

ANNA SZAKIEL

*Zakład Biochemii Roślin, Instytut Biochemii
Wydział Biologii Uniwersytet Warszawski
Miecznikowa 1, 02-096 Warszawa
E-mail: szakal@biol.uw.edu.pl*

ROŚLINNE SUBSTANCJE LOTNE – BUDOWA, BIOSYNTETA I ROLA W ODDZIAŁYWANIACH ŚRODOWISKOWYCH

WSTĘP

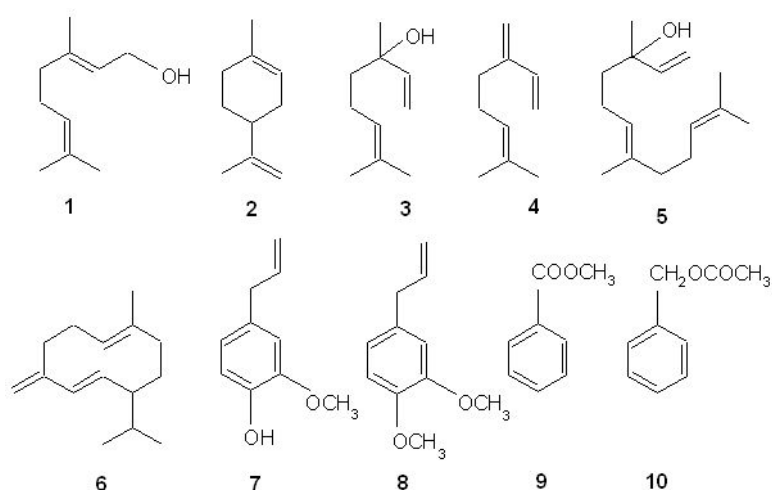
Adaptując się do ciągłych zmian w środowisku, broniąc się lub szukając sprzymierzeńców, pozbawione możliwości ruchu rośliny stały się „mistrzami syntezy chemicznej”, a wytwarzane przez nie różnorodne lotne substancje organiczne (ang. volatile organic compounds, VOCs) stanowią specyficzną, ale efektywną formę wymiany informacji. Biosynteza substancji lotnych w roślinach zachodzi praktycznie we wszystkich organach: kwiatach, owocach, liściach, łodygach, a na-

wet korzeniach i kłączach. Substancje lotne wydzielane przez kwiaty i owoce służą jako atraktanty dla zwierząt zapylających i roznoszących nasiona, zaś wydzielane z części wegetatywnych spełniają najczęściej funkcje obronne. W niniejszym artykule przedstawiono kilka najbardziej typowych relacji środowiskowych z udziałem roślin, w których największą rolę odgrywają lotne substancje organiczne.

RELACJE Z OWADAMI ZAPYLAJĄCYMI

Sukces rozrodczy roślin niewiatropylnych, czyli przeważającej większości okrytonasiennych, zależy od efektywnych strategii wabienia zwierząt zapylających. Choć tę rolę mogą czasami odgrywać ptaki, nietoperze, małe torbacze czy gryzonie, to jednak większość roślin kwiatowych jest przystosowana do roznoszenia pyłku przez owady. Owady reagują na sygnały wizualne, ale są także mistrzami percepcji substancji lotnych, którymi posługują się w swoim życiu płciowym i społecznym, znakowaniu szlaków, tworzeniu skupisk, składaniu jaj. Obok wspaniałych kształtów i kolorów, kwiaty roślin owadopylnych zostały zatem wyposażone w jeszcze jeden nęcący atrybut, zapach. Aromaty kwiatowe to jedne z najbardziej złożonych

mieszanin związków chemicznych występujących w naturze. Najprostsze składają się z co najmniej kilkunastu, a najczęściej kilkadziesięciu składników, a są i takie, które zawierają trzysta różnych substancji. Większość związków chemicznych tworzących zapachy kwiatowe to lipofilowe substancje lotne o stosunkowo niewielkich masach cząsteczkowych (średnio 100–250 daltonów), należące do kilku głównych grup, między innymi terpenoidów, fenylopropanoidów i pochodnych kwasów tłuszczowych (DUDAREVA i PICHESKY 2000, VAINSTEIN i współaut. 2001, DAS i współaut. 2013). Dotychczas zidentyfikowano i poznano strukturę chemiczną ponad 1700 substancji lotnych wydzielanych przez kwiaty roślin okrytonasiennych (MUH-



Ryc. 1. Niektóre substancje lotne wydzielane przez kwiaty roślin okrytonasiennych.

1, geraniol; 2, limonen; 3, linalool; 4, myrcen; 5, nerolidol; 6, germakren D; 7, eugenol; 8, metyleugenol; 9, benzoesan metylu; 10, octan benzylu.

LEMANN i współaut. 2014). Lotne terpenoidy to zazwyczaj mono- i seskwiterpenoidy (czyli związki zbudowane z dziesięcio- i piętnastowęglowych szkieletów), syntetyzowane z pięciowęglowych prekursorów powstających na dwóch alternatywnych szlakach: występującym w cytozolu szlaku kwasu miewalonowego (MVA) lub występującym w plastydach szlaku fosforanu metyloerytrytolu (MEP). Wydaje się, że w biosyntezie monoterpenoidów dominuje szlak MEP, zaś w biosyntezie seskwiterpenów szlak MVA, jednakże wiele współczesnych badań wskazuje na możliwość współpracy obu szlaków i powstawania związków mieszanego pochodzenia (OKADA 2011). Kondensacja dwóch jednostek pięciowęglowych prowadzi do powstania prekursora monoterpenoidów, geranylodifosforanu (GPP), a trzech, do prekursora seskwiterpenoidów, farnezylodifosforanu (FPP). Różnorodność pochodnych GPP i FPP jest wynikiem specyficznych przekształceń katalizowanych przez enzymy zwane syntazami mono- i seskwiterpenoidów. Wiele terpenoidów, np. geraniol, limonen, myrcen, nerolidol, to składniki występujące dość powszechnie w mieszaninach zapachowych kwiatów wielu gatunków roślin (Ryc. 1). Kolejną grupą lotnych związków syntetyzowanych w kwiatach są fenylopropanoidy. Powstają one w wyniku współdziałania kilku szlaków metabolicznych, wśród których kluczowym jest szlak kwasu szikimowego, prowadzący do powstania pierścienia aromatycznego fenyloalaniny. Wiele znanych roślinnych fenylopropanoidów, na

przykład flawonoidy (o szkielecie $C_6-C_3-C_6$) czy taniny (o szkielecie $(C_15)_n$), nie ma właściwości lotnych ze względu na zbyt dużą hydrofilowość lub zbyt wysoką masę cząsteczkową i pełni w roślinach inne funkcje. Natomiast należące do fenylopropanoidów związki lotne mają budowę opartą na szkielecie C_6-C_1 lub C_6-C_3 , a ich biosynteza wymaga na ogół dodatkowej redukcji istniejących w cząsteczce tlenowych grup funkcyjnych (zwłaszcza grupy karboksylowej) i wprowadzenia lipofilowych ugrupowań alkilowych, najczęściej przez wiązanie estrowe lub eterowe do grup hydroksylowych. Różnorodność lotnych fenylopropanoidów zależy w dużym stopniu od enzymów zwanych transferazami, które katalizują końcowe przekształcenia cząsteczek decydujące o ich właściwościach fizyko-chemicznych. W mieszaninach substancji zapachowych wydzielanych przez kwiaty często obecne są takie fenylopropanoidy jak: eugenol, metyleugenol czy proste estry kwasów aromatycznych (Ryc. 1). Trzecią grupą składników zapachów kwiatowych są pochodne krótkołańcuchowych (zazwyczaj sześciowęglowych) alkoholi i aldehydów, powstałych w wyniku degradacji lub konwersji osiemnastowęglowych nienasyconych kwasów tłuszczowych (linolowego i linolenowego) poddanych działaniu lipooksygenazy (LOX) i liazy wodoronadtlenkowej (HPL), a następnie różnych izomeraz i dehydrogenaz (DUDAREVA i współaut. 2004, DAS i współaut. 2013). Tego typu związki lotne najczęściej powstają w częściach wegetatyw-

nych roślin i spełniają raczej funkcje obronne, ale u niektórych gatunków, np. goździka *Dianthus caryophyllus* i dzikiej lwiej paszczy *Antirrhinum majus*, bywają także istotnymi składnikami zapachów kwiatowych (MUHLEMANN i współaut. 2014).

Pierwszym wyizolowanym i scharakteryzowanym enzymem zaangażowanym w biosyntezę kwiatowej substancji lotnej była syntaza linalolu (LIS), katalizująca przekształcenie GPP w acykliczny monoterpenoid linalol w kwiatach klarkii kalifornijskiej *Clarkia breweri*. Z kwiatów tej rośliny wyizolowano też kilka innych enzymów, m.in. O-metylotransferazę S-adenozyl-L-metionina:(izo) eugenol (IEMT) i acetylotransferazę acetylo-CoA:alkohol benzyłowy (BEAT), katalizujących końcowe reakcje syntezy lotnych fenylopropanoidów: izometyloeugenolu i octanu benzyłu. Natomiast z kwiatów lwiej paszczy *Antirrhinum majus* wyizolowano karboksylometylotransferazę S-adenozyl-L-metionina:kwas benzoesowy (BAMT), katalizującą powstawanie głównej substancji lotnej charakterystycznej dla kwiatów tego gatunku: benzoesanu metylu (DUDAREVA i PICHESKY 2000). Badania nad ekspresją genów kodujących te enzymy dowiodły, że jest ona tkankowo-specyficzna i zachodzi jedynie w komórkach epidermy płatków kwiatów. Tak więc powstające substancje lotne mogą być uwalniane do atmosfery natychmiast po ich syntezie. W ostatniej dekadzie scharakteryzowano wiele genów kodujących enzymy zaangażowane w biosyntezę substancji lotnych, w tym rodzinę syntaz terpenów (ang. terpene synthase, TPS) odpowiedzialnych za powstawanie różnych mono- i seskwiterpenoidów oraz wiele O-metylotransferaz i karboksymetylotransferaz syntezujących lotne fenylopropanoidy (MUHLEMANN i współaut. 2014).

Kwiaty wydzielają największe ilości związków lotnych, gdy są gotowe do zapylenia. Biosynteza i emisja substancji lotnych bardzo często jest skorelowana z porą aktywności owadów zapylających, na przykład motyli dziennych lub ciem latających nocą, tak więc regulacja ekspresji odpowiednich genów zależy od rytmów cyrkadyalnych lub intensywności światła (KOLOSOVA i współaut. 2001). Precyzyjna regulacja czasu emisji lotnych związków, czyli ich intensywne, lecz krótkotwałe wydzielanie dostosowane do momentu największej aktywności owadów zapylających może mieć także istotne znaczenie dla ochrony kwiatów przed ich uszkodzeniem lub zjedzeniem przez niektóre owady roślinożerne,

które chętnie żywią się kwiatami i dla których ich zapach jest informacją o dostępności pokarmu (DAS i współaut. 2013). Po 24-96 godzinach od zapylenia (w zależności od gatunku rośliny) następuje gwałtowny spadek intensywności biosyntezy substancji lotnych, któremu często towarzyszy także radykalna zmiana składu chemicznego emitowanej mieszaniny, by uniknąć ponownej wizyty owadów zapylających, mogącej spowodować uszkodzenie kwiatu i zaburzyć proces rozwoju nasienia (MUHLEMANN i współaut. 2014).

Wiele substancji lotnych występuje dość powszechnie u różnych roślin, wydaje się jednak, że zapach kwiatów jest w dużym stopniu charakterystyczny dla gatunku, a za jego specyficzność odpowiadają odpowiednie proporcje poszczególnych składników. Na przykład monoterpenoid geraniol jest wytwarzany w kwiatach ponad 250 gatunków roślin, w tym róży *Rosa* spp. i jaśminowca wonnego *Philadelphus coronarius*, a więc jest składnikiem zapachów odbieranych jako zupełnie odmienne (VAINSTEIN i współaut. 2001). Owady szybko uczą się rozpoznawać zapachy i kojarzyć je z kwiatami poszczególnych gatunków roślin. Staranie o atrakcyjność zapachu jest zatem istotnym elementem strategii rozrodczej rośliny, a emitowana mieszanina substancji lotnych często bywa adresowana do konkretnego gatunku owadów, których rozmiary i budowa ciała umożliwiają zapylenie kwiatu o danych cechach morfologicznych. Generalnie, dla owadów zapylających należących do łuskoskrzydłych Lepidoptera i błonkoskrzydłych Hymenoptera (a więc na przykład motyli i pszczoł) atrakcyjne są mieszaniny terpenoidów i fenylopropanoidów odbierane przez człowieka jako zapachy przyjemne. Natomiast owady należące do muchówek Diptera i chrząszczy Coleoptera są wabione substancjami o zapachu zgnilizny, padliny, odchodów. Kwiaty wielu gatunków roślin należących do pięciu rodzin (flaszowcowatych Annonaceae, toinowatych Apocynaceae, obrazkowatych Araceae, storczykowatych Orchidaceae i bukietnicowatych Rafflesiaceae), np. obrazki plamiste *Arum maculatum*, pałczycha *Sauromatum guttatum* czy stapelie *Stapelia* spp., *Orbea* spp., obok typowych mono- i seskwiterpenoidów syntetyzują także fenole, m.in. *p*-krezol, oraz lotne związki zawierające azot lub siarkę, np. indol, skatol, putrescynę, kadawerynę, disiarczki dimetylu, czyli substancje o zapachu kojarzącym się z rozkładem materii organicznej. Lotność tych związków często

bywa potęgowana przez wysoką temperaturę, wytwarzaną w kwiatach określanych jako „termogeniczne”. Swoistym rekordzistą w tej dziedzinie jest jeden z filodendronów, *Philodendron selloum*, w którego kwiatach temperatura może wzrastać do 46°C, co często oznacza nawet 30°C więcej niż wynosi temperatura otoczenia (PINEDA 2000, JÜRGENS i współaut. 2006).

Na ogół substancje lotne wydzielane przez kwiaty są dla owadów zaproszeniem na ucztę, za wykonywaną „usługę” zostają one nagrodzone pyłkiem lub pożywным nektarem. Jednak niektóre rośliny wykształciły bardziej wyrafinowane mechanizmy wabienia owadów; wydzielane substancje są w tym wypadku zaproszeniem na gody. Długo uważano, że obserwowana atrakcyjność niektórych kwiatów dla samców zapylających je gatunków owadów jest oparta głównie na koewolucyjnie nabytym wizualnym podobieństwie do samic. Okazuje się jednak, że to „seksualne oszustwo” jest daleko bardziej zaawansowane, kwiaty te bowiem nie tylko wyglądają, ale także pachną jak samice. Jednym z lepiej poznanych przykładów takiej szczególnej relacji roślina-owad zapylający jest storczyk, dwulistnik pajęczy *Ophrys sphegodes*, i jeden z gatunków pszczoł samotnic,

pszczolinka *Andrena nigroaenea* (PICHESKY i GERSHENZON 2002). Analiza wydzielanych przez roślinę substancji lotnych wykazała, że są one imitacją feromonów wydzielanych przez samice tego gatunku owada będące w różnych fazach rozrodczych, co więcej, emisja tych związków jest ściśle skorelowana z fazami rozwoju kwiatu. Gotowe do zapylenia kwiaty storczyka syntetyzują i wydzielają do otoczenia mieszaninę węglowodorów (alkanów i alkenów o długości łańcucha C_{21} - C_{29}), jaką wydzielają gotowe do godów samice *A. nigroaenea*, prowokując u samców tego gatunku „pseudokopulacyjne” zachowanie godowe w stosunku do kwiatów. W efekcie kwiaty storczyka zostają zapylone mimo braku nektaru i pomimo tego, że samice nie odwiedzają tych kwiatów w ogóle (SCHIESTL i współaut. 1999). Biosynteza i wydzielanie charakterystycznej mieszaniny węglowodorów ustaje po zapyleniu, natomiast rozpoczyna się emisja innego lotnego związku, kaprylanu (heksanianu) farnezyli, który jest wydzielany przez samice *A. nigroaenea* nie gotowe do godów. Taka „zmiana sygnału” ma zapobiec uszkodzeniu rozwijającego się nasienia oraz skierować zainteresowanie samców na kwiaty jeszcze nie zapylone (SCHIESTL i AYASSE 2001).

BEZPOŚREDNIE ODDZIAŁYWANIA ROŚLINA-ROŚLINOŻERCA

Rośliny są podstawą łańcucha pokarmowego, musiały zatem wykształcić różnorodne mechanizmy obronne pozwalające im uniknąć całkowitego wyniszczenia. „Uzbrojenie chemiczne” jest najbardziej znaczącą i efektywną strategią obrony, jaką mogą zastosować nieruchome organizmy pozbawione możliwości ucieczki. Większość roślin produkuje różnego typu związki chemiczne o charakterze obronnym, w tym substancje lotne, w celu bezpośredniego odstraszania lub zniechęcenia roślinożercy. Roślinożercami są różne zwierzęta z każdego typu systematycznego, jednak wbrew pozorom presja dużych roślinożernych zwierząt kręgowych jest w ogólnym rozrachunku mniej groźna dla roślin niż na przykład atak roślinożernych owadów i ich żarłocznych larw, a trzeba zaznaczyć, że wśród występujących na Ziemi sześciu milionów gatunków owadów połowa to roślinożercy (PIETERSE i DICKE 2007). W odróżnieniu od substancji wabiących owady zapylające, substancje odstraszające są syntetyzowane głównie w wegetatywnych częściach

rośliny. Obronę opartą na substancjach produkowanych stale, niezależnie od tego, czy zagrożenie atakiem roślinożercy występuje czy nie, określamy jako konstytutywną (DAS i współaut. 2013). Znanym przykładem takiej obrony konstytutywnej jest gromadzenie substancji lotnych, głównie terpenoidów i niektórych fenylopropanoidów, w wyspecjalizowanych komórkach epidermy, przede wszystkim włoskach gruczołowych (np. liści bazylii *Ocimum basilicum*, melisy *Melissa officinalis*, macierzanki *Thymus* spp., bodziszka *Geranium* spp., dzikiego pomidora *Lycopersicon hirsutum*) i ich wydzielanie w odpowiedzi na rozpoczęcie żerowania lub nawet zwykłe mechaniczne podrażnienie liści rośliny (PICHESKY i GERSHENZON 2002). Niektóre takie substancje są bardzo skuteczne, np. alifatyczny keton 2-tridekanon i seskwiterpen zingiberen. Syntetyzowane we włoskach gruczołowych liści różnych gatunków dzikiego pomidora są już w niewielkich stężeniach toksyczne dla larw stonki ziemniaczanej *Leptinotarsa decemlineata*. Terpenoidy, takie

jak β -ocimen i epoksyd β -kariofilenu, są z kolei ważnymi substancjami odstrasżającymi mrówki tnące liście *Atta cephalotes* (HARBORNE 1997a). W wyniku koewolucji niektóre owady mogą jednak wykształcić mechanizmy biochemicznej i anatomicznej adaptacji do związków obronnych produkowanych przez rośliny, polegające najczęściej na detoksykacji lub składowaniu substancji toksycznych w wyspecjalizowanych tkankach w ciele owada. Tak więc dotychczasowy repelent pokarmowy może się przekształcić w atraktant. Najbardziej znanymi substancjami lotnymi, które stały się atraktantami pokarmowymi dla przystosowanych owadów są:

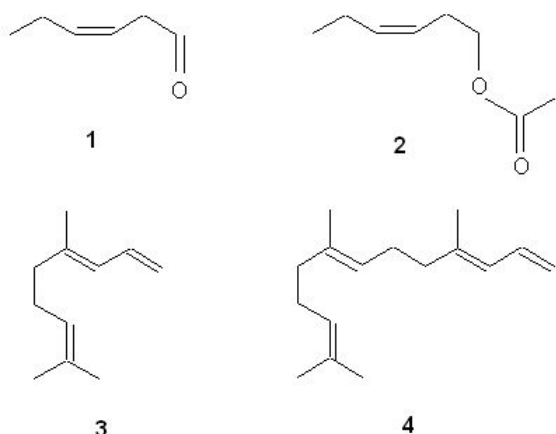
- olejki gorczyczne (glukozynolany i powstające z nich izotiocyjaniiny) roślin krzyżowych Cruciferae dla bielinka kapustnika *Pieris brassicae* i mszycy kapuścianej *Brevicoryne brassicae*;
- mieszanina monoterpenów (m.in. cytralu, linalolu, octanu terpinolu) morwy czarnej i morwy białej *Morus nigra* i *M. alba* dla jedwabnika *Bombyx mori*;
- mieszanina fenylopropanoidów (m.in. metyloizoeugenolu i *E*-asaronu) marchwi *Daucus carota* dla polysznicy marchwianki *Chamaepsila rosae* (HARBORNE 1997a, GOLS 2014).

Lotne monoterpeny będące składnikami żywic drzew iglastych, m.in. α - i β -pinen, 3-karen i myrcen, są substancjami odstrasżającymi wiele gatunków owadów, ale atrakcyjnymi dla kornikowatych, np. *Dendroctonus brevicornis* i *Ips paraconfusus*, które wykorzystują te substancje do biosyntezy własnych feromonów (HARBORNE 1997a).

Jak wspomniano w poprzednim rozdziale, kwiaty także mogą stać się celem roślinożerców i dlatego niektóre substancje lotne przez nie wydzielane służą odstrasżaniu „niepożądanych gości”. Taką funkcję pełnią np. linalol i β -kariofilen w stosunku do chętnie żerującego na kwiatach gatunku pasikonikowatych *Metrioptera bicolor* (MUHLEMANN i współaut. 2014). Wydzielane przez kwiaty mieszaniny lotnych terpenoidów mają także zniechęcać mrówki, które są na ogół bardzo niezręczne przy przenoszeniu pyłku, często uszkodzają kwiaty, a także wykazują agresywne zachowania w stosunku do owadów zapylających. Delikatność budowy, brak mechanicznych zabezpieczeń, duża wilgotność i obecność łatwo dostępnych substancji odżywczych sprawiają, że kwiaty są łatwym celem także dla patogenów. Wykazano, że niektóre substancje lotne, np. β -kariofilen,

mają właściwości bakteriobójcze i ograniczają rozwój patogennych mikroorganizmów na słupkach i płatkach kwiatów (MUHLEMANN i współaut. 2014). Mechanizmy konstytutywnej obrony bezpośredniej nie są ograniczone do części nadziemnych rośliny. Korzenie także mogą w podobny sposób bronić się przed atakami roślinożerców żyjących w glebie, m.in. niektórych owadów i nicieni. Znanymi przykładami są korzenie kozłka *Valeriana panchiti*, imbiru *Zingiber officinale*, kurkumy *Curcuma longa*, wetiwerii pachnącej *Vetiveria zizanioides*, które syntetyzują i wydzielają do gleby charakterystyczne mieszaniny lotnych mono- i seskwiterpenoidów (PE UELAS i współaut. 2014). Jednak nie tylko korzenie roślin tradycyjnie uważanych za bogate w olejki eteryczne syntetyzują substancje lotne do bezpośredniej obrony przed roślinożercami. Stwierdzono na przykład, że korzenie rzodkiewnika *Arabidopsis thaliana* syntetyzują monoterpen 1,8-cineol, którego wydzielanie ogranicza żerowanie i składanie jaj przez wciornastka *Thrips tabaci* (DAS i współaut. 2013).

Syntetyzowanie przez rośliny substancji odstrasżających lub toksycznych dopiero po ataku roślinożercy i rozpoczęciu przez niego żerowania to mechanizm zwany obroną indukcyjną. Obrona indukcyjna jest wieloetapowa i może przebiegać odmiennie u różnych gatunków roślin. Jeśli jednak atak roślinożercy dotyczy liści, pierwszy etap jest dość uniwersalny: u wszystkich roślin już w kilka sekund po uszkodzeniu zostają uwolnione lotne pochodne kwasów tłuszczowych, zwane GLVs (ang. green leaf volatiles). Związki te powstają z powszechnie występujących w roślinnych lipidach błonowych nienasyconych kwasów tłuszczowych, głównie linolowego i linolenowego. Pierwszymi, trwałymi produktami powstającymi po utlenieniu tych kwasów przez lipooksygenazę (LOX) i rozszczepieniu katalizowanym przez liazę wodoronadtlenkową (HPL) są sześciowęglowe aldehydy: n-heksanal i (*Z*)-3-heksenal, powstałe odpowiednio z rozpadu kwasu linolowego i linolenowego. Aldehydy te są następnie przekształcane przez dehydrogenazy do alkoholi, n-heksanolu i (*Z*)-3-heksenolu, po czym acetylowane do odpowiednich octanów przez acylotransferazy (Ryc. 2). Po uszkodzeniu liści rzodkiewnika *A. thaliana* najintensywniejsze wydzielanie aldehydów następowało po 30–45 sekundach, zaś powstawanie octanów odnotowano po około 5 minutach (ARIMURA i współaut. 2009). Dość intrygującą



Ryc. 2. Niektóre substancje lotne powstające po uszkodzeniu liści (GLVs) i typowe homoterpeny indukowane po ataku roślinożercy.

1, (Z)-3-heksenal; 2, octan (Z)-3-heksenyłu; 3, DMNT; 4, TMNT.

obserwacją jest, że proporcje poszczególnych składników mieszaniny lotnych pochodnych kwasów tłuszczowych mogą różnić się w zależności od przyczyny uszkodzenia liści. Po ataku roślinożernych owadów liście bawełny *Gossypium hirsutum* wydzielają głównie octan heksenyłu, podczas gdy po ich eksperymentalnym, mechanicznym uszkodzeniu powstawała pełna mieszanina związków lotnych złożona z aldehydów, alkoholi i estrów (ARIMURA i współaut. 2009). Emisja lotnych

pochodnych kwasów tłuszczowych prowadzi następnie do wzmożonej syntezy jednego z hormonów roślinnych, kwasu jasmonowego (JA), oraz służy jako sygnał do uruchomienia innych mechanizmów obrony indukcyjnej, np. syntezy toksycznych alkaloidów lub specyficznych białek (np. inhibitorów proteaz) obniżających strawność pokarmu pobieranego przez żerującego roślinożercę (HOLOPAINEN 2004). Wydzielanie lotnych pochodnych kwasów tłuszczowych może też służyć do obrony bezpośredniej, na przykład mieszanina GLVs wydzielana z liści pomidora *Nicotiana tabacum* działa odstraszaюще na samice ćmy *Heliothis virescens* składające jaja na liściach tej rośliny, a wydzielana z liści ziemniaka *Solanum tuberosum* odpowiada za obronę przeciw mszycom *Myzus persicae* (PICHESKY i GERSHENZON 2002, DAS i współaut. 2013). Po mechanicznym uszkodzeniu lub w wyniku żerowania roślinożerców lotne pochodne kwasów tłuszczowych powstają także w korzeniach roślin, gdzie mogą pełnić podobne funkcje jak w częściach nadziemnych. Korzenie niektórych gatunków roślin należących do rodziny astrowatych Asteraceae, np. aksamitka *Tagetes* spp., po uszkodzeniu wydzielają lotne związki siarkowe zwane tiofenami, będące pochodnymi występujących konstytutywnie w tych roślinach poliacetylenów i wywierające silne działanie odstraszające na roślinożerne nicie (PEÑUELAS i współaut. 2014).

ODDZIAŁYWANIA POŚREDNIE ROŚLINA-ROŚLINOŻERCA-WRÓG ROŚLINOŻERCY

Z pewnością najbardziej niezwykłym z zaobserwowanych do tej pory mechanizmów obrony roślin jest wydzielanie substancji będących atraktantami dla naturalnych wrogów (pasożytów lub drapieżników) żerującego roślinożercy, czyli swoiste „wołanie o pomoc” (ARIMURA i współaut. 2009, MAFFEI i współaut. 2011, KAPLAN 2012). Wydaje się, że opisywany mechanizm występuje zwłaszcza u roślin z relatywnie słabą obroną bezpośrednią. Strategia obrony pośredniej może być uważana za pewien rodzaj oszczędności metabolicznej, gdzie brak nakładów na stałą syntezę dużych ilości substancji toksycznych jest kompensowany jednorazowym, indukowanym przez atak roślinożercy wytworzeniem lotnych atraktantów dla jego naturalnych wrogów. Skład emitowanych substancji lotnych jest w tym przypadku na ogół bardzo

specyficzny dla wszystkich trzech elementów układu, czyli gatunku rośliny, gatunku roślinożercy (stawonoga: owada lub pajęczaka) i wabionego pasożyta lub drapieżnika (DAS i współaut. 2013). W ciągu ostatniego trzydziestolecia przeprowadzono wiele badań nad kilkoma takimi modelowymi systemami trójtroficznymi, na które najczęściej składają się roślina-roślinożerny przedziorek-drapieżne roztocze albo roślina-roślinożerna larwa owada (gąsienica)-drapieżny lub pasożytniczy owad. Przykładem pierwszego układu jest fasola półksiężycowata (limeńska) *Phaseolus lunatus*, której liście kolonizowane przez przedziorka chmielowca *Tetranychus urticae* rozpoczynają wydzielanie mieszaniny lotnych terpenoidów (m.in. linalolu, β -ocimenu, β -kariofilenu oraz pochodnych nerolidolu i geranylolinalolu), będącą atraktantem dla

drapieżnego roztocza *Phytoseiulus persimilis* (ARIMURA i współaut. 2009). Przykładem drugiego układu trójtroficznego jest kukurydza *Zea mays* zaatakowana przez gąsienice ćmy sówki *Spodoptera frugiperda* lub sówki bawełnowki *S. littoralis* i wydzielająca mieszaninę terpenoidów i indolu przyciągającą pasożytniczą osę *Cotesia marginiventris* (TAKABAYASHI i DICKE 1996). Ostatnio wykazano także, że podobne interakcje między roślinami, roślinożercami i drapieżnikami lub pasożytami występują w glebie, np. między tują *Thuja occidentalis*, roślinożerną larwą opuchlaka truskawkowca *Otiorhynchus sulcatus* i pasożytniczym nicieniem *Heterorhabditis megidis* (ARIMURA i współaut. 2009).

W odróżnieniu od tych substancji lotnych, których biosynteza i wydzielanie zachodzi w roślinach w sposób konstytutywny lub jest związana z organogenezą kwiatów lub owoców, substancje lotne wydzielane w odpowiedzi na atak roślinożercy często klasyfikuje się oddzielnie, jako HIPVs (ang. herbivore-induced plant volatiles), czyli substancje lotne indukowane atakiem roślinożercy lub, bardziej ogólnie, jako IVOCs (ang. inducible volatile organic compounds), czyli indukowane substancje lotne (HOLOPAINEN 2004). Wśród indukowanych substancji lotnych zdecydowanie dominują dwie klasy: lotne pochodne kwasów tłuszczowych oraz terpenoidy. Jak wspomniano w poprzednim rozdziale, lotne pochodne kwasów tłuszczowych emitowane są już w kilka sekund po ataku roślinożercy lub mechanicznym uszkodzeniu rośliny, natomiast lotne terpenoidy pojawiają się dopiero kilka godzin później, co świadczy o tym, że ich synteza zachodzi *de novo*, jako wynik aktywacji odpowiednich genów. Pochodne kwasów tłuszczowych nie są specyficzne dla gatunku rośliny i powstają przy udziale lipoksygenazy (LOX). Enzym ten dostarcza także substratów do biosyntezy hormonu roślinnego, kwasu jasmonowego i jego pochodnej o zwiększonej lotności, estru metylowego kwasu jasmonowego (MeJA), które aktywują w roślinie wiele reakcji obronnych, w tym właśnie syntezę specyficznych dla niej lotnych terpenoidów. Skład indukowanych mieszanin terpenoidów różni się w istotny sposób od składu mieszanin konstytutywnych wydzielanych normalnie przez daną roślinę. Bardzo często w mieszaninach konstytutywnych dominują dziesięciowęglowe monoterpenoidy, np. stanowią one blisko 100% mieszaniny związków lotnych wydzielanych przez nieuszkodzoną

kapustę *Brassica oleracea*. Po ataku roślinożerców wydzielanie terpenoidów gwałtownie wzrasta, ale monoterpenoidy stanowią niespełna 60% tej mieszaniny, gdyż pojawiają się w niej nowe związki, głównie seskwiterpenoidy i ich pochodne (HOLOPAINEN 2004). Do najbardziej typowych seskwiterpenoidów, których synteza jest indukowana po ataku roślinożercy należą β -kariofilen i α -farnezen, oraz pochodna nerolidolu (*E*)-4,8-dimetylo-1,3,7-nonatrien (DMNT). Stwierdzono także, że na ogół synteza konstytutywnych seskwiterpenoidów przebiega przy udziale szlaku MVA, podczas gdy w powstawaniu indukowanych seskwiterpenoidów w znacznie większym stopniu uczestniczy szlak MEP (ARIMURA i współaut. 2009). Typowym składnikiem mieszanin indukowanych jest także pochodna diterpenoidu geranylolinalolu (*E,E*)-4,8,12-trimetylotrideka-1,3,7,11-tetraen (TMTT). Oba te charakterystyczne związki, DMNT i TMTT (Ryc. 2), należą do tzw. homoterpenów, będących niecyklicznymi węglowodorami o liczbie atomów węgla znacznie zredukowanej w stosunku do wyjściowych prekursorów, czyli piętnastowęglowego nerolidolu, prekursora jedenastowęglowego DMNT, i dwudziestowęglowego geranylolinalolu, prekursora szesnastowęglowego TMTT. Obok terpenoidów bardzo często występującymi składnikami mieszanin związków lotnych indukowanych po ataku roślinożercy są lotne hormony roślinne: etylen oraz ester metylowy kwasu salicylowego (MeSA). Uważa się, że uczestniczą one głównie w regulacji specyficznych mechanizmów obronnych, ale mogą także służyć (zwłaszcza MeSA oraz pochodna kwasu jasmonowego, MeJA) jako cząsteczki sygnalizujące uszkodzenie rośliny i odbierane przez naturalnych wrogów roślinożerców (HOLOPAINEN 2004, ARIMURA i współaut. 2009).

Często obserwowano istotne różnice w składzie mieszaniny związków lotnych emitowanych przez daną roślinę po jej zwykłym mechanicznym uszkodzeniu, np. rozdarcie lub nakłuciu liścia, i po ataku roślinożercy (DAS i współaut. 2013). Uważa się, że ta specyficzność biosyntezy i emisji substancji lotnych jest uwarunkowana możliwością detekcji charakterystycznych elicytorów, czyli związków pochodzących od żerującego roślinożercy lub atakowanej rośliny. Takimi elicytorami mogą być substancje obecne w ślinie lub wydzielinach trawiennych roślinożerców, albo produkty wstępnego trawienia tkanek roślinnych, których pojawienie się świadczy

o postępującej destrukcji (HEIL 2009). Dotychczas wyizolowano i opisano kilka charakterystycznych elicytorów z obu grup. W ślinie i wydzielinach trawiennych roślinożerców, zwłaszcza „żujących” liście (jak np. gąsienice bielinka kapustnika i innych motyli z gromady Lepidoptera), występują specyficzne enzymy, takie jak β -glukozydaza i fosfataza alkaliczna. Z kolei ze śliny pasikonika *Schistocerca americana* wyizolowano tzw. kaliferyny, disulfo-oksypochodne α -hydroksykwasy tłuszczowych, które indukują emisję lotnych substancji u kukurydzy. Natomiast nie udało się do tej pory wyizolować elicytorów specyficznych dla stawonogów „ssących”, czyli np. przedziorków i mszyc. Wydaje się, że w tym przypadku rolę elicytorów odgrywają charakterystyczne fragmenty różnych związków chemicznych pochodzenia roślinnego, powstałe w wyniku działania egzogennych enzymów trawiennych, lub specyficzne związki pojawiające się poza organellami komórkowymi, w których były pierwotnie zlokalizowane, co świadczy o zachodzącym procesie destrukcji komórek i tkanek rośliny. Do tej grupy elicytorów zalicza się fragmenty roślinnych ścian komórkowych (pektyny, oligogalakturniany, fragmenty glikopeptydowe) oraz inceptyny, czyli oligopeptydy powstałe z regulatorowej podjednostki chloroplastowej syntazy ATP. Inceptyny zidentyfikowano po raz pierwszy w wydzielinach trawiennych gąsienicy ćmy *S. frugiperda* żerującej na liściach fasolnika chińskiego *Vigna unguiculata* i wykazano, że wywołują one u rośliny sekwencyjną biosyntezę kwasu jasmonowego, etylenu i kwasu salicylowego (SA), a następnie terpenoidu DMNT (ARIMURA i współaut. 2009). Niektóre elicytory mogą być mieszanego pochodzenia, np. charakterystyczne koniugaty kwasów tłuszczowych i aminokwasów (ang. fatty acid-amino acid conjugates, FACs), do których zalicza się wolicytynę, *N*-[17-hydroksylinolenolo]-L-glutaminę, wyizolowaną z wydzielin trawiennych wielu gąsienic Lepidoptera i innych larw owadów. Wchodzący w skład wolicytyny kwas tłuszczowy pochodzi

z trawionych roślinnych błon komórkowych, po czym jest hydroksylowany i sprzęgany z aminokwasem w jelicie żerującej larwy (HEIL 2009). Wykonano szereg doświadczeń polegających na zaaplikowaniu wyizolowanego elicytora, np. wolicytyny lub β -glukozydazy, na mechanicznie zranione miejsce rośliny, po czym zaobserwowano wydzielanie mieszaniny związków lotnych identycznej z mieszaniną emitowaną po ataku roślinożercy (DAS i współaut. 2013). Co więcej, stwierdzono, że niektóre rośliny, np. bawełna, kukurydza i tytoń, wydzielają odmienne mieszaniny substancji lotnych po ataku przez różnych, choć blisko spokrewnionych, roślinożerców, np. słonecznic *Heliothis virescens* i *Heliothis zea*, i te różnice stanowią następnie ważną informację dla pasożytniczej osy *Cardiochiles nigriceps* o obecności potencjalnej ofiary, którą jest *H. virescens* a nie *H. zea* (DE MORAES i MESCHER 1998). Podobnie ściśle zależności wykazano w układzie trójtroficznym kapusta *Brassica oleracea*-gąsienica bielinka rzepnika *Pieris rapae*-pasożytnicze osy *Cotesia rubecula* i *C. glomerata* (KAPLAN 2012). Dlatego dużym zaskoczeniem było eksperymentalne wykazanie, że liście fasoli *P. lunatus* wydzielają bardzo podobne mieszaniny substancji lotnych w odpowiedzi na żerowanie gąsienic sówki bawełnowki *S. littoralis*, jak i na mechaniczne uszkodzenie liści przez specjalnie skonstruowanego robota MecWorm (MITHÖFER i współaut. 2005). Okazało się jednak, że nie wszystkie rośliny reagują tak samo niespecyficznie na „mechaniczną gąsienicę” jak *P. lunatus*, np. zgodność składu mieszaniny lotnych związków wydzielanych w odpowiedzi na uszkodzenie mechaniczne i prawdziwe żerowanie roślinożercy wynosiła 90% u bawełny, 78% u tytoniu, 60% u kukurydzy, a tylko 43% u ziemniaka. Wyniki tych doświadczeń jasno dowodzą, że nie znamy jeszcze wszystkich czynników i mechanizmów regulujących indukcję substancji lotnych syntetyzowanych i wydzielanych przez rośliny w odpowiedzi na atak roślinożercy (ARIMURA i współaut. 2009).

ODDZIAŁYWANIA ROŚLINA-ROŚLINA

Substancje lotne wydzielane przez rośliny zaatakowane przez roślinożerców lub patogeny docierają do niezainfekowanych jeszcze części tej samej rośliny, a także do sąsiednich roślin, przedstawicieli tego samego lub in-

nych gatunków (BALDWIN i współaut. 2002, ARIMURA i współaut. 2009, DAS i współaut. 2013). Co ciekawe, choć badacze stosunkowo łatwo zaakceptowali koncepcję „porozumiewania się” roślin z owadami i budowanie

trójtroficznych układów, zapoczątkowane już w latach 80. ubiegłego wieku badania nad przekazywaniem sygnału o niebezpieczeństwie do własnych odległych organów i roślin rosnących w sąsiedztwie spotkały się początkowo z ogromnym sceptycyzmem (DICKIE i współaut. 2003). Pierwsze obserwacje wskazywały, że zdrowe siewki wierzyby *Salix sitchensis* rosnące w sąsiedztwie siewek zaatakowanych przez roślinożerców są bardziej odporne na późniejszy atak niż siewki rosnące w większych odległościach, tak jakby zostały ostrzeżone przed zbliżającym się niebezpieczeństwem i przygotowały się do odparcia ataku. Kolejne doświadczenia dotyczyły siewek topoli *Populus deltoides* i klonu cukrowego *Acer saccharum*, a koncepcja „gadających drzew” stała się sensacją prasy popularnonaukowej. Obecnie wiadomo, że w przekazywaniu informacji o zagrożeniu między roślinami uczestniczą lotne pochodne kwasów tłuszczowych z grupy GLVs, np. (*E*)-2-heksenal, (*Z*)-3-heksenal czy octan (*Z*)-3-heksenyli, oraz terpenoidy, zwłaszcza β -ocimen, DMNT, TMNT i linalol (ARIMURA i współaut. 2009, HEIL i KARBAN 2010). Roślina, która otrzymała taki chemiczny sygnał o niebezpieczeństwie wchodzi w „stan przygotowania” (ang. priming), powalający przyspieszyć mechanizmy obronne w razie ataku roślinożercy lub patogena. Zjawisko „primingu” zostało ostatnio szczegółowo opisane w literaturze polskojęzycznej (PIESIK 2015).

Wizja roślin przekazujących sobie sygnały o niebezpieczeństwie może stwarzać wrażenie wyjątkowego altruizmu w oddziaływaniach środowiskowych, a przecież trudno zaprzeczyć istnieniu walki o byt i silnej konkurencyjności między poszczególnymi osobnikami. Wielu ewolucjonistów i ekologów uważa, że przekazywanie tych sygnałów służy w pierwszej kolejności przygotowaniu do obrony własnych, niezainfekowanych do tej pory organów, a rośliny rosnące w sąsiedztwie po prostu te informacje „podsluchują”. Nie można też zignorować faktu wykorzystywania przez rośliny substancji lotnych w rywalizacji allelopatycznej w środowisku. Pierwszym dokładnie zbadanym przykładem tych oddziaływań był hamujący wpływ szalwii *Salvia leucophylla* i bylicy *Artemisia*

californica na wzrost i rozwój rosnących w ich sąsiedztwie roślin zielnych na obszarach makii kalifornijskiej. Związkami odpowiedzialnymi za to zjawisko okazały się lotne monoterpeny, m.in. 1,8-cyneol, kamfora, kamfen oraz α - i β -pinen (HARBORNE 1997b, DAS i współaut. 2013). Eksperymentalnie udokumentowanych przykładów oddziaływań allelopatycznych, w których czynnikami ograniczającymi rozwój sąsiadujących roślin są związki lotne, jest obecnie znacznie więcej. Wykazano na przykład, że benzoesan metylu wydzielany przez lwią paszczę *Antirrhinum majus* hamuje wzrost rzodkiewnika *Arabidopsis thaliana* (DAS i współaut. 2013). Innym aspektem oddziaływań środowiskowych realizowanych za pomocą związków lotnych lub częściowo lotnych jest zjawisko kolonizowania rośliny-gospodarza przez rośliny pasożytnicze, np. strzygi *Striga hermonthica* i *S. asiatica*, dla których wydzielane przez korzenie rośliny-gospodarza strigolaktyny, pochodne seskwiterpenoidów, są sygnałem do kiełkowania nasion (HARBORNE 1997b). Substancje lotne uczestniczą zatem w przekazywaniu różnorodnych sygnałów w środowisku, budując relacje ekologiczne zarówno korzystne, jak i niekorzystne dla wydzielającej te związki rośliny.

W ostatnich latach zgromadzono wiele nowych danych dotyczących szlaków biosyntezy roślinnych substancji lotnych i mechanizmów regulujących ich powstawanie i wydzielanie. Postęp ten dokonał się dzięki rozwojowi biochemicznych i molekularnych technik badawczych oraz zastosowaniu wielu pomysłowych urządzeń służących do wychwytywania i analizowania substancji lotnych. Choć zapewne daleko jeszcze do wyhodowania wymarzonych roślin uprawnych o wyjątkowych zdolnościach „porozumiewania się” ze środowiskiem, a więc sprawnie zdobywających symbiotycznych partnerów i przywołujących naturalnych wrogów atakujących je szkodników i patogenów, zrozumienie zjawisk wymiany informacji i różnorodnych mechanizmów reakcji roślin na stres może przyczynić się w przyszłości do rozwoju nowych, bardziej zrównoważonych ekologicznie, strategii ochrony roślin.

LITERATURA

- ARIMURA G., MATSUI K., TAKABAYASHI J., 2009. *Chemical and molecular ecology of herbivore-induced plant volatiles: proximate factors and their ultimate functions*. Plant Cell Physiol. 50, 911–923.
- BALDWIN I. T., KESSLER A., HALITSCHKE R., 2002. *Volatile signaling in plant-plant-herbivore interactions: what is real?* Curr. Opin. Plant Biol. 5, 1–4.
- DAS A., LEE S. H., HYUN T. K., KIM S. W., KIM J. Y., 2013. *Plant volatiles as method of communication*. Plant Biotechnol. Rep. 7, 9–26.
- DE MORAES C. M., MESCHER M. C., 1998. *Plant-parasitoid interactions in tritrophic systems: a review of recent work with implications for biological control*. J. Entomol. Sci. 34, 31–39.
- DICKE M., AGRAWAL A. A., BRUIN J., 2003. *Plants talk, but are they deaf?* Trends Plant Sci. 8, 403–404.
- DUDAREVA N., PICHESKY E., 2000. *Biochemical and molecular genetic aspects of floral scents*. Plant Physiol. 122, 627–633.
- DUDAREVA N., PICHESKY E., GERSHENZON J., 2004. *Biochemistry of plant volatiles*. Plant Physiol. 135, 1893–1902.
- GOLS M., 2014. *Direct and indirect chemical defences against insects in a multitrophic framework*. Plant Cell Environ. 37, 1741–1752.
- HARBORNE J. B., 1997a. *Preferencje żywieniowe owadów*. [W:] *Ekologia biochemiczna*. HARBORNE J. B. (red.). PWN, Warszawa, 154–188.
- HARBORNE J. B., 1997b. *Interakcje biochemiczne między roślinami wyższymi* [W:] *Ekologia biochemiczna*. HARBORNE J. B. (red.). PWN, Warszawa, 275–296.
- HEIL M., 2009. *Damaged-self recognition in plant herbivore defence*. Trends Plant Sci. 14, 356–363.
- HEIL M., KARBAN R., 2010. *Explaining evolution of plant communication by airborne signals*. Trends Ecol. Evol. 25, 137–144.
- HOLOPAINEN J. K., 2004. *Multiple functions of inducible plant volatiles*. Trends Plant Sci. 9, 529–533.
- JÜRGENS A., DÖTTERL S., MEVE U., 2006. *The chemical nature of fetid floral odours in stapeliads (Apocynaceae – Asclepiadoidaceae – Ceropegieae)*. New Phytol. 172, 452–468.
- KAPLAN I., 2012. *Trophic complexity and the adaptive value of damage-induced plant volatiles*. PLoS Biol. 10, e1001437.
- KOLOSOVA N., GORENSTEIN N., KISH C. M., DUDAREVA N., 2001. *Regulation of circadian methylbenzoate emission in diurnally and nocturnally emitting plants*. Plant Cell 13, 2333–2347.
- MAFFEI M. E., GERTSCH J., APPENDINO G., 2011. *Plant volatiles: production, function and pharmacology*. Nat. Prod. Rep. 28, 1359–1380.
- MITHÖFER A., WANNER G., BOLAND W., 2005. *Effects of feeding Spodoptera littoralis on Lima bean leaves. Continuous mechanical wounding resembling insect feeding is sufficient to elicit herbivory-related volatile emission*. Plant Physiol. 137, 1160–1168.
- MUHLEMANN J. K., KLEMPIEN A., DUDAREVA N., 2014. *Floral volatiles: from biosynthesis to function*. Plant Cell Environ. 37, 1936–1949.
- OKADA K., 2011. *The biosynthesis of isoprenoids and the mechanisms regulating it in plants*. Biosci. Biotechnol. Biochem. 75, 1219–1225.
- PEÑUELAS J., ASENSIO D., THOLL D., WENKE K., ROSENKRANZ M., PIECHULLA B., SCHNITZLER J. P., 2014. *Biogenic volatiles emissions from the soil*. Plant Cell Environ. 37, 1866–1891.
- PICHESKY E., GERSHENZON J., 2002. *The formation and function of plant volatiles: perfumes for pollinator attraction and defence*. Curr. Opin. Plant Biol. 5, 237–243.
- PIESIK D., 2015. *“Priming”, gotowość roślin do obro-ny przed szkodnikami i patogenami*. Progr. Plant Protect. 55, doi: 10.14199/ppp-2015-030.
- PIETERSE C. M. J., DICKE M., 2007. *Plant interactions with microbes and insects: from molecular mechanisms to ecology*. Trends Plant Sci. 12, 564–569.
- PINEDA P. M., 2000. *The role of odoriferous chemical compounds and thermogenesis in the pollination ecology of certain plant species*. http://www.colostate.edu/Depts/Entomology/course/en570/papers_2000/pineda.html:1–12.
- SCHIESTL F. P., AYASSE M., 2001. *Post-pollination emission of a repellent compound in a sexually deceptive orchid: a new mechanism for maximising reproductive success?* Oecologia 126, 531–534.
- SCHIESTL F. P., AYASSE M., PAULUS H. F., LOFSTED C., HANSSON B. S., IBARA F., FRANCKE W., 1999. *Orchid pollination by sexual swindle*. Nature 399, 421–422.
- TAKABAYASHI J., DICKE M., 1996. *Plant-carnivore mutualism through herbivore-induced carnivore attractants*. Trends Plant Sci. 1, 109–113.
- VAINSTEIN A., LEWINSOHN E., PICHESKY E., WEISS D., 2001. *Floral fragrance. New inroads into an old commodity*. Plant Physiol. 127, 1383–1389.

ANNA SZAKIEL

Zakład Biochemii Roślin, Instytut Biochemii

Wydział Biologii

Uniwersytet Warszawski

Miecznikowa 1, 02-096 Warszawa

ROŚLINNE SUBSTANCJE LOTNE – BUDOWA, BIOSYNTETA I ROLA W ODDZIAŁYWANIACH ŚRODOWISKOWYCH

Streszczenie

Rośliny syntetyzują i uwalniają do otoczenia różnorodne lotne substancje organiczne. Dla nie mających możliwości przemieszczania się, ukorzenionych w jednym miejscu organizmów wydzielanie lotnych związków daje możliwość wysyłania różnych sygnałów nawet na znaczne odległości. Substancje lotne wydzielane przez kwiaty służą najczęściej jako atraktanty dla zwierząt zapylających, zaś substancje wydzielane z części wegetatywnych służą odstrasżaniu patogenów i roślinożerców, przywabianiu wrogów tych roślinożerców, a także przekazaniu sygnału o zagrożeniu do odległych części tej samej rośliny i roślin sąsiadujących. Wydzielane przez rośliny lotne związki tworzą zatem w środowisku niewidoczną, lecz często zadziwiająco skuteczną, sieć wymiany informacji.

ANNA SZAKIEL

Zakład Biochemii Roślin, Instytut Biochemii

Wydział Biologii

Uniwersytet Warszawski

Miecznikowa 1, 02-096 Warszawa

PLANT VOLATILE COMPOUNDS – STRUCTURE, BIOSYNTHESIS AND FUNCTION IN ENVIRONMENTAL INTERACTIONS

Summary

Plants synthesize and emit to the environment a variety of volatile organic compounds. For these immobile, rooted in one place organisms, the secretion of volatile substances gives the unique possibility of long-distance communication. Floral volatiles serve as attractants to pollinators, whereas the compounds released from vegetative parts can deter pathogens and herbivores, attract the enemies of herbivores and transmit a signal of danger to the distant parts of the infected plant or the neighboring plants. The emitted volatiles create an invisible but very effective net of information exchange in the environment.