

Received: 19.09.2014 / Accepted: 11.02.2015

“Priming”, readiness of plants to defend themselves against pests and pathogens

„Priming”, gotowość roślin do obrony przed szkodnikami i patogenami

Dariusz Piesik*

Summary

Plants are exposed to contact with a number of pathogenic organisms, whose influence leads to disturbances in their normal functioning. The greatest physiological changes, loss of yielding and lower quality crops are caused by insect pests, and also viruses and fungi. However, plants have developed a whole range of defense capabilities resulting from an exposure e.g. to pests. Infestation by plant pathogens or attack by herbivores induce the unique physiological state of the plant, which is called “priming”. This state may also be induced by treatment of the plants of different kinds of natural or synthetic compounds. Previously treated plants may react faster and stronger in the activation of defense mechanisms. In fact, “priming” is responsible for the preparation of plant defense. Volatile organic compounds may be recognized as the factors, which influence on this phenomenon. Neighboring plants receive these signals and in consequence are better prepared to defense, because it begins before the attack of pest or pathogen.

Key words: volatile organic compounds; activation of plant defense mechanism

Streszczenie

Rośliny są narażane na kontakt z licznymi organizmami chorobotwórczymi, których oddziaływanie prowadzi do zaburzeń w ich prawidłowym funkcjonowaniu. Największe zmiany fizjologiczne, straty w plonowaniu i obniżenie jakości plonów, wywołują szkodniki z gromady owadów, a także wirusy i grzyby. Rośliny wykształciły jednak cały arsenał możliwości obronnych, indukowanych w następstwie kontaktu np. ze szkodnikami. Porażenie roślin przez patogeny lub atak ze strony roślinożerców powodują indukcję unikalnego stanu fizjologicznego roślin, jakim jest „priming”. Ten stan może być również wzbudzany przez traktowanie roślin różnego rodzaju związkami naturalnymi lub syntetycznymi. Rośliny poddane uprzednio „primingowi” reagują szybciej i silniej w aktywacji mechanizmów obronnych. W efekcie „priming” odpowiada za przygotowanie roślin do obrony. Czynniki wpływającymi na to zjawisko mogą być lotne związki organiczne wydzielane przez rośliny uszkodzane. Rośliny sąsiednie natomiast odbierają te sygnały i w konsekwencji są lepiej przygotowane do obrony, gdyż zanim nastąpi atak szkodnika lub patogena zaczyna się obrona.

Słowa kluczowe: lotne związki organiczne; aktywacja mechanizmu obronnego roślin

Uniwersytet Technologiczno-Przyrodniczy w Bydgoszczy
Katedra Entomologii i Fitopatologii Molekularnej
Kordeckiego 20, 85-225 Bydgoszcz
*corresponding author: piesik@utp.edu.pl

„Priming” – istota zjawiska / "Priming" phenomenon nature

„Priming” był znany z pełnienia częściowo roli mechanizmu obronnego roślin, jednak fenomen ten nie znalazł zainteresowania wśród badaczy, aż do połowy lat 90. XX wieku. W języku potocznym „prime” oznacza „przygotować” lub „przygotowanie”. W kontekście naturalnego mechanizmu obronnego roślin „priming” jest fizjologicznym procesem, podczas którego rośliny szybciej i agresywniej reagują na czynniki stresogenne. Gotowość roślin uzyskana wskutek „primingu” jest określana „stanem przygotowania”, który pozwala roślinom przyspieszyć mechanizmy obronne w razie wystąpienia ataku ze strony roślinożercy czy patogena.

„Priming” odpowiada za przygotowanie obrony roślin w środowisku naturalnym. „Pamięć” występująca u roślin jest zdecydowanie inna niż ta, która występuje u zwierząt, ponieważ rośliny polegają zdecydowanie bardziej na procesach biochemicznych, niż na świadomej reakcji (Bird 2007; Bruce i wsp. 2007). Rośliny w ciągu życia mogą angażować różne strategie do obrony przed agrofagami. „Priming” ma wiele poziomów obrony, które są aktywowane podczas faz rozwojowych rośliny w zależności od swoistej interakcji roślina – patogen lub roślina – owad (Pastor i wsp. 2013).

W czasie ostatniej dekady okazało się, że „priming” jest bardzo ważną częścią składającą się na fenomen indukowanej odporności na stres. Zjawisko to ma szansę stać się ważnym elementem składającym się na nowoczesną ochronę roślin. „Priming” wpływa na aktywację mechanizmów obronnych szybciej i efektywniej, gdy rośliny były uprzednio wystawione na działanie stresu biotycznego lub abiotycznego. Ponadto spotyka się z przychylnością ekologów, gdyż nie powoduje żadnych zmian w środowisku. To odkrycie może budować nową strategię w walce z patogenami roślin bez jakiegokolwiek wpływu na plony roślin. Wykorzystanie naturalnych możliwości obronnych roślin cieszy się także z dużym zainteresowaniem ostatecznych odbiorców jakimi są konsumenci (Kessler i wsp. 2006). Nie ma wątpliwości, że „priming” ma ogromne znaczenie dla systemu obronnego roślin. Jednak należy dalej prowadzić badania w celu wyjaśnienia korzyści płynących w stosunku do plonów roślin oraz ich jakości. Kolejne eksperymenty są niezbędne dla praktycznej aplikacji indukowanej obrony (Conrath 2011). „Priming” jest fenomenem, który pozwala komórkom reagować na małe ilości stymulatora oraz przygotować obronę znacznie efektywniej w porównaniu do komórek, które nie miały kontaktu z czynnikiem stresogennym (Conrath 2011).

Niektóre rośliny są gotowe do obrony zanim doznają uszkodzeń ze strony szkodników czy zanim zostaną porażone przez patogeny. Rośliny zainfekowane przez patogeny grzybowe często zwiększają swój potencjał obronny odzwierciedlający się zwiększoną odpornością w organach odległych od miejsca infekcji. Jest to rodzaj indukowanej odporności (z ang. induced resistance – IR), który precyzyjnie jest określany jako systemiczna odporność nabyta (z ang. systemic acquired resistance – SAR) (Conrath 2006). SAR jest często związany ze stanem

przygotowania rośliny do obrony przed agresorem, gdzie rośliny przywołują poprzednie infekcje lub poprzedni kontakt ze szkodnikiem czy też kontakt ze środkiem chemicznym. W efekcie rośliny, które były poddane wcześniej stresowi reagują szybciej i bardziej efektywnie przez emisję lotnych związków organicznych w obliczu nowego/starego stresu biotycznego czy abiotycznego (Conrath i wsp. 2006; Goellner i Conrath 2008). W ostatnich latach stwierdzono, że indukowanie komórek roślinnych, np. kwasem salicylowym lub benzothiadiazolem prowadzi do bezpośredniej aktywacji genów obrony. „Priming” był obserwowany u roślin poddanych działaniu GLVs (z ang. Green Leaf Volatiles), jak n-heksanal, (Z)-3-heksenal, (E)-2-heksenal, n-nonanal, (E)-2-nonenal i octan (Z)-3-heksen-1-ylu. „Priming” powodowany przez (E)-2-hexenal był zdecydowanie najsilniejszy (Mirabella i wsp. 2008).

Lotne związki organiczne / Volatile Organic Compounds – VOCs

Rośliny mają doskonały system obronny skierowany przeciwko roślinożercom. Wydzielane przez nie VOCs zawierają informację dotyczącą agresora, jego ilości na roślinie i również jego fazy rozwojowej (Ballaré 2011). Również owady wykorzystują informacje chemiczne, aby reagować na czynniki stresogenne (fitoekdysterydy produkowane przez rośliny), które napotkają podczas swojego życia. Właśnie w odniesieniu do owadów naukowcy akceptowali ten fakt, ale nie w kontekście roślin. Jednak w końcu uznano, że również one wykorzystują sygnały chemiczne w komunikacji z przedstawicielami tego samego gatunku, jak i z innymi gatunkami oraz w komunikacji z owadami (Dicke 2009).

Rośliny wykorzystują różne strategie obronne skierowane przeciwko roślinożercom lub patogenom. Niektóre z tych strategii są konstytutywne, a inne indukowane, tj. aktywowane w konsekwencji żerowania szkodników lub ataku przez patogeny. Jednak najbardziej efektywną strategią wydaje się być uwalnianie VOCs. De Moraes i wsp. (2004) donoszą, że rośliny uwalniają VOCs do otaczającej atmosfery w konsekwencji stresu biotycznego i abiotycznego. Niektóre z tych związków są odpowiedzialne za przywabianie wrogów naturalnych, a inne mają znaczącą rolę we wzmacnianiu odporności na patogeny grzybowe lub odgrywają funkcję informacyjną w stosunku do roślin sąsiednich nie będących w stanie stresu (Baldwin 2010; Heil i Silva Bueno 2007). Indukcja bezpośrednia (odstraszanie) lub pośrednia (przywabianie wrogów naturalnych) w reakcji na żerowanie owadów lub inny stres biotyczny została dobrze poznana (Conrath i wsp. 2006; Ton i wsp. 2006; Miranda i wsp. 2007; Frost i wsp. 2008; Heil i Ton 2008; van Wees i wsp. 2008; Jung i wsp. 2009; Ahmad i wsp. 2010; Conrath 2011).

W toku ewolucji rośliny wykształciły specyficzne mechanizmy pozwalające im reagować na czynniki stresowe występujące w środowisku (Shao i wsp. 2006; Tardif i wsp. 2007; Wu i wsp. 2007). Biochemiczne ścieżki syntezy i uwalniania VOCs (włączając w to również induktory, jak (Z)-jasmon, salicylan metylu czy etylen) odgrywają

zasadniczą rolę w reakcji obronnej roślin (Smith i Boyko 2007). Generalnie, rośliny uprzednio poddane stresowi są w późniejszym czasie bardziej odporne na ten sam stres przez silniejszą i szybszą reakcję (Engelberth i wsp. 2004; Conrath i wsp. 2006; Ton i wsp. 2006; van Hulst i wsp. 2006). Wydaje się, że u roślin uprzednio eksponowanych na stres, reakcja obronna jest jedynie „przekręceniem włącznika”, podczas gdy u roślin nie poddanych stresowi konieczne jest stworzenie najpierw całej „dokumentacji obrony”.

Uszkodzenie jakiegokolwiek części liścia powoduje emisję lotnych związków organicznych, takich jak: C₆ alkohole, aldehydy, ketony, estry i inne pochodne C₁₈ kwasów tłuszczowych. Roślinne VOCs są zdominowane przez

4 grupy związków: terpeny, związki zawierające pierścienie aromatyczne, pochodne kwasów tłuszczowych i związki pochodzące z aminokwasów innych niż L-fenylalanina (Baldwin 2010). Rośliny poddane działaniu przez lotne związki organiczne zielonego liścia (GLVs) aktywują szybciej i efektywniej system obronny, gdy nastąpi rzeczywisty atak ze strony szkodników i patogenów (Schaub i wsp. 2010; Hirao i wsp. 2012).

Młode rośliny kukurydzy poddane działaniu mieszaniny VOCs uwalnianych z uszkodzonych, reagują przez zwiększoną produkcję i akumulację kwasu jasmonowego. VOCs uwalniane przez części generatywne roślin, są prawdopodobnie najlepiej poznanymi komponentami wydzielanymi przez rośliny (około 1700 związków zostało zidentyfikowanych). Identyfikacja ta była możliwa dzięki różnym systemom pozwalającym zbierać VOCs oraz dzięki chromatografii gazowej ze spektrometrią mas (z ang. gas chromatography-mass spectrometry – GC-MS) (Baldwin 2010). Z wielu badań wynika, że różne typy uszkodzeń roślin mają swoje odzwierciedlenie w emisji VOCs (Bruce i wsp. 2007).

VOCs są określane jako wtórne metabolity roślin. Pełnią one rolę atraktantów, repelentów, bądź komunikatorów chemicznych. Około 12 rodzin spośród królestwa roślin może produkować VOCs w rezultacie żerowania owadów są to głównie terpeny. Uwalnianie VOCs ma miejsce nie tylko z organów uszkodzanych, ale również z innych zdrowych części roślin (Piesik 2008). Czas między uszkodzeniem spowodowanym żerowaniem owadów a uwalnianiem VOCs jest uzależniony od natury chemicznej danego związku. Liście *Nicotiana attenuata* emitują większe ilości (Z)-3-heksen-1-olu i linalolu w następstwie ataku roślinożerców. Wiadomo, że octan (Z)-3-heksen-1-ylu emitowany przez uszkodzone rośliny tytoniu jest silnym repelentem dla *Heliothis virescens*. (Z)-3-heksenol czy linalol mogą wpływać na zwiększone niszczenie jaj szkodników przez przywabianie odpowiednich parazytoidów. W roślinach pomidora (E)-2-heksenal zapoczątkowuje lokalną i systemiczną emisję VOCs. U kukurydzy taką funkcję pełnią (Z)-3-heksenal, (Z)-3-heksen-1-ol i octan (Z)-3-heksen-1-ylu (Piesik 2008). Zauważono, że octan (Z)-3-heksen-1-ylu jest efektywny w przywabianiu wrogów naturalnych roślinożerców, parazytoidów, takich jak *Microplitis croceipes*, *Aphidius ervi* (Ngi-Song i wsp. 2002). Mszyce mogą być szczególnie wrażliwe na lotne związki wydzielane z kukurydzy,

gdyż jednym z głównych komponentów emitowanych przez te rośliny jest (E)-β-farnezen, będący jednocześnie feromonem alarmu (Piesik 2008). Okazuje się, że nie tylko silne uszkodzenie tkanki liścia powoduje wzmożoną emisję lotnych związków, ale także nakłucia mogą wywołać podobną reakcję rośliny (Piesik 2008). Emisja specyficznej mieszanki VOCs w reakcji na żerowanie *Mythimna separate* odgrywa znaczącą rolę również dla roślin sąsiednich. Rośliny kukurydzy nie będące przedmiotem ataku, ale odbierające sygnały od roślin atakowanych, znacznie ograniczały rozwój larw i to nie tylko zaraz po otrzymaniu sygnału, ale także nawet 5 dni później (Ali i wsp. 2013). W efekcie ataku *M. separate* rośliny zdrowe kukurydzy otrzymują sygnały chemiczne, takie jak: myrecen, (E)-β-ocimen, (E)-4,8-dimethyl-1,3,7-nonatrien, linalol, (E)-β-kariofilen, (E)-bergamoten, (E)-β-farnezen oraz octan (Z)-3-heksen-1-ylu i indol (Grativol i wsp. 2012).

W niektórych przypadkach rośliny otrzymujące sygnał nie reagują natychmiast zmianą emisji VOCs, ale reagują silniej i szybciej, gdy są atakowane przez agrofagi (Choh i Takabayashi 2006; Muroi i wsp. 2011). Odporność może być indukowana nawet 4 miesiące po zastosowaniu czynnika aktywującego obronę (Ton i wsp. 2006; Karban i Shiojiri 2009; Arimura i wsp. 2010; Heil i Karban 2010; Karban i wsp. 2010). Rośliny otrzymujące sygnały aktywują swoje rezerwy w produkcję VOCs, mimo iż nie wiadomo kiedy nastąpi atak (Puente i wsp. 2008).

Sygnały aktywujące „priming” / Signals activating “priming”

Większość badań dotyczy fenomenu „primingu” u roślin sąsiednich/zdrowych otrzymujących sygnały chemiczne od roślin zaatakowanych przez owady (Baldwin i wsp. 2006; Dudareva i wsp. 2006; Boczek i wsp. 2013). Engelberth i wsp. (2004) dowiedli, że fenomen „primingu” występuje u roślin kukurydzy, gdzie trzy związki z grupy GLVs [z ang. Green Leaf Volatiles, lotne związki organiczne zielonego liścia – (Z)-3-heksenal, (Z)-3-heksenol i octan (Z)-3-heksenylu] są odpowiedzialne za przygotowanie roślin sąsiednich do obrony. Rośliny zdrowe poddane działaniu „primingu” „włączały” naturalny mechanizm obronny i gromadziły większe ilości kwasu jasmonowego. Rośliny *Arabidopsis thaliana* wystawione na działanie (Z)-3-heksenolu, aktywowały obronę o 24 godziny szybciej niż rośliny bezpośrednio poddane stresowi biotycznemu. W odniesieniu do tej samej rośliny uszkodzenie jednego liścia indukuje system obronny, gdzie niektóre molekuly są transportowane przez floem i ksylem (Erb i wsp. 2008). Wiele związków może grać rolę wewnętrznej sygnalizacji, gdzie jednak najważniejszym jest kwas jasmonowy i jego pochodne (Howe 2004; Thines i wsp. 2007). Frost i wsp. (2007) udowodnili, że sadzonki topoli (*Populus asionowe × nigra*) mogą być przygotowane przez wewnętrzny system ostrzegawczy związany z uszkodzeniami powodowanymi żerowaniem gąsienic brudnicy nieparki (*Lymantria dispar*). Badania tych autorów pokazały, że octan (Z)-3-heksen-1-ylu wpływa na ekspresję genów na tzw. oktadekanoidowej ścieżce wytwa-

rzania związków i w efekcie następuje zwiększona produkcja kwasu α -linolenowego, kwasu jasmonowego oraz terpenoidów, które to związki są związane z obroną bezpośrednią roślin.

Korzyści płynące z „primingu” / Benefits of „priming”

Rośliny emitujące sygnał nie mają kontroli nad tym kto odbierze informację. Dlatego rośliny uwalniające VOCs balansują między „trafioną” lub „nietrafioną” inwestycją, która jest dla nich z punktu widzenia wydatku energetycznego całkiem kosztowna. Dla przykładu rośliny emitujące atraktanty z kwiatów mogą przywabić owady zapylające (Baldwin 2010; Korves i Bergelson 2004).

Wiele spośród naturalnych lub syntetycznych komponentów wydzielanych przez rośliny są w stanie wpływać na przygotowanie innych roślin do obrony (Conrath i wsp. 2006), jak Brotomax składający się z: mocznika, lignosulfonianu miedzi, lignosulfonianu manganu i lignosulfonianu cynku, lipopolisacharydów bakteryjnych (Newmann i wsp. 2007), witaminy B (Ahn i wsp. 2007), systeminy i kwasu β -aminomasłowego (BABA).

W badaniach laboratoryjnych BABA indukował przygotowanie roślin na różnego rodzaju stresy biotyczne i abiotyczne, jak susza czy stres związany z zasoleniem gleby. Ponadto BABA i niektóre inne związki mogą również pomóc w tolerowaniu stresu. Aplikacja BABA skutecznie chroniła winogrona przed *Plasmopara viticola*. BABA także tłumili symptomy powodowane przez *Phytophthora infestans* w roślinach pomidora lub ziemniaka oraz chronił melony przed *Monosporascus cannonballus*, a także redukował objawy chorobowe (*Cercosporidium personatum*) występujące u orzeszków ziemnych (Cohen 2002).

INA (kwas 2,6-dichloroizonikotynowy, czyli analog kwasu salicylowego i jego ester metylowy) był pierwszym komponentem, który wykazał właściwości „primingu” dla aktywacji genów obrony i odporności na patogeny grzybowe oraz bakteryjne występujące u wielu roślin w warunkach uprawy w szklarni, jak i w polu. Niestety okazał się niewystarczająco tolerowany przez niektóre rośliny (Kohler i wsp. 2002).

Innym związkiem chemicznym jest BTH (acibenzolar-S-metylu), który był syntetyzowany kilka lat po INA (Kohler i wsp. 2002). BTH był znacznie lepiej tolerowany przez niektóre rośliny i pod koniec lat 90. XX wieku został zarejestrowany jako aktywator roślin pod takimi nazwami, jak Actigard lub Boost. Niektóre fungicydy strobilurynowe są również wykorzystywane w preparatach o handlowych nazwach Cabrio, Headline jako induktory „primingu”, gdzie wykazano, że preparaty te wzmacniały szybsze gromadzenie antybakteryjnych białek PR-1 u roślin tytoniu odmiany Xanthi (Sauter 2007).

Pracując z *Arabidopsis* van Hulst i wsp. (2006) odkryli, że stosowanie dużych dawek kwasu BABA skutkowało obniżeniem wzrostu i redukcją produkcji nasion podczas, gdy niskie dawki wpływały nieznacznie na wzrost. Traktowanie roślin kwasem 2,6-dichloroizoniko-

tynowym skutkowało także silniejszą obroną. Boyle i Walters (2006) oraz Walters i wsp. (2009) odnotowali korzyści płynące ze zjawiska „primingu” u roślin jęczmienia infekowanych przez *Rhynchosporium secalis*.

Wydaje się, że mamy do czynienia z mechanizmami pozwalającymi roślinom na gromadzenie i zachowywanie informacji z doświadczeń związanych z uprzednim kontaktem z czynnikiem stresogennym. Oznacza to, że rośliny mają pewien rodzaj „pamięci”, który można nazwać „wdrukowanym stresem”, chociaż to nie oznacza, że rośliny mają świadomość. „Wdrukowany stres” można zdefiniować jako genetyczną lub biochemiczną modyfikację roślin, która ma miejsce po zaistnieniu stresu. Fakt istnienia „wdrukowanego stresu” stawia pytanie, jak takie mechanizmy są aktywowane. Conrath i wsp. (2006) utrzymują, że molekularne aspekty tych mechanizmów nie są wystarczająco poznane, chociaż wiadomo, że „priming” wpływa na akumulację niektórych białek sygnałowych. Wiele badań dotyczących „primingu” koncentrowało się na identyfikacji skutku tego fenomenu. Zdecydowanie mniej badań dotyczy molekularnych mechanizmów opisujących to zjawisko (Conrath i wsp. 2006; Conrath 2011). Mechanizmy „primingu” mogą być różne. Dotychczas poznane to: „priming” przez wzmożoną akumulację metabolitów obronnych (Flors i wsp. 2008), „priming” przez wymianę informacji pomiędzy biochemicznymi ścieżkami wytwarzania VOCs i wzmożona ekspresja białek sygnałowych (Pastor i wsp. 2013).

„Pamięć” roślin pod wpływem stresu / “Memory” of plants under stress

Po pierwsze „priming” jest doskonałym przykładem występowania „metabolicznej pamięci” u roślin (Chen i Arora 2013).

Po drugie, rośliny są narażone na różne stresy podczas swojego życia, których intensywność jest zmienna. W związku z tym plastyczność reagowania na te powtarzalne stresy jest konieczna, aby za każdym razem nie inwestować nowej energii w mechanizmy obronne (Asensi-Fabado i wsp. 2013).

Po trzecie rośliny prawdopodobnie są w stanie przekazać pokoleniom potomnym pewne informacje (Cendán i wsp. 2013).

Wnioski / Conclusions

1. „Priming” będący stanem oczekiwania i gotowości roślin do obrony wymaga mniejszych nakładów energetycznych niż obrona bezpośrednio indukowana zerowaniem owadów czy porażeniem przez patogeny. Z punktu widzenia gospodarki energetycznej jest czynnikiem sprzyjającym wzrostowi roślin.
2. „Priming” przygotowuje rośliny do kontaktu ze stresem i umożliwia aktywację mechanizmów obronnych szybciej i efektywniej. W niedalekiej przyszłości może stać się ekologicznie ważnym fenomenem dla relacji roślina – roślinożerca.

Literatura / References

- Ahmad S., Gordon-Weeks R., Pickett J., Ton J. 2010. Natural variation in priming of basal resistance: from evolutionary origin to agricultural exploitation. *Molecular Plant Pathology* 11: 817–827.
- Ahn I.-P., Kim S., Lee Y.-H., Suh S.-C. 2007. Vitamin B1-induced priming is dependent on hydrogen peroxide and the NPR1 gene in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 143: 838–848.
- Ali M., Sugimoto K., Ramadan A., Arimura G. 2013. Memory of plant communications for priming anti-herbivore responses. *Science Reports* 3 (1872): 1–5.
- Arimura G., Shiojiri K., Karban R. 2010. Acquired immunity to herbivory and allelopathy caused by airborne plant emissions. *Phytochemistry* 71: 1642–1649.
- Asensi-Fabado M.A., Oliván A., Munné-Bosch S. 2013. A comparative study of the hormonal response to high temperatures and stress reiteration in three *Labiateae* species. *Environmental and Experimental Botany* 94: 57–65.
- Baldwin I.T. 2010. Plant volatiles. *Current Biology* 20 (9): 1–6.
- Baldwin I.T., Halitschke R., Paschold A., von Dahl C.C., Preston C.A. 2006. Volatile signaling in plant-plant interactions: “talking trees” in the genomics era. *Science* 311: 812–815.
- Ballaré C.L. 2011. Jasmonate-induced defenses: a tale of intelligence, collaborators and rascals. *Trends in Plant Science* 16 (5): 249–257.
- Bird A. 2007. Perception of epigenetics. *Nature* 447: 396–398.
- Boczek J., Kielkiewicz M., Kaczmarczyk A. 2013. Lotne związki emitowane z roślin zasiedlonych przez fitofagi i ich znaczenie w integrowanej ochronie. [Herbivore-induced plant volatiles and their potential role in integrated pest management]. *Progress in Plant Protection/Postępy w Ochronie Roślin* 53 (4): 661–667.
- Boyle C., Walters D.R. 2006. Saccharin-induced resistance to powdery mildew in barley: effects on growth and phenylpropanoid metabolism. *Plant Pathology* 55: 82–91.
- Bruce T.J.A., Matthes M.C., Napier J.A., Pickett J.A. 2007. Stressful “memories” of plants: Evidence and possible mechanisms. *Plant Science* 173: 603–608.
- Cendán C., Sampedro L., Zas R. 2013. The maternal environment determines the timing of germination in *Pinus pinaster*. *Environmental and Experimental Botany* 94: 66–72.
- Chen K., Arora R. 2013. Priming memory invokes seed stress-tolerance. *Environmental and Experimental Botany* 94: 33–45.
- Choh Y., Takabayashi J. 2006. Herbivore-induced extrafloral nectar production in lima bean plants enhanced by previous exposure to volatiles from infested conspecifics. *Journal of Chemical Ecology* 32: 2073–2077.
- Cohen Y.R. 2002. β -Aminobutyric acid-induced resistance against plant pathogens. *Plant Disease* 86: 448–457.
- Conrath U. 2006. Systemic acquired resistance. *Plant Signal and Behavior* 1: 179–184.
- Conrath U. 2011. Molecular aspects of defence priming. *Trends in Plant Science* 16 (10): 524–531.
- Conrath U., Beckers G.J.M., Flors V., García-Agustín P., Jakab G., Mauch F., Newman M.-A., Pieterse C.M.J., Poinssot B., Pozo Maria J., Pugin A., Schaffrath U., Ton J., Wendehenne D., Zimmerli L., Mauch-Mani B. 2006. Priming: getting ready for battle. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 19: 1062–1071.
- De Moraes C.M., Schultz J.C., Mescher M.C., Tumlinson J.H. 2004. Induced plant signaling and its implications for environmental sensing. *Journal of Toxicology and Environmental Health* 67: 819–834.
- Dicke M. 2009. Behavioural and community ecology of plants that cry for help. *Plant Cell and Environment* 32: 654–665.
- Dudareva N., Negre F., Nagegowda D.A., Orlova I. 2006. Plant volatiles: recent advances and future perspectives. *CRC Critical Reviews in Plant Science* 25: 417–440.
- Engelberth J., Alborn H.T., Schmelz E.A., Tumlinson J.H. 2004. Airborne signals prime plants against insect herbivore attack. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 101: 1781–1785.
- Erb M., Ton J., Degenhardt J., Turlings T.C.J. 2008. Interactions between arthropod-induced aboveground and belowground defenses in plants. *Plant Physiology* 146: 867–874.
- Flors V., Ton J., van Doorn R., Jakab G., Garcia-Agustin P., Mauch-Mani B. 2008. Interplay between JA, SA and ABA signalling during basal and induced resistance against *Pseudomonas syringae* and *Alternaria brassicicola*. *Plant Journal* 54: 81–92.
- Frost C.J., Appel H.M., Carlson J.E., DeMoraes C.M., Mescher M.C., Schultz J.C. 2007. Within-plant signalling via volatiles overcomes vascular constraints on systemic signalling and primes responses against herbivores. *Ecology Letters* 10: 490–498.
- Frost Ch.J., Mescher M.C., Carlson J.E., De Moraes C.M. 2008. Plant Defense Priming against Herbivores: Getting Ready for a Different Battle. *Plant Physiology* 146: 818–824.
- Goellner K., Conrath U. 2008. Priming: it’s all the world to induced disease resistance. *European Journal of Plant Pathology* 121: 233–242.
- Grativol C., Hemery A.S., Ferreira P.C. 2012. Genetic and epigenetic regulation of stress responses in natural plant populations. *Biochimica et Biophysica Acta* 1819 (2): 176–185.
- Hirao T., Okazawa A., Harada K., Kobayashi A., Muranaka T., Hirata K. 2012. Green leaf volatiles enhance methyl jasmonate response in *Arabidopsis*. *Journal of Bioscience and Bioengineering* 114 (5): 540–545.
- Heil M., Karban R. 2010. Explaining evolution of plant communication by airborne signals. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 137–144.
- Heil M., Silva Bueno J.C. 2007. Within-plant signaling by volatiles leads to induction and priming of an indirect plant defence in nature. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 104: 5467–5472.
- Heil M., Ton J. 2008. Long-distance signalling in plant defence. *Trends in Plant Science* 13: 264–272.
- Howe G.A. 2004. Jasmonates as signals in the wound response. *Journal of Plant Growth Regulation* 23: 223–237.
- Jung H.W., Tschaplinski T.J., Wang L., Glazebrook J., Greenberg J.T. 2009. Priming in systemic plant immunity RID D-4021-2009. *Science* 324: 89–91.
- Karban R., Shiojiri K. 2009. Self-recognition affects plant communication and defense. *Ecology Letters* 12: 502–506.
- Karban R., Shiojiri K., Ishizaki S. 2010. An air transfer experiment confirms the role of volatile cues in communication between plants. *American Naturalist* 176: 381–384.

- Kessler A., Halitschke R., Diezel C., Baldwin I.T. 2006. Priming of plant defense responses in nature by airborne signaling between *Artemisia tridentata* and *Nicotiana attenuata*. *Oecologia* 148: 280–292.
- Kohler A., Schwindling S., Conrath U. 2002. Benzothiadiazole- induced priming for potentiated responses to pathogen infection, wounding, and infiltration of water into leaves requires the NPR1/NIM1 gene in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 128: 1046–1056.
- Korves T., Bergelson J. 2004. A novel cost of R gene resistance in the presence of disease. *American Naturalist* 163: 489–504.
- Mirabella R., Rauwerda H., Struys E.A., Jakobs C., Triantaphylidès C., Haring M.A., Schuurink R.C. 2008. The *Arabidopsis* her1 mutant implicates GABA in E-2-hexenal responsiveness. *Plant Journal* 53: 197–213.
- Miranda M., Ralph S.G., Mellway R., White R., Heath M.C., Bohlmann J., Constabel C.P. 2007. The transcriptional response of hybrid poplar (*Populus trichocarpa* × *P. deltoides*) to infection by *Melampsora medusae* leaf rust involves induction of flavonoid pathway genes leading to the accumulation of proanthocyanidins. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 20: 816–831.
- Muroi A., Ramadan A., Nishihara M., Yamamoto M., Ozawa R., Takabayashi J., Arimura G. 2011. The composite effect of transgenic plant volatiles for acquired immunity to herbivory caused by inter-plant communications. *PLoS One* 6: 24594.
- Newmann M.-A., Dow J.M., Molinaro A., Parrilli M. 2007. Priming, induction and modulation of plants defence responses by bacterial lipopolysaccharides. *Journal of Endotoxin Research* 13: 69–84.
- Ngi-Song A.J., Njagi P.G.N., Torto B., Overholt W.A. 2002. Identification of behaviourally active components from maize volatiles for the stemborer parasitoid *Cotesia flavipes* Cameron (*Hymenoptera: Braconidae*). *Insect Science and its Application* 20: 181–189.
- Pastor V., Luna E., Mauch-Mani B., Ton J., Flors V. 2013. Primed plants do not forget. *Environmental and Experimental Botany* 94: 46–56.
- Piesik D. 2008. Wpływ żerowania larw i chrząszczy skrzypionki zbożowej (*Oulema melanopus* L., *Coleoptera: Chrysomelidae*) na wydzielanie lotnych związków organicznych przez pszenicę (*Triticum aestivum* L. emend Fiori et Paol.) oraz reakcja imagines na te komponenty. Wydawnictwa Uczelniane Uniwersytetu Technologiczno-Przyrodniczego w Bydgoszczy, Rozprawy nr 131, 88 ss.
- Puente M.E., Kennedy G.G., Gould F. 2008. The impact of herbivore-induced plant volatiles on parasitoid foraging success: a general deterministic model. *Journal of Chemical Ecology* 34: 945–958.
- Sauter H. 2007. Strobilurins and other complex III inhibitors. p. 341–366. In: “Modern Crop Protection Compounds“ (W. Krämer, U. Schirmer, eds.). Weinheim: VCH-Wiley.
- Schaub A., Blande J.D., Graus M., Oksanen E., Holopainen J.K., Hansel A. 2010. Real-time monitoring of herbivore induced volatile emissions in the field. *Physiologia Plantarum* 138: 123–133.
- Shao H.B., Chu L.Y., Zhao C.X., Guo Q.J., Liu X.A., Ribaut J.M. 2006. Plant gene regulatory network system under abiotic stress. *Acta Biologica Szegediensis* 50: 1–9.
- Smith C.M., Boyko E.V. 2007. The molecular bases of plant resistance and defense responses to aphid feeding: current status. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 122: 1–16.
- Tardif G., Kane N.A., Adam H., Labrie L., Major G., Gulick P., Sarhan F., Laliberte J.F. 2007. Interaction network of proteins associated with abiotic stress response and development in wheat. *Plant Molecular Biology* 63: 703–718.
- Thines B., Katsir L., Melotto M., Niu Y., Mandaokar A., Liu G.H., Nomura K., He S.Y., Howe G.A., Browse J. 2007. JAZ repressor proteins are targets of the SCFCO11 complex during jasmonate signalling. *Nature* 448: 661–662.
- Ton J., D'Alessandro M., Jourdie V., Jakab G., Karlen D., Held M., Mauch-Mani B., Turlings T.C. 2006. Priming by airborne signals boosts direct and indirect resistance in maize. *Plant Journal* 49: 16–26.
- van Hulten M., Pelser M., van Loon L.C., Pieterse C.M.J., Ton J. 2006. Costs and benefits of priming for defense in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 103: 5602–5607.
- van Wees S.C.M., van der Ent S., Pieterse C.M.J. 2008. Plant immune response triggered by beneficial microbes RID B-8595-2011 RID A-9326-2011. *Current Opinion in Plant Biology* 11: 443–448.
- Walters D.R., Paterson L., Walsh D.J., Havis N.D. 2009. Priming for plant defense in barley provides benefits only under high disease pressure. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 73: 95–100.
- Wu G., Shao H.B., Chu L.Y., Cai J.W. 2007. Insights into molecular mechanisms of mutual effect between plants and the environment. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 27: 69–78.