

ROBERT KRZYŻANOWSKI

*Katedra Biochemii i Biologii Molekularnej
Wydział Przyrodniczy
Uniwersytet Przyrodniczo-Humanistyczny w Siedlcach
Prusa 12, 08-110 Siedlce
E-mail: robert.krzyzanowski@uph.edu.pl*

STRATEGIE OBRONNE ROŚLIN ŻYWICIELSKICH PRZED OWADAMI ROŚLINOŻERNYMI*

WSTĘP

Obrona roślin przed owadami roślinożernymi, to zespół mechanizmów w postaci przystosowań morfologicznych i fizjologicznych, których celem jest przeciwdziałanie lub zniwelowanie skutków ich ataku. Mechanizmy te mogą mieć charakter bezpośredniego oddziaływania między rośliną a owadem roślinożernym lub charakter pośredni, polegający na współpracy z ich naturalnymi wrogami (RASMANN i AGRAWAL 2009). Niniejsza praca ma na celu przegląd wyników badań dotyczących strategii roślin żywicielskich związanych z emisją lotnych związków.

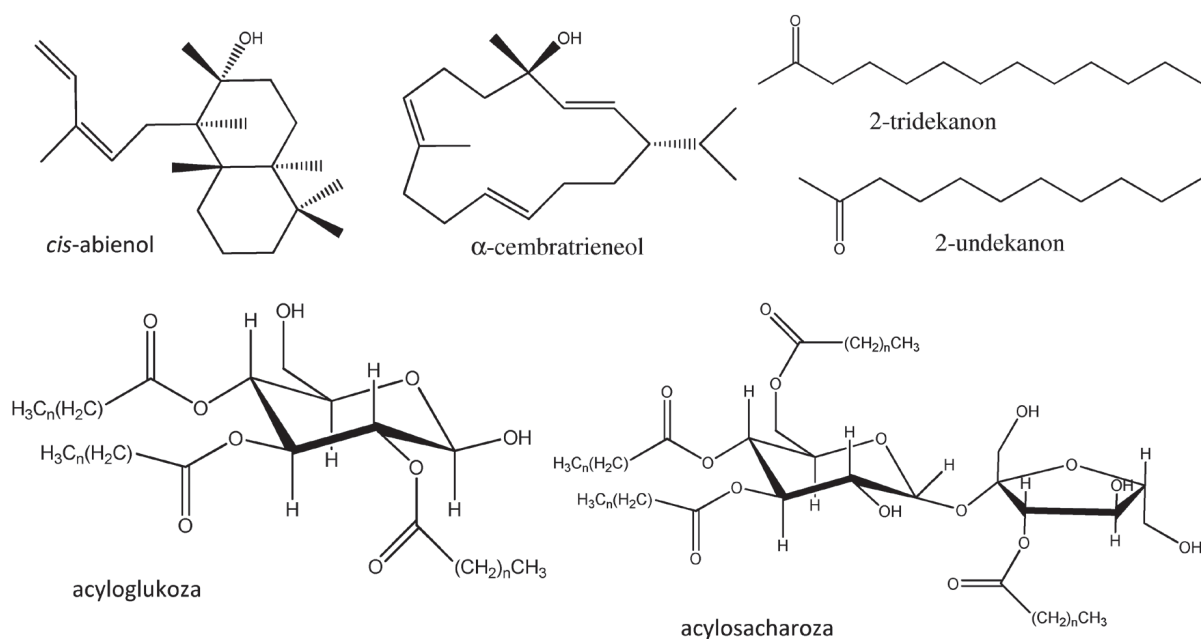
OBRONA MECHANICZNA

Rośliny aktywnie bronią się przed roślinożercami i patogenami metodą bezpośrednią, wytwarzając na powierzchni wosk i kolce, toksyny lub włoski, które mogą być źródłem bodźców dotykowych oraz stanowić barierę ograniczającą dostępność tkanek roślinnych dla roślinożernych owadów (DE VOS i JANDER 2010, SEMPRUCH 2012). Woski są podstawowym składnikiem kutykuli, stanowiącej powierzchniową warstwę komórek epidermalnych roślin. Wśród substancji powierzchniowych zidentyfikowano komponenty należące do takich klas związków chemicznych, jak: estry, węglowodory, alkohole, wolne kwasy tłuszczowe, aldehydy, β -diketony, hydroksy- β -diketony, terpeny i substancje ketonowe oraz związki aromatyczne (ATHUKO-

RAŁA i MAZZA 2010; WÓJCICKA 1998, 2013). W skład wosków mogą wchodzić również hydroksykwasy. Komponenty należące do poszczególnych klas związków zawierają serie homologów różniących się liczbą atomów węgla w łańcuchu. Różnice w zawartości epikularnych wosków pomiędzy gatunkami czy odmianami polegają na zróżnicowaniu w proporcjach poszczególnych klas związków, jak również na obecności lub braku izomerów poszczególnych substancji (WÓJCICKA 1998). Najbardziej rozpowszechnioną klasę substancji wchodzących w skład wosków powierzchniowych roślin stanowią węglowodory (BIANCHI 1995). Zawartość węglowodórów w woskach, w zależności od gatunku, waha się od ilości śladowych do ponad 50% całkowitej masy wosku, z dominacją *n*-heptakozanu, *n*-nonakozanu, *n*-hentriakontanu i *n*-triatriakontanu. Prawie we wszystkich badanych roślinach główny składnik wosków stanowią monoestry. WÓJCICKA (1998) podaje, że są to estry długołańcuchowych kwasów tłuszczowych (C_{12} - C_{30}) i alkoholi jednowodoro-tlenowych (C_{20} - C_{32}). Szeroko rozpowszechnione wśród wosków powierzchniowych są także wolne alkohole długołańcuchowe. GÜLZ i współaut. (1987) wskazali, że najważniejszą rolę odgrywają tu: alkohol cetylowy (C_{16}), karnaubyłowy (C_{24}), cerylowy (C_{26}), montanyłowy (C_{28}), i mirycyłowy (C_{30}). Często występującymi związkami w woskach powierzchniowych są β -diketony, posiadające nieparzystą liczbę atomów węgla w łańcuchu, a ich grupy karbonyłowe zlokalizowane są w parzystych pozycjach (najczęściej przy

Słowa kluczowe: DIMBOA, HIPVs, lotne związki, mszyce, trychomy, woski

*Wyniki badań zrealizowanych w ramach tematu badawczego nr 245/08/S, zostały sfinansowane z dotacji na naukę, przyznanej przez Ministerstwo Nauki i Szkolnictwa Wyższego.



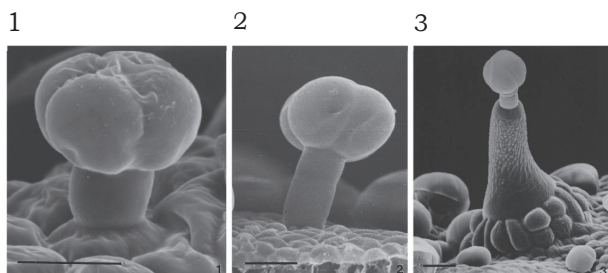
Ryc. 1. Przykłady związków występujących w składzie wosków powierzchniowych (wg SEMPRUCH 2012).

atomie 12, 14; 14, 16; 16, 18). Najpowszechniej występują tu ketony zawierające 29, 31 lub 33 atomy węgla w cząsteczce. Kolejnym ważnym składnikiem wykrywanym w woskach powierzchniowych w postaci wolnej lub estrowej są kwasy tłuszczowe, szczególnie: karnaubowy (C_{24}), cerotynowy (C_{26}), montanowy (C_{28}) i melisynowy (C_{30}). REISIGE i współaut. (2006) stwierdzili także występowanie w małych ilościach aldehydów i stanowiących przypuszczalnie produkty pośrednie redukcji kwasów do alkoholi, w tym oktaozanalu o właściwościach antygrzybiczych (Ryc. 1).

Wiele spośród zidentyfikowanych w woskach substancji powierzchniowych, to metabolity wtórne, które pomagają roślinom przetrwać w środowisku. Szereg z nich jest wytwarzanych konstytutywnie, tzn. przez cały czas, natomiast inne powstają tylko po indukcji w następstwie zranienia lub infekcji. Biosyntezę tych substancji mogą indukować również uniwersalne substancje pobudzające, takie jak kwas jasmonowy (i jego estry metylowe). Funkcjonują one jako sygnał w odpowiedzi obronnej rośliny przeciw infekcjom drobnoustrojowym oraz atakom roślinożerców. Liczne badania wzajemnych relacji owad-roślina potwierdzają obecność wielu adaptacji, wypracowanych zarówno przez owady, jak i rośliny (BOEVE i współaut. 2011, WHITNEY i FEDERLE 2013). Powierzchnie roślin pokryte gęstymi, zwartymi i łatwo odrywającymi się mikroskopowymi kryształami wosku są śliskim i niedostępnym podłożem dla wielu gatunków owadów

(BRENNAN i WEINBAUM 2001). Chrząszcz żaczka warzuchówka [*Phaedon cochleariae* (F.)] znacznie lepiej przymocowywał się do odmiany kapusty warzywnej (*Brassica oleracea* L.) ze zredukowanym woskiem niż do odmiany z wystającą warstwą woskową. Podczas badań nad genotypami pszenżyta ozimego różniącymi się stopniem pokrycia nalotem woskowym stwierdzono, że rośliny genotypów pokrytych silnym nalotem woskowym były w mniejszym stopniu akceptowane przez mszycę zbożową [*Sitobion avenae* (F.)], czeremchowo-zbożową [*Rhopalosiphum padi* (L.)] oraz mszycę różano-trawową [*Metopolophium dirhodum* (Walk.)], w porównaniu do roślin genotypów pokrytych woskiem w niewielkim stopniu (GADALIŃSKA-KRZYŻANOWSKA 2011; WÓJCICKA 2010, 2013, 2015).

System obronny roślin stanowią również włoski wydzielnicze, wydzielające liczne wtórne metabolity (terpeny, związki fenylopropanowe, acylosacharydy, długołańcuchowe ketony metylowe, flawonoidy) (SCHILMILLER i współaut. 2008). SIMMONS i współaut. (2005) dzielą włoski i podają, że w rodzaju *Lycopersicon* niektóre typy włosków pełnią funkcje wydzielnicze (Ryc. 2). Skrzyżowanie pomidora zwyczajnego (*Lycopersicon esculentum* Mill.) z dzikimi gatunkami doprowadziło do zwiększenia liczby włosków, a w końcowym etapie do zwiększenia odporności na owady roślinożerne. Podobnie, wysoka odporność *L. hirsutum* f. *glabratum* C.H. Mull. na mszycę [*Macrosiphum euphorbiae* (Thomas)] związana była z zagęszczeniem niektórych włosków oraz zwiększeniem ich wydzielin, w postaci



Ryc. 2. Mikrofotografie skaningowego mikroskopu elektronowego trychomów *Leonotis leonurus*: (1–2) Włosek typu I, (3) Włosek typu II o wydłużonej stożkowej lodydze wsparty na cokole komórkowym (wg ASCENSÃO i PAIS 1998).

lepkich acylosacharydów (utrudnione poruszanie się owadów roślinożernych) i długołańcuchowych ketonów metylowych (toksyczne dla owadów). W wydzielinach włosków gruczołowych mogą występować białka obronne. Na przykład u *Solanum berthaultii* (Hawk.) stwierdzono obecność oksydazy polifenolowej, a w tkankach włosków *Nicotiana tabacum* (L.) – chitynazy i dysmutazy ponadtlenkowej (SHEPHARD i WAGNER 2007, KRZYŻANOWSKI 2016).

Inną grupą roślinnych związków chemicznych, zaangażowanych w proces wyboru roślin żywicielskich przez owady, są barwniki roślinne. Ciemnozielone odmiany o wysokiej zawartości chlorofilów a i b oraz niskim poziomie barwników żółto-pomarańczowych (flawonole, karoteny i ksantofile), są znacznie gorzej akceptowane przez uskrzydłone formy owadów (LESZCZYŃSKI i współaut. 1985, LESZCZYŃSKI 1988).

ODPOWIEDŹ INDUKOWANA ROŚLIN

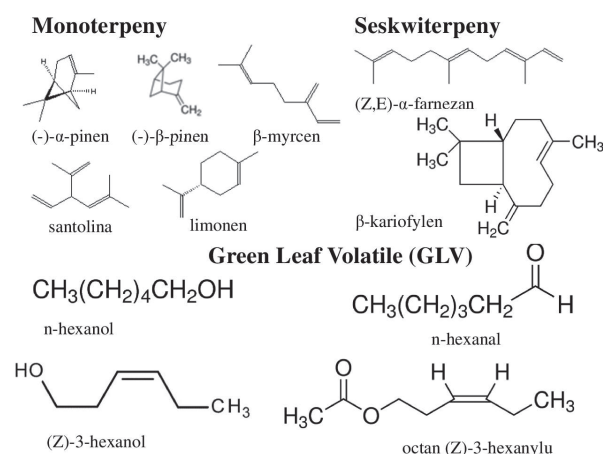
Fizjologiczno-biochemiczne mechanizmy obronne roślin oparte są na właściwościach tkanek roślinnych oraz adaptacjach owadów (WIESEMAN 1985). System obronny, to również uwalnianie z tkanek roślin żywicielskich lotnych związków (ang. volatile organic compounds, VOCs), które tworzą w środowisku specyficzny język komunikacyjny z przedstawicielami tego samego gatunku, a także z innymi organizmami. Lotne związki pełnią rolę informacji chemicznej, która może być generowana przez kwiaty, a także przez części wegetatywne roślin (PIESIK 2008). W początkowym etapie interakcji pomiędzy rośliną a owadem, VOCs są wykrywane przez owady i mogą stanowić istotne biologicznie wskaźniki zapachowe, służące do lokalizacji rośliny żywicielskiej (KRZYŻANOWSKI 2016). Z uwagi na wysoką lotność tych substancji ich zapach jest rozpoznawany przez owady ze znacznych odległości od rośliny żywicielskiej (MILES 1968).

W oddziaływaniach pomiędzy roślinami żywicielskimi a owadami uczestniczą allelozwiązki występujące zarówno na powierzchni roślin, jak i wewnątrz ich tkanek (SIMMONDS i BLANEY 1996, SOUTHWOOD 1996, STORER i współaut. 1996, VAN LOON 1996, DANCEWICZ 2006). Udokumentowana odpowiedź indukowana, związana z bezpośrednią obroną przed owadami, jest tak zwanym „szlakiem odpowiedzi na zranienie”, w którym zranienie i/lub żerowanie owadów wywołują określoną reakcję (KARBAN i BALDWIN 1997, MALECK i DIETRICH 1999). Allelozwiązki wykazują szerokie spektrum oddziaływań na owady: podczas lądowania na roślinie, wstępnej penetracji podłoża oraz ostatecznej decyzji o podjęciu żerowania bądź jego zaprzestaniu. Odgrywają więc bardzo ważną rolę w rozpoznawaniu i akceptacji roślin przez owady, a także w specjalizacji owadów do określonych gatunków roślin żywicielskich (MESSCHENDORP 1998).

Emisja roślinnych lotnych związków stanowi ważny mechanizm indukowanej odporności roślin przeciwko owadom roślinożernym (CHEN 2008). Emisje VOCs występują lokalnie w wyniku uszkodzeń kompartmentów komórek roślinnych, w których nagromadzone są związki lotne (BALDWIN i współaut. 2002). Uczestniczą również w pośrednim systemie obronnym jako lotne sygnały uwalniane po ataku roślinożernych owadów (HEIL 2008a, b; WILLMER i współaut. 2009; SCHIESTL 2010) lub dla rekrutacji drapieżców roślinożerców (ZHANG i współaut. 2009). Rodzaj sygnału w postaci kompleksu chemicznego zależy od rośliny (DOBSON 2006). Ta różnorodność chemiczna uwidoczniła się poprzez mechanizmy odstrasżające roślinożerców (THEIS i współaut. 2007, KESSLER i współaut. 2008). Jednak trzy główne „hormony roślinne”: kwas jasmonowy (JA), kwas salicylowy (SA) i etylen (ET), funkcjonują w złożonej sieci regulacyjnej niezbędnej w odpowiedziach obronnych wywołanych obecnością roślinożerców (PIETERSE i współaut. 2012, SÁNCHEZ-SÁNCHEZ i MORQUECHO-CONTRERAS 2017).

Żerowanie owadów wywołuje emisję roślinnych związków lotnych, które są wykorzystywane przez inne organizmy jako sygnał odnajdywania swoich ofiar lub gospodarzy (DICKE i SABELIS 1988, TURLINGS i współaut. 1990). Wzmocnienie emisji lotnych związków roślinnych indukowanych żerowaniem roślinożercy (ang. herbivore induced plant volatiles, HIPVs) wabi wrogów naturalnych roślinożerców (drapieżcy, pasożyty), co skutkuje obniżeniem liczebności owadów roślinożernych, ograniczeniem zasięgu uszkodzeń rośliny (PRICE i współaut. 1980, DICKE i współaut. 1990, TURLINGS i

współaut. 1990, HOWE i JANDER 2008, DICKE i BALDWIN 2010) oraz polepszeniem kondycji i plonowania roślin (BOCZEK i współaut. 2013). Udowodniono, że VOCs wpływały m.in. na orientację drapieżnych biedronek i pasożytniczych błonkówek z rodzin Chrysopidae i Syrphidae, przy czym w specyficznych interakcjach pełniły dwójakie funkcje, jednocześnie odstraszać roślinożerców i wabiąc ich wrogów naturalnych (DE VOS i JANDER 2010). CHAMBERLAIN i współaut. (2001) wykazali, że VOCs emitowane przez rzodkiewnik pospolity (*Arabidopsis thaliana*) (pod wpływem kwasu jasmonowego, JA) odstraszały mszycę brzoskwińską [*Myzus persicae* (Sulz.)] i wabiły pasożytniczą błonkówkę *Aphidius ervi* (Haliday). Semiozwiązki pomagają bowiem naturalnym wrogom lokalizować i rozpoznać swoich żywicieli lub ofiary (LEWIS i MARTIN 1990, VET i DICKE 1992). Mszyce zaś są bardzo dobrymi obiektami, szczególnie podatnymi na atak (BRODEUR i RESENHEIM 2000). Dodatkowo, żerujące oligofagiczne gatunki mszyc wzmacniają emisję lotnych związków z tkanek roślinnych, co w konsekwencji powoduje obniżenie ich liczebności oraz ogranicza zasięg uszkodzeń roślin (DICKE i współaut. 1990, TURLINGS i współaut. 1990, HOWE i JANDER 2008, DICKE i BALDWIN 2010). Ilościowy i jakościowy skład HIPVs zależy od gatunku/odmiany rośliny i jej stadium rozwojowe oraz od gatunku owada, jego stadium rozwojowe i nasilenia występowania (BRUINSMA i DICKE 2008, BOCZEK i współaut. 2013). Badania dowiodły, że mszyce *Panaphis juglandis* (Goeze, 1778) (KRZYŻANOWSKI 2016) i *Chromaphis juglandicola* (Kaltenbach, 1843) (KRZYŻANOWSKI i współaut. 2017a) wpływały na ilościowy i jakościowy charakter emitowanych lotnych związków przez liście złożone orzecha włoskiego (*Juglans regia* L.). Przy użyciu testów olfaktometrycznych autor wykazał, że larwy IV stadium i samice uskrzydłone *P. juglandis* i *Ch. juglandicola* akceptowały wszystkie formy (-) i (+)- α -pinenu i (-) i (+)- β -pinenu, podczas gdy larwy I-III stadium wykazywały niską akceptację tych związków. W przypadku zastosowania (-)-limonenu stwierdzono brak akceptacji przez wszystkie morfy *P. juglandis* i *Ch. juglandicola*, natomiast (+)-limonenu nie był akceptowany przez larwy I-III stadium. Ważnym parametrem okazała się przebyta przez obserwowane morfy droga; pod wpływem (-) i (+)-limonenu najdłuższą drogę pokonały morfy uskrzydłone, a larwy I-III stadium pokonały drogę najkrótszą, co wskazuje na „reakcję ucieczki”, a więc działanie repelentne wobec badanych mszyc. Seskwiterpeny były akceptowane przez larwy IV stadium i samice uskrzydłone, podczas gdy larwy I-III stadiów nie akceptowały



Ryc. 3. Przykłady roślinnych związków lotnych należących do monoterpenów, seskwiterpenów i GLV (wg KRZYŻANOWSKI 2016, 2017b).

(E)- β -farnezenu i (Z,E)- α -farnezenu. Badania behawioralne octanu (Z)-3-heksen-1-olu wykazały jego lepszą akceptację przez samice uskrzydłone, niż przez larwy, które akceptowały ten związek w mniejszym stopniu.

WALLING (2000) wskazuje, że z roślin uszkodzonych przez szkodniki najczęściej emitowane są terpeny (mono-, homo-, seskwiterpeny), pochodne kwasów tłuszczowych C_6 (aldehydy, alkohole, estry, Green Leaf Volatiles, GLVs) (Ryc. 3) oraz fenylopropanowe związki aromatyczne, takie jak ester metylowy kwasu salicylowego (SA) (ang. methyl salicylate, MeSA). MeSA uczestniczy w złożonych interakcjach, wpływa nie tylko na zachowanie mszycy czeremchowo-zbożowej w okresie wiosny, ale również na kiełkowanie zarodników grzybów entomopatogenicznych. W związku z tym KRZYŻANOWSKI i współaut. (2018), wysunęli hipotezę, że *Rhopalosiphum padi* podczas migracji z pierwotnego gospodarza (czeremcha zwyczajna) na wtórnych gospodarzy (m.in. zboża) może być stymulowana przez MeSA. Przeprowadzone badania wykazały, że poziom MeSA wzrastał w tkankach zaatakowanych przez *R. padi*, do około 6% (KRZYŻANOWSKI i LESZCZYŃSKI 2009). Ponadto, MeSA obecny w tkankach czeremchy wpływał na kiełkowanie zarodników konidialnych grzybów chorobotwórczych mszyc, które było o wiele silniejsze w przypadku *Conidiobolus obscurus* (Entomophthorales: Ancylistaceae) niż *Lecanicilium muscarium* (Ascomycota: Hypocreales).

Odpowiedź na uszkodzenia tkanek roślinnych może być również systemiczna. Sygnał wytwarzany w uszkodzonym miejscu jest transportowany w całej roślinie, powodując skutki w miejscach odległych od powstałego zranienia (KARBAN i BALDWIN 1997). Odpowiedź systemiczna roślin na żerowanie

roślinożerców może wpływać na zachowanie drapieżców i parazytoidów (DICKE i współaut. 1990; POTTING i współaut. 1995; RÖSE i współaut. 1996, 1998; SOUSSI i współaut. 1998; GUERRIERI i współaut. 1999). MATIACCI i współaut. (2001) przedstawili wyniki badań, w których gąsienice *Pieris brassicae*, żerujące na dolnych liściach brukselki (*Brassica oleracea* var. *gemmifera*) powodowały uwalnianie związków lotnych z górnych, nieuszkodzonych części rośliny. Uwalniane VOCs były atrakcyjne dla parazytoida *Cotesia glomerata*. Wykazano, że po zakończeniu żerowania przez gąsienice sygnał z liści indukowany był co najwyżej przez jeden dzień. Indukcja systemiczna odbywała się w miejscach odległych od żerowania owadów przez emisję z zielonych liści dwóch grup związków monoterpenów i seskwiterpenów. W ten sposób rośliny mogą elastycznie zarządzać zasobami indukowanych substancji obronnych, a w konsekwencji zminimalizować koszty obrony i zwiększać sprawność w odpowiedzi na nieprzewidywalny atak roślinożerców (KRZYŻANOWSKI 2016).

VOCs emitowane są również z korzeni do podziemnego systemu obronnego, działając jako środek przeciwdrobnoustrojowy (RAMMANN i współaut. 2005).

BIOCHEMICZNA REGULACJA SZLAKU IZOPRENOIDÓW

Lotne substancje roślinne o małej masie cząsteczkowej (poniżej 300 Da) są związkami, które można podzielić na trzy główne klasy: terpenoidy (izoprenoidy), fenylopropanoidy/benzenoidy i pochodne kwasów tłuszczowych. Ponadto, substancje lotne pochodzące z aminokwasów są często obecne w zapachu i aromatach uwalnianych z kwiatów i owoców. Chociaż lotne związki są syntetyzowane w kilku głównych szlakach biochemicznych, różne formy modyfikacji enzymatycznych, takie jak: hydroksylacje, acetylowania i metylacje, zwiększają różnorodność emitowanych substancji przez zwiększenie ich lotności na końcowym etapie ich powstawania (DUDAREVA i współaut. 2004, 2006; GANG 2005).

Biochemiczne oddziaływania na poziomie molekularnym, to podstawowe mechanizmy regulacyjne w strategii obronnej roślin, zwłaszcza w obrębie izoprenoidów. Większość izoprenoidów, jako metabolity pierwotne, pełni ważne funkcje w procesach fotosyntezy, oddychania, płynności błon oraz regulacji wzrostu i rozwoju. Jako metabolity wtórne uczestniczą one natomiast w interakcjach allelopatycznych oraz pomiędzy roślinami a patogenami. Dlatego zrozumienie molekularnej i biochemicznej regulacji szlaku izopre-

noidów jest bardzo ważne (VRANOVÁ i współaut. 2012).

Wszystkie izoprenoidy pochodzą od wspólnego prekursora, difosforanu izopentenu (IPP), który w roślinach podlega przemianom na dwóch różnych ścieżkach. Cytoplazmatyczny mewalonian (MVA) jest generowany na drodze rozpoczynającej się od kondensacji acetylo-CoA, prowadzącej do powstania 3-hydrokso-3-metyloglutarylo-CoA (HMG-CoA), ulegającego redukcji do mewalonianu. W dwóch kolejnych etapach zachodzi fosforylacja mewalonianu w pozycji C5, a następnie dekarboksylacja, w wyniku czego powstaje IPP (CROTEAU i współaut. 2000). IPP będący produktem tego szlaku jest wykorzystywany w syntezie cytozolowych i mitochondrialnych izoprenoidów, takich jak seskwiterpeny, sterole i łańcuch boczny ubiquinonu. Drugi szlak przemian obejmuje syntezę izoprenów poprzez kondensację podjednostek IPP (C5) i wytwarzanie polimerów liniowych o różnych długościach łańcucha węglowego (na przykład C10, C15, C20,... Cn). Częsteczki te służą do syntezy takich klas związków izoprenoidowych, jak: DMAPP (ang. dimethylallyl diphosphate, C5), będący prekursorem cytokinin, izoprenu i homoterpenów; GPP (ang. geranyl diphosphate, C10), służący jako prekursor monoterpenów oraz FPP (ang. farnesyl diphosphate, C15), biorący udział w syntezie seskwiterpenów. Ponadto, GGPP (ang. geranylgeranyl diphosphate, C20) jest prekursorem diterpenoidów, takich jak kwas giberelinowy i łańcuchy boczne chlorofilu czy tokoferole. Skwalen (C30) służy jako prekursor steroli i innych triterpenoidów; fitoen (C40) jest prekursorem kwasu abscysynowego (ABA), karotenoidów (VRANOVÁ i współaut. 2012, KRZYŻANOWSKI 2016).

INNE ODDZIAŁYWNIA ROŚLIN PO OSIEDLENIU SIĘ OWADÓW

Po zasiedleniu roślin przez owady, w dalszym ciągu zachodzą kompleksowe oddziaływania w strategii obronnej roślin przed roślinożercami. Znaczny wpływ, poza generowaniem VOCs, wywierają dodatkowo roślinne allelozwiązki występujące na powierzchni roślin, w tkankach peryferyjnych (epiderma, mezofil), a także w głęboko położonych wiązkach przewodzących (BERENBAUM 1981, PRASSAD i GULZ 1990, PRASSAD i współaut. 1990, LESZCZYŃSKI i NOWACKA 1993, GIVOVICH i współaut. 1994, KANNO i HARRIS 1999). Jedną z najaktywniejszych grup roślinnych allelozwiązków są fenole. Roślinne związki fenolowe, tworząc kompleksy z białkami, są inhibitorami aktywności licznych enzymów z klas oksydoreduktaz i hydrolaz. W przypadku roślinożernych owadów powo-

duje to bardzo poważne konsekwencje, wyrażające się przerwami w żerowaniu, hamowaniem aktywności enzymów trawiennych oraz obniżaniem przyswajalności pobranego pokarmu przez podrażnianie ścian przewodu pokarmowego i obniżenie przepuszczalności jelita dla strawionych składników pokarmowych. Negatywny wpływ związków fenolowych na mszyce, zwłaszcza *o*-dihydroksyfenoli, wyraża się zmianami zachowania podczas żerowania, redukcją płodności, obniżeniem masy potomstwa i przeżywalności urodzonych larw oraz wydłużeniem okresu reprodukcyjnego samic (DREYER i JONES 1981; COLE 1984; LESZCZYŃSKI 1987, 2001; LESZCZYŃSKI i współaut. 1995, 1996).

W dalszych fazach zasiedlania rośliny istotną rolę odgrywa jedna z kilku grup związków wytwarzanych przez rośliny, tzw. allomony, wywierające niekorzystny wpływ na roślinożerców. Należą do nich oprócz związków fenolowych (fenole, alkohole i kwasy fenolowe, fenylopropenoidy, kumaryny, flawonoidy oraz garbniki), również cykliczne kwasy hydroksamowe, zwłaszcza DIBOA i jego metoksylowa pochodna 2,4-dihydroksy-7-metoksy-benzoksazyn-3(4H)-on (DIMBOA) oraz alkaloidy (GABRYŚ 2001, KRZYŻANOWSKI 2016). Cykliczne kwasy hydroksamowe stanowią inną grupę wtórnych metabolitów, biorących udział w chemicznych interakcjach nie tylko pomiędzy roślinami i owadami, ale również pomiędzy innymi patogenami (BRATTSTEN 1986, REILLY i współaut. 1987). Według LESZCZYŃSKIEGO (2001), kwasy hydroksamowe występujące w kukurydzy są silnymi allelopatynami dla innych szkodników, m.in. dla ploniarki zbożówki, *Ostrinia nubialalis* (Hubner). Dlatego ich poziom w tkankach kukurydzy w hodowli stanowi istotne kryterium odpornościowe tej rośliny na szkodniki (BRATTSTEN 1988, MADHUSUDHAN i MILES 1998).

PODSUMOWANIE

Wielopłaszczyznowa strategia obronna roślin, która jeszcze przed zasiedleniem rośliny powoduje uwalnianie roślinnych VOCs tworzących specyficzny język informacji chemicznej dla roślinożernych owadów, ale również ich wrogów naturalnych, weryfikuje dotychczasowe informacje naukowe dotyczące obrony bezpośredniej i pośredniej. Emisja przez rośliny lotnych związków oraz ich wpływ na roślinożerne owady na przykładzie mszyc stanowi obecnie przedmiot intensywnych obserwacji w układach roślina-żywielska-owad oraz roślina-żywielska-owad-patogen (KRZYŻANOWSKI i TKACZUK 2018, TKACZUK i KRZYŻANOWSKI 2018), z zastosowa-

niem najnowszych technik badań behawioralnych (KRZYŻANOWSKI 2016, 2017b,c).

Streszczenie

Rośliny przeciwdziałają skutkom ataku roślinożerców za pomocą różnych mechanizmów morfologicznych i biochemicznych. W odpowiedzi na uszkodzenia, rośliny wytwarzają związki obronne, wpływające na żerowanie i zachowanie roślinożerców. Ponadto rośliny uwalniają również VOCs, które przyciągają naturalnych wrogów roślinożerców. Po zasiedleniu roślin przez owady, w dalszym ciągu zachodzą kompleksowe oddziaływania w strategii obronnej roślin przed roślinożercami. Poza emitowaniem VOCs, znaczny wpływ wywierają dodatkowo roślinne allelozwiązki, takie jak związki fenolowe i kwasy hydroksamowe.

LITERATURA

- ASCENSÃO L., PAIS M. S., 1998. *The leaf capitate trichomes of Leonotis leonurus: Histochemistry, ultrastructure and secretion*. Ann. Bot. 81, 263-271.
- ATHUKORALA Y., MAZZA G., 2010. *Supercritical carbon dioxide and hexane extraction of wax from triticale straw: Content, composition and thermal properties*. Ind. Crops Prod. 31, 550-556.
- BALDWIN I. T., KESSLER A., HALITSCHKE R., 2002. *Volatile signaling in plant-plant-herbivore interactions: what is real?* Cur. Opin. Plant Biol. 5, 1-4.
- BERENBAUM M. R., 1981. *Patterns of furanocoumarins distribution and insect herbivory in the Umbeliferae. Plant chemistry and community structure*. Ecology 62, 1254-1266.
- BIANCHI G., 1995. *Plant waxes*. [W:] *Waxes: chemistry, molecular biology and functions*. HAMILTON R. J. (red). The Oily Press, Dundee, 175-222.
- BOCZEK J., KIELKIEWICZ M., KACZMARCZYK A., 2013. *Lotne związki emitowane z roślin zasiedlonych przez fitofagi i ich znaczenie w integrowanej ochronie*. Prog. Plant Prot. 53, 661-667.
- BOEVE J.-L., VOIGT D., GORB S. N., 2011. *Crystalline wax coverage of the cuticle in easy bleeding sawfly larvae*. Arthr. Struct. Dev. 40, 186-189.
- BRATTSTEN L. B., 1986. *Fate of ingested plant allelochemicals in herbivorous insects*. [W:] *Molecular aspects of insect - plant associations*. BRATTSTEN L. B., AHMAD S. (red). Plenum Press, New York, 211-255.
- BRATTSTEN L. B., 1988. *Enzymic adaptations in leaf-feeding insects to host-plant allelochemicals*. J. Chem. Ecol. 14, 1919-1939.
- BRENNAN E. B., WEINBAUM S. A., 2001. *Stylet penetration and survival of three psyllid species on adult leaves and 'waxy' and 'de-waxed' juvenile leaves of Eucalyptus globulus*. Entomol. Exp. Appl. 100, 355-363.
- BRODEUR J., ROSENHEIM J. A., 2000. *Intraguild interactions in aphid parasitoids*. Entomol. Exp. Appl. 97, 93-108.
- BRUINSMA M., DICKE M., 2008. *Herbivore-induced indirect defense: from induction mechanisms to community ecology*. [W:] *Induced plant resistance to herbivory*. SCHALLER A. (red). Springer Science, Business Media B.V., 31-60.
- CHAMBERLAIN K., GUERRIERI E., PENNACCHIO F., PETERSSON J., PICKETT J. A., POPPY G. M., POWELL W., WADHAMS L. J., WOODCOCK C.

- M., 2001. Can aphid-induced plant signals be transmitted aerially and through the rhizosphere? *Bioch. System. Ecol.* 29, 1063-1074.
- CHEN M. S., 2008. Inducible direct plant defense against insect herbivores: A review. *Insect Sci.* 15, 101-114.
- COLE R. A., 1984. Phenolic acids associated with the resistance of lettuce cultivars to the lettuce root aphid. *Ann. Appl. Biol.* 105, 129-145.
- CROTEAU R. B., KUTCHAN T., LEWIS N. G., 2000. *Natural products (secondary metabolites)*. [W:] *Biochemistry and molecular biology of plants*. BUCHANAN B. B., GRUISSSEM W., JONES R. (red). American Society of Plant Biologists, Rockville, MD, 1250-1268.
- DANCEWICZ K., 2006. Wpływ wybranych naturalnych i syntetycznych terpenoidów na zachowanie i żerowanie mszycy brzoskwińowej *Myzus persicae* (Sulz.). Rozprawa doktorska. Akademia Podlaska.
- DE VOS M., JANDER G., 2010. Volatile communication in plant-aphid interactions. *Cur. Opin. Plant Biol.* 13, 366-371.
- 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., SABELIS M. W., 1988. How plants obtain predatory mites as bodyguards. *Neth. J. Zool.* 38, 148-165.
- DICKE M., SABELIS M. W., TAKABAYASHI J., BRUIN J., POSTHUMUS M. A., 1990. Plant strategies of manipulating predator-prey interaction through allelochemicals: prospects for application in pest control. *J. Chem. Ecol.* 16, 3091-3118.
- DOBSON H. E. M., 2006. Relationship between floral fragrance composition and type of pollinator. [W:] *Biology of floral scent*. DUDAREVA N., PICHERSKY E. (red). Taylor & Francis, Boca Raton, 147-198.
- DREYER D. L., JONES K. C., 1981. Feeding deterrence of flavonoids and related phenolics towards *Schizaphis graminum* and *Myzus persicae*: aphids feeding deterrents in wheat. *Phytochemistry* 20, 2489-2493.
- DUDAREVA N., PICHERSKY E., GERSHENZON J., 2004. *Biochemistry of plant volatiles*. *Plant Physiol.* 135, 1893-1902.
- DUDAREVA N., NEGRE F., NAGEGOWDA D. A., ORLOVA I., 2006. Plant volatiles: recent advances and future perspectives. *Crit. Rev. Plant Sci.* 25, 417-440.
- GABRYŚ B., 2001. *Glukozynolany: właściwości i funkcje ekologiczne*. [W:] *Biochemiczne oddziaływania środowiskowe*. OLESZEK W., GŁOWNIAK K., LESZCZYŃSKI B. (red). Akademia Medyczna, Lublin, 169-179.
- GADALIŃSKA-KRZYŻANOWSKA A., 2011. Ocena rozwoju mszyc zbożowych na pierwotnych i wtórnych roślinach żywicielskich. Praca doktorska. Uniwersytet Przyrodniczo-Humanistyczny. Wydział Przyrodniczy, Siedlce.
- GANG D. R., 2005. Evolution of flavors and scents. *Annu. Rev. Plant Biol.* 56, 301-325.
- GIVOVICH A., SANDSTROM J., NIEMEYER H. M., PETTERSON J., 1994. Presence of hydroxamic acid glucosides in wheat phloem sap, and its consequences for the performance of *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera: Aphididae). *J. Chem. Ecol.* 20, 1923-1930.
- GUERRIERI E., POPPY G. M., POWELL W., TREMBLAY E., PENNACCHIO F., 1999. Induction and systemic release of herbivore-induced plant volatiles mediating in-flight orientation of *Aphidius ervi*. *J. Chem. Ecol.* 25, 1247-1261.
- GÜLZ P. G., SCORA R. W., MÜLLER E., MARNER F. J., 1987. Epicuticular leaf waxes of *Citrus halimii* Stone. *J. Agric. Food Chem.* 35, 716-720.
- HEIL M., 2008a. Indirect defence – recent developments and open questions. *Progr. Bot.* 69, 359-396.
- HEIL M., 2008b. Indirect defence via tritrophic interactions. *New Phytol.* 178, 41-61.
- HOWE G. A., JANDER G., 2008. Plant immunity to insect herbivores. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59, 41-66.
- KANNO H., HARRIS M., 1999. Reduced oviposition by hessian fly, *Mayetiola destructor* on wheat infested with conspecific larvae is mediated by chemical and visual stimuli. Abstr, 16th Ann. Meeting of Int. Soc. Chem. Ecol. 69.
- KARABAN R., BALDWIN I. T., 1997. *Induced responses to herbivory*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- KESSLER D., GASE K., BALDWIN I. T., 2008. Field experiments with transformed plants reveal the sense of floral scents. *Science* 321, 1200-1202.
- KRZYŻANOWSKI R., 2016. Wpływ lotnych związków orzecha włoskiego *Juglans regia* L. na zachowanie mszyc *Panaphis juglandis* (Goeze, 1778) i *Chromaphis juglandicola* (Kaltenbach, 1843). Wyd. UPH, Siedlce.
- KRZYŻANOWSKI R., 2017a. Dynamika populacji i rozkład przestrzenny *Chromaphis juglandicola* (Kaltenbach, 1843) (Hemiptera: Phyllaphididae) na orzechu włoskim (*Juglans regia* L.) w ogrodach przydomowych i miejskich zadrzewieniach Siedlec. *Prog. Plant Protection.* 57, 211-218.
- KRZYŻANOWSKI R., 2017b. Wpływ lotnych związków na zachowanie mszyc związane z żerowaniem. *Kosmos* 66, 413-420.
- KRZYŻANOWSKI R., 2017c. Wybrane aspekty prowadzenia badań behawioralnych owadów. [W:] *Charakterystyka wybranych aspektów badawczych w teorii i praktyce*. NOWAKOWSKA-GRUNT J., SHULGINA L. (red). Wydawnictwo Naukowe Sophia, Katowice, 35-44.
- KRZYŻANOWSKI R., LESZCZYŃSKI B., 2009. Volatile compounds of bird cherry as modulators of host plant alternation by bird cherry-oat aphid. *Acta Biochem. Pol.* 56, 25.
- KRZYŻANOWSKI R., TKACZUK C., 2018. Występowanie grzybów entomopatogenicznych w populacjach mszycy *Rhopalosiphum padi* (L.) żerujących na pierwotnych i wtórnych roślinach żywicielskich. *Prog. Plant Prot.* 58, 55-62.
- LESZCZYŃSKI B., 1987. Winter wheat resistance to the grain aphid *Sitobion avenae* (Fabr.) (Homoptera, Aphididae). *Insect Sci. App.* 8, 251-254.
- LESZCZYŃSKI B., 1988. Mechanizmy odporności pszenicy ozimej na mszycę zbożową *Sitobion avenae* F. ze szczególnym uwzględnieniem roli związków fenolowych. *Rozp. Nauk* 21, Wyd. Nauk. WSRP Siedlce.
- LESZCZYŃSKI B., 2001. Rola allelozwiązków w oddziaływaniach owady-rośliny. [W:] *Biochemiczne oddziaływania środowiskowe*. OLESZEK W., GŁOWNIAK K., LESZCZYŃSKI B. (red). Akademia Medyczna, Lublin, 61-85.
- LESZCZYŃSKI B., NOWACKA E., 1993. Wpływ wybranych fizycznych i chemicznych właściwości pszenicy ozimej, pszenżyta ozimego i żyta na wybór roślin żywicielskich przez mszycę. *Zesz. Nauk. WSRP Siedlce*, 34, 79-92.
- LESZCZYŃSKI B., WARCHOŁ J., NIRAZ S., 1985. The influence of phenolic compounds on the pref-

- erence of winter wheat cultivars by cereal aphids. *Insect. Sci. Applic.* 6, 157-158.
- LESZCZYŃSKI B., TJALLINGII W. F., DIXON A. F. G., ŚWIDERSKI R., 1995. *Effect of methoxyphenols on grain aphid feeding behavior.* *Entomol. Exp. Appl.* 76, 157-162.
- LESZCZYŃSKI B., BĄKOWSKI T., ROZBICKA B., MATOK H., URBAŃSKA A., DIXON A. F. G., 1996. *Interaction between cereal phenolics and grain aphid (Sitobion avenae Fabr.).* *Bull. IOBC/SROP* 19, 100-105.
- LEWIS W. J., MARTIN W. R., 1990. *Semiochemicals for use with parasitoids: Status and future.* *J. Chem. Ecol.* 16, 3067-3089.
- MADHUSUDHAN V. V., MILES P. W., 1998. *Mobility of salivary components as a possible reason for differences in the responses of alfalfa to the spotted alfalfa aphid and pea aphid.* *Entomol. Exp. Appl.* 86, 25-39.
- MALECK K., DIETRICH R. A., 1999. *Defense on multiple fronts: How do plants cope with diverse enemies?* *Trends Plant Sci.* 4, 215-219.
- MATTIACCI L., ROCCA B. A., SCASCIGHINI N., D'ALESSANDRO M., HERN A., DORN S., 2001. *Systemically induced plant volatiles emitted at the time of "danger".* *J. Chem. Ecol.* 27, 2233-2252.
- MESSCHENDORP L., 1998. *Terpenoid antifeedants against insects: a behavioural and sensory study.* Rozprawa doktorska. Agricultural University Wageningen, Netherlands.
- MILES P. W., 1968. *Insect secretions in plants.* *Ann. Rev. Phytopathol.* 6, 137-164.
- PIESIK D., 2008. *Wpływ żerowania larw i chrząszczy skrzyplonki 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.* *Rozpr. Nauk.* 131. Wyd. Uniw. Techn. Przyr. w Bydgoszczy, 1-88.
- PIETERSE C. M. J., VAN DER DOES D., ZAMIODIS C., LEON-REYES A., VAN WEES S. C., 2012. *Hormonal modulation of plant immunity.* *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* 28, 489-521.
- POTTING R. P. J., VET L. E. M., DICKE M., 1995. *Host microhabitat location by stem-borer parasitoid Cotesia flavipes: The role of herbivore volatiles and locally and systemically induced plant volatiles.* *J. Chem. Ecol.* 21, 525-539.
- PRASSAD R. B. N., GULZ P. G., 1990. *Surface waxes from leaves and fruits of walnut.* *Phytochemistry* 29, 2097-2099.
- PRASSAD R. B. N., MULLER E., GULZ P. G., 1990. *Epicuticular waxes from leaves of Quercus robur.* *Phytochemistry* 29, 2101-2103.
- 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.
- RASMANN S., AGRAWAL A. A., 2009. *Plant defense against herbivory: progress in identifying synergism, redundancy, and antagonism between resistance traits.* *Curr. Opin. Plant Biol.* 12, 473-478.
- RASMANN S., KOLLNER T. G., DEGENHARDT J., HILTPOLD I., TOEPPER S., KUHLMANN U., GERSHENZON J., TURLINGS T. C. J., 2005. *Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize.* *Nature* 434, 732-737.
- REILLY C. C., GENTRY C. R., MCKAY J. R., 1987. *Biochemical evidence for resistance of root stocks to the peach tree borer and species separation of peach tree borer and lesser peach tree borer (Lepidoptera: Sesiidae) on peach trees.* *J. Econ. Entomol.* 80, 338-343.
- REISIG K., GORZELANNY CH., DANIELS U., MOERSCHBACHER B. M., 2006. *The C28 aldehyde octacosanal is a morphogenetically active component involved in host plant recognition and infection structure differentiation in the wheat stem rust fungus.* *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 68, 33-40.
- RÖSE U. S. R., MANUKIAN A., HEATH R. R., TURLINSON J. H., 1996. *Volatile semiochemicals released from undamaged cotton leaves: A systematic response of living plants to caterpillar damage.* *Plant Physiol.* 111, 487-495.
- RÖSE U. S. R., LEWIS W. J., TURLINSON J. H., 1998. *Specificity of systemically released cotton volatiles as attractants from specialist and generalist parasitic wasps.* *J. Chem. Ecol.* 24, 303-319.
- SÁNCHEZ-SÁNCHEZ H., MORQUECHO-CONTRERAS A., 2017. *Chemical plant defense against herbivores.* [W:] *Herbivores.* Shields V.D.C. (red). doi: 10.5772/67346.
- SCHIELTL F. P., 2010. *The evolution of floral scent and insect chemical communication.* *Ecol. Lett.* 13, 643-656.
- SCHILMILLER A. L., LAST R. L., PICHESKY E., 2008. *Harnessing plant trichome biochemistry for the production of useful compound.* *Plant J.* 54, 702-711.
- SEMPRUCH C., 2012. *Interakcje między mszycami a roślinami we wstępnych etapach wyboru żywiciela.* *Kosmos* 61, 573-586.
- SHEPHARD R. W., WAGNER G. J., 2007. *Phytoplane proteins: emerging defenses at the aerial frontline?* *Trends Plant Sci.* 12, 51-56.
- SIMMONDS M. S. J., BLANEY W. M., 1996. *Azadirachtin: advances in understanding its activity as an antifeedant.* *Entomol. Exp. Appl.* 80, 23-26.
- SIMMONS A. T., MCGRATH D., GURR G. M., 2005. *Trichome characteristics of F1 Lycopersicon esculentum × L. cheesmanii f. minor and L. esculentum × L. pennellii hybrids and effects on Myzus persicae.* *Euphytica* 144, 313-320.
- SOUISSI R., NENON J. P., LE RU B., 1998. *Olfactory responses of parasitoid Apoanagyrus lopezi to odor of plants, mealybugs, and plant-mealybug complexes.* *J. Chem. Ecol.* 24, 37-48.
- SOUTHWOOD R., 1996. *Insect-plant relations: overview from the symposium.* *Entomol. Exp. Appl.* 80, 320-324.
- STORER J. R., POWELL G., HARDIE J., 1996. *Settling responses of aphids in air permeated with non-host plant volatiles.* *Entomol. Exp. Appl.* 80, 76-78.
- THEIS N., LERDAU M., RAGUSO R. A., 2007. *The challenge of attracting pollinators while evading floral herbivores: patterns of fragrance emission in Cirsium arvense and Cirsium repandum (Asteraceae).* *Int. J. Plant Sci.* 168, 587-601.
- TKACZUK C., KRZYŻANOWSKI R., 2018. *Występowanie grzybów entomopatogenicznych w populacjach mszycy Metopolophium dirhodum (Walker) żerującej na pierwotnych i wtórnych roślinach żywicielskich.* *Prog. Plant Prot.* 58, 156-162.
- TURLINGS T. C. J., TURLINSON J. H., LEWIS W. J., 1990. *Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps.* *Science* 250, 1251-1253.
- VAN LOON J. J. A., 1996. *Chemosensory basis of feeding and oviposition behaviour in herbivo-*

- rous insects: a glance at the periphery. Entomol. Exp. Appl. 80, 7-13.
- VET L. E. M., DICKE M., 1992. Ecology of infochemicals use by natural enemies in tritrophic context. Annu. Rev. Entomol. 37, 141-172.
- VRANOVÁ E., COMAN D., GRUISSEM W., 2012. Structure and dynamics of the isoprenoid pathway network. Mol. Plant 5, 318-333.
- WALLING L. L., 2000. The myriad plant responses to herbivores. J. Plant Growth Regul. 19, 195-216.
- WHITNEY H.M., FEDERLE W. 2013. Biomechanics of plant-insect interactions. Curr. Opin. Plant Biol. 16, 105-111.
- WIESEMAN B. R., 1985. Types and mechanism of host plant resistance to insect attack. Insect. Sci. Applic. 6, 239-242.
- WILLMER P., NUTTMAN C., RAINE N., STONE G., PATRICK J., HENSON K., 2009. Floral volatiles controlling and behaviour. Funct. Ecol. 23, 888-900.
- WÓJCICKA A., 1998. Wpływ wybranych rodów pszenżyta ozimego na biologię mszycy zbożowej *Sitobion avenae* (F.). Rozpr. doktorska. Akademia Podlaska, Siedlce, 1-115.
- WÓJCICKA A., 2010. Cereal phenolic compounds as biopesticides of cereal aphids. Pol. J. Environm. Stud. 19, 1337-1343.
- WÓJCICKA A., 2013. Plant surface waxes and their interactions with the insects. Prog. Plant Prot. 53, 627-632.
- WÓJCICKA A., 2015. Surface waxes as a plant defense barrier towards grain aphid. Acta Biol. Cracov. Series Botanica 57, 95-103.
- ZHANG P. J., ZHENG S. J., VAN LOON J. J., BOLAND W., DAVID A., MUMM R., DICKE M., 2009. Whiteflies interfere with indirect plant defense against spider mites in Lima bean. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 106, 21202-21207.

KOSMOS Vol. 67, 4, 791-799, 2018

ROBERT KRZYŻANOWSKI

Department of Biochemistry and Molecular Biology, Faculty of Natural Sciences, Siedlce University of Natural Sciences and Humanities, Prusa 12 Str., 08-110 Siedlce

DEFENSE STRATEGIES OF PLANTS AGAINST INSECT HERBIVORES

Summary

Plants respond to herbivores through various morphological and biochemical mechanisms to counter the effects of a herbivore attack. The mechanisms of defense against herbivores are wide-ranging and are done both by direct and indirect defenses. The defensive compounds are either produced in response to plant damage, and affect feeding, growth, and behavior of herbivores. In addition, plants also release volatile organic compounds (VOCs) that attract the natural enemies of the herbivores. Host plant resistance to insects, particularly, induced resistance, can also be manipulated with the use of secondary metabolites such as phenolic compounds and hydroxamic acids.

Key words: aphid, cuticle, DIMBOA, herbivores, HIPVs, trichomes, VOCs