

AGNIESZKA GNIAZDOWSKA

Katedra Fizjologii Roślin,
Wydział Rolnictwa i Biologii,
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego,
Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
e-mail: gniazdowska@gmail.com

CZY ODDZIAŁYWANIA ALLELOPATYCZNE TO „NOWA BRON” ROŚLIN INWAZYJNYCH? KONTROWERSJE WOKÓŁ BADAŃ DOTYCZĄCYCH DECYDUJĄCEJ ROLI KATECHINY W INWAZJI *CENTAUREA MACULOSA*

Zasiedlanie nowych terytoriów przez rośliny należące do gatunków inwazyjny jest zjawiskiem przybierającym na sile w ostatnim stuleciu. Próby wytłumaczenia tego procesu podejmowane są przez ekologów i współpracujących z nimi fizjologów oraz biochemików roślin. Do najczęściej przytaczanych hipotez tłumaczących ekspansywność gatunków inwazyjnych należą: hipoteza pustej niszy, raptownych zmian genetycznych w populacji inwazyjnej w odpowiedzi na presję selekcyjną w nowym środowisku czy też adaptacja do zmian o pochodzeniu antropogenicznym (MACK i współaut. 2000, SAKAI i współaut. 2001), a także hipoteza naturalnych wrogów wysunięta przez Darwina w 1859 r. (za HIERRO i CALLAWAY 2003). W ciągu ostatnich kilku lat wzrosło bardzo zainteresowanie oddziaływaniami allelopatycznymi i ich ewentualną rolą w konkurencji pomiędzy gatunkami. W 2005 r. w czasopiśmie KOSMOS ukazał się artykuł przeglądowy dotyczący tego zagadnienia (GNIAZDOWSKA 2005). Praca ta opierała się głównie na doniesieniach pochodzących z jednej pracowni amerykańskiej, w której badano oddziaływania chabry plamistego (*Centaurea maculosa*) z rodzimymi gatunkami traw zasiedlającymi prerię Ameryki Północnej. *C. maculosa* produkuje i wydziela do środowiska mieszaninę enancjomerów (±)-katechiny. (+)-Katechina wykazuje działanie bakteriobójcze, natomiast (–)-katechina uważana jest za substancję allelopa-

tyczną (BAIS i współaut. 2002). Donoszono o negatywnym wpływie katechiny (podawanej w stężeniu 100 $\mu\text{l ml}^{-1}$) na wzrost korzeni rzodkiewnika (*Arabidopsis thaliana*) (BAIS i współaut. 2003). Podawano także, że wydzielanie katechiny przez *C. maculosa* może wynosić od 83,2 $\mu\text{g ml}^{-1}$ (w przypadku rośliny nie infekowanej grzybem) do nawet 185 $\mu\text{g ml}^{-1}$ (w przypadku rośliny infekowanej grzybem), a stężenie tego związku w glebie porośniętej *C. maculosa* wynosi 291–389,8 $\mu\text{g ml}^{-1}$ (BAIS i współaut. 2002). Oznaczono ponadto, dwukrotnie wyższe stężenie katechiny w glebie porośniętej przez *C. maculosa* w Ameryce Północnej w porównaniu z glebą zasiedlaną przez tę roślinę na terenie Europy (BAIS i współaut. 2003). Na podstawie tych danych wysunięto hipotezę AARS (ang. allelopathic advantage against resident species) mówiącą o tym, że sukces obcych gatunków roślin inwazyjnych nad gatunkami rodzimymi jest związany z posiadaniem przez nie „nowej broni” – zdolności do syntezy i wydzielania związków biochemicznych, na które wrażliwe są rośliny populacji podlegających inwazji (CALLAWAY i RIDENOUR 2004).

W 2005 i 2006 r. pojawiły się jednak doniesienia podważające istotną rolę katechiny jako substancji chemicznej odpowiedzialnej za zwycięską inwazję *C. maculosa* na amerykańskiej prerii (BLAIR i współaut. 2005, 2006). BLAIR i współaut. (2005) podjęli badania zmierzające do weryfikacji hipotezy

„nowej broni” postawionej przez Callaway’a i Ridenour’a. Oznaczyli wydzielanie katechiny przez pojedyncze rośliny (analizowano 50 roślin) w sterylnej płynnej pożywce oraz stężenie katechiny w glebie na której rosła *C. maculosa*. Wyniki tych doświadczeń wskazują na znacznie niższą niż poprzednio donoszono (BAIS i współaut. 2002, WEIR i współaut. 2003) produkcję katechiny przez rośliny *C. maculosa*. Wynosiła ona średnio $0,29 \mu\text{g ml}^{-1}$ i wahała się w populacji badanych osobników od 0 do $2,44 \mu\text{g ml}^{-1}$, przy czym około 25% siewek w ogóle nie wydzielalo katechiny bądź proces ten był na bardzo niskim poziomie (poniżej możliwości detekcji). Dodatkowo, BLAIR i współaut. (2005) podkreślili fakt, że katechina jest związkiem niestabilnym w wodzie lub roztworze wodnym o $\text{pH} > 5,5$. Okres półtrwania katechiny w niebuforowanej wodzie wynosi około 5 godz., co potwierdza wcześniejsze doniesienia HO i współaut. (1995) i ZHU i współaut. (2002). Zaobserwowano ponadto, że zarówno pH , jak i rodzaj gleby bardzo znacznie wpływają na ekstrakcję katechiny z roztworu glebowego. Jest ona wyższa w przypadku gleb piaszczystych i kwaśnych (BLAIR i współaut. 2005).

Zbadano również fitotoksyczność katechiny. Testy kiełkowania nasion *C. idahoensis* w roztworze wodnym katechiny o stężeniu od $0\text{--}100 \mu\text{g ml}^{-1}$ w $\text{pH} 7\text{--}8$ nie wykazały znaczącego wpływu katechiny na ten proces (BLAIR i współaut. 2005). Autorzy sugerują, że w takich warunkach dochodzi prawdopodobnie do degradacji katechiny. Dopiero obniżenie pH roztworu spowodowało, że katechina w stężeniach powyżej $400 \mu\text{g ml}^{-1}$ hamowała rozwój młodych siewek *C. idahoensis*, nie obserwowano jednak zamierania komórek (BLAIR i współaut. 2005), mimo że reakcję taką opisano wcześniej w przypadku komórek korzeni rzodkiewnika (BAIS i współaut. 2003).

Wyniki badań prezentowanych przez BLAIR i współaut. (2005) wskazują na bardzo niską zawartość lub nawet brak katechiny w pożywce, na której prowadzona była kultura *C. maculosa*. Z drugiej strony, krótki okres półtrwania i nietrwałość katechiny w roztworze wodnym może sprawiać, że nawet przy wysokiej produkcji tego związku przez rośliny, oznaczany poziom jest stosunkowo niski. Należy też zwrócić uwagę, że niestabilność katechiny w roztworze wodnym o $\text{pH} 7$ w temperaturze pokojowej stwarza poważne problemy w badaniach allelopacyjnego oddziaływania tego związku na or-

ganizmy roślinne. Podsumowując, w pracy BLAIR i współaut. (2005) wykazano, że metody stosowane poprzednio w badaniach nad wpływem katechiny (BAIS i współaut. 2002, 2003) są nieodpowiednie, poziom katechiny produkowanej przez rośliny *C. maculosa* wielokrotnie niższy, a rośliny *C. idahoensis* uznane za wrażliwe okazały się odporne na katechinę. Ponadto, nie udało się wykazać obecności katechiny w glebie pochodzącej z obszarów zasiedlanych przez *C. maculosa* w Montanie (USA). Gleba ta była pobierana wczesną jesienią, kiedy prawdopodobnie wydzielanie katechiny jest najniższe (BLAIR i współaut. 2006). Autorzy przyznają, że być może katechina wykazuje toksyczność w warunkach laboratoryjnych, gdy jest stosowana w wysokich, нефизjologicznych stężeniach, natomiast nie odgrywa prawdopodobnie roli w mechanizmie inwazji. Wydaje się, że deszcze nie pozwalają na gromadzenie się jej w wystarczająco wysokim stężeniu w glebie, takim jakie jest niezbędne do wywołania negatywnego efektu (BLAIR i współaut. 2006).

W odpowiedzi na te zarzuty pod koniec 2007 r. w czasopiśmie Journal of Chemical Ecology ukazała się praca (PERRY i współaut. 2007), prezentująca wyniki oznaczeń stężenia katechiny w glebie porośniętej przez *C. maculosa*. Analizowane próby gleby pobierano od końca czerwca do września 2006 r. oraz od kwietnia do czerwca 2007 r. Obecność katechiny zanotowano tylko w próbkach gleby pobieranych w połowie maja 2007 r. Oznaczone średnie stężenie katechiny wynosiło $0,65 \text{ mg g}^{-1}$ i było znacznie niższe niż podawano w poprzednich pracach: 2,2 (BAIS i współaut. 2003), 1,6 (PERRY i współaut. 2005), $0,7 \text{ mg g}^{-1}$ (WEIR i współaut. 2006), ale też wielokrotnie wyższe niż $0,001 \text{ mg g}^{-1}$ oznaczone przez BLAIR i współaut. (2006).

Brak katechiny w glebie zasiedlanej przez *C. maculosa* (BLAIR i współaut. 2005, 2006) lub jedynie sporadyczne pojawianie się tego związku, co w końcu przyznali PERRY i współaut. (2007), stawia pod znakiem zapytania jego rolę jako inhibitora wzrostu i rozwoju sąsiadujących z *C. maculosa* roślin. Dodatkowo, nie określono jednoznacznie jakie stężenie katechiny działa hamująco na wzrost i rozwój innych roślin. PERRY i współaut. (2007) podają, że efekt hamujący obserwuje się od stężenia $0,0016 \text{ mg g}^{-1}$ do $0,27 \text{ mg g}^{-1}$, podczas gdy BLAIR i współaut. (2005) obserwowali nieznaczne zahamowanie wzrostu *C. idahoensis* przy stężeniu katechiny 1 mg ml^{-1} , przy czym nie wywoływało ono

efektu letalnego. W rezultacie PERRY i współpracownicy (2007) przyznali, że z uwagi na jedynie okresowe występowanie katechiny w glebie, raczej nie można przypisywać temu związkowi kluczowej roli w ekologii *C. maculosa*.

Nadal więc mechanizmy zwycięskiej inwazji niektórych roślin pozostają nieznane, a atrakcyjna hipoteza allelopatii – jako nowej broni gatunków inwazyjnych wymaga dostarczenia nowych dowodów.

ARE ALLELOPATHIC INTERACTION A „NOVEL WEAPON” OF ALIEN INVASIVE PLANT SPECIES ? CONTROVERSIAL REPORTS ON THE ROLE OF CATECHIN IN *CENTAUREA MACULOSA* INVASION

Summary

Catechin, a putative allelochemical of *Centaurea maculosa*, has been proposed to mediate invasion of this species in the prairie of USA. It was earlier reported that catechin was present in high concentration in the soil, and may be lethal to neighboring plants. More detailed experiments carried out on soil samples taken from long-term knapweed infest-

ed sites in USA shaded doubt on the importance of this chemical in *C. maculosa* invasion success. The paper presents a comparison of the results obtained by the two opposite research groups investigating the hypothesis concerning possible involvement of catechin as a “novel weapon” in “allelopathic advantage against resident species”.

LITERATURA

- BAIS H. P., WALKER T. S., STERMITZ F. R., HUFBAUER R. A., VIVIANCO J. M., 2002. *Enantiomeric-dependent phytotoxic and antimicrobial activity of (±)-catechin. A rhizosecreted racemic mixture from spotted knapweed*. Plant Physiol. 128, 1173–1179.
- BAIS H. P., VEPECHEDU R., GILROY S., CALLAWAY R. M., VIVIANCO J. M., 2003. *Allelopathy and exotic plant invasion: From molecules and genes to species interactions*. Science 301, 1377–1380.
- BLAIR A. C., NISSAN S. J., BRUNK G. R., HUFBAUER R. A., 2006. *A lack of evidence for an ecological role of the putative allelochemical (±)-catechin in spotted knapweed invasion success*. J. Chem. Ecol. 32, 2327–2331.
- BLAIR A. C., HANSON B. D., BRUNK G. R., MARRS R. A., WESTRA P., NISSAN S. J., HUFBAUER R. A., 2005. *New techniques and findings in the study of candidate allelochemical implicated in invasion success*. Ecology Lett. 8, 1039–1047.
- CALLAWAY R. M., RIDENOUR W. M., 2004. *Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability*. Front Ecol. Environ. 2, 436–443.
- GNIAZDOWSKA A., 2005. *Oddziaływania allelopatyczne – „nowa broń” roślin inwazyjnych*. Kosmos 54, 221–226.
- HIERRO J. L., CALLAWAY R. M., 2003. *Allelopathy and exotic plant invasion*. Plant Soil 256, 29–39.
- HO Y., LEE Y. L., HSU K. Y., 1995. *Determination of (+)-catechin in plasma by high performance liquid chromatography using fluorescence detection*. J. Chromatogr. B 665, 383–389.
- MACK R. N., SIMBERLOFF D., LONGSDALE W. M., EVANS H., CLOUT M., BAZZAZ F. A., 2000. *Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control*. Ecol. Soc. Am., Ecology 5, Spring, 1–22, www.esa.org/science/issues/FileEnglish/issue5.pdf.
- PERRY L. G., THELEN G. C., RIDENOUR W. M., CALLAWAY R. M., PASCHKE M. W., VIVIANCO J. M., 2007. *Concentrations of the allelochemical (±)-catechin in Centaurea maculosa soils*. J. Chem. Ecol. 33, 2337–2344.
- SAKAI A. K., ALLENDORF F. W., HOLT J. S., LODGE D. M., MOLOFSKY J., WITH K. A., BAUGHMAN S., CABIN R. J., COHEN J. E., ELLSTRAND N. C., MCCAULEY D. E., O'NEIL P., PARKER I. M., THOMPSON J. N., WELLER S. G., 2001. *The population biology of invasive species*. Annu. Rev. Ecol. Syst. 32, 305–332.
- WEIR T. L., BAIS H. P., STULL V. J., CALLAWAY R. M., THELEN G. C., RIDENOUR W. M., BHAMIDI S., STERMITZ F. R., VIVIANCO J. M., 2006. *Oxalate contributes to the resistance of Gaillardia grandiflora and Lupinus sericeus to a phytotoxin produced by Centaurea maculosa*. Planta 223, 785–795.
- WEIR T. L., BAIS H. P., VIVIANCO J. M., 2003. *Intraspecific and interspecific interactions mediated by a phytotoxin, (–)-catechin, secreted by the roots of Centaurea maculosa (spotted knapweed)*. J. Chem. Ecol. 29, 2397–2412.
- ZHU Q. Y., HOLT R. R., LAZARUS S. A., ENSUNSA J. L., HAMMERSTONE J. F., SCHMITZ H. H., KEEN C. L., 2002. *Stability of the flavan-3-ols epicatechin and catechin and related dimeric procyanidins derived from cocoa*. J. Agric. Food Chem. 50, 1700–1705.