

Henryk Malinowski¹

Strategie obronne roślin drzewiastych przed szkodliwymi owadami

Defensive strategies of woody plants against harmful insects

Abstract. As a result of the long co-evolution of plants and insects, plants have created different defensive strategies which protect them against harmful insects or allow them to regenerate damage. The defensive strategies of woody plants depend on their physical and chemical properties. The important physical properties include: height and shape of plants, their crowns, size and colour of leaves, growth of hair, needles, wax coating, and others. However, the most important are chemical properties.

The defensive chemical properties of trees developed as a result of insect feeding are as follow:

- diminishing of nutrients (primary metabolites) content,
- production of specific proteins acting as the inhibitors of enzymes that hydrolyze plant proteins,
- production of secondary metabolites which are able to modify negatively the behavior and development of insects, such as phenolic compounds, tannins and others,
- differentiation of the chemical composition of leaves,
- production of insect hormones (juvenile and moulting hormones),
- production of insect pheromones,
- releasing of specific compounds to attract parasitoids or to inform other trees about the appearance of harmful insects.

Key words: pest insect attack, primary metabolites, secondary metabolites, protease inhibitors.

1. Wstęp

W wyniku długotrwałej koegzystencji z owadami rośliny wykształciły strategie obronne chroniące je przed tymi organizmami lub pozwalające na regenerację uszkodzeń. Najwięcej badań w zakresie poznania mechanizmów obronnych roślin przed szkodliwymi owadami wykonano na roślinach rolniczych. Wyniki są wykorzystywane przy hodowli odpornych odmian. Strategie obronne roślin drzewiastych są mniej poznane. Istniejące poglądy na temat odporności roślin drzewiastych na owady omówił Dąbrowski (1988a). Przeglądu badań nad odpornością drzew leśnych na owady liściożerne dokonały Głowacka i Cichońska (1990). Natomiast o potrzebie badań nad selekcją odpornością drzew leśnych na szkodliwe owady pisze Kolk (2007). Celem tej pracy jest przedstawienie naturalnych strategii obronnych roślin drzewiastych przed szkodliwymi owadami.

2. Rodzaje strategii obronnych

Rozróżnia się statyczną (bierną, konstytucyjną) i indukowaną (czynną) obronę roślin przed szkodliwymi organizmami. Pierwszy rodzaj obrony mamy wówczas, gdy mechanizmy obronne przed owadami występują stale w roślinach. Z drugim rodzajem obrony, czyli z odpornością indukowaną mamy do czynienia wtedy, gdy mechanizmy obronne występują w roślinach okresowo, w odpowiedzi na atak owadów. Może ona wystąpić w ciągu kilku godzin lub kilku dni od rozpoczęcia żerowania i wówczas jest określana jako odporność indukowana szybka, lub też w dłuższym okresie, w następnym roku po defoliacji, i trwać wiele lat – mówimy wtedy o odporności indukowanej opóźnionej.

Rośliny nie są uszkadzane przez owady, gdy okres żerowania i składania jaj czy wylęgu larw nie

¹ Instytut Badawczy Leśnictwa, Zakład Ochrony Lasu, Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn, Poland
Fax +48 227153557, e-mail: H.Malinowski@ibles.waw.pl

pokrywa się z fazą rozwojową rośliny, która zapewnia im właściwe warunki bytowania. Zjawisko to określa się mianem odporności pozornej (Dąbrowski 1988b) lub ekologicznej (Boczek 1998). Wymienione zjawisko występuje między innymi w przypadku braku synchronizacji terminu rozpoczęcia kwitnienia sosny z wylęgiem gąsienic brudnicy mniszki, co prowadzi do zwiększonej śmiertelności świeżo wylęgłych gąsienic.

Przed zasiedleniem owady dokonują wstępnej oceny przydatności dla nich roślin na podstawie bodźców fizykochemicznych odbieranych przez receptory wzrokowe, węchowe, smakowe i czuciowe, zlokalizowane w stożkach, czułkach i wargach. Wstępny wybór roślin jako pokarmu jest uzależniony między innymi od barwy liści, obecności włosków i składu chemicznego wosków i żywic występujących na ich powierzchni. Odmiany czy klony roślin charakteryzujące się liśćmi ciemnozielonymi, mającymi wysoką zawartość chlorofilów oraz niską zawartość barwników żółtopomarańczowych (flawonole, karoteny, ksantofile), podobnie jak obecność na liściach różnego rodzaju włosków i barier mechanicznych, utrudniających pobieranie pokarmu, są znacznie gorzej akceptowane przez owady. Z powyższych względów niektóre rośliny nie są w ogóle akceptowane przez owady jako rośliny żywicielskie lub są akceptowane w małym stopniu. Mamy wówczas do czynienia z mechanizmem braku akceptacji (preferencji) podczas wyboru roślin żywicielskich przez owady (Dąbrowski 1988b). Występowanie tego mechanizmu oznacza w praktyce mniejsze zasiedlenie niektórych odmian, klonów czy poszczególnych roślin przez szkodliwe owady.

Po zasiedleniu roślin przez owady może wystąpić zjawisko antybiozy, czyli szkodliwego działania pokarmu, oraz zjawisko tolerancji, przez co rozumie się zdolność rośliny do regeneracji uszkodzeń. Zjawisko antybiozy powoduje, że dana odmiana rośliny niekorzystnie wpływa na procesy życiowe owada, między innymi na płodność, masę ciała, okres rozwoju czy przeżywalność. Wynika to z niepełnego zaspokojenia potrzeb życiowych owada w związku z nieodpowiednim składem ilościowym i jakościowym składników pokarmowych – metabolitów podstawowych zawartych w roślinach oraz z obecności specyficznych allelozwiązków – metabolitów wtórnych hamujących pobieranie pokarmu, lub jego przyswajanie.

Mechanizmy braku akceptacji oraz antybiozy występują w roślinach najczęściej łącznie i mają istotny, trudny do rozdzielenia, wpływ na owady. Natomiast mechanizm tolerancji dotyczy wyłącznie wpływu owadów na rośliny i możliwości regeneracji uszkodzeń.

Zróznicowane występowanie w roślinach mechanizmów obronnych powoduje, że charakteryzują się one zróżnicowaną naturalną odpornością na szkodliwe organizmy. W zależności od stopnia uszkodzania wyodręb-

niono pięć stopni odporności odmian roślin na szkodniki (Dąbrowski 1988b; Leszczyński 2001b):

1) odporność całkowita (immunitet) – szkodnik w ogóle nie uszkodza danej odmiany,

2) odporność wysoka – odmiana jest w niewielkim stopniu uszkodzana,

3) odporność umiarkowana – stopień uszkodzenia waha się w granicach 25–49%,

4) odporność niska – stopień uszkodzenia waha się w granicach 50–70%,

5) podatność – stopień uszkodzenia powyżej przeciętnej.

Naturalna odporność roślin uwarunkowana właściwościami morfologicznymi, anatomicznymi czy chemicznymi jest dziedziczna i może być przekazywana z pokolenia na pokolenie monogenicznie lub poligenicznie. Ze względu na sposób dziedziczenia wyróżnia się odporność pionową (wertykalną, selektywną) i poziomą (horyzontalną, nieselektywną). Odporność pionowa występuje wówczas, gdy odmiany, klony, czy pojedyncze osobniki różnią się odpornością w stosunku do poszczególnych biotypów szkodnika; ten typ odporności jest kontrolowany przez jeden lub najwyżej kilka genów.

O odporności poziomej mówimy wtedy, gdy dana odmiana, klon czy pojedyncze osobniki wykazują odporność na różne biotypy szkodnika; ten typ odporności jest zwykle kontrolowany przez wiele genów i jest uwarunkowany wieloma mechanizmami. Z praktycznego punktu widzenia korzystniejsza jest odporność pozioma, która jest również bardziej trwała. Odporność uwarunkowana wieloma mechanizmami jest trudna do pokonania przez różne biotypy szkodliwych owadów.

3. Strategie obronne uwarunkowane właściwościami fizycznymi

Rośliny broniąc się przed owadami wykształciły szereg cech fizycznych, utrudniających tym organizmom żerowanie w swych tkankach. Duży wpływ na wybór rośliny żywicielskiej i żerowanie owadów mają takie właściwości morfologiczne, jak wysokość i kształt roślin, wielkość liści, występowanie na powierzchni roślin parzących włosków, bruzd, kolców, igieł, cierni, czy nalotu woskowego. Spośród właściwości anatomicznych istotnie utrudniających żerowanie owadów można wymienić: grubość i nasycenie woskiem kutikuli, liczbę i wielkość aparatów szparkowych i jamek prostych, grubość ścian komórkowych, a w przypadku mszyc – dodatkowo grubość warstwy sklerenchymy otaczającej wiązki przewodzące roślin (Leszczyński 2001 b).

4. Strategie obronne uwarunkowane właściwościami chemicznymi

Strategie obronne roślin, uwarunkowane ich właściwościami chemicznymi, polegają na syntezowaniu przez nie substancji, które mają wpływ na zachowanie i rozwój owadów. Rośliny mogą bronić się przed biotycznymi czynnikami szkodliwymi (owady, grzyby, bakterie, wirusy) i abiotycznymi (czynniki atmosferyczne, uszkodzenia mechaniczne) przez uruchamianie wieloskładnikowego mechanizmu obronnego, za który w znacznej mierze jest odpowiedzialny kwas jasmonowy (JA) i jego ester metylowy – jasmonian metylu (JA-Me) (Saniewski, Urbanek 2001). Mechanizm wytwarzania jasmonianów jest następujący: uszkodzenie roślin przez owady uwalnia białko (18-aminokwasowy polipeptyd) zwane systeminą, łączące się następnie z odpowiednim receptorem w komórce i aktywujące lipazę, uwalniającą z membran plazmatycznych kwas linolenowy, z którego powstaje kwas jasmonowy (Ryan 2000; Saniewski, Urbanek 2001).

Wymienione jasmoniany stanowią naturalną grupę hormonów roślinnych, regulujących wiele procesów wzrostu i rozwoju roślin w wyniku współdziałania z innymi hormonami roślinnymi. Uważa się, że jasmoniany endogenne, wytwarzane pod wpływem czynników biotycznych i abiotycznych, są przekaźnikami informacji między sygnałem stresowym a reakcją stresową, polegającą na indukcji odpowiednich genów i biosyntezie specyficznych białek obronnych, jak na przykład inhibitory proteinaz, oraz metabolitów wtórnych, jak związki fenolowe, terpenoidy, seskwiterpenoidy, glikozydy cyjanogenne i inne substancje, negatywnie wpływających na owady.

Indukowane zmiany w chemizmie obronnym mogą zanikać wraz ze starzeniem się roślin. Przykładem może być sosna *Pinus contorta*, której dwuletnie drzewka reagują na defoliację wzrostem zawartości metabolitów wtórnych, terpenów i tanin w igłach, natomiast w dziesięcioletnich drzewkach zawartość wymienionych substancji nie zmienia się w wyniku żerowania owadów (Harborne 1997).

Wytwarzanie przez rośliny specyficznych białek obronnych

Rośliny mogą bardzo szybko reagować na atak owadów wytwarzając specyficzne białka, działające jako inhibitory proteinaz, które powodują zaprzestanie dalszego żerowania (Harborne 1997). Specyficzne białko blokuje działanie enzymów tripsyny i chymotrypsyny, rozkładających białko roślinne i w ten sposób niekorzystnie wpływa na jego trawienie i wykorzystanie. Zjawisko to stwierdzono najpierw u roślin ziemniaka i po-

midora, na których żerowała stonka ziemniaczana, a następnie podobny mechanizm wykryto w ekstraktach 37 gatunków roślin, reprezentujących 20 rodzin. Z tego można wnioskować, że mechanizm ten jest powszechny w świecie roślin. Inhibitory proteinaz występują na przykład w okrywie nasiennej wielu gatunków roślin, w tym roślin drzewiastych i stanowią skuteczną ochronę przed owadami.

Zmiana zawartości metabolitów podstawowych w roślinie

Roślinne metabolity podstawowe, jak białka, wolne aminokwasy i cukrowce, są niezbędne do prawidłowego wzrostu i rozwoju owadów, stąd ich brak lub niedobór w pokarmie stanowi źródło poważnych zaburzeń w przebiegu tych procesów. Głównym czynnikiem decydującym o wartości smakowej roślin dla owadów są cukry, występujące powszechnie w liściach. Ważne są fosfolipidy i witaminy oraz mikroelementy.

Rośliny reagują często na żerowanie owadów obniżeniem zawartości składników pokarmowych. Na przykład reakcja czeremchy zwyczajnej na zasiedlenie liści przez mszycę czeremchowo-zbożową polegała na obniżeniu zawartości cukrowców rozpuszczalnych (polisacharydów strukturalnych, celulozy, hemiceluloz, pektyn) oraz wolnych aminokwasów (Sytykiewicz 2007). Spadek zawartości wolnych aminokwasów białkowych endogennych i egzogennych, waliny, izoleucyny, tyrozyny, histydyny i lizyny w tkankach liści czeremchy powoduje, że mszyce opuszczają żywiciela pierwotnego i przenoszą się na żywiciela wtórnego – pszenżyto, w tkankach którego zawartość wolnych aminokwasów jest wyższa o około 10% (Leszczyński et al. 2001).

Zmiana zawartości metabolitów wtórnych w roślinie

Najważniejszymi substancjami chemicznymi hamującymi żerowanie i rozwój owadów są wytwarzane w tkankach roślin metabolity wtórne, nazywane allelozwiązkami (inne nazwy: ksenobiotyki, allelopatyny, fitonocydy, blastokoliny). Wytwarzanie i gromadzenie metabolitów wtórnych przez rośliny wymaga obecności prekursorów pochodzących z metabolizmu podstawowego oraz enzymów i bogatych w energię cząsteczek (ATP, NADPH) dla podtrzymania pracy szlaku biosyntetycznego. Rośliny broniąc się przed owadami muszą więc ponosić określone koszty.

Metabolity wtórne różnią się między sobą budową chemiczną i występują zarówno na powierzchni roślin, jak i wewnątrz ich tkanek. Większość z nich jest zlokalizowana w wakuolach i ścianach komórkowych periferijnych tkanek. Metabolity wtórne wchodzi w skład

życie wydzielanych z kory i owoców. Mogą one oddziaływać na owady już w trakcie wyboru żywiciela lub dopiero po zasiedleniu roślin.

Podczas wyboru roślin przez owady, niektóre metabolity działają odstraszańco, nie dopuszczając do ich zasiedlenia, żerowania, złożenia jaj, lub ukrycia się. Po zasiedleniu roślin przez owady, sposób oddziaływania metabolitów wtórnych zależy między innymi od ich stężenia. W niskich stężeniach mogą pełnić funkcję stymulatorów żerowania, natomiast w wyższych – negatywnie wpływać na rozwój, lub nawet powodować śmiertelność.

Oddziaływanie metabolitów na owady po zasiedleniu roślin wynika z ich wpływu na metabolizm związany z regulacją enzymów uczestniczących w najważniejszych procesach życiowych tych organizmów, jak oddychanie, pobieranie pokarmu, trawienie, przekazywanie bodźców, zmiany w przepuszczalności błon komórkowych, neutralizacji związków toksycznych i innych.

W grupie wtórnych metabolitów roślinnych przeważają pochodne syntetyzowane na drodze trzech szlaków metabolicznych: terpenoidowego, fenolowego (szikimowego) i azotowego (aminokwasy) (Harborne 1997; Leszczyński 2001 a). Dla roślin drzewiastych większe znaczenie mają pochodne szlaku szikimowego, jak związki fenolowe (fenole, alkohole i kwasy fenolowe, fenylpropenydy, flawonoidy, kumaryny, garbniki), kwasy hydroksamowe i alkaloidy indolowe. Spośród pochodnych pozostałych szlaków na uwagę zasługują kukurbitacyny, saponiny, glikoalkaloidy steroidowe oraz biologicznie aktywne terpenoidy i steroidy. Ponadto istotne znaczenie obronne mają glukozynolany, glikozydy cyjanogenne i niektóre aminokwasy niebiałkowe. Szkodliwość rośliny w stosunku do owadów może wynikać z syntezy jednego lub kilku związków, które mogą działać synergistycznie.

Związki fenolowe

Jedną z najaktywniejszych grup, występujących w tkankach roślin zielnych i drzewiastych, stanowią związki fenolowe. Głównym zadaniem tych substancji jest hamowanie aktywności enzymów, zwłaszcza oksydoreduktaz i hydrolaz. Wysokiej zawartości związków fenolowych towarzyszy zwykle podwyższona zawartość peroksydazy i oksydaz fenolowych, które powodują nagromadzenie się dużych ilości polifenoli oraz chinonów, wykazujących silne właściwości antybiotyczne w stosunku do owadów (Ciepiela i Chrzanowski 2000). Duża zawartość chinonów i ich znaczna aktywność biologiczna sprzyjają procesowi utleniania wielu związków chemicznych, między innymi aminokwasów i witamin, co znacznie obniża wartość pokarmową roślin żywicielskich.

Wiele przykładów ujemnych korelacji pomiędzy zawartością fenoli ogólnych lub konkretnych związków fenolowych w tkankach roślin zielnych, jak i drzewiastych, a liczebnością występujących na nich liściożernych owadów z wielu rzędów, jak Lepidoptera, Orthoptera, Hemiptera, Hymenoptera, Diptera i Coleoptera można znaleźć w literaturze. Na przykład stwierdzono ujemne korelacje między zawartością związków fenolowych w roślinach żywicielskich a zagęszczeniem mszyc *Pemphigus bursarius* (Cole 1984), *Aphis fabae* (Cichocka et al. 1999), *Sitobion avenae* (Ciepiela, Chrzanowski 1999). Pąki róż zawierające wysokie stężenia związków fenolowych, takich jak katechol i skondensowanych katechin nie są w ogóle zasiedlane przez mszycę *Macrosiphum rosae* (Miles 1978; Leszczyński 2001a).

Najważniejszą grupę pochodnych związków fenolowych zapobiegających żerowaniu owadów stanowią flawonoidy, do których należą taniny, występujące powszechnie – w stosunkowo dużych stężeniach – w liściach roślin drzewiastych. Rozróżnia się dwa rodzaje tanin (Harborne 1997): hydrolizowalne, które są pochodnymi prostych kwasów fenolowych, takich jak kwas galusowy i jego dimer – kwas heksahydroksydifenowy połączony z glukozą oraz skondensowane, charakteryzujące się znacznie większą masą cząsteczkową i będące oligomerami, uformowanymi przez kondensację dwu lub więcej cząsteczek hydroksyflawanolu.

Taniny tworzą, najczęściej nieodwracalne, wiązania z białkiem, peptydami i innymi grupami funkcyjnymi. Wiązanie takie zabezpiecza białko przed rozkładem trypsyną i innymi enzymami trawiennymi. Ponadto taniny odznaczają się charakterystycznym smakiem i działaniem ściągającym. Działanie to zniechęca zwierzęta do żerowania na roślinach zawierających te substancje. Obecność tanin w dużych stężeniach zapobiega żerowaniu owadów, natomiast w przypadku zjadania roślin zawierających małe ilości tych związków, obserwuje się negatywny wpływ na organizm.

Toksyczność tanin wynika między innymi z tego, że wiążą się one z tkankami jelita owadów. Wykazały to badania przewodu pokarmowego gąsienic motyla *Papilio polyxenes*, żywionych sztuczną karmą zawierającą taniny. Z badań tych wynika, że przyczyną zamierania gąsienic było uszkodzenie jelita środkowego (Harborne 1997). Inny przykład negatywnego wpływu tanin na owady dotyczy mszyc *Aphis craccivora* żerujących na roślinach orzeszków ziemnych: owady żerujące na roślinach zawierających duże ilości tanin były mniej płodne, a więc zmniejszyły się ich zdolności reprodukcyjne.

Zawartość tanin w roślinie może być cechą determinującą zachowania pokarmowe owadów. Stwierdzono (Feeny 1970, Harborne 1997), że gąsienice piędzika

przedzimka chętnie żerują na liściach dębu wiosną do połowy czerwca, a następnie przenoszą się na liście innych roślin. Badając skład chemiczny liści dębu wykazano, że główną przyczyną takiego zachowania się gąsienic piędzika był istotny wzrost zawartości tanin w liściach dębu. Dotyczy to również innych gatunków owadów żerujących na dębie, których liczba znacząco zmniejsza się, gdy nastąpi wzrost zawartości tanin.

Drzewa sosny zwyczajnej o wyższej zawartości tanin w igłach i o niższej koncentracji α -pinenu generalnie nie są zasiedlane przez przypłaszczka granatka (*Phaenops cyanea*) (Apel et al. 1999). Wyższa zawartość tanin w starszych liściach wierzbowatych (Salicaceae) powoduje, że są one niechętnie zasiedlane przez stonkowate (Czerniakowski 2006).

Z badań Schultza i Baldwina (1982) wynika, że liście drzewostanów dębowych, które uległy defoliacji w wyniku żeru brudnicy nieparki w dwóch poprzednich latach, zawierały większe ilości ogólnych fenoli oraz hydrolizowalnych i skondensowanych tanin niż liście drzew kontrolnych. Zwiększenie zawartości tych substancji w liściach wpływało negatywnie na żerowanie owadów, a w konsekwencji na rozwój larw i płodność powstałych osobników dorosłych motyli, co może mieć podstawowe znaczenie dla przebiegu następnych gradacji (Faeth 1986; Feeny 1970; Valentine et al. 1983; Rossiter et al. 1988).

Innym przykładem gatunku, który słabo rozwijał się na liściach topoli osiki (*Populus tremuloides*), w wyniku odporności indukowanej defoliacją spowodowaną przez prządkę (*Malacosoma* spp.), jest wspomniany już paź *Papilio canadensis* (Lepidoptera) (Dankert et al. 1997).

Spośród związków fenolowych występujących w roślinach można wymienić proste glikozydy fenolowe występujące w liściach wierzby i topoli, odstrasżające owady z rzędów motyli i chrząszczy. Związek o nazwie salikortyna, znajdujący się w liściach wierzby, zapobiega przepoczwarczeniu się chrząszcza *Pratora vulgatissima* (Harborne 1997).

Zwiększona zawartość roślinnych metabolitów wtórnych wytworzonych w liściach może wpływać w większym stopniu na patogeny larw motyli niż na samego gospodarza. Mogą one blokować aktywność mikrobiologicznych insektycydów zawierających entomopatogenne bakterie i wirusy, które działają drogą pokarmową. Zjadane przez owady liście mogą bowiem zawierać szeroką gamę związków o właściwościach potencjalnie inhibicyjnych, włączając fenole, inhibitory proteinaz, niebiałkowe kwasy aminowe i alkaloidy, które pojedynczo, lub łącznie inaktywują mikrobiologiczne białka (Appel 1993; Appel, Schultz 1994). Większa zawartość fenoli w liściach dębu szypułkowego była przyczyną mniejszej wrażliwości larw brudnicy nieparki na infekcję wirusem nuklearnej poliedrozy (GMNPV)

(Keating et al. 1988), który w sprzyjających warunkach istotnie ogranicza populację tego owada. Roślinne metabolity wtórne mogą redukować również efektywność insektycydów chemicznych, co wynika ze stymulowania przez nie enzymów owadzych rozkładających te substancje (Brattsten 1988).

Związki kumarynowe

Inną grupę metabolitów wtórnych, szeroko rozpowszechnioną w świecie roślin, stanowią związki kumarynowe, pochodne benzo- α -pironu, które ze względu na ich biogenezę i występowanie podstawowego szkieletu C_6-C_3 zalicza się również do pochodnych fenylopropanu (Główniak, Kozyra 2001). Kumaryny występują w roślinach jako wolne związki oraz w formach związanych glikozydowo, głównie jako proste kumaryny fenolowe. Wykryto je u ponad 800 gatunków roślin wyższych, głównie dwuliściennych. W roślinach związki kumarynowe gromadzą się w owocach (rośliny z rodziny Apiaceae), korzeniach, liściach, kwiatach, rzadziej w korze, łodygach i nasionach. Zawartość kumaryn w roślinie zmienia się w zależności od stopnia jej rozwoju i jest różna w kolejnych okresach wegetacji. Pełnią one funkcję obronną i są syntezowane w warunkach stresu, na przykład w wyniku żerowania owadów czy innych czynników biotycznych, jak mikroorganizmy i abiotycznych, jak temperatura, wilgotność, promieniowanie UV, zanieczyszczenie środowiska.

Działanie obronne związków kumarynowych może wynikać z ich właściwości toksycznych. Takie furanokumaryny, jak na przykład psoralen i ksantotoksyna, hamują rozwój owadów przez blokowanie syntezy DNA. Toksyczność wymienionych związków obniża się przy braku promieniowania UV.

Badania nad występowaniem kumaryn w różnych częściach rośliny *Calophyllum cordato-oblongum*, jak pąki, gałązki, liście, kora i drewno pnia, wykazały, że największa ich zawartość jest w pąkach i mniejsza się stopniowo w pozostałych częściach, a w drewnie pnia kumaryny praktycznie już nie występują.

Związki cyjanogenne

Obrona chemiczna roślin przed szkodliwymi owadami może polegać na syntezie związków cyjanogennych, czyli związków odpowiedzialnych za wytwarzanie cyjanowodoru (HCN). Proces wytwarzania cyjanowodoru stwierdzono u około 2650 roślin, należących do ponad 550 rodzajów i 130 rodzin (Stochmal 2001). Cyjanowodór powstaje w organizmach żywych głównie w wyniku hydrolizy glikozydów cyjanogennych, które występują również w roślinach drzewiastych, między innymi w drzewie kauczukowym *Hevea brasiliensis*

(Stochmal 2001) i czeremsze zwyczajnej *Prunus padus* (Leszczyński et al. 2001).

Glikozydy cyjanogenne są polarnymi, rozpuszczalnymi w wodzie związkami, akumulowanymi w wakuolach komórek roślinnych. Związki te są łatwo hydrolizowane przez β -glukozydazy, w wyniku czego powstaje glukoza i cyjanohydryny, które rozpadają się do cyjanowodoru i związku karbonylowego. Pomimo że enzym β -glukozydaza i substrat (glikozydy cyjanogenne) często razem występują w tym samych organach roślinnych, wolny cyjanowodor rzadko jest obecny w roślinach. Dopiero podczas uszkodzenia tkanki, na przykład w wyniku żerowania owadów, dochodzi do kontaktu enzymu z glikozydem i następuje uwolnienie toksycznego cyjanowodoru, który – podobnie jak tlenek węgla – wiążąc się z cząsteczką hemu, blokuje aktywność oksydazy cytochromowej, będącej ostatnim ogniwem w łańcuchu oddechowym roślinożerców.

Związki terpenowe i inne substancje odstrasżające

Żywyce kory drzew iglastych są bogate w związki terpenowe, między innymi w α i β -pinen, które są głównymi substancjami odstrasżającymi dla większości stawonogów. O właściwościach antyfidantnych tych żywic dla niektórych gatunków korników decyduje stosunek α/β -pinenu. Na przykład drzewa jodły w zachodnich Stanach Zjednoczonych o dużym stosunku α/β -pinenu są mniej wrażliwe na atak korników *Dendrocrotinus pseudotsugae*, gdyż w tym przypadku β -pinen jest repelentem dla tych owadów (Harborne 1997).

Do najbardziej znanych związków terpenoidowych o silnych właściwościach antyfidantnych dla owadów należy azadyrachtyna, wyizolowana po raz pierwszy w 1968 roku z nasion miodli indyjskiej (*Azadirachta indica* A. Juss), należącej do rodziny Meliaceae (Butterworth i Morgan 1968). Działanie antyfidantne wykazuje ten triterpenoid w wyższych koncentracjach, natomiast w niższych – działa jako inhibitor rozwoju i reprodukcji owadów. Inne ważniejsze triterpenoidy o właściwościach antyfidantnych, wytwarzane w mniejszych ilościach przez miodlę indyjską i inne rośliny z rodziny Meliaceae to: meliantrol, salannina, nimbin i nimbidin. Wymienione związki, głównie w formie ekstraktów roślinnych, znalazły zastosowanie w ograniczaniu liczebności populacji szkodliwych owadów.

Niekiedy proste związki wydzielane z igieł sosny są bardzo efektywne w odstrasżaniu owadów od żerowania (Harborne 1997). Takim związkiem jest na przykład gazowy etan (C_2H_6) wydzielany z igieł sosny i istotnie ograniczający żerowanie owada *Monochamus alternatus*.

Inne mechanizmy obronne

Zróznicowanie składu chemicznego liści

Drzewa wykształciły również inne mechanizmy obronne pozwalające im przetrwać wielokrotne żerowanie owadów. Takim mechanizmem jest zróznicowanie składu chemicznego liści, a tym samym zróznicowanie ich właściwości smakowych, w obrębie korony, a nawet pojedynczych gałęzi. Obserwując żerowanie owadów w obrębie korony takich drzew, jak brzoza (*Betula lutea*) i leszczyna (*Acer saccharum*) stwierdzono, że żerują one wybiórczo i duża liczba liści pozostaje nienaruszona. Analizy chemiczne liści pobranych z koron tych drzew wykazały znaczne zróznicowanie ich składu chemicznego, nawet pomiędzy liśćmi tej samej gałęzi (Schultz 1983, Harborne 1997). Większa zawartość tanin w niektórych liściach była między innymi przyczyną omijania ich przez owady.

Zróznicowanie w składzie chemicznym liści obserwuje się również między osobnikami danej populacji drzew. Takim przykładem może być neotropikalny gatunek drzewa *Cecropia peltata* (Moraceae). Liście niektórych osobników tego gatunku zawierają duże ilości tanin i nie są zasiedlane przez owady, podczas gdy liście innych osobników zawierają mało tanin i są chętnie zjadane (Harborne 1997).

Wytwarzanie przez rośliny hormonów owadzych

Rośliny, w tym rośliny drzewiaste, w obronie przed atakiem szkodników syntetyzują m.in. związki należące do grupy hormonów owadzych – hormony linienia i juwenilne, mające wpływ na metamorfozę owadów.

Do hormonów regulujących procesy linienia u owadów zalicza się wyizolowany po raz pierwszy w 1954 roku z poczwerek jedwabnika morwowego (*Bombyx mori*) ekdyson oraz związki pośrednie jego syntezy, 20-hydroksyekdyson i jego metabolity. Największą aktywność biologiczną spośród wymienionych związków wykazuje 20-hydroksyekdyson (Feldlaufer 1989). Hormon ten wydzielany przez gruczoły protorakalne do hemolimfy, działa bezpośrednio na komórki epidermy synchronizując procesy linienia i metamorfozy we wszystkich stadiach rozwojowych owadów, od powstania larwy do owada doskonałego (Malinowski, Głowacka 1996). Przebieg wylinki jest prawidłowy tylko przy odpowiednim poziomie tego hormonu w poszczególnych etapach. Wymieniony hormon po spełnieniu swej roli ulega w krótkim czasie dezaktywacji (w ciągu 7 godz. ekdyson ulega dezaktywacji w 50%) i w związku tym wylinka przebiega prawidłowo. W przeciwnym razie występują u owadów różnego rodzaju deformacje prowadzące do ich śmierci.

Hormon 20-hydroksyedyson wykryto w dużych ilościach w liściach i korzeniach cisa (*Taxus baccata*) i w kłączach paproci *Polypodium vulgare* (Harborne 1993). Następnie wykryto jeszcze w różnych roślinach około 70 podobnych substancji, które określa się mianem fitoekdysonów, w przeciwieństwie do hormonów produkowanych przez owady, zwanych zoekdysonami. Należy dodać, że fitoekdysony wykazują większą aktywność biologiczną niż zoekdysony, gdyż są bardziej trwałe. Szczególnie wrażliwe na działanie fitoekdysonów są gąsienice jedwabnika morwowego (*Bombyx mori*) i skośnika bawełnowca (*Pectinophora gossypiella*). Jako ciekawostkę należy podać, że w procesie linienia po pobraniu 20-hydroksyedysonu gąsienice jedwabnika morwowego nie są w stanie zrzucić starego pancerza chitynowego i w rezultacie wykształcają dwie głowy. Produkowanie przez rośliny owadzych hormonów linienia może być jednym z istotnych, naturalnych czynników regulujących populacje roślinożerców.

Innymi hormonami owadziimi produkowanymi przez rośliny są hormony juwenilne, niezbędne tylko w przekształcaniach w stadium larwy. Wymienione związki mają strukturę seskwiterpenową, podobną do farnesolu. Odpowiedni ich poziom w hemolimfie decyduje o właściwym przebiegu procesów morfogenetycznych. Występowanie owadzych hormonów juwenilnych w roślinach odkrył przypadkowo biolog z byłej Czechosłowacji – K. Slama, podczas pobytu na Uniwersytecie w Harvardzie, hodując kowale bezskrzydłe (*Pyrrhocoris apteris*) na płytkach Petriego, wyłożonych papierem wytworzonym w USA. Okazało się, że larwy wymienionego gatunku owadów przetrzymywane na takim papierze nie rozwijały się i ciągle pozostawały w piątej fazie rozwojowej. Dopiero zastosowanie oryginalnego papieru, na którym wcześniej hodowano te owady, przywróciło im normalny wzrost i rozwój. Ustalono, że przyczyną zahamowania rozwoju owadów był, występujący w papierze amerykańskim produkowanym z drzewa jodły balsamicznej (*Abies balsamea*), związek nazwany juwabionem, który jest analogiem strukturalnym naturalnego hormonu juwenilnego owadów. Następnie wykryto w różnych roślinach inne analogi hormonów juwenilnych, jak juwocimen 2 i juwadecen.

Wymienione substancje, pobierane przez owady z roślin żywicielskich, mogą powodować różne anomalie rozwojowe i w efekcie, w zależności od dawki, gatunku owada i jego stadium rozwojowego, w różny sposób mogą ograniczać rozwój embrionalny owadów. Jako przykład oddziaływania roślinnych hormonów juwenilnych na owady można podać juwabion, który w formie wolnego kwasu jest syntezowany w odpowiedzi na żerowanie ochojnika jodłowego w korze jodły olbrzymiej (*Abies grandis*), dając jej ochronę przed następnymi pokoleniami tego szkodnika (Harborne 1997).

Konsekwencją badań nad substancjami zaburzającymi metamorfozę owadów było wykrycie w roślinach hormonów antyjuwenilnych, wywołujących efekt przeciwny w stosunku do omówionych wyżej hormonów juwenilnych (Hsu et al. 1989). W ekstrakcie z roślin żeniszka (*Ageratum houstonianum*), należącego do rodziny złożonych (Compositae), wykryto dwa związki z grupy ageratochromenów, prekocen I i prekocen II, które skrcają rozwój owadów, dając zminiaturyzowane osobniki dorosłe, niezdolne do reprodukcji. Następnie wykryto szereg związków z grupy prekocenów o podobnej aktywności.

Wytwarzanie przez rośliny związków o charakterze feromonów owadów

Rośliny wytwarzają również substancje decydujące o aktywności feromonów owadów. Owady mogą pobierać te substancje i przechowywać w swych organizmach, wykorzystując je w miarę potrzeby bez żadnych przekształceń lub po ich przekształceniu jako feromony. Jako przykład można podać oddziaływanie substancji wydzielanych przez sosnę *Pinus ponderosa* na chrząszcze korników *Dendrocrotinus brevicomis* i *Ips paraconfusus* (Wood 1982, Harborne 1997). Interakcja jest bardzo złożona. Biorą w niej udział monoterpyny występujące w żywicy tej sosny: limonen, α - i β -pinen, 3-karen i myrcen. Chrząszcze korników *Dendrocrotinus brevicomis* i *Ips paraconfusus* wykorzystują terpeny produkowane przez sosnę do wytwarzania feromonów. Samce absorbują myrcen wydzielany przez sosnę i utleniają go do alkoholi, ipsdienolu i ipsenolu, które są feromonami męskimi. Natomiast samce innego kornika, *Ips typografus*, uzyskują swoje feromony, myrtenol i (E)-myrtanol, w wyniku utleniania α -pinenu przez mikroorganizmy występujące na roślinie żywicielskiej.

Drzewa zawierające duże ilości limonenu są omijane przez wymienione gatunki owadów, ponieważ substancja ta wykazuje silną toksyczność dla chrząszczy i działa jako repelent. Natomiast drzewa o małej zawartości limonenu i o dużych stężeniach α -pinenu (prekursora feromonu) oraz myrcenu, wykorzystywanego bezpośrednio przez owady jako feromon, są preferowane. Duża zawartość β -pinenu jest również akceptowana, gdyż ten monoterpyn jest najmniej toksyczny dla *D. brevicomis*.

Feromony wytwarzane przez dany gatunek kornika z substancji syntezowanych przez sosnę pełnią także ważną funkcję w ograniczaniu żerowania innych gatunków na określonych powierzchniach drzewa. Na przykład feromony wydzielane przez *D. brevicomis* hamują żerowanie *Ips paraconfusus*.

Uwalnianie przez rośliny lotnych związków atrakcyjnych dla parazytoidów lub informujących inne rośliny o niebezpieczeństwie ataku szkodników

W reakcji na żerowanie szkodników niektóre rośliny wykształciły zdolność uwalniania do środowiska związków lotnych, szczególnie atrakcyjnych dla wrogów naturalnych owadów. Za pomocą lotnych związków, na przykład etylenu, wydzielanych przez uszkodzone rośliny drzewiaste są również „informowane” o niebezpieczeństwie niezainfekowane jeszcze drzewa, które mogą zabezpieczyć się przed atakiem szkodników, syntezując na przykład odpowiednie metabolity wtórne (związki fenolowe, taniny) (Baldwin et Schultz 1983; Haukioja et al. 1985).

Związki lotne przyciągające parazytoidy i drapieżce mogą mieć różną budowę. Najbardziej znane przykłady dotyczą głównie roślin zielnych (Harborne 1997). Na przykład rośliny ogórka zainfekowane przez przędziorki wydzielają β -ocimen i 4,8-dimetylo-1,3,7-nonatrien, które zwabiają drapieżcę *Phytoseiulus persimilis*; rośliny kukurydzy wydzielają linolol, przywabiający ćmy *Cotesia marginiventris*, będące drapieżcami szkodliwego motyla *Spodoptera exigua*; rośliny soi wydzielają linolol, guajakol i 3-oktanon – substancje wabiące owada *Microplitis demolitor*, który jest drapieżcą szkodliwego motyla *Pseudoplusia includens*. Natomiast siewki bawełny, zainfekowane przez przędziorki uwalniają związki lotne, które przywabiają drapieżców tych stawonogów i jednocześnie informują sąsiednie, nie zaatakowane rośliny o niebezpieczeństwie.

Wytwarzanie przez rośliny mechanicznej bariery zamykającej larwy szkodników w chodnikach

Ważnym mechanizmem ograniczającym liczebność niektórych gatunków owadów jest wytwarzanie przez drzewa dużej ilości żywicy, która zalewa larwy w chodnikach. Takim przykładem jest sosna zaatakowana przez przyplaszczka granatka, która wytwarza duże ilości żywicy i zalewa nią żerujące larwy tego gatunku (Gutowski et al. 1992).

Literatura

- Apel K. H., Wenk M., Kleiber Ch. 1999. Status Kolloquium zum Massenwechsel und zur Wirtsfindung des Blauen Kiefernprachtkäfers in Eberswalde. *Brandenburgische Forstnachrichten*, 8: 13-15.
- Appel H. M. 1993. The insect gut lumen: physicochemistry and impact on plant allelochemicals and nutrients. [W:] E. A. Bernays (red.), *Insect-plant interaction*, CRC, Boca Raton, FL, Vol. 5: 209-223.
- Appel H. M., Schultz J. C. 1994. Oak tannins reduce effectiveness of Thuricide (*Bacillus thuringiensis*) in the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae). *Journal of Economic Entomology*, 87(6): 1736-1742.
- Baldwin I. T., Schultz J. C. 1983. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage; evidence for communication between plants. *Science*, 221: 277-279.
- Boczek J. 1998. *Nauka o szkodnikach roślin uprawnych*. Wyd. III, SGGW, Warszawa.
- Brattsten L.B. 1988. Potential role of plant allelochemicals in the development of insecticide resistance [W:] Novel aspects of insect-plant interactions. (P. Barbarosa and D. K. Letourneau red.). Wiley, New York, 313-348.
- Bridgden M. R., Hanover J. W. 1982. Indirect selection for pest resistance using terpenoid compounds. [W:] Resistance to diseases and pests in forest trees. (H.M. Heybroek, B. R. Stephan, K. von Weissenberg red.), Wageningen, Netherlands, Pudoc.
- Butterworth J. H., Morgan E. D. 1968. Isolation of a substance that suppresses feeding in locust. *Journal of the Chemical Society, Chemical Communications*, 23-24.
- Ciepiela A. P., Chrzanowski G. 1999. Accumulation of phenolic compounds in winter triticale of different resistance to grain aphid *Sitobion avenae* F. (Homoptera: Aphididae). *Aphids and Other Homopterous Insects*, 7: 195-201.
- Ciepiela A. P., Chrzanowski G. 2000. Polyphenolic compounds of winter triticale leaves. *Herba Polonica*, XLVI (4): 278-282.
- Cichocka E., Leszczyński B., Goszczyński W. 1999. Effect of phenolic compounds on acceptance of brad bean cultivars by black bean aphid, *Aphis fabae* (Scop.). *Aphids and Other Homopterous Insects*, 7: 205-211.
- Cole R. A. 1984. Phenolic acid associated with the resistance of lettuce cultivars to the lettuce root aphid. *Annals of Applied Biology*, 105: 129-145.
- Dankert B. A., Herms D. A., Parry D., Scriber M., Haas L. A. 1997. Mediation of competition between folivores through defoliated-induced changes in host quality. [W:] Raman A. (red.), *Ecology and Evolution of Plant Feeding Insects in Natural and Man Made Environments*. Buckhuys Publ., Lesden, Netherlands.
- Dąbrowski Z. T. 1988a. Najnowsze poglądy na temat odporności roślin drzewiastych na owady. *Las Polski*, 23/24: 31-34.
- Dąbrowski Z. T. 1988b. Podstawy odporności roślin na szkodniki. Wyd. II, PWRiL, Warszawa, 260 ss.
- Faeth S. H. 1986. Indirect interaction between temporally separated herbivores mediated by the host plant. *Ecology*, 67: 479-494.
- Feeny P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, 51: 565-581.
- Finch-Savage W. E., Blake P. S., Clay H. R. 1996. Dessication stress in recalcitrant *Quercus robur* L. seeds results in lipid peroxidation and increased synthesis of jasmonates and abscisic acid. *Journal of Experimental Botany*, 47: 661-667.
- Feldlaufer M. F. 1989. Diversity of moulting hormones in insects. [W:] Ecdysone. From chemistry to mode of action (J. Koolman red.), G. Thieme, Verlag Stuttgart, New York, 308-312.

- Głowacka B., Cichońska A. 1990. Odporność drzew leśnych na owady liściożerne. *Kosmos*, 39 (4): 373-388.
- Głowniak K., Kozyra M. 2001. Kumaryny – ich rozpowszechnienie w świecie roślinnym i aktywność biologiczna. [W:] *Biochemiczne oddziaływania środowiskowe* (W. Oleszek, K. Głowniak, B. Leszczyński red.), Akademia Medyczna, Lublin, 251-265.
- Gutowski J., Królik R., Partyka M. 1992. Studia nad biologią, występowaniem i znaczeniem gospodarczym w Polsce bogatków z rodzaju *Phaenops Dejan* (Coleoptera: Buprestidae). *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa*, 736: 77-192.
- Haukioja E., Suomela J., Neuvonen S. 1985. Long-term inducible resistance in birch foliage: triggering cues and efficacy on a defoliator. *Oecologia* (Berlin), 5: 263-269.
- Harborne J. B. 1997. *Ekologia biochemiczna*. Tłumaczenie z angielskiego: W. Oleszek, PWN, Warszawa, 351 ss.
- Hsu Ch.-L., Chang F., Mower H.F., Groves L.J., Jurd L. 1989. Effect of orally administered 5-ethoxy-6-4-methoxyphenyl methyl-1,3-benzodioxole on reproduction of the mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, 82(4): 1046-1053.
- Keating S. T., Yendol W. G., Schultz J. C. 1988. Relationship between susceptibility of gypsy moth larvae (Lepidoptera: Lymantriidae) to a baculovirus and host plant foliage constituents. *Environmental Entomology*, 17: 952-958.
- Kolk A. 2007. Potrzeba badań nad selekcją odpornościową drzew leśnych na szkodliwe owady. [W:] *Quo vadis, Forestry, Materiały Międzynarodowej Konferencji, Sękocin Stary, 29-30 czerwca 2006* (Z. Sierota red.), Instytut Badawczy Leśnictwa: 551-555.
- Leszczyński B. 2001a. Rola allelozwiązków w oddziaływaniach owady – rośliny. [W:] *Biochemiczne oddziaływania środowiskowe* (W. Oleszek, K. Głowniak, B. Leszczyński red.), Akademia Medyczna, Lublin: 61-85.
- Leszczyński B. 2001b. Naturalna odporność roślin na szkodniki. [W:] *Biochemiczne oddziaływania środowiskowe* (W. Oleszek, K. Głowniak, B. Leszczyński red.), Akademia Medyczna, Lublin: 87-108.
- Leszczyński B., Łukasik I., Urbańska A., Józwiak B. 2001. Biochemiczne oddziaływania podczas zmiany roślinnych żywicieli przez mszycę czeremchowo-zbożową. [W:] *Biochemiczne oddziaływania środowiskowe* (W. Oleszek, K. Głowniak, B. Leszczyński red.), Akademia Medyczna, Lublin: 109-128.
- Miles P.W. 1978. Redox reactions of hemipterous saliva in plant tissues. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 24: 534-539.
- Malinowski H., Głowacka B. 1996. Tebufenozyd (tebufenozide) – agonista ekdysonu jako insektycyd w ochronie lasu. *Progress In Plant Protection / Postępy w Ochronie Roślin*, 36 (1): 222-228.
- Rossiter M. C., Schultz J. C., Baldwin I. T. 1988. Relationship among defoliation, red oak phenolics, and gypsy moth growth and reproduction. *Ecology*, 69: 267–277.
- Ruddat M. 1992. Allelopathy. *McGraw-Hill Encyclopedia of Science and Technology*, 1: 390-394.
- Ryan C. A. 2000. The systemin signaling pathway: differential activation of plant defensive genes. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1477: 112-121.
- Saniewski M., Urbanek H. 2001. Jasmoniany i ich rola środowiskowa. [W:] *Biochemiczne oddziaływania środowiskowe* (W. Oleszek, K. Głowniak, B. Leszczyński red.), Akademia Medyczna, Lublin, 181-198.
- Saniewski M., Czapski J. 1999. Jasmoniany i ich funkcja allelopatyczna. *Postępy Nauk Rolniczych*, 1: 3-18.
- Schultz J. C. 1983. Impact of variable plant defensive chemistry on susceptibility of insects to natural enemies. [W:] *Plant Resistance to Insects* (Heding P.A. red.), Amer. Chem. Soc., Washington D.C., 37-54.
- Schultz J. C. Baldwin I. T. 1982. Oak leaf quality declines in response to defoliation by gypsy moth larvae. *Science*, 217: 149-150.
- Sytykiewicz H. 2007. Biochemiczne i anatomiczne aspekty żerowania mszycy czeremchowo-zbożowej (*Rhopalosiphum padi* L.) na żywicielu pierwotnym. Rozprawa doktorska, Akad. Podlaska w Siedlcach.
- Waterman P. G., Mole S. 1994. *Analysis of phenolic plants metabolites*. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Wood D. L. 1982. The role of pheromones, kairomones and allomones in the host selection and colonization behaviour of bark beetles. *Annual Review of Entomology*, 27: 411-446.
- Valentine H. T., Wallner W. E., Wargo P. M. 1983. Nutritional changes in host foliage during and after defoliation, and their relation to the weight of gypsy moth pupae. *Oecologia* (Berlin), 57: 298-302.