Herbivore-induced plant volatiles and their potential role in integrated pest management

Lotne związki emitowane z roślin zasiedlonych przez fitofagi i ich znaczenie w integrowanej ochronie

Jan Boczek, Małgorzata Kiełkiewicz, Agnieszka Kaczmarczyk

Summary

Luring natural enemies to the plants colonized by pests is a complex process, which is still not fully recognized, and the efficiency of which is influenced by many factors. A profile of Herbivore-Induced Plant Volatiles (HIPVs) depends on species/cultivars of the host-plant and its developmental stage, as well as species of the pest, its developmental stage and density. The results of recent studies show that emission of HIPVs significantly varies with abiotic environmental factors (soil drought, salinity, temperatures, light intensity, etc.). Furthermore, it was shown that the presence of endosymbiotic organisms may change the composition of volatile compounds emitted from the plants colonized by pests, resulting in modification of the behaviour of natural enemies. Detailed knowledge concerning mechanisms of indirect defense should contribute to employment of volatile compounds in agricultural practice as a method compatible with other methods used in integrated plant protection.

Key words: indirect defense, tritrophic interactions, endosymbionts, abiotic factors

Streszczenie

Wabienie wrogów naturalnych do roślin uszkodzonych przez szkodniki jest procesem skomplikowanym i nie do końca poznanym. Na jego efektywność wpływa wiele czynników. Profil Herbivore-Induced Plant Volatiles (HIPVs) zależy zarówno od gatunku/odmiany rośliny i jej stadium rozwojowego, jak i gatunku szkodnika, jego stadium rozwojowego i nasilenia występowania. Wyniki ostatnich badań wskazują, że emisja HIPVs ulega znacznym zmianom pod wpływem czynników środowiskowych (susza, zasolenie, ekstremalne temperatury, natężenie światła i innych). Wykazano również, że obecność organizmów endosymbiontycznych może zmieniać profil związków lotnych emitowanych z roślin zasiedlonych przez szkodniki, co skutkuje modyfikacją zachowania wrogów naturalnych. Szczegółowe poznanie mechanizmów obrony pośredniej powinno w przyszłości przyczynić się do umożliwienia wykorzystania związków lotnych w praktyce, jako metody kompatybilnej z innymi metodami stosowanymi w integrowanej ochronie roślin.

Słowa kluczowe: obrona pośrednia, interakcje trójtroficzne, endosymbionty, czynniki abiotyczne

Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
Wydział Ogrodnictwa, Biotechnologii i Architektury Krajobrazu
Katedra Entomologii Stosowanej
Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
malgorzata_kielkiewicz@sggw.pl

Prog. Plant Prot./Post. Ochr. Roślin 53 (4): 661-667
ISSN 1427-4337

Wstęp / Introduction

Wzmocnienie emisji lotnych związków roślinnych indukowanych żerowaniem roślinożercy (Herbivore-Induced Plant Volatiles – HIPVs) wabi wrogów naturalnych (drapieżce, parazytoidy, pasożyty), co skutkuje obniżenem liczebności szkodników, ograniczeniem zasięgu uszkodzeń (Price i wsp. 1980; Dicke i wsp. 1990; Turlings i wsp. 1990; Howe i Jander 2008; Dicke i Baldwin 2010) oraz polepszeniem kondycji i plonowania roślin (Schuman i wsp. 2012). Dowiedziono, że zjawisko „obrony pośredniej" (indirect defense), wynika nie tylko ze wzmożonej biosyntezy/emisji lotnych związków organicznych, ale związane też może być z nadmiernym wydzielaniem nektaru (EFN – extrafloral nectar), który służy faunie pożytecznej jako dodatkowy pokarm (Heil i Kost 2006; Heil 2008). Ilościowy i jakościowy skład HIPVs zależy od gatunku/odmiany rośliny i jej stadium rozwojowego oraz od gatunku szkodnika, jego stadium rozwojowego i nasilenia występowania (Bruinsma i Dicke 2008). Emisja HIPVs może ulegać zmianom pod wpływem czynników środowiskowych takich, jak: susza, zasolenie, ekstremalne temperatury, zmienne natężenie światła. Również obecność organizmów endosymbiontycznych zmienia skład związków lotnych emitowanych z roślin zasiedlonych przez szkodniki, co z kolei modyfikuje zachowanie wrogów naturalnych (Clay 1988; Sassi i wsp. 2006).

Zrozumienie mechanizmów leżących u podłoża skomplikowanych interakcji zachodzących pomiędzy rośliną zaatakowaną przez szkodnika, szkodnikiem i jego wrogiem naturalnym, wydaje się szczególnie ważne wobec wprowadzenia z dniem 1 stycznia 2014 roku obowiązku stosowania integrowanej ochrony roślin przed agrofagami (Dyrektywa Parlamentu Europejskiego i Rady 2009/128/WE z dnia 21 października 2009).

W pracy przedstawiono nie tylko najnowsze wyniki badań nad zaangażowaniem HIPVs w wabienie wrogów naturalnych, ale na wybranych przykładach pokazano znaczenie abiotycznych czynników środowiskowych i organizmów endosymbiontycznych w modyfikowanie interakcji roślina − szkodnik − wróg naturalny. Zwrócono też uwagę na możliwość wykorzystania związków lotnych w praktycznej ochronie roślin przed szkodnikami.

Indukcja związków lotnych wywołana mechanicznym uszkodzeniem / The induction of volatiles induced by mechanical injury

Mechaniczne uszkodzenia organów roślinnych i uszkodzenia wywołane żerowaniem szkodnika prowadzą do indukcji ekspresji genów zależnych od kwasu jasmonowego (JA – jasmonic acid) (De Vos i wsp. 2006) i etylenu (ET – ethylene) (Kahl i wsp. 2000). Emisja HIPVs z kapusty uszkodzonej przez gąsienice bielinka kapustnika wabiła skuteczniej pasożytniczą błonkówkę − baryłkarza bieliniaka (*Cotesia glomerata* L.) (Braconidae) niż emisja HIPVs z kapusty uszkodzonej mechanicznie (Mattiacci i wsp. 1994). Podobnie inna błonkówka − *Cotesia vestali* (Haliday), potrafiła zidentyfikować ilościowe i jakościowe różnice w profilu związków lotnych emitowanych z liści kapusty zasiedlonych przez gąsienice tantnisia krzyżowiaczka (*Plutella xylostella* Haliday), od tych emitowanych z liści mechanicznie uszkodzonych (Girling i wsp. 2011). Tylko wtedy, gdy mechanicznie uszkodzona tkanka potraktowana zostanie wydzieliną z przewodu pokarmowego szkodnika (np. wolicytyną, β-glukozydazą) dochodzi do emisji związków lotnych podobnych do tych emitowanych z tkanki uszkodzonej przez szkodnika (Mattiacci i wsp. 1995; Alborn i wsp. 1997; Schmelz i wsp. 2001; Felton i Tumlinson 2008).

Wpływ żerowania szkodnika na emisję związków lotnych wabiących faunę pożyteczną / The effect of pest-feeding on the emission of volatiles attracting natural enemies

Bez względu na sposób uszkadzania tkanki roślinnej, żerowanie szkodnika powoduje zwiększone wydzielanie HIPVs, których biosyntezy odbywają się z udziałem różnych szlaków metabolicznych (Maffei i wsp. 2007; Holopainen i Gershenzon 2010), zlokalizowanych w różnych organellach komórkowych (Baldwin 2010). Najczęściej z roślin uszkodzonych przez szkodniki emitowane są terpeny (mono-, homo-, seskwi-), pochodne kwasów tłuszczowych C_6 (aldehydy C_6, alkohole C_6, estry C_6, Green Leaf Volatiles, GLVs) oraz fenylopropanowe związki aromatyczne [np. ester metylowy kwasu salicylowego (MeSA − methyl salicylate), indole]. W procesie tym pośredniczą szlaki sygnałowe zależne od JA/ET i SA (salicylic acid) (Walling 2000). Poniżej przedstawiono kilka przykładów obrony pośredniej wywołanej żerowaniem różnych gatunków szkodników na różnych gatunkach roślin uprawnych.

Rośliny fasoli zwyczajnej (*Phaseolus vulgaris* L.) oraz gerbery (*Gerbera jamesoni* Bolus) w reakcji na żerowanie przędziorka chmielowca (*Tetranychus urticae* Koch, Acari: Tetranychidae), emitują terpeny [C_{11} homoterpen -DMNT ((3E)-4,8-dimetyl-1,3,7-nonatrien), (E)-β-ocimen i linalol] i MeSA, które wabią dobroczynka szklarniowego (*Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot, Acari: Phytoseiidae) (Dicke i wsp. 1990; Gols i wsp. 1999). Gorzka odmiana (Marketmore 76) ogórka siewnego (*Cucumis sativus* L.) emituje znaczne ilości DMNT, β-(E)-ocimenu, (E,E)-α-farnezenu i MeSA, gdy żeruje na niej przędziorek chmielowiec (Agrawal i wsp. 2002). Uszkodzone rośliny odmiany gorzkiej wabiły mniej drapieżców, niż uszkodzone rośliny odmiany słodkiej, bo rośliny odmiany gorzkiej emitowały 3-krotnie więcej oksymów (związków mniej lotnych od terpenoidów, bogatych w NOH), co najprawdopodobniej odstraszało drapieżcę.

Żerowanie przędziorka chmielowca, przez okres 5 dni potęgowało wydzielanie związków lotnych z roślin pomidora (*Lycopersicon esculentum* Mill.) (Kant i wsp. 2004). W mieszaninie dominował C_{16} homoterpen − TMTT [(3E,7E)4,8,12-trimethyltrideca-1,3,7,11-tetraene], który stanowił 77% mieszaniny. Chociaż udział MeSA i β-fe-

landrenu był znacznie mniejszy (odpowiednio 8 i 4%) to mieszanina ta skutecznie wabiła dobroczynka szklarniowego. Turlings i Tumlinson (1992) badali zachowanie pasożytniczych błonkówek − *Cotesia marginiventris* (Cresson) i *Microplitis croceipes* (Cresson) na kukurydzy (*Zea mays* L.) zasiedlonej przez gąsienice światłówki naziemnicy (*Spodoptera exigua* Hübner, Lepidoptera: Noctuidae). Z uszkodzonych roślin w największych ilościach wydzielany był linalol oraz octan (Z)-3-heksen-1-ylu, DMNT, indol, α-trans-bergamoten, (E)-β-farnesen, (E)-nerolidol i TMTT. Uszkodzone rośliny różnych odmian cechował zróżnicowany profil związków lotnych, ale nie miało to znaczenia dla lokalizacji gąsienic przez błonkówki. Z kolei analiza lotnych związków wydzielanych przez korzenie kukurydzy uszkodzone żerowaniem larw zachodniej kukurydzianej stonki korzeniowej (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte, Coleoptera: Chrysomelidae) wykazała wzmożoną emisję (E)-β-kariofylenu, octanu (Z)-3-heksenylu, (E)-β-farnesenu, α-humulenu, (E)-nerolidolu oraz MeSA, które wabiły owadobójcze nicienie *Heterorhabditis megidis* Poinar (Rasmann i wsp. 2005). Ustalono, że najskuteczniejszym atraktantem dla nicieni był (E)-β-kariofylen.

Badania De Moraes i wsp. (1998) pokazały, że tytoń (*Nicotiana tabacum* strain K326), bawełna (*Gossypium hirsutum* strain DPL 90) i kukurydza (*Zea mays* strain LG11) w reakcji na żerowanie gąsienic blisko spokrewnionych gatunków motyli (*Helicoverpa zea* i *Heliothis virescens*) emitowały związki lotne o odmiennym profilu. Pasożytnicza błonkówka − *Cardiochiles nigriceps* odróżniała te specyficzne zapachy, co świadczy o bardzo wyrafinowanych możliwościach wroga naturalnego do odbioru lotnego sygnału. Podobne zjawisko obserwowano, gdy bób (*Vicia faba* L.) został zasiedlony przez mszycę grochowiankę (*Acyrthosiphon pisum* Harris) i tylko jeden (6-metylo-5-hepten-2-on) spośród sześciu związków wyraźnie wabił ośca mszycowego (*Aphidius ervi* Haliday, Hymenoptera: Braconidae). Natomiast w reakcji na żerowanie mszycy burakowej (*Aphis fabae* Scop.) bób nie emitował 6-metylo-5-hepten-2-onu, przez co nie był atrakcyjny dla *A. ervi* (Du i wsp. 1998; Powell i wsp. 1998). Z kolei baryłkarz bieliniak potrafił odróżniać zapachy emitowane z kapusty uszkodzonej przez gąsienice bielinka kapustnika (*Pieris brassicae* L.) od zapachów emitowanych przez rośliny zasiedlone przez bielinka rzepnika (*Pieris rapae* L.) (Geervlier i wsp. 1997). Analiza zależności pomiędzy kapustą warzywną (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*), bielinkiem rzepnikiem i błonkówką − *Cotesia rubecula* (Marshall) wykazała, że parazytoid reagował tylko na uszkodzenia wywołane dużą liczbą gąsienic (Puente i wsp. 2008). Ponadto żerowanie starszych gąsienic wyzwalało silniejsze sygnały lotne, niż żerowanie gąsienic młodszych, co skutkowało 10-krotnie większym spasożytowaniem larw starszych niż młodszych.

Rozpatrywanie trójtroficznych zależności: kapusta właściwa polna (*Brassica rapa* L., Brassicaceae) − tantniś krzyżowiaczek (*Cotesia vestali*) pokazało, że błonkówka była efektywniej wabiona do roślin uszkodzonych przez 6 godzin, niż do roślin, na których gąsienice żerowały tylko 3 godziny (Kugimiya i wsp. 2010). W testach preferencji, *C. vestali* wybierała rośliny, na których gąsienice przebywały 1−2 dni, a nie te, które były zasiedlone krócej niż 24 godziny. Spośród 11 związków wydzielanych z roślin uszkodzonych, tylko dwa (cyjanek benzylu i trisiarczek dimetylu) wabiły parazytoida, w sposób zależny od stężenia. Sprawdzano też reakcje *C. vestalis* na związki lotne emitowane z kapusty warzywnej zasiedlonej przez gąsienice tantnisia krzyżowiaczka (Girling i wsp. 2011) i stwierdzono, że kapusta uszkodzona wydzielała o 16 związków więcej niż nieuszkodzona. Rośliny, na których żerowało 10−20 larw emitowały o 5 związków więcej niż te, na których żerowało tylko 5 larw, co prawdopodobnie wyjaśnia fakt, że parazytoid preferował rośliny zaatakowane przez wiele gąsienic niż rośliny zaatakowane przez pojedyncze gąsienice. W największym stężeniu wyzwalane były trisiarczek dimetylu, 3-metylo-2-pentanol, indol i MeSA.

Do niedawna w literaturze funkcjonował pogląd (Vet i Dicke 1992), że parazytoidy − specjaliści (specialist parasitoid) atakujące jeden gatunek szkodnika reagują tylko na te związki lotne, które uwalniane są z rośliny zasiedlonej przez ofiarę specyficzną dla tego parazytoida. Natomiast parazytoidy polifagiczne (generalist parasitoids), zanim odnajdą ofiarę muszą „nauczyć się" rozpoznawania profilu związków lotnych emitowanych z rośliny uszkodzonych. Wyniki ostatnich badań (Peñaflor i wsp. 2011) wskazują, że specjalista − *Trichogramma remus* (Scelionidae) wymagał czasu do rozpoznania gąsienic *Spodoptera frugiperda* Smith, natomiast generalista − *Trichogramma pretiosum* (Trichogrammatidae) wabiony był natychmiast przez związki lotne emitowane z kukurydzy porażonej przez te gąsienice. Co więcej, początkowo zmieniony profil HIPVs wabił *T. pretiosum*, natomiast związki aromatyczne i seskwiterpeny wydzielane później, maskowały początkową emisję HIPVs, co ograniczało wabienie parazytoida. W literaturze można znaleźć więcej podobnych przykładów, co wydaje się zmieniać pierwotną koncepcję Vet i Dicke (1992).

Zarówno w uprawach pod osłonami, jak i w uprawach polowych, często na jednej uprawie obserwuje się koegzystencję kilku fitofagów. Poniżej przedstawiono przykłady wpływu żerowania więcej niż jednego gatunku szkodnika na emisję związków lotnych i wabienie organizmów pożytecznych. Geervlier i wsp. (1997) oceniał interakcje zachodzące pomiędzy: kapustą głowiastą czerwoną (*Brassica oleracea capitata* L. var. *rubra*), kapustą głowiastą białą (*Brassica oleracea capitata* L. var. *alba*), kapustą warzywną brukselką [*Brassica oleracea* L. var. *gemmifera* (DC) Zenker], nasturcją większą (*Tropaeolum majus* L., Tropaeolaceae) − bielinkiem rzepnikiem i bielinkiem kapustnikiem i ich parazytoidami − baryłkarzem bieliniakiem i błonkówką (*C. rubecula*). Stwierdził, że różne gatunki roślin zasiedlane przez ten sam gatunek fitofaga, różniły się profilem emitowanych związków lotnych. Natomiast różne gatunki szkodników żerujące na tym samym gatunku rośliny, powodowały emisję podobnych związków lotnych, choć ilościowo różną. Wnioski te są zgodne z wynikami badań Mattiacci i wsp. (1994), który dowiódł braku znaczących różnic w składzie związków lotnych emitowanych z brukselki zasiedlonej albo przez bielinka rzepnika albo przez

bielinka kapustnika. Abgobga i Powell (2007) analizowali reakcje *Diaeretiella rapae* (Macintosh, Braconidae) – parazytoida wielu gatunków mszyc (*Aphidoidea* spp.) na związki lotne emitowane z kapusty chińskiej (*Brassica rapa* L. ssp. *chinensis*) zasiedlonej równocześnie przez mszycę brzoskwiniowo-ziemniaczaną (*Myzus persicae* Sulzer) i gąsienice tantnisia krzyżowiaczka. Parazytoidy wybierały rośliny zasiedlone przez mszyce, a nie rośliny wolne od tych szkodników. Nie potrafiły natomiast odróżnić roślin uszkodzonych przez larwy tantnisia krzyżowiaczka od roślin nieuszkodzonych. W przypadku, gdy parazytoid miał do wyboru rośliny uszkodzone przez mszyce lub gąsienice, wybierał te porażone przez mszyce. Gdy parazytoid miał do wyboru rośliny zaatakowane przez mszyce lub oba gatunki jednocześnie, też wybierał te zasiedlone przez mszyce. Dowodzi to, że mszyce i gąsienice żerujące na roślinach kapusty, aktywują emisję różnych związków lotnych, przez co samice *D. rapae* łatwo odróżniają ofiarę.

Ocena porównawcza związków lotnych emitowanych z fasoli półksiężycowej (syn. limeńskiej) (*Phaseolus lunatus* L.) oraz ogórka siewnego pod wpływem żerowania przędziorka chmielowca i gąsienic światłówki naziemnicy wykazała, że skład związków lotnych emitowanych z roślin uszkodzonych nie różnił się bez względu na to czy szkodniki żerowały razem, czy pojedynczo (De Boer i wsp. 2008). Z uszkodzonej fasoli emitowane były głównie − MeSA, DMNT i TMTT. Emisja większości związków była silniejsza z roślin zasiedlonych równocześnie przez oba szkodniki, od emisji przewidzianej w oparciu o sumę związków emitowanych z roślin zasiedlonych przez każdego fitofaga oddzielnie. Sugeruje to ich addytywne oddziaływanie. Z uszkodzonych roślin ogórka emitowane były głównie octan (Z)-3-heksen-1-olu, (E,E)-α-farnesen, o-metyloksym3-metylobutanalu, DMNT i (E)-β-ocimen. W porównaniu do emisji związków lotnych indukowanych żerowaniem jednego gatunku szkodnika, w wyniku ataku dwóch gatunków następowało ograniczenie emisji, co wskazuje na ich antagonistyczne oddziaływanie. Wykazano też, że dobroczynek szklarniowy preferował związki emitowane z roślin zasiedlonych przez oba fitofagi, od tych emitowanych w reakcji na żerowanie albo gąsienic albo przędziorka chmielowca. Hare i Sun (2011) monitorowali wydzielanie związków lotnych: z bielunia (*Datura wrightii* Regel, Solanaceae) zasiedlonego przez okres 7 dni (indywidualnie i w różnych kombinacjach), przez skrzypionkę (*Lema daturaphila* Kogan i Goeden), zawisaka tytoniowca (*Manduca sexta*) i pluskwiaka z rodziny tasznikowatych (*Tupiocoris notatus* Distant). Wykazano, że między 1. i 3. dniem, żerowanie każdego gatunku osobno silnie wzmagało emisję głównie monoterpenów, np. (E)-β-ocimenu oraz seskwiterpenów, np. (E,E)-α-farnesenu i (E)-β-kariofylenu. Następnie emisja tych związków ulegała obniżeniu. Tylko TMTT, którego początkowe wydzielanie było śladowe, emitowany był dłużej. Chociaż profil związków lotnych wydzielanych z bielunia zasiedlonego równocześnie przez dwa szkodniki (*M. sexta* i *L. daturaphila*) lub (*L. daturaphila* i *T. notatus*) był zróżnicowany, to nie wykazano zależności pomiędzy typem aparatu gębowego szkodnika i kompozycją związków lotnych. Żerowanie szkodników skutecznie wabiło drapieżnego pluskwiaka *Geocoris pallens* Fallén, generalistę z rodziny zwińcowatych (Lygaeidae).

Reakcje obronne roślin sąsiadujących z roślinami zasiedlonymi przez szkodnika / Defensive responses of plants neighbouring pest-infested plants

Rośliny sąsiadujące z roślinami zasiedlonymi przez szkodniki mogą wykorzystywać emitowane przez nie związki lotne do wzmacniania swojego potencjału obronnego (Engelberth i wsp. 2004; Baldwin i wsp. 2006). Jeśli sygnał lotny jest mocny, to może wyzwolić w roślinach sąsiednich reakcję natychmiastową, natomiast jeśli sygnał jest słaby to może przygotować roślinę na przyszły atak szkodnika (Kessler i wsp. 2006; Turlings i Ton 2006). Kost i Heil (2006) obserwowali, że rośliny fasoli półksiężycowej, rosnące w sąsiedztwie roślin zatakowanych przez szkodniki odbierały „sygnały ostrzegawcze", o możliwym ataku fitofaga. Stwierdzono, że fasola, na której żerowały chrząszcze − *Cerotoma ruficornis* (Olivier), *Gynandrobrotica* (Jacoby) i *Epilachna varivestis* (Mulsant), emitowała związki lotne, które aktywowały mechanizmy obronne u roślin sąsiadujących polegające na wydzielaniu z nektarników nadmiernej ilości nektaru (EFN – extrafloralem nektar), gdy same zostały zaatakowane przez chrząszcze.

Wpływ abiotycznych czynników środowiskowych na emisję związków lotnych z roślin zasiedlonych przez szkodniki / The effect of abiotic environmental factors on the emission of volatiles from pest-infested plants

Takabayashi i wsp. (1994) oraz Maeda i wsp. (2000) dowiedli, że rośliny fasoli umieszczone w warunkach wysokiego natężenia światła silniej wabiły dobroczynka szklarniowego, niż rośliny kontrolne umieszczone w warunkach obniżonego natężenia światła. Podobnie susza glebowa wzmagała wabienie przez fasolę półksiężycową dobroczynka szklarniowego, co było spowodowane uwalnianiem zwiększonych ilości związków lotnych (Takabayashi i wsp. 1994). Traktowanie ozonem roślin fasoli półksiężycowej doprowadziło do zwiększonej emisji związków lotnych, których profil był podobny do profilu związków emitowanych z roślin zasiedlonych przez przędziorka chmielowca (Vuorinen i wsp. 2004). W składzie tych związków dominowały − octan (Z)-3-heksenylu oraz dwa homotereny (DMNT i TMTT). Traktowanie fasoli ozonem spowodowało widoczne uszkodzenia tkanki przypominające uszkodzenia wynikające z żerowania przędziorka, co sugeruje, że emisja podobnych związków lotnych wywołana została w reakcji na podobne uszkodzenia. Do innych wniosków doszli Himanen i wsp. (2009) analizując długoterminowe oddziaływanie ozonu na

kapustę rzepak (*Brassica napus* L.). Autorzy wykazali, że stres zmniejszał emisję związków lotnych nawet o 45−50% w stosunku do emisji tych związków z roślin kontrolnych.

Wpływ obecności endosymbiontów na emisję związków lotnych z roślin zasiedlonych przez szkodniki / The effect of the presence of endosymbionts on the emission of volatiles from pest-infested plants

Badania nad życicą wielokwiatową (*Lolium multifloru* Lam.) wykazały, że obecność endosymbiotyczego grzyba (*Neotyphodium* spp.) wpłynęła na obniżenie liczebności mszyc − czeremchowo-zbożowej (*Rhopalosiphum padi* L.) i mszycy kostrzewowej [*Metopolophium festucae* (Theobald)] (Omacini i wsp. 2001). Prawdopodobnie wynikało to z obniżonego poziomu azotu w liściach, którego zawartość została zużyta do biosyntezy toksycznych alkaloidów wytwarzanych przez *Neotyphodium* spp. Kundel (2003) stwierdził, że alkaloidy wytwarzane przez *Neotyphodium lolii* żyjącego w symbiozie z życicą trwałą (*Lolium perenne* L.) ograniczały wzrost gąsienic rolnicy gwoździówki (*Agrotis ipsilon* Hufnagel), ale także utrudniały nicieniom (*Steinernema carpocapsa* Weiser) ich pasożytowanie. Mogło to być spowodowane toksycznym oddziaływaniem alkaloidów albo na nicienie albo na bakterie *Xenorhabdus nematophila*, żyjące w symbiozie z nicieniem. Wcześniejsze badania (Barker i Addison 1996) nad wpływem alkaloidów, wytwarzanych przez symbiotyczne grzyby (*Acremonium lolii* Latch) życicy trwałej, na chrząszcza *Listronotus bonariensis* (Kuschel) (ryjkowcowate, Curculionidae) i jego parazytoida *Microctonus hyperodae* (Loan) dowiodły, że rozwój larw *M. hyperodae* był spowolniony, gdy pasożytował on chrząszcze żywiące się roślinami z endosymbiontem. Istnieje przypuszczenie, że żerowanie chrząszczy na życicy z endosymbiontem znacznie zmniejszyło wartość odżywczą larw dla parazytoida.

Zdrowotność i przeżywalność larw i osobników dorosłych biedronki siedmiokropki (*Coccinella septempunctat* L.) karmionych mszycą czeremchowo-zbożową, żerującą wcześniej na życicy trwałej z endosymbiontem (*Neotyphodium lolii*) były obniżone (Sassi i wsp. 2006). Tylko 62% larw biedronek osiągało stadium dorosłe, a wśród dorosłych biedronek przeważały osobniki żeńskie, o większej masie. Jednak składały one mniej jaj w porównaniu do samic biedronek karmionych mszycą z życicy bez endosymbionta. Schausberger i wsp. (2012) wykazał, że mikorytyczny grzyb *Glomus mosseae* zwiększał emisję β-ocimenu, β-kariofylenu i ograniczał emisję MeSA z fasoli zwyczajnej zasiedlonej przez przędziorka chmielowca, przez co dobroczynek szklarniowy był efektywniej wabiony do roślin uszkodzonych z mikoryzą niż do roślin kontrolnych. Potwierdza to zaangażowanie mikorytycznych grzybów związanych z korzeniami w emisję związków lotnych z nadziemnej części rośliny uszkodzonej.

Możliwości wykorzystania związków lotnych w praktyce / The application of volatiles

Traktowanie roślin elicytorami (MeJA – methyl jasmonic acid − ester metylowy kwasu jasmonowego, MeSA, kwas linolenowy i inne), naśladuje obronę pośrednią i wabi wrogów naturalnych zanim roślina zostanie znacząco uszkodzona, a jednocześnie odstrasza fitofaga przed dalszym składaniem jaj (Mattiacci i wsp. 1995; Koch i wsp. 1999; Thaler 1999; Birkett i wsp. 2000; Ozawa i wsp. 2004). Podobnie traktowanie roślin roztworami (Z)-3-heksenalu, (Z)-3-heksen-1-olu czy octanu (Z)-3-heksenylu przygotowuje rośliny na nadchodzący atak szkodników (Engelberth i wsp. 2004). Jednak zastosowanie elicytora w określonej dawce nie oznacza, że w takim stężeniu działa on w obrębie rośliny. Ponadto profil związków emitowanych z roślin uszkodzonych przez szkodniki nie zawsze jest zgodny z profilem indukowanym aplikacją elicytora (Dicke i wsp. 1999; Baldwin i wsp. 2006). Według Holopainen i Gershenzon (2010) izopren, monoterpeny i seskwiterpeny mogą łagodzić skutki stresów abiotycznych. Traktowanie roślin izoprenem lub niektórymi monoterpenami albo wykorzystanie roślin transgenicznych o zwiększonej biosyntezie izoprenu, w przypadku stresu wynikajacego z wysokiej temperatury gwarantuje większą wydajność aparatu fotosyntetycznego i szybszą regenerację uszkodzeń (Copolovici i wsp. 2005; Vickers i wsp. 2009).

Obecność gatunków roślin dziko rosnących i emitujących związki lotne w sąsiedztwie roślin uprawnych ogranicza nie tylko liczebność szkodników zasiedlających rośliny uprawne, ale także ma wpływ na ich wrogów naturalnych. Stwierdzono słabsze zasiedlanie przez mszycę czeremchowo-zbożową jęczmienia rosnącego współrzędnie z chwastami – komosą białą (*Chenopodium album* L., komosowate) i psianką czarną (*Solanum nigrum* L., psiankowate) niż jęczmienia rosnącego w monokulturze (Glinwood i wsp. 2011). Równocześnie wykazano, że liczebność biedronki siedmiokropki była wyższa na jęczmieniu rosnącym wraz z chwastami.

Wnioski / Conclusions

Posługując się przykładami z literatury przedmiotu wykazano, że:

1. Wrogowie naturalni szkodników (drapieżce i parazytoidy) potrafią odróżniać zapachy emitowane z roślin w reakcji na żerowanie od zapachów emitowanych z roślin nieuszkodzonych lub uszkodzonych mechanicznie, co dowodzi dużej specyficzności reakcji.
2. Elicytory owadzie, a nie mechaniczne uszkodzenia wzmagają pośrednią obronę roślin.
3. Profile związków lotnych emitowanych z różnych gatunków/odmian roślin porażonych przez tego samego szkodnika różnią się.
4. Profile związków lotnych wydzielane przez jeden gatunek rośliny uszkodzonej żerowaniem różnych gatunków szkodnika są jakościowo podobne, choć ilościowo różne.
5. Wrogowie naturalni potrafią odróżniać zapachy o zróżnicowanym ilościowym i jakościowym składzie.

6. Związki lotne emitowane przez rośliny zasiedlone przez szkodniki mogą aktywować reakcje odpornościowe w roślinach sąsiadujących z porażonymi.
7. Obecność endosymbiontów w roślinach uprawnych może w znacznym zakresie zmieniać poziom i kierunek emisji związków lotnych z roślin zasiedlanych przez szkodniki.
8. Podobnie mogą oddziaływać czynniki abiotyczne (temperatura, natężenie światła, stres oksydacyjny, stres wodny).
9. Traktowanie roślin elicytorami wzmaga emisję terpenoidów i związków lotnych wabiących wrogów naturalnych szkodników, co w przyszłości może zostać wykorzystane w integrowanych metodach ochrony roślin przed szkodnikami.

Podziękowania / Acknowledgements

Praca zrealizowana dzięki wsparciu z projektu „Warsaw Plant Health Initiative" (EU 7th Framework Programme FP7-REGPOT-2011-1-286093).

Literatura / References

Abgobga B.C., Powell W. 2007. Effect of the presence of a nonhost herbivore on the response of the aphid parasitoid *Diaeretiella rapae* to host-infested cabbage plants. J. Chem. Ecol. 33: 2229−2235.

Agrawal A.A., Janssen A., Bruin J., Posthumus M.A., Sabelis M.W. 2002. An ecological cost of plant defence: attractiveness of bitter cucumber plants to natural enemies of herbivores. Ecol. Lett. 5: 377−385.

Alborn H.T., Turlings T.C.J., Jones T.H., Stenhagen G., Loughrin J.H., Tumlinson J.H. 1997. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. Science 276: 945−949.

Baldwin I.T. 2010. Plant volatiles. Curr. Biol. 20: R392−R397.

Baldwin J.A., Bowring S.A., Williams M.L., Mahan K.H. 2006. Geochronological constraints on the evolution of high-pressure felsic granulites from an integrated electron microprobe and geochemical study. Lithos 88: 173−200.

Barker G.M., Addison P.J. 1996. Influence of clavicipitaceous endophyte infection in ryegrass on development of the parasitoid *Microctonus hyperodae* loaen (Hymenoptera: Braconidae) in *Listronotus bonariensis* (Kuschel) (Coleoptera: Curculionidae). Biol. Control 7: 281–287.

Birkett M.A., Campbell C.A.M., Chamberlain K., Guerrieri E., Hick A., Martin J.L., Matthes M. 2000. New roles for cis-jasmone as an insect semiochemical and in plant defense. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 97 (16): 9329−9334.

Bruinsma M., Dicke M. 2008. Herbivore-induced indirect defense: from induction mechanisms to community ecology. p. 31−60. In: "Induced Plant Resistance to Herbivory" (A. Schaller, ed). Springer Science + Busines Media B.V., 462 pp.

Clay K. 1988. Fungal endophytes of grasses: a defensive mutualism between plants and fungi. Ecology 69: 10−16.

Copolovici L.O., Filella I., Llusià J., Niinemets Ü., Peñuelas J. 2005. The capacity for thermal protection of photosynthetic electron transport varies for differentmonoterpenes in Quercus ilex. Plant Physiol. 139: 485–496.

De Boer J.G., Hordijk C.A., Posthumus M.A., Dicke M. 2008. Prey and non-prey arthropods sharing a host plant: effects on induced volatile emission and predator attraction. J. Chem. Ecol. 34: 281–290.

De Moraes C.M., Lewis W.J., Pare P.W., Alborn H.T., Tumlinson J.H. 1998. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. Nature 393: 570–573.

De Vos M., Van Zaanen W., Koornneef A., Korzelius J.P., Dicke M., Van Loon L.C., Pieterse C.M.J. 2006. Herbivore-induced resistance against microbial pathogens in Arabidopsis. Plant Physiol. 142: 352–363.

Dicke M., Baldwin I.T. 2010. The evolutionary context for herbivore-induced plant volatiles: beyond the "cry-for-help". Trends Plant Sci. 15: 167–175.

Dicke M., Gols R., Ludeking D., Posthumus M.A. 1999. Jasmonic acid and herbivory differentially induce carnivore-attracting plant volatiles in lima bean plants. J. Chem. Ecol. 25: 1907–1922.

Dicke M., Sabelis M.W., Takabayashi J., Bruin J., Posthumus M.A. 1990. Plant strategies of manipulating predator-prey interaction trough allelochemicals: prospects for application in pest control. J. Chem. Ecol. 16: 3091–3118.

Du Y., Poppy G.M., Powell W., Pickett J.A., Wadhams L.J., Woodcock C.M. 1998. Identification of semiochemicals released during aphid feeding that attract parasitoid *Aphidius ervi*. J. Chem. Ecol. 24: 1355–1368.

Dyrektywa Parlamentu Europejskiego i Rady 2009/128/WE z dnia 21 października 2009.

Engelberth J., Alborn H.T., Schmelz E.A., Tumlinson J.H. 2004. Airborne signals prime plants against insect herbivore attack. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 101 (6): 1781–1785.

Felton G.W., Tumlinson J.H. 2008. Plant-insect dialogs: complex interactions at the plant-insect interface. Curr. Opinion Plant Biol. 11: 457–463.

Geervlier J.B.F., Posthumus S.A., Lem V., Guyot-Leclerc M., Dicke M. 1997. Comparative analysis of headspace volatiles from different caterfillar-infested or uninfested food plants of *Pieris* species. J. Chem. Ecol. 23: 2935–2954.

Girling R.D., Steweard-Jones A., Dherbecourt J., Staley J.T., Wright D.J., Poppy G.M. 2011. Parasitoids select plants more heavily infested with their caterpillar hosts: a new approach to aid interpretation of plant headspace volatiles. Proc. Roy. Soc. B: Biol. Sci. 278: 2646–2653.

Glinwood R., Ninkovic V., Pettersson J. 2011. Chemical interaction between undamaged plants – effects on herbivores and natural enemies. Phytochemistry 72: 1683–1689.

Gols R., Posthumus M.A., Dicke M. 1999. Jasmonic acid induces the production of gerbera volatiles that attract the biological control agent *Phytoseiulus persimilis*. Entomol. Exp. Appl. 93: 77–86.

Hare J.D., Sun J.J. 2011. Production of induced volatiles by *Datura wrightii* in response to damage by insects: effect of herbivore species and time. J. Chem. Ecol. 37: 751–764.

Heil M. 2008. Indirect defence via tritrophic interactions. New Phytol. 178: 41–61.
Heil M., Kost C. 2006. Priming of indirect defenses. Ecol. Lett. 9: 813–817.
Himanen S.J., Nerg A.M., Nissinen A., Pinto D.M., Stewart C.N. Jr, Poppy G.M., Holopainen J.K. 2009. Effects of elevated carbon dioxide and ozone on volatile terpenoid emissions and multitrophic communication of transgenic insecticidal oilseed rape (*Brassica napus*). New Phytol. 181: 174–186.
Holopainen J.K., Gershenzon J. 2010. Multiple stress factors and the emission of plant VOCs. Trend Plant Sci. 15: 176–184.
Howe G.A., Jander G. 2008. Plant immunity to insect herbivores. Annu. Rev. Plant Biol. 59: 41–66.
Kahl J., Siemens D.H., Aerts R.J., Gäbler R., Kühnemann F., Preston C.A., Baldwin I.T. 2000. Herbivore-induced ethylene suppresses a direct defense but not a putative indirect defense against an adapted herbivore. Planta 210: 336–342.
Kant M.R., Ament K., Sabelis M.W., Haring M.A., Schuurink R.C. 2004. Differential timing of spider mite-induced direct and indirect defenses in tomato plants. Plant Physiol. 135: 483–495.
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.
Koch T., Krumm T., Jung V., Engelberth J., Boland W. 1999. Differential induction of plant volatile biosynthesis in the lima bean by early and late intermediates of the octadecanoid signaling pathway. Plant Physiol. 121: 153–162.
Kost C., Heil M. 2006. Herbivore-induced plant volatiles induce an indirect defence in neighbouring plants. J. Ecol. 94: 619–628.
Kugimiya S., Shimoda T., Tabata J., Takabayashi J. 2010. Present or past herbivory: a screening of volatiles released from *Brassica rapa* under caterpillar attacks as attractants for the solitary parasitoid *Cotesia vestalis.* J. Chem. Ecol. 36: 620–628.
Kundel B.A. 2003. Plant Fungal Endosymbionts alter Host-Parasite Relationships between Generalist Herbivores (*Lepidoptera*: *Noctuidae*) and an Entomopathogenic Nematode. The Ohio State University: 12–54.
Maeda T., Takabayashi J., Yano S., Takafuji A. 2000. Effects of light on the tritrophic interaction between kidney bean plants, two-spotted spider mites and predatory mites, *Amblyseius womersleyi* (Acari:Phytoseiidae). Exp. Appl. Acar. 24: 415–425.
Maffei M.E., Mithofer A., Boland W. 2007. Insects feeding on plants: Rapid signals and responses preceding the induction of phytochemical release. Phytochemistry 68: 2946–2959.
Mattiacci L., Dicke M., Posthumus M.A. 1994. Induction of parasitoid attracting synomone in Brussels sprouts plants by feeding of *P. brassicae* larvae: Role of mechanical damage and herbivore elicitor. J. Chem. Ecol. 20: 2229–2247.
Mattiacci L., Dicke M., Posthumus M.A. 1995. Beta-glucosidase: an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 92: 2036–2040.
Omacini M., Chaneton E.J., Ghersa C.M., Müller C.B. 2001. Symbiontic fungal endophytes control insect host-parasite interaction webs. Nature 409: 78–81.
Ozawa R., Shiojiri K., Sabelis M.W., Arimura G., Nishioka T., Takabayashi J. 2004. Corn plants treated with jasmonic acid attract more specialist parasitoids, thereby increasing parasitization of the common armyworm. J. Chem. Ecol. 30: 1797–1808.
Peñaflor M.F.G.V., Erb M., Miranda L.A., Werneburg A.G., Bento J.M.S. 2011. Herbivore-induced plant volatiles as cues for generalist and specialist egg parazitoids. J. Chem. Ecol. 37: 1304–1313.
Powell W., Pannacchio F., Poppy G.M., Tremblay E. 1998. Strategies involved in the location of hosts by the parasitoid *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). Biol. Control 11: 104–112.
Price P.W., Bouton C.E., Gross P., McPheron B.A., Thompson J.N., Weiss A.E. 1980. Interaction among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. Annu. Rev. Ecol. Syst. 11: 41–65.
Puente M., Magori K., Kennedy G., Gould F. 2008. Impact of herbivore-induced plant volatiles on parasitoid foraging success: a spatial simulation of the *Cotesia rubecula*, *Pieris rapae* and *Brassica oleracea* system. J. Chem. Ecol. 34: 859–870.
Rasmann S., Köllner T.G., Degenhardt J., Hiltpold I., Toepfer S., Kuhlmann U., Gershenzon J., Turlings T.C.J. 2005. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. Nature 434: 732–737.
Sassi C., Müller Ch.B., Krauss J. 2006. Fungal plant endosymbionts alter life history and reproductive success of aphid predators. Proc. Royal Soc., Series B: Biol. Sci. 273: 1301–1306.
Schausberger P., Peneder S., Jürschik S., Hoffmann D. 2012. Mycorrhiza changes plant volatiles to attract spider mite enemies. Functional Ecol. 26: 441–449.
Schmelz E.A., Alborn H.T., Tumlinson J.H. 2001. The influence of intact-plant and excised-leaf bioassay designs on voliticitin- and jasmonic acid-induced sesquiterpene volatile release in *Zea mays.* Planta 214: 171–179.
Schuman M.C., Barthel K., Baldwin I.T. 2012. Herbivory-induced volatiles function as defenses increasing fitness of the native plant *Nicotiana attenuata* in nature. http://elife.elifesciences.org/content/1/e00007/abstract-1, accessed: 15.10.2012.
Takabayashi J., Dicke M., Posthumus M.A. 1994. Volatile herbivore-induced terpenoids in plant-mite interactions: variation caused by biotic and abiotic factors. J. Chem. Ecol. 20: 1329–1354.
Thaler J.S. 1999. Jasmonate-inducible plant defences cause increased parasitism of herbivores. Nature 399: 686–688.
Turlings T.C.J., Ton J. 2006. Exploiting scents of distress: the prospect of manipulating herbivore-induced plant odours to enhance the control of agricultural pests. Curr. Opin. Plant Biol. 9: 421–427.
Turlings T.C.J., Tumlinson J.H. 1992. Systemic release of chemical signals by hervbivore-injured corn. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 89: 8399–8402.
Turlings T.C.J., Tumlinson J.H., Lewis W.J. 1990. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. Science 250: 1251–1253.
Vet L.E.M., Dicke M. 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. Annu. Rev. Entomol. 37: 141–172.
Vickers C.E., Possell M., Cojocariu C.I., Velikova V.B., Laothawornkitkul J., Ryan A., Mullineaux P.M., Hewitt N.C. 2009. Isoprene synthesis protects transgenic tobacco plants from oxidative stress. Plant Cell Environ. 32: 520–531.
Vuorinen T., Nerg A.M., Holopainen J.K. 2004. Ozone exposure triggers the emission of herbivore-induced plant volatiles, but does not disturb tritrophic signalling. Environ. Pollut. 131: 305–311.
Walling L.L. 2000. The myriad plant responses to herbivores. J. Plant Growth Regul. 19: 195–216.