzrostowymi. Kwas salicylowy pobudza metabolizm, ale nie wpływa na wzrost (poza tym kwas salicylowy odgrywa ważną rolę w zjawiskach odporności – patrz JANKIEWICZ 2003). Ciekawe jest także, że kwas salicylowy pobudza u lilii „wudu” alternatywny szlak oddychania, niewrażliwy na cyjanki. Na tym szlaku metabolicznym tworzy się bardzo mało ATP, a dużo ciepła.

GANG (2005), w związku z substancjami zapachowymi, porusza w swojej pracy jeszcze jedno zagadnienie z dziedziny chemii ogólnej. Do niedawna związki takie określano jako „produkty metabolizmu wtórnego”, a do „metabolizmu podstawowego” zaliczano te, które biorą udział w syntezie białek, w fotosyntezie, w utylizacji cukrów w procesie oddychania, itd. Gang mówi: „...roślina zapylana przez pszczoły (np. lipa – przypisek LSJ) rzeczywiście może żyć bez przywabiania pszczół, ale nie będzie się mogła rozmnażać generatywnie...”. Substancje zapachowe nie są więc dla tej rośliny drugorzędnymi. Termin „metabolity wtórne” winien być zatem według Ganga zastąpiony przez termin „metabolity wyspecjalizowane”, albo „specjalne” (ang. „specialized”). Nie ważne jest, że niektóre z nich występują tylko w pewnych, wąskich grupach roślin.

Badania nad właściwościami kwiatów, coraz częściej z zastosowaniem metod bio-

logii molekularnej, rozwijają się dynamicznie na świecie (DAUNAY i współaut. 2007). Należy sądzić, że i w Polsce badania podstawowe nad kwiatami i kwitnieniem będą się rozwijać, tym bardziej, że sprzedaż kwiatów bardzo wzrosła i w skali światowej jej wartość wynosi obecnie około 70 mld dolarów (CHANDLER 2003). Impulsem do badań może

być również to, że po około 70 latach wykryto wreszcie czynnik (*FTmRNA*) uznany za postulowany przez Chailakhiana w latach 30. florigen (ZEEVAART 2006). Czynnik ten ma również istotną rolę w zjawisku młodocianości roślin drzewiastych (HSU i współaut. 2006). Odkrycia te otwierają nowe drogi do badań.

SECRETS OF THE BEAUTY OF FLOWERS AND SOME PROBLEMS EMERGING DURING THEIR INVESTIGATION

Summary

According to the widely accepted hypothesis the parts of a flower originate from leaves. A comparison of the anatomical structure of a leaf with that of a petal and sepal was done for *Physalis ixocarpa* Brot.. The most important adaptation in petals to attract the pollinating insects was found in the structure of epidermis which has papillate cells. Due to such structure the light falling on the petal is highly dispersed after passing through the colored cell interior. This makes the impression of a "deep" color like in the case of velvet. The anatomic structure of sepals in *Physalis ixocarpa* has its peculiarity – the stomata "on the hills". Pigments of the flowers fall into three groups: carotenoids which accumulate in plastids, and anthocyanins and betalains which are dissolved in vacuolar sap. Anthocyanins are frequently accumulated in special bodies anthocyanoplasts (called also AVI). When investigating the color of flowers the

phenomenon of "post transcriptional gene silencing" was discovered. This led subsequently to the discovery of "RNA mediated virus resistance" and recently to the discovery of the signalling role of microRNAs (miRNAs) and small interfering RNAs (siRNAs). The compounds responsible for the flower's scent all have small molecular weight and a low boiling point, they belong to various chemical groups. Their main role is attracting pollinating insects but besides, many of them show strong antibacterial and antiprotozoan properties. Flowers of some Araceae produce the plant hormone – salicylic acid which causes the production of heat in the flower and facilitates the emanation of scent. The compounds such as the components of aroma can not be named "secondary" metabolites but "specialized" compounds, since they are also very important for a plant: without them the plant can not reproduce in a generative way.

LITERATURA

- ARTEAGA-VÁZQUEZ M., CABALLERO-PÉREZ J., VIELLE-CALZADA J.-P., 2006. *A family of microRNAs present in plants and animals*. Plant Cell 18, 3355–3369.
- BARTEL B., BARTEL D. P., 2003. *MicroRNAs: at the root of plant development?* Plant Physiol. 132, 709–717.
- BAULCOMBE D. C., 2004. *RNA silencing in plants*. Nature 431, 356–63.
- CHANDLER S., 2003. *Commercialization of genetically modified ornamental plants*. J. Plant Biotechnol. 5, 69–77.
- DAUNAY M.-C., BOCCON-GIBOD J., CADIC A., MAZIER M., 2007. *Biotechnology and horticulture*. Chronica Horticulturae 47, 6–16.
- DEGAN T., DILLMANN C., MARION-POLL F., TURLINGS T. C. J., 2004. *High genetic variability of herbivore-induced volatile emission within a broad range of maize inbred lines*. Plant Physiology 135, 1928–1938.
- DOUGHERTY W. G., PARKS T. D., 1995. *Transgens and gen suppression: telling us something new?* Curr. Opin. Cell. Biol. 7, 399–405.
- DUDAREVA N., PICHERSKY E., GERSHENZON J., 2004. *Biochemistry of plant volatiles*. Plant Physiol. 135, 1893–1902.
- DUNOYER P., LECELLIER C. H., PARIZOTTO E. A., HIMBER C., VOINET O., 2004. *Probing the microRNA and small interfering RNA pathways with virus-encoded suppressors of RNA silencing*. Plant Cell 16, 1235–50.
- DYKI B., JANKIEWICZ L. S., STANIASZEK M., 1997. *Anatomy and surface micromorphology of tomatillo fruit (Physalis ixocarpa Brot.)*. Acta Soc. Bot. Polon. 66, 21–27.
- DYKI B., JANKIEWICZ L. S., STANIASZEK B., 1998. *Anatomical structure and surface micromorphology of tomatillo leaf and flower (Physalis ixocarpa Brot., Solanaceae)*. Acta Soc. Bot. Pol. 67, 181–191.
- ECKARDT N. A., 2004. *Small RNA on the move*. Plant Cell 16, 1951–1954.
- ESAU K., 1973. *Anatomia roślin*. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, Warszawa.
- EXNER F., EXNER S., 1910. *Die physikalischen Grundlagen der Blütenfärbungen*. Sitzungsberichte Der Akademie Der Wissenschaften In Wien. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung I, 119, 191–245.
- GANG D. R., 2005. *Evolution of flavors and scents*. Annu. Rev. Plant Biol. 56, 301–326.
- GANG D. R., WANG J., DUDAREVA N., NAM K. H., SIMON J. E., LEVINSON E., PICHERSKY E., 2001. *An investigation on the storage and biosynthesis of phenylpropenes in sweet basil*. Plant Physiol. 125, 539–555.
- GERSHENZON J., MAFFEI M., CROTEAU R., 1989. *Biochemical and histochemical localization of monoterpene biosynthesis in the glandular trichomes of spearmint (Mentha spicata)*. Plant Physiol. 89, 1351–1357.
- GONNET J. F., 2003. *Origin of the color of cv. Rhapsody in blue rose and other so called "blue" roses*. J. Agric. Food Chem. 51, 4990–4994.
- GROTEWOLD E., 2006. *The genetics and biochemistry of floral pigments*. Ann. Rev. Plant Biol. 57, 761–80.

- HSU C.-Y., LIU Y., LUTHE D. S., YUCEER C., 2006. *Poplar FT2 shortens the juvenile phase and promotes seasonal flowering*. Plant Cell 18, 1846–1861.
- JANKIEWICZ L. S. (red.), 2003. *Reguladores del crecimiento, desarrollo y resistencia en plantas. vol. 1. Propiedades y acción*. Universidad Autónoma Chapingo, México, Ediciones Mundi-Prensa, Madrid.
- JANKIEWICZ L. S., BORKOWSKI J., 1990. *The development of tomatillo (Physalis ixocarpa Brot.) in Polish conditions II. Flowering and fruiting*. Acta Agrobot. 43, 11–23.
- JONES-RHOADES M. W., BARTEL D. P., BARTEL B., 2006. *MicroRNAs and their regulatory roles in plants*. Annu. Rev. Plant Biol. 57, 19–53.
- JORGENSEN R. A., ATKINSON R. G., FOSTER R. L. S., LUCAS W. J., 1998. *An RNA-based information superhighway in plants*. Science 279, 1486–87.
- KAY Q. O. N., DAOUD H. S., STIRTON C. H., 1981. *Pigment distribution, light reflection and cell structure in petals*. Botan. Journ. Linnean Soc. 83, 57–84.
- KNUDSEN J. T., ERIKSSON R., GERSHENZON J., STÅHL B., 2006. *Diversity and distribution of floral scent*. Bot. Rev. 72, 1–120.
- LANDRY L. G., CHAPPLE C. C. S., LAST R. L., 1995. *Arabidopsis mutants lacking phenolic sunscreens exhibit enhanced ultraviolet-B injury and oxidative damage*. Plant Physiol. 109, 1159–1166.
- MACDIARMID R., 2005. *RNA silencing in productive virus infections*. Annu. Rev. Phytopath. 43, 523–544.
- MARKHAM K. R., GOULD K. S., WINEFIELD C. S., MITCHELL K. A., BLOOR S. J., BOASE M. R., 2000. *Anthocyanic vacuolar inclusions – their nature and significance in flower colouration*. Phytochemistry 55, 327–36.
- MARTIN C., BHATT K., BAUMANN K., JIN H., ZACHGO S. i współaut., 2002. *The mechanism of cell fate determination in petals*. Philos. Trans. Roy. Soc. London Ser. B. Biol. Sci. 357, 809–813.
- NODA K.-I., GLOVER B. J., LINSTEAD P., MARTIN C., 1994. *Flower colour intensity depends on specialized cell shape controlled by a Myb-related transcription factor*. Nature 369, 661–664.
- PARÉ P. W., TUMLINSON J. H., 1999. *Plant volatiles as a defense against insect herbivores*. Plant Physiol. 121, 325–331.
- PECKET C. R., SMALL C. J., 1980. *Occurrence, location and development of anthocyanoplasts*. Phytochemistry 19, 2571–76.
- RASKIN I., 1992. *Role of salicylic acid in plants*. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 43, 439–463.
- STRZAŁKA K., 2002. *Przemiana związków organicznych i energii u roślin*. [W:] Fizjologia roślin. KOPCEWICZ J., LEWAK S. (red.). Wydawnictwo Naukowe PWN, 330–386.
- SUNKAR R., ZHU J.-K., 2004. *Novel and stress-regulated microRNAs and other small RNAs from Arabidopsis*. Plant Cell 16, 2001–2019.
- SZAFER W., WOJTUSIAKOWA H., 1969. *Kwiaty i zwierzęta. Zarys ekologii kwiatów*. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- SZWEJKOWSKA A., SZWEJKOWSKI J., 1997. *Botanika*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- TOKIN B. P., 1960. *Gubiteli mikrobov – fitoncydy*. Sovetskaja Rossija. Moskva.
- VAN DER KROL A. R., MUR L. A., BELD M., MOL J. N., STUITJE A. R., 1990. *Flavonoid gens in petunia: addition of a limited number of gene copies may lead to suppression of gene expression*. Plant Cell 2, 291–299.
- WATERHOUSE P. M., SMITH N. A., WANG M.-B., 1999. *Virus resistance and gene silencing: killing the messenger*. Trends Plant Sci. 4, 452–457.
- YOO B. C., KRAGLER F., VARKONYI-GASIC E., HAYWOOD V., ARCHER-EVANS S., 2004. *A systemic small RNA signalling system in plants*. Plant Cell 16, 1979–2000.
- ZEEVAART J. A. D., 2006. *Florigen coming of age after 70 years*. Plant Cell 18, 1783–1789.