

DOROTA SOŁTYS, AGNIESZKA GNIAZDOWSKA, RENATA BOGATEK

Katedra Fizjologii Roślin

Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie

Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa

E-mail: dorota_soltys@sggw.pl

SORGOLEON – GŁÓWNY ZWIĄZEK WARUNKUJĄCY POTENCJAŁ ALLELOPATYCZNY SORGA (*SORGHUM* spp.)

WSTĘP

Zjawisko allelopatii wywiera duży wpływ na funkcjonowanie i rozwój środowisk naturalnych i antropogenicznych. Jest to przede wszystkim powiązane z wielokierunkowym działaniem związków allelopatycznych na rośliny i mikroorganizmy glebowe. Omówienie podstawowych zagadnień dotyczących oddziaływań allelopatycznych pomiędzy roślinami znajdzie zainteresowany czytelnik w pracach opublikowanych w ostatnich latach w polskich czasopismach (LIPIŃSKA i HARKOT 2007, LIPIŃSKA 2006, LESZCZYŃSKA i GRABIŃSKI, 2004). Mechanizmy działania różnych związków allelopatycznych zostały szeroko opisane w kilku artykułach przeglądowych (GNIAZDOWSKA i współaut. 2004, SIEGIEŃ i współaut. 2008, JASICKA-MISIAK, 2009). Allelopatia jest uznawana również za istotną cechę roślin inwazyjnych, warunkującą ich zwycięstwo w konkurencji z gatunkami rodzimymi. Interesujące doniesienia dotyczące tego aspektu oddziaływań allelopatycznych przedstawiono w pracach GNIAZDOWSKIEJ (2005, 2008).

W ostatnich latach szczególną funkcję przypisuje się allelopatii w agroekosystemach, gdzie coraz częściej jest wykorzystywana w kontroli zachwaszczenia upraw. Jest to metoda niewymagająca dużych nakładów finansowych oraz niewprowadzająca do środowiska szkodliwych i syntetycznych środków

ochrony roślin, a zatem ekologiczna. Niektóre z potencjalnych możliwości zastosowania allelopatii jako alternatywnej metody zwalczania chwastów zostały omówione w doniesieniach CIARKI (2005), PARYLAK i współaut. (2006), KOPERSKIEJ (2007), GNIAZDOWSKIEJ (2007) i JEZERSKIEJ-DOMARADZKIEJ (2007). W ostatnich kilku latach ukazały się też prace przeglądowe poświęcone allelopatii wybranych gatunków roślin uprawnych, np. słonecznika (*Helianthus annuus* L.), gryki (*Fagopyrum esculentum* Moench.) czy marchwi (*Daucus carota* L.) (SIEGIEŃ i współaut. 2008, JASICKA-MISIAK 2009, KACZMAREK 2009).

Jedną z roślin uprawnych o silnym i dobrze poznanym potencjale allelopatycznym jest sorgo (*Sorghum* sp.). Należy ono do rodziny traw (Poaceae) i dorasta do 5 m wysokości. Wśród 60 taksonów sorga występują zarówno rośliny jednoroczne, jak i wieloletnie. Wszystkie gatunki jednoroczne tej rośliny objęte zostały wspólną nazwą sorga zwyczajnego (*Sorghum vulgare* Pers.), z czego największe znaczenie w uprawach odgrywa sorgo cukrowe (*Sorghum bicolor* (L.) Moench.) (OWUAMA 1997). W wyniku presji selekcyjnej oraz zabiegów hodowlanych powstało ponad 10 000 odmian i genotypów tej rośliny. Sorgo może być z powodzeniem uprawiane na obszarach, które nie sprzyjają

Wykaz skrótów stosowanych w tekście: 4-HPP – *p*-hydroksyfenylopirogronian, FAD – desaturaza kwasów tłuszczowych, FAS – syntaza kwasów tłuszczowych, HGA – homogentyzynian, HPPD – dioksygenazy *p*-hydroksyfenylopirogronianu, OMT – O-metylotransferaza, P450 – cytochrom P450, PKS – syntaza poliketydowa, SAM – S-adenozylometionina, SAR – odporność systemiczna

uprawie innych roślin, np. kukurydzy (*Zea mays* L.), ponieważ charakteryzują je niskie wymagania glebowe, a także odporność na suszę i zasolenie. Dzikim przodkiem sorga był, prawdopodobnie pochodzący z Afryki, gatunek *Sorghum arundinaceum*. Najstarszy, dotychczas poznany ośrodek uprawy sorga (4000 lat p.n.e.) mieścił się na terenie Etiopii, skąd uprawa tej rośliny rozprzestrzeniła się na inne kontynenty. Sorgo uprawiane jest na dużą skalę w Ameryce Północnej, Środkowej i Południowej oraz Oceanii i Indiach na zboże, a części wegetatywne wykorzystywane są na pasze dla zwierząt, ale także jako surowiec do produkcji cukru, papieru i alkoholu. Roślina ta, piąta w kolejności pod względem ważności na świecie, jest podstawą diety człowieka, przede wszystkim w Afryce, a w szczególności w Senegalu (OWUAMA 1997, SÈNE i współaut. 2001).

Od dawna wiadomo, że uprawa sorga powoduje zahamowanie wzrostu chwastów. Negatywny wpływ związków nagromadzonych w glebie, pozostałych po uprawie sorga na rośliny następne, zaobserwowano już na początku ubiegłego stulecia (Breazeale 1924, cyt. za HEJL i KOSTER 2004). Od tego czasu, dzięki wnikliwym badaniom prowadzonym głównie w latach 80. XX w., określono zarówno wpływ sorga na wzrost i rozwój chwastów, jak i scharakteryzowano główne alleopatyny obecne w poszczególnych organach tej rośliny (KHALIG i współaut. 1999, AHMAD i współaut. 2000, ANWAR i współaut. 2003, CHEEMA i współaut. 2003).

Potencjał alleopatyczny sorga związany jest z obecnością hydrofilnych związków fenolowych: kwasów fenolowych i ich pochodnych aldehydowych, wypłukiwanych z części nadziemnych roślin oraz wydzielanych przez system korzeniowy, jak i związków hydrofobowych: sorgoleonu i jego analogów, produkowanych i wydzielanych przez wyspecjalizowane włosniki. Zawartość poszczególnych

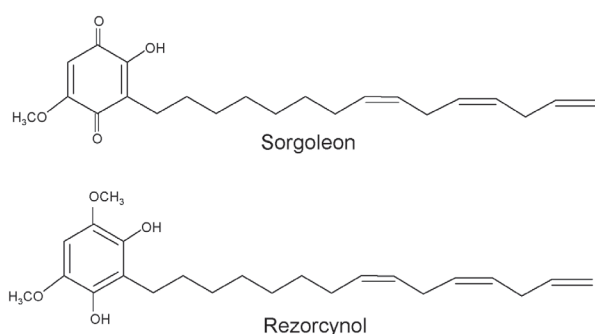
fenoli jest ściśle zależna od gatunku sorga, a proporcje zawartości związków alleopatycznych różnią się, nawet dla różnych genotypów tego samego gatunku. Niektóre gatunki sorga mogą ponadto zawierać związki cyjanogenne, w postaci glikozydów (dhurrin) czy alkaloidy (hordenina), jak ma to miejsce u sorga alpejskiego [*Sorghum halepense* (L.) Pers.] (LEHLE i PUTMAN 1983, FUNNEL-HARRIS i współaut. 2008). Sorgo zawiera osiem związków fenolowych, fenoli prostych, biorących udział w oddziaływaniach alleopatycznych, oraz trzy ich pochodne aldehydowe. Należą do nich kwasy: *p*-hydroksybenzoesowy, wanilinowy, kawowy, syringowy, protokatechowy, ferulowy, *p*-kumarowy, gentyzynowy oraz pochodne aldehydowe: *p*-hydroksybenzaldehyd, syringoaldehyd i wanilina (EINHELLING i RASMUSSEN 1989, SÈNE i współaut. 2001). SÈNE i współaut. (2001) wykazali, że ogólna zawartość związków fenolowych w częściach nadziemnych sorga cukrowego waha się w granicach 2,0–2,2% suchej masy, a w korzeniach 1,1–1,6%, z czego proste fenole, w zależności od sezonu wegetacyjnego, stanowią w częściach nadziemnych 14–24% ogólnych fenoli, a w korzeniach 24–27%. Ze względu na wysoką toksyczność fenolowych związków alleopatycznych, również dla rośliny, która je produkuje, w komórkach występują one w postaci nieaktywnej biologicznie, tj. estrów lub glikozydów, które ulegają aktywacji w wyniku działania roślinnych hydrolaz (BEN-HAMMOUDA i współaut. 1995).

Główną alleopatyną aktywnie wydzielaną przez włosniki sorgo do środowiska jest sorgoleon i jego analogi. Próbuje się zidentyfikować geny kodujące enzymy biorące udział w syntezie tego związku. Nadekspresja genów kluczowych enzymów szlaku biosyntezy sorgoleonu, wpłynęłaby na zwiększenie potencjału alleopatycznego sorga i szersze możliwości jego zastosowania w praktyce.

WŁAŚCIWOŚCI FIZYKO-CHEMICZNE SORGOLEONU

Nazwa zwyczajowa sorgoleonu dotyczy 2-hydroksy-3-[(*Z,Z*)-8',11',14-pentadekatrieno]-*p*-benzochinonu (Ryc. 1). Niemniej jednak w literaturze przyjęło się odnosić nazwę „sorgoleon” do grupy związków, które posiadają podobną budowę strukturalną i powstają w tym samym szlaku syntezy. Sorgoleon ma budowę chininową z pierścieniem aromatycznym oraz łańcuchem alifatycznym. Pochodne

sorgoleonu różnią się od siebie obecnością grupy hydroksylowej lub metoksyłowej przy węglu 2 lub 5 w pierścieniu, ilością atomów węgla w łańcuchu alifatycznym (15 lub 17), jak i stopniem jego nasycenia (obecność 1, 2 lub 3 wiązań podwójnych) (DAYAN i współaut. 2003). W celu określenia niektórych właściwości fizyko-chemicznych tych związków stosuje się kilka współczynników, m.in.



Ryc. 1. Budowa strukturalna zredukowanej i utlenionej formy sorgoleonu (wg DAYAN i współaut. 2009, zmodyfikowana).

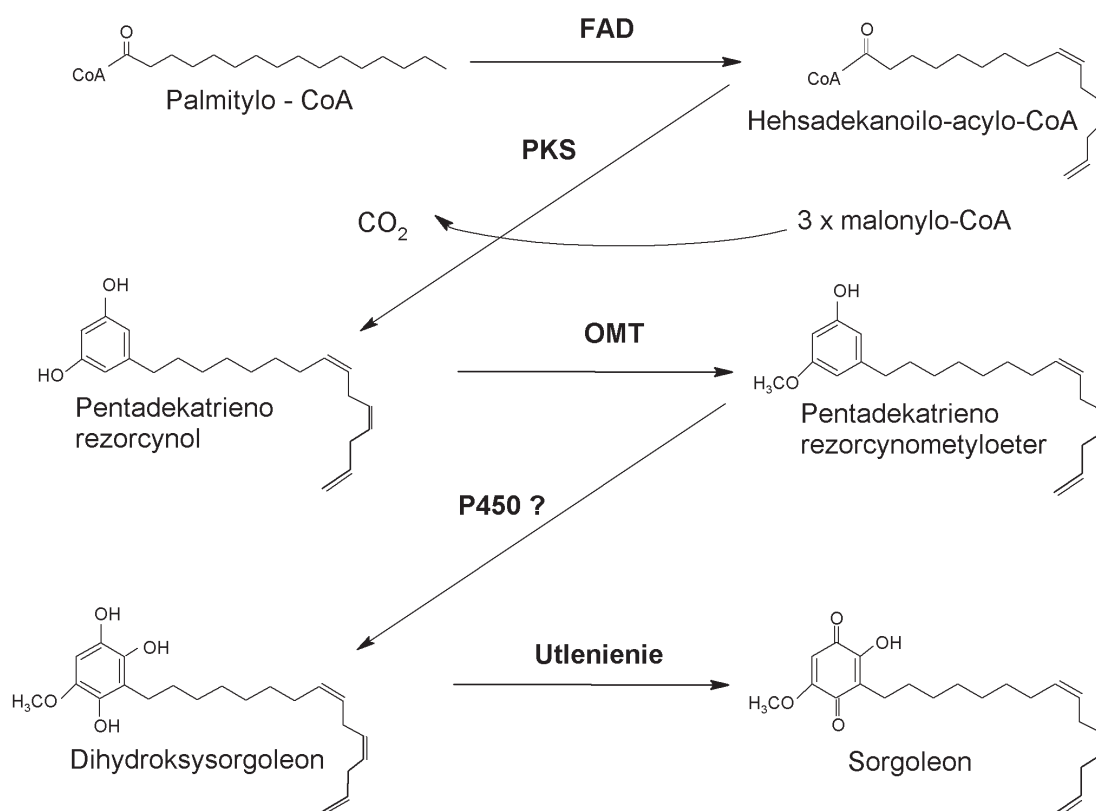
współczynnik podziału oktanol-woda, $\log K_{ow}$ mówiący o tym, czy będzie on wiązał się z materią organiczną w glebie, czy przechodził do roztworu glebowego, oraz współczynnik $\log K_{oc}$, który określa, z jaką siłą związek będzie wiązany w glebie. Sorgoleon jest związkiem apolarnym, silnie hydrofobowym o wartości $\log K_{oc} = 5,69$ i $\log K_{ow} = 6,2$. W glebie silnie wiąże się on z materią organiczną i jednocześnie odznacza się w niej małą ruchliwością, co bezpośrednio wpływa na jego biodostępność (TREZZI i współaut. 2006, GIMSING i współaut. 2009). Może również ulec mineralizacji, jednak dynamika tego procesu warunkowana jest przez kilka czynników. Rozkład poszczególnych elementów strukturalnych cząsteczki sorgoleonu przebiega z różną szybkością i zależy od jego zawartości w podłożu (GIMSING i współaut. 2009). Dla 14-dniowych siewek sorga, rosnących

na agarze stwierdzono, że najwyższe stężenie sorgoleonu (ok. 10^{-6} mol l⁻¹) występuje w strefie 1,5 cm wokół korzenia, po czym drastycznie spada w miarę oddalania się od niego (TREZZI i współaut. 2006). Wprowadzenie do gleby mniejszych dawek związku (25 μ mol l⁻¹) sprawia, że dostępność sorgoleonu dla mikroorganizmów mających zdolność jego rozkładu jest znacznie niższa, niż przy zastosowaniu wyższych dawek (250 μ mol l⁻¹). Potwierdzeniem tego zjawiska mogą być doświadczenia CZARNOTY i współaut. (2001), którzy badali czas mineralizacji sorgoleonu w glebie wysterylizowanej i zawierającej mikroorganizmy. Uzyskane wyniki nie wskazywały na istotne różnice pomiędzy dynamiką rozkładu tego związku w obydwu próbach gleby. Przyczyną mogły być zbyt niskie dawki sorgoleonu (10, 20, 40 i 80 μ mol g⁻¹) zastosowane w doświadczeniu, które sprawiły, że był on niedostępny dla występujących w glebie mikroorganizmów (CZARNOTA i współaut. 2001). Pierwsza mineralizowana jest grupa metoksylova przy pierścieniu aromatycznym, która w 26% ulega rozkładowi już w ciągu 48 godz. od podania związku do gleby, w przeciwieństwie do łańcucha alifatycznego, którego 24,4% ulega rozkładowi dopiero po 77 dniach. Najdłużej mineralizowany jest pierścień aromatyczny, bo 21% ulega rozkładowi w ciągu 77 dni. To zróżnicowane tempo rozkładu poszczególnych grup funkcyjnych cząsteczki sorgoleonu ma kluczowe znaczenie dla jego potencjału allelopatycznego i tak np. rozkład grupy metoksylowej, wiąże się z utratą aktywności.

SYNTEZA I WYDZIELANIE SORGOLEONU

Pierwszy etap syntezy sorgoleonu rozpoczyna się w plastydach, gdzie palmitoyl-CoA, pierwotny substrat, w wyniku aktywności syntazy kwasów tłuszczowych (FAS), a następnie desaturazy kwasów tłuszczowych (FAD), przekształcony zostaje w 16:3($\Delta 9, \Delta 12, \Delta 15$) heksadekanoilo-acylo CoA (Ryc. 2). W reakcji tej, do hydrofobowego łańcucha kwasu tłuszczowego dodawane są trzy podwójne wiązania w specyficznej orientacji przy 9, 12 i 15 węglu. Dalszy etap syntezy odbywa się poza plastydami, gdzie 16:3($\Delta 9, \Delta 12, \Delta 15$) heksadekanoilo-acylo CoA, przy udziale syntazy poliketydowej (PKS) przekształcony zostaje w 5-pentadekatrieno rezorcynol. W reakcji tej dołączane są trzy reszty malonylo-CoA, z których

uformowany zostaje pierścień w cząsteczce 5-pentadekatrieno rezorcynolu. Kolejny etap biosyntezy sorgoleonu polega na przekształceniu 5-pentadekatrieno rezorcynolu w 5-pentadekatrieno rezorcyno-3-metylo eter przy udziale O-metylotransferazy (OMTs) zależnej od S-adenozylometioniny (SAM), która powoduje metylację grupy hydroksylowej przy 5 węglu w pierścieniu aromatycznym. Ostatni etap syntezy sorgoleonu to hydroksylacja pierścienia, w której, najprawdopodobniej, udział bierze monooksygenaza cytochromu P450. Powstały w ten sposób dihydroksysorgoleon, który jest ostatecznym produktem szlaku biosyntezy sorgoleonu w roślinie, wydzielony przez korzenie, po utlenieniu przekształca



Ryc. 2. Schemat biosyntezy sorgoleonu (wg DAYAN i współaut. 2007, BAERSON i współaut. 2008, zmodyfikowana). FAD – desaturaza kwasów tłuszczowych, PKS – syntaza poliketydowa, OMT – O-metylotransferaza, P450 – cytochrom P450.

się w aktywny sorgoleon (DAYAN i współaut. 2003, BAERSON i współaut. 2008).

Wydaje się, że włosniki posiadają geny kodujące wszystkie enzymy szlaku biosyntezy sorgoleonu (PAN i współaut. 2007, BAERSON i współaut. 2008, DAYAN i współaut. 2009). We włosnikach synteza sorgoleonu przebiega z udziałem endoplazmatycznego retikulum (ER) i aparatu Golgiego, dzięki którym jest on przemieszczany w szczytowy obszar włosników na zasadzie transportu pęcherzykowego. Sorgoleon zdeponowany pomiędzy błoną a ścianą komórkową, w mikroskopie elektronowym, widoczny jest w postaci ciemnych, owalnych, osmo-filnych plam (BAERSON i współaut. 2008, FIELD i współaut. 2006, CZARNOTA i współaut. 2003a). Sorgoleon wydzielany jest w szczytowej części włosników w postaci kropli o określonej wielkości. Jednoznaczne potwierdzenie rozmiarów kropli, 20–25 μg wydzieliny na mg suchej masy korzenia (2 mg g^{-1} świeżej masy korzeni), uzyskano po zastosowaniu nowatorskiej metody ich zbioru z systemu kapilarnych mat, na których prowadzono kulturę sorgo. W bada-

niach tych dowiedziano także, że wydzielanie kropli odbywa się już po 3 godzinach od momentu wykształcenia się włosnika (CZARNOTA i współaut. 2001). Po osiągnięciu przez pojedynczą kroplę określonej wielkości, wydzielanie sorgoleonu ustaje. Po delikatnym przemyciu włosników wodą i, tym samym, zmyciu kropli, jego produkcja zostaje wznowiona. Wskazuje to na obecność systemu regulującego dynamikę biosyntezy i wydzielania sorgoleonu przez roślinę, na zasadzie sprzężenia zwrotnego oraz potwierdza jego konstytutywną syntezę (DAYAN i współaut. 2009, DAYAN 2006). W skład wydzielin korzeniowych sorga wchodzi przede wszystkim sorgoleon i jego 1,4-hydroksychinonowa forma – rezorcynol (Rys. 1), które razem stanowią 90% związków obecnych w eksudatach korzeniowych. Pozostałe 10% stanowią analogi sorgoleonu – produkty pośrednie pochodzące z tego samego szlaku biosyntezy. W wydzielinach korzeniowych obecne są ponadto niewielkie ilości antocyjanów i białek. Antocyjany nadają kroplom charakterystyczny brunatny kolor (DAYAN i DUKE 2009, RASMUSSEN i współaut. 1992).

Synteza sorgoleonu podlega modyfikacjom przez różne czynniki środowiskowe: temperaturę, światło, pH, zawartość wody w podłożu, elicytory reakcji obronnych, inne związki allelopatyczne; oraz czynniki związane z rozwojem włośników. Wyniki badań DAYANA (2006) wskazują, że najistotniejszy wpływ na syntezę sorgoleonu ma temperatura. Najintensywniejszą produkcję sorgoleonu odnotowuje się w przedziale temperatur 25–35°C, przy czym optimum przypada na 30°C, powyżej tego zakresu temperatur synteza związku gwałtownie spada (DAYAN 2006, DAYAN i DUKE 2009). Podobnie, duże znaczenie odgrywa barwa światła. Oświetlenie siewek sorga światłem niebieskim (o długości fali 470 nm) lub światłem czerwonym (670 nm) powoduje zahamowanie syntezy sorgoleonu odpowiednio o 50% i 23%, jednocześnie światło dalekiej czerwieni (735 nm) nie ma istotnego wpływu na ten proces. Zasadowe pH ogranicza biosyntezę sorgoleonu, w pH 6–8 odnotowuje się spadek intensywności jego wytwarzania, natomiast optimum przypada w pH 4–5. Sugeruje to, że synteza sorgoleonu powinna być wyższa na glebach kwaśnych niż zasadowych. Istotny wpływ, podobnie jak pH, na wydzielanie sorgoleonu ma uwodnienie podłoża, ponieważ zbyt wysoka wilgotność hamuje proces tworzenia włośników i zaburza ich funkcjonowanie (DAYAN 2006).

W agroekosystemach rolniczych szczególny wpływ na produkcję sorgoleonu odgrywają interakcje pomiędzy rośliną, a szkodnikiem lub patogenem. Możliwość rozpoznania obecności szkodnika związana jest z produkowaniem przez niego tzw. elicytorów reakcji obronnych, do których należą m.in. chi-

tyna, składnik ścian komórkowych grzybów, czy białka bakteryjne, harpiny. Synteza sorgoleonu jest regulowana przez rodzaj elicytora. W doświadczeniach laboratoryjnych na siewkach sorga testowano wpływ kilku związków będących elicytorami reakcji obronnych roślin. Zastosowano Actigard – elicytor podobny do kwasu salicylowego wywołującego odporność systemiczną (SAR), ProAct – związek bazujący na mieszaninie różnych harpin, Messenger – mieszaninę harpin inną niż ProAct, indukującą w roślinie syntezę białek PR (ang. patogen related) oraz chitynę. Actigard powodował spadek produkcji sorgoleonu o 30%. Nieznaczny wzrost syntezy sorgoleonu obserwowano w przypadku traktowania roślin preparatem harpinowym ProAct, podczas gdy Messenger i chityna nie miały istotnego wpływu na ten proces (DAYAN 2006).

Prócz wymienionych powyżej czynników środowiskowych, duży udział w regulacji syntezy sorgoleonu odgrywają czynniki wpływające na rozwój włośników. Jednym z nich jest stadium rozwojowe włośnika. Dopiero w momencie, gdy w pełni wykształcony włośnik osiągnie ostateczne rozmiary, możliwe jest rozpoczęcie syntezy sorgoleonu (DAYAN 2006). Z kolei w procesie formowania włośników kluczową rolę odgrywa etylen, który stymuluje ich rozwój poprzez przyspieszenie wzrostu na długość. Duże ilości etylenu produkowane są w roślinie w warunkach zalania, kiedy to obserwuje się obniżoną zawartość tlenu w podłożu (hipoksja). Jednak, jak wcześniej wspomniano, zbyt wysokie uwodnienie podłoża ogranicza rozwój włośników. Zjawisko to tłumaczy się możliwością ewentualnego „zmywania” etylenu przez wodę zawartą w glebie (YANG i współaut. 2004a).

ALLELOPATYCZNY MECHANIZM DZIAŁANIA SORGOLEONU NA ROŚLINY

Sorgoleon, zarówno w warunkach laboratoryjnych jak i w doświadczeniach polowych, hamuje lub ogranicza wzrost chwastów jedno- i dwuliściennych. Już w stężeniu 100 µM hamuje w ok. 80% wzrost takich gatunków jak psianka czarna (*Solanum nigrum* (L.) Mill.), szarłat szorstki (*Amaranthus retroflexus* L.), ambrozja bylicolistna (*Ambrosia atramentisiflora* L.), a w około 40% strączyniec wąskolistny (*Cassia obtusifolia* L.), palusznik krwawy (*Digitaria sanguinalis* L.), zaśláz pospolity (*Abutilon theophrasti* Medik.), oraz chwastnica jednostronna (*Echinochloa crus-galli* L.) i miłka wonna (*Eragrostis tef* Zucc.)

(NIMBAL i współaut. 1996, BHOWNIK i INDERJIT 2003) (Tabela 1).

Mechanizm allelopatycznego oddziaływania sorgoleonu na rośliny wyższe jest stosunkowo dobrze poznany. Pierwsze doniesienia dotyczące wpływu sorgoleonu na funkcjonowanie mitochondriów ukazały się już w latach 80. XX w., natomiast hamujące jego działanie na proces fotosyntezy potwierdzono w latach 90. ubiegłego stulecia (RASMUSSEN i współaut. 1992, EINHELLING i współaut. 1993, GONZALEZ i współaut. 1997, RIMANDO i współaut. 1998). Badania prowadzone na izolowanych chloroplastach grochu (*Pisum*

Tabela 1. Wpływ sorgoleonu podawanego dolistnie ($0,6 \text{ kg ha}^{-1}$) na masę pędu wybranych gatunków chwastów (wg CZARNOTY i współaut. 2001, zmodyfikowana)

Gatunek rośliny	Masa pędu (g)		Hamowanie wzrostu (%)
	Kontrola	Traktowane	
Psianka czarna	2,2	0,2	90
Szarłat szorstki	5,8	1,1	82
Komosa biała	11,9	8,8	26
Ambrozja bylicolistna	5,5	0,6	88
Włośnica Fabera	5,7	5,0	12
Senna obtusifolia	1,4	0,5	60
Portulaka pospolita	2,3	1,1	53
Pałusznik krwawy	2,1	1,2	43
Zaślaz posolity	0,5	0,3	40

sativum L.) i szpinaku (*Spinacia oleracea* L.) wykazały, że sorgoleon działa bezpośrednio na fazę świetną fotosyntezy. Pomiarzy zmian emisji tlenu przez chloroplasty, po zastosowaniu tego związku w stężeniu $0,2 \mu\text{M}$, wykazały 50% spadek intensywności fotosyntezy w porównaniu z chloroplastami wyizolowanymi z roślin kontrolnych (EINHELLING i współaut. 1993, NIMBAL i współaut. 1996). Głównym miejscem działania sorgoleonu jest fotosystem II (PSII) w fotosyntetycznym łańcuchu transportu elektronów. Sorgoleon swoją budową strukturalną przypomina plastochinon, przyłącza się w miejscu wiązania plastochinonu w białku D1 PSII i jest w stanie przejmować elektrony, blokując tym samym reoksydację plastochinonu A (Q_A) przez plastochinon B (Q_B). Jednocześnie nie stwierdzono negatywnego wpływu sorgoleonu na fotoukład I (PSI) (NIMBAL i współaut. 1996, HEJL i KOSTER 2004). Podobne efekty uzyskano podczas doświadczeń prowadzonych na dyskach liściowych izolowanych z 3-tygodniowych siewek soi (*Glycine max* L.). Potwierdziły one, że sorgoleon, już w stężeniu $50 \mu\text{M}$, obniża fotosyntezę, a przy $100 \mu\text{M}$ stężeniu obserwuje się 50% spadek wartości współczynnika efektywnego transportu elektronów (EINHELLING i współaut. 1993). Wpływ sorgoleonu na proces fotosyntezy zależy nie tylko od zastosowanej dawki, ale także od stanu fizjologicznego liści, np. od ich wieku. Dodanie $100 \mu\text{M}$ sorgoleonu do 3 i 4-dniowych dysków liściowych uzyskanych z 7 dniowych roślin zaślazu, powodowało całkowite zahamowanie fotosyntezy. Natomiast

traktowanie sorgoleonem o takim samym stężeniu dysków liściowych bezpośrednio po ich izolacji, wywoływało spadek intensywności fotosyntezy średnio o 50% (DAYAN i współaut. 2009). Jedną z metod oceny sprawności fotosystemów jest pomiar fluorescencji chlorofilu *a*, dający możliwość wyznaczenia podstawowego współczynnika fluorescencji F_v/F_m (F_v – fluorescencja zmienna, F_m – fluorescencja maksymalna), który określa stan fizjologiczny PSII. Współczynnik ten przyjmuje stałą wartość około 0,832 dla zdrowych liści więk-

szości gatunków roślin (DA SILVA i współaut. 2007). Oznaczenie wartości wskaźników fluorescencji chlorofilu *a* (F_v/F_m) przeprowadzone przez DAYANA i współaut. (2009) wskazują, że sorgoleon w stężeniu $100 \mu\text{M}$ nie wpływał na fotosyntezę 14-dniowych siewek zaślazu. Podobne dane uzyskali HEJL i KOSTER (2004) traktując 7–10-dniowe siewki soi sorgoleonem o takim samym stężeniu. Sprzeczne wyniki badań dotyczące wpływu sorgoleonu na proces fotosyntezy zrodziły kolejne pytanie, dlaczego związek ten wykazuje działanie allelopatyczne w warunkach *in vitro*, a *in vivo* nie? Zastosowanie sorgoleonu znakowanego ^{14}C w kulturze hydroponicznej zaślazu wykazało, że związek ten nie jest transportowany z korzeni do liści, prawdopodobnie ze względu na silne właściwości lipofilne, nie przemieszcza się systemicznie przez ksylem. Niewielkie ilości sorgoleonu mogą natomiast wnikać do korzeni wraz z słabymi kwasami znajdującymi się w fazie wodnej roztworu glebowego. Mimo iż sorgoleon nie wpływa na fotosyntezę w starszych siewkach, może jednak zaburzać ten proces w młodych siewkach (DAYAN i współaut. 2009). Właściwości fizyczne sorgoleonu, np. lipofilność, dzięki której może swobodnie przenikać przez błony komórkowe oraz podobieństwo strukturalne do koenzymu Q sprawiają, że może on modyfikować także funkcjonowanie mitochondrialnego transportu elektronów. Wyniki badań prowadzonych na mitochondriach izolowanych z siewek soi i kukurydzy wykazały, że sorgoleon już w

stężeniu 0,1 μM hamuje utlenianie różnych substratów: NADH, bursztynianu i jabłczanu (RASMUSSEN i współaut. 1992). Ponadto potwierdzono, że sorgoleon jest inhibitorem zarówno oksydoreduktazy ubichinon:cytochrom c (kompleks III), jak i oksydazy cytochromowej (kompleks IV) w łańcuchu oddechowym, przy czym kompleks IV wykazuje znacznie mniejszą wrażliwość na ten związek niż kompleks III (RASMUSSEN i współaut. 1992).

Sorgoleon obniża aktywność błonowej H^+ -ATPazy, enzymu, który odpowiada za transport protonów (H^+) z cytoplazmy do apoplastu z jednoczesnym zużyciem ATP. Prawidłowe funkcjonowanie tego enzymu przyczynia się do tworzenia gradientu protonowego po obu stronach błony. H^+ -ATPaza odgrywa ważną rolę w regulacji gospodarki wodnej, transporcie jonów do komórki, oraz wzroście elongacyjnym (MŁODZIŃSKA i KŁOBUS 2006). Badania na izolowanych błonach komórkowych korzeni kukurydzy dowiodły, że sorgoleon obniża aktywność H^+ -ATPazy już przy stężeniu 10 μM . Jednocześnie, zahamowaniu aktywności tego enzymu towarzyszą zaburzenia gospodarki wodnej, które prowadzą w konsekwencji do ograniczenia wzrostu roślin (HEJL i KOSTER, 2004). Siewki soi, kukurydzy, komosy białej (*Chenopodium album* L.) oraz kilku gatunków chwastów jedno- i dwuliściennych, rosnące w kulturach hydroponicznych z dodatkiem 100 μM sorgoleonu, odznaczały się słabym wzrostem i brązowymi przebarwieniami, przy czym efekt hamowania wzrostu dotyczył szczególnie hypokotyli (HEJL i KOSTER 2004, DAYAN i współaut. 2009). Wyjątek stanowiła sałata (*Lactuca sativa* L.), u której obserwowano 85% zahamowanie wzrostu korzeni (NETZLY i BUTLER 1986). Jednak doświadczenia polowe nad wpływem sorgoleonu na kilka gatunków

traw, w tym palusznika krwawego i włośnicy zielonej (*Setaria viridis* L.), dały sprzeczne wyniki; sorgoleon nie hamował wzrostu roślin (WESTON i CZARNOTA 2001), ani też nie wpływał na kiełkowanie nasion kukurydzy (NETZLY i BUTLER 1986).

Podobnie jak niektóre „nowoczesne” herbicydy, sorgoleon wpływa na aktywność dioksygenazy *p*-hydroksyfenylopirogrońianu (HPPD), kluczowego enzymu w syntezie karotenoidów. HPPD odpowiada za przekształcenie *p*-hydroksyfenylopirogrońianu (4-HPP) w homogentyzynian (HGA) – prekursor α -tokoferoli i plastochinonu (MEAZZA i współaut. 2002). Zahamowanie aktywności tego enzymu pociąga za sobą zahamowanie syntezy karotenoidów. Ze względu na brak produktu reakcji katalizowanej przez HPPD – homogentyzynianu, zmniejsza się również pula wolnego plastochinonu. Plastochinon, prócz roli, jaką odgrywa w procesie fotosyntezy, jest kofaktorem jednego z enzymów szlaku biosyntezy karotenoidów – desaturazy fitoenu. Sorgoleon zatem, pośrednio zaburza funkcjonowanie tego enzymu. W konsekwencji, odnotowuje się spadek zawartości karotenoidów, co pociąga za sobą spadek zawartości chlorofilu, a tym samym obniżenie sprawności fotosyntetycznej rośliny (MEAZZA i współaut. 2002, INDERJIT i DUKE 2003, HEJL i KOSTER 2004).

Jednym ze słabo udokumentowanych efektów działania sorgoleonu jest jego wpływ na podziały komórkowe w stożku wzrostu korzenia (GATTÁS-HALAK i współaut. 1999). Siewki fasoli (*Phaseolus vulgaris*) traktowane sorgoleonem odznaczały się zmniejszeniem ilości komórek w stadium profazy, metafazy i anafazy, co jak sugerowali autorzy, spowodowane było depolimeryzacją mikrotubuli w cytoszkieletcie (GATTÁS-HALAK i współaut. 1999).

MOŻLIWOŚCI WYKORZYSTANIA POTENCJAŁU ALLELOPATYCZNEGO SORGA W ROLNICTWIE

Potencjał allelopatyczny sorga warunkowany jest obecnością zarówno hydrofilnych związków fenolowych, jak i hydrofobowych wydzielin korzeniowych, trudno, zatem w warunkach polowych oddzielić i przypisać określonym związkom wywoływane przez nie efekty biologiczne. Ponadto, allelopatyczne działanie sorga zależy od wielu czynników biotycznych i abiotycznych kształtujących agroekosystem. Samo ilościowe oznaczenie

wydzielanego sorgoleonu, jak i fenoli lęganych z siewek sorga nie mówi w pełni o tym, jaki efekt związki te będą wywierać na roślinę docelową. Głównymi czynnikami kształtującymi oddziaływanie allelopatyczne w uprawach polowych, jest rodzaj gleby oraz warunki atmosferyczne. Okazuje się, że minimalne stężenie fenoli (np. kwasu ferulowego, *p*-kumarowego, wanilinowego), mających zdolność wywołania efektu biologicznego,

wynosi aż 3,3 mM. W porównaniu do ilości tych związków w roślinie, jest to wartość bardzo wysoka, ponieważ średnia zawartość omawianych fenoli w tkankach wynosi zaledwie 2,6–3,6 mg g⁻¹ suchej masy, natomiast ilość ogólnych fenoli dostających się do gleby z jednej rośliny jest jeszcze niższa (ogólne fenole zgromadzone w glebie 0,0038–0,0067 mg g⁻¹) (SÈNE i współaut. 2001, BEN-HAMMOUDA i współaut. 1995). Stosuje się różne zabiegi agrotechniczne w celu osiągnięcia w glebie takiej zawartości związków allelopatycznych sorga, która powoduje hamowanie rozwoju chwastów, a jednocześnie nie wpływa na rozwój roślin uprawnych. Do zabiegów tych zaliczyć można: wykorzystanie wodnego ekstraktu z części zielnych sorga (sorgaab), stosowanie sorga jako rośliny okrywowej oraz wprowadzenie systemu uprawy rotacyjnej. W Tabeli 2 podano listę chwastów, których kiełkowanie nasion i wzrost siewek są hamowane przez związki allelopatyczne sorga.

Zastosowanie ekstraktu wodnego z części zielnych sorga ma różnicowany wpływ na liczebność i wzrost chwastów, przy czym zahamowanie wzrostu zależy od użytej dawki oraz terminu oprysku. W doświadczeniach najczęściej stosuje się ekstrakt sorga z wodą w proporcjach 1:10 lub 1:20. Najlepsze rezultaty uzyskiwane są z użyciem sorgaabu w stężeniu 1:10 przy dwukrotnym oprysku po 30 i 60 dniu od momentu siewu (KHALIQ i współaut. 1999, CHEEMA i KHALIQ 2000, IRSHAD i CHEEMA 2005). Wyniki doświadczeń na polach bawełny (*Gossypium arboreum* L.), soi, czy ryżu (*Oryza sativa* L.), z zastosowaniem powyższego systemu oprysku, potwierdziły zmniejszenie biomasy chwastów (KHALIQ i współaut. 1999, CHEEMA i KHALIQ 2000, CHEEMA i współaut. 2000, IRSHAD i CHEEMA 2005). Najlepszy efekt uzyskano w przypadku kontroli wzrostu chwastnicy jednostronnej w uprawie ryżu, gdzie odnotowano spadek świeżej masy tego chwastu o

Tabela 2. Gatunki chwastów, których kiełkowanie nasion lub wzrost hamowane są przez sorgo.

Gatunek rośliny	Literatura
Komosa biała (<i>Chenopodium album</i>)	CHEEMA i KHALIQ 2000
<i>Rumex dentatus</i>	
Powój polny (<i>Convolvulus arvensis</i>)	CHEEMA i KHALIQ 2000; EINHELLING i RASMUSSEN 1989
Życica roczna (<i>Lolium temulentum</i>)	ALSAADAWI i współaut. 2007
Malwa (<i>Malva parviflora</i>)	
Krokosz balwierski (<i>Carthamus oxycantha</i>)	
Ostropest plamisty (<i>Silybum marianum</i>)	
Burak dziki (<i>Beta maritima</i>)	
Polypogon montpeliański (<i>Polypogon monspeliensis</i>)	
Koniczyna biała (<i>Trifolium repens</i>)	
Babka jajowata (<i>Plantago opata</i>)	BHOWNIK i INDERJIT 2003
Psianka czarna (<i>Solanum nigrum</i>),	
Strączyniec wąskolistny (<i>Cassia obtusifolia</i>)	
Starzec zwyczajny (<i>Senecio vulgaris</i>)	BHOWNIK i INDERJIT 2003; EINHELLING i RASMUSSEN 1989
Szarłat szorstki (<i>Amaranthus retroflexus</i>)	
Zaślaz pospolity (<i>Abutilon theophrasti</i>)	BHOWNIK i INDERJIT 2003;
Palusznik krwawy (<i>Digitaria sanguinalis</i>)	NIMBAL i współaut. 1996
Milka wonna (<i>Eragrostis tef</i>)	NIMBAL i współaut. 1996
Chwastnica jednostronna (<i>Echinochloa crus-galli</i>)	IRSHAD i CHEEMA 2005
Mustak (<i>Cyperus rotundus</i>)	KHALIQ i współaut. 1999
<i>Dactyloctenium aegyptium</i>	
Cynodon palczasty (<i>Cynodon dactylon</i>)	

38–41%, przy jednoczesnym wzroście plonu ryżu o 18% (IRSHAD i CHEEMA 2005). Podobne efekty uzyskano w uprawach pszenicy i bawełny, w których redukcja świeżej masy chwastów wynosiła odpowiednio 35–38% i 15–35%. Ponadto, spadkowi biomasy chwastów towarzyszył spadek ich liczebności (np. dla dymnicy (*Fumaria indica* Hausskn.), komosy białej, powoju polnego czy *Trianthema portulacastrum*). Wyjątek stanowiła chwastnica jednostronna, u której liczebność populacji nie zmieniła się (KHALIQ i współaut. 1999, CHEEMA i KHALIQ 2000, CHEEMA i współaut. 2000, IRSHAD i CHEEMA 2005). Podwójny oprysk upraw ekstraktem wodnym z sorga (1:10) ma także uzasadnienie finansowe. Zastosowanie takiego zabiegu przynosi ponad 3-krotny zwrot kosztów oprysku (CHEEMA i KHALIQ 2000).

W badaniach nad działaniem oprysku z ekstraktu wodnego z roślin sorga na kilka gatunków roślin uprawnych, w tym bawełny, soi, kukurydzy i pszenicy (*Triticum aestivum* L.), zauważono, że kilkakrotny zabieg, zwiększa plon roślin od 6 do ok. 19% (BEN-HAMMOUDA i współaut. 1995, KHALIQ i współaut. 1999, CHEEMA i KHALIQ 2000, CHEEMA i współaut. 2000). Wyniki prowadzonych od wielu lat badań dowodzą, że oprysk sorgaabem jest pełnowartościowym systemem ochrony roślin uprawnych przed zachwaszczeniem i w przyszłości może zastąpić zabiegi z użyciem syntetycznych herbicydów (CHEEMA i współaut. 2000, IRSHAD i CHEEMA 2005).

Rośliny uprawne, rosnące na polach, gdzie wcześniej rosło sorgo, charakteryzuje różna wrażliwość na jego alleopatyny. Negatywny wpływ związków allelopatycznych, pozostałych w glebie po uprawie sorga, obserwowano na kiełkowanie i wzrost ryżu oraz pszenicy, natomiast najwyższą odporność na te związki wykazywała kukurydza (KIM i współaut. 1993).

Wysoki potencjał allelopatyczny sorga może być też wykorzystywany przez zastosowanie go jako rośliny okrywowej. PUTMAN i DEFRAK (1983) zaobserwowali wpływ dwóch gatunków sorga: cukrowego i sudańskiego (*Sorghum sudanense* (Piper) Stapf.) oraz krzyżówki tych gatunków na wzrost chwastów w sadach wiśniowych i jabłoniowych. Wysiew sorga w sadach na jesieni przyczyniał się do redukcji biomasy chwastów o 40%, z kolei wysiew na wiosnę powodował redukcję biomasy chwastów w 85–90% (PUTMAN i DEFRAK 1983). Wieloletnie doświadczenia dotyczące przebadania kilku-

set gatunków i genotypów sorga pod względem ich potencjału allelopatycznego wykonano w Iraku (ALSAADAWI i współaut. 2007). Do bardziej zaawansowanych badań wybrano 10 genotypów tej rośliny, które stosowano jako rośliny okrywowe. Wszystkie z nich powodowały spadek biomasy takich chwastów jak: komosa biała, burak dziki (*Beta maritima* L.), koniczyna biała (*Trifolium repens* L.) czy malwa (*Malva parviflora* L.). Trzy genotypy (Giza 15, Giza 115, Enkath) przyczyniały się do obniżenia biomasy chwastów o 58–66% oraz ich liczebności o 59–67% (ALSAADAWI i współaut. 2007).

System rotacyjny w uprawie roślin stosowany jest już od dawna i ma na celu przede wszystkim zapobieganie „zmęczeniu” gleby. Jednak w aspekcie oddziaływań allelopatycznych, system rotacyjny pozwala na ograniczenie lub eliminację zachwaszczenia. EINHELLING i LEATHER (1988) badali wpływ sorga, kukurydzy i soi na wzrost chwastów w kolejnym roku. Jedynie w przypadku uprawy sorga odnotowano zmiany zarówno liczebności jak i spadek biomasy chwastów.

Dotychczas nie wyjaśniono, w jakim celu sorgo produkuje związki allelopatyczne, zarówno sorgoleon, jak i fenole. Istnieje kilka hipotez, które mogą tłumaczyć cel wydzielania allelopatin do środowiska. Jedną z nich jest ułatwienie pobierania związków mineralnych poprzez ich chelatowanie w glebie. Ze względu na sposób działania allelopatin sorga na rośliny docelowe, uzasadnionym jest pogląd, że mogą one odgrywać rolę w konkurencji sorga z innymi roślinami o przestrzeń życiową, ponieważ pełnią funkcję inhibitorów wzrostu i rozwoju. Mogą również brać udział w mechanizmach obronnych roślin przed chorobotwórczymi bakteriami czy grzybami (CZARNOTA i współaut. 2001; CZARNOTA i współaut. 2003a, b). W badaniach nad kinetyką rozkładu sorgoleonu, użyto gleb pochodzących z dwóch stref klimatycznych, gleby z USA (teren stanu Missisipi) – obszarów naturalnego występowania sorga, oraz Danii. Okazuje się, że w glebie z USA procesy te zachodzą intensywniej, co wiąże się bezpośrednio z obecnością gatunków mikroorganizmów mających zdolność rozkładu tego związku i jego wbudowywania w biomasę. W glebach pochodzących z Danii odmienny skład gatunkowy bakterii powoduje spowolnienie tempa rozkładu tego związku (GIMSING i współaut. 2009). Wyniki nowatorskich badań FUNNEL-HARRIS i współaut. (2008), którzy jako pierwsi badali wpływ związków

fenolowych, pochodzących z siewek sorga o różnych genotypach, na mikroorganizmy glebowe (grzyby, oomycetes i *Pseudomonas* spp.) potwierdziły, że związki te zwiększają liczbę pożytecznych dla roślin bakterii. Należą do nich głównie bakterie *Pseudomonas* spp., produkujące proteazy oraz HCN, które odgrywają ważną rolę w biologicznej kontroli przeciw chorobom wywoływanym przede wszystkim przez grzyby i niektóre gatunki bakterii (FUNNEL-HARRIS i współaut. 2008).

Postęp, jaki dokonał się w rolnictwie w przeciągu ostatnich 50 lat sprawił, że coraz częściej zaczęto sięgać po syntetyczne środki ochrony roślin. Ich coraz większe zużycie spotyka się nie tylko z negatywnym odbiorem ze strony konsumentów, ale także powoduje wzrost kosztowności rolnictwa oraz pojawianie się chwastów odpornych na herbicydy. Alternatywą dla syntetycznych środków ochrony roślin może być zastosowanie związków allelopatycznych, w tym sorgoleonu, w postaci tzw. ekologicznych herbicydów. Tym bardziej, iż szacuje się, że ze względu na toksyczne działanie na zwierzęta i ludzi w ciągu najbliższych kilku lat z krajów Unii Europejskiej wycofanych zostanie około 60% obecnie stosowanych herbicydów (GNIAZDOWSKA 2007). Specyficzne działanie sorgoleonu na proces fotosyntezy oraz hamowanie aktywności niektórych enzymów umożliwia potencjalne zastosowanie tego związku jako herbicydu. Jedną z możliwości jest wykorzystanie zdolności przyłączania się sorgoleonu w miejscu Q_b obecnego w białku D1 PSII, które jednocześnie jest miejscem wiązania niektórych herbicydów diuronowych i fenolowych (takich jak: DCMU, atrazyna, pochodne mocznika czy uracylu) (NIMBAL i współaut. 1996). W badaniach laboratoryjnych nad zastosowaniem alleopatyn jako naturalnych herbicydów wykorzystuje się zjawisko kompetycyjnego wiązania znakowanymi radioaktywnie (^{14}C) herbicydów i związków allelopatycznych, do miejsca docelowego w roślinie. Doświadczenia przeprowadzone przez NIMBAL i współaut. (1996) na chloroplastach szpinaku, z zastosowaniem takich herbicydów jak atrazyna, diuron, metrybuzyna i bentazon *versus* sorgoleon, wykazały, że ostatni z nich jest inhibitorem kompetycyjnym atrazyny, co oznacza, że oba związki mają to samo miejsce docelowe działania w roślinach. Postuluje się, że sorgoleon w przyszłości może wyprzeć z rynku i zastąpić ten popularny herbicyd, gdyż prócz tego, że charakteryzuje go identyczny mechanizm działa-

nia, jest znacznie mniej szkodliwy dla środowiska, w tym również dla agroekosystemów (VYVYAN 2002, NIMBAL i współaut. 1996). Podobne możliwości stwarza obniżenie aktywności HPPD w obecności sorgoleonu. Syntetyzowane obecnie inhibitory aktywności HPPD, wykorzystywane w produkcji nowych herbicydów opartych na bazie związków triketonowych (sulkotrion, izoxaflutol) mają takie samo działanie jak sorgoleon (MEAZZA i współaut. 2002). Herbicydy triketonowe najczęściej stosuje się w celu wyeliminowania chwastów dwuliściennych w uprawach kukurydzy. Ze względu na niską toksyczność, zaliczane są przez Agencję Ochrony Środowiska (EPA) do grupy pestycydów o obniżonej szkodliwości dla środowiska. Sorgoleon, podobnie jak herbicydy triketonowe, jest inhibitorem kompetycyjnym HPPD, nieodwracalnie wiążącym się z centrum aktywnym enzymu. Wartość $I_{50} = 0,4 \mu M$ (taka ilość związku, która hamuje aktywność enzymu w 50%) dla sorgoleonu wskazuje, że bardzo silnie wiąże się z centrum aktywnym enzymu, niezależnie od czasu działania (MEAZZA i współaut. 2002). Daje to możliwość wykorzystania sorgoleonu jako alternatywnego herbicydu i używania go w zintegrowanym rolnictwie. Tym bardziej, że okres karencji ekologicznego herbicydu jest krótki, a jego toksyczność dla innych organizmów niż docelowe, niska.

Dodatkową możliwość wykorzystania sorgoleonu w praktyce rolniczej daje poznany już szlak biosyntezy tego związku w korzeniach sorga oraz identyfikacja genów kodujących enzymy tego szlaku. Szczególnie obiecujące jest scharakteryzowanie FAD, jednego z enzymów szlaku biosyntezy sorgoleonu, który syntetyzuje podwójne wiązanie w specyficznym położeniu – $16:3\Delta^{9,12,15}$ w końcowym odcinku łańcucha alifatycznego w cząsteczce sorgoleonu (YANG i współaut. 2004b, PAN i współaut. 2007). Żadna z dotychczas poznanych desaturaz kwasów tłuszczowych nie jest w stanie syntetyzować podwójnego wiązania w takim miejscu w cząsteczce. Porównanie sekwencji aminokwasowych FAD pochodzącej z włośników sorga i innych desaturaz kwasów tłuszczowych wykazało, że w FAD istnieją różnice w sekwencji 12 aminokwasów w pozycji, która jest silnie konserwowana w przypadku desaturaz kwasów tłuszczowych omega-3. Prawdopodobnie ta zmiana jest bezpośrednio odpowiedzialna za zdolność enzymu do syntezy wiązań podwójnych w specyficznej orientacji (YANG i współaut. 2004b, PAN i współaut. 2007).

YANG i współaut. (2004a) scharakteryzowali gen *SOR1* kodujący FAD, odpowiedzialną za syntezę sorgoleonu w korzeniach sorga o genotypie SX17 (sorgo cukrowe x sorgo sudańskie). Kolejna próba identyfikacji genu kodującego FAD wykonana przez PAN i współaut. (2007) na roślinach sorga o genotypie BTx623 potwierdziła homologię otrzymanego genu *SbDES1* i genu *SOR1*. Poziom transkryptów genu *SOR1* był ponad 1000-krotnie wyższy we włosnikach niż w innych badanych tkankach sorga (młodych

i starych liściach, korzeniach pozbawionych włosników czy łodygach), a jednocześnie nie obserwowano ekspresji tego genu u kukurydzy (YANG i współaut. 2004a). Poznanie sekwencji genu i uzyskanie jego nadekspresji w roślinach transgenicznym, pozwoli na zwiększenie produkcji sorgoleonu w roślinach i tym samym podwyższenie potencjału allelopatycznego sorga w uprawach polowych jak i możliwości pozyskiwania tego związku do produkcji naturalnego herbicydu (DUKE 2003).

PODSUMOWANIE

Sorgoleon syntetyzowany w tkankach sorga jest jedną z głównych allelopatin tej rośliny, która wykazuje hamujące działanie na wzrost chwastów poprzez zaburzenia procesu fotosyntezy, oddychania oraz aktywności niektórych enzymów. Jego gromadzenie w glebie przyczynia się, do długoterminowego utrzymywania efektu spowolnienia i zahamowania wzrostu chwastów. Z tego względu sorgo może być wykorzystywane w systemie rotacyjnym jako przedplon lub poplon na

polach lub jako uprawa towarzysząca. Zjawisko allelopatii coraz częściej znajduje zastosowanie w praktyce rolniczej z uwagi na jego małą szkodliwość dla ekosystemów jak i niskie koszty aplikacji. Sorgoleon, ze względu na wielokierunkowe efekty i dobre poznany mechanizm działania na rośliny akceptorowe, może znaleźć wiele zastosowań. Jedną z nich jest przedstawiona w niniejszym artykule możliwość stworzenia skutecznego herbicydu.

SORGOLEONE – THE MAIN ALLELOPATHIC COMPOUND FROM SORGHUM

Summary

This paper presents principles of sorghum (*Sorghum spp.*) allelopathy and its importance in agroecosystems. Sorghum is cereal grain plant of the family *Poaceae* and one of the most important crops in the world. Sorghum produces a large variety of secondary metabolites that determine its high allelopathic potential. Most of them are classified as hydrophilic phenolic compounds. Mature root hairs of sorghum exude oily droplets, containing hydro-

phobic sorgoleone and its lipid resorcinol analogue. Sorgoleone mode of action in plants involves inhibition in photosynthetic and mitochondrial electron transport chain. Allelopathic properties of sorghum are successfully used in suppressing weed growth in integrated pest management system as a cover crop, green manure, sorghum water extract or as residue in non-tillage farming. In future sorgoleone may be used also as alternative, ecological herbicide.

LITERATURA

- AHMAD A., CHEEMA Z. A., AHMAD R., 2000. *Evaluation of sorgaab as natural weed inhibitor in maize*. J. Anim. Plant Sci. 10, 141–146.
- ALSAADAWI I. S., AL-EKEELIE M. H. S., AL-HAMZAWI M. K., 2007. *Differential allelopathic potential of grain sorghum genotypes to weeds*. Allelopathy J. 19, 153–160.
- ANWAR S., SHAH W. A., SHAFI M., BAKHT J., KHAN M. A., 2003. *Efficiency of Sorgaab (Sorghum water extract) as a natural weed inhibitor in wheat (Triticum aestivum L.)*. Pakistan J. Weed Sci. Res. 9, 161–170.
- BAERSON S. R., DAYAN F. E., RIMANDO A. M., NANAYAKKARA L. P. D., LIU C.-J., SCHRÖDER J., FISHBEIN M., PAN Z., KAGAN I. A., PRATT L. H., CORDONNIER-PRATT M. M., DUKE S. O., 2008. *A functional genomics investigation of allelochemical biosynthesis in Sorghum bicolor root hairs*. J. Biol. Chem. 283, 3231–3247.
- BEN-HAMMOUDA M., KREMER R. J., MINOR H. C., SARWAR M., 1995. *A chemical basis for differential allelopathic potential of sorghum hybrids on wheat*. J. Chem. Ecol. 21, 775–786.
- BHOWNIK P. C., INDRJIT, 2003. *Challenges and opportunities in implementing allelopathy for natural weed management*. Crop Prot. 22, 661–671.
- CHEEMA Z. A., KHALIQ A., 2000. *Use of sorghum allelopathic properties to control weeds in irrigated wheat in semi arid region of Punjab*. Agric. Ecosyst. Environ. 79, 105–112.
- CHEEMA Z. Z., ASIM A., KHALIQ A., 2000. *Sorghum allelopathy for weed control in cotton (Gossypium arboreum L.)*. Int. J. Agr. Biol. 2, 37–41.
- CHEEMA Z. A., FARID M. S., KHALIG A., 2003. *Efficacy of concentrated sorgaab with low rates of atrazine*.

- zine for weed control in maize. J. Anim. Plant Sci. 13, 48–51.
- CIARKA D., 2005. Rola allelopatii w ekosystemach rolniczych. Kurier 1, 10–12.
- CZARNOTA M. A., PAUL R. N., DAYAN F. E., NIMBAL H. I., WESTON L. A., 2001. Mode of action, localization of production, chemical nature, and activity of sorgoleone: a potent PSII inhibitor in *Sorghum* spp. root exudates. Weed Tech. 15, 813–825.
- CZARNOTA M. A., PAUL R. N., WESTON L. A., DUKE S. O., 2003a. Anatomy of sorgoleone-secreting root hairs of *Sorghum* species. Int. J. Plant Sci. 164, 861–866.
- CZARNOTA M. A., RIMANDO A. M., WESTON L. A., 2003b. Evolution of root exudates of seven sorghum accessions. J. Chem. Ecol. 29, 2073–2083.
- DA SILVA J. M., DA SILVA A. B., PADUA M., 2007. Modulated chlorophyll a fluorescence: a tool for teaching photosynthesis. J. Biol. Educ. 41, 178–183.
- DAYAN F. E., 2006. Factors modulating the levels of the allelochemical sorgoleone in *Sorghum bicolor*. Planta 224, 339–346.
- DAYAN F. E., DUKE S. O., 2009. Biological activity of allelochemicals. [W:] Plant-derived Natural Products: Synthesis, Function, and Application. OSBOURN A. E., LANZOTTI V. (red.). Springer Science Business Media. New York, 361–385.
- DAYAN F. E., KAGAN I. A., RIMANDO A. M., 2003. Elucidation of the biosynthetic pathway of the allelochemical sorgoleone using retrobiosynthetic NMR analysis. J. Biol. Chem. 278, 28607–28611.
- DAYAN F. E., WATSON S. B., NANAYAKKARA D., 2007. Biosynthesis of lipid resocinol and benzoquinones in isolated secretory plant root hairs. J. Exp. Bot. 58, 1–10.
- DAYAN F. E., HOWELL J., WEIDENHAMER J. D., 2009. Dynamic root exudation of sorgoleone and its in planta mechanism of action. J. Ex. Bot. 60, 2107–2117.
- DUKE S. O., 2003. Weeding with transgenes. Trends Biotech. 21, 192–194.
- EIHELLING F. A., LEATHER G. R., 1988. Potentials for exploiting allelopathy to enhance crop production. J. Chem. Ecol. 14, 1829–1844.
- EINHELLIG F. A., RASMUSSEN J. A., 1989. Prior cropping with grain sorghum inhibits weeds. J. Chem. Ecol. 15, 951–960.
- EIHELLING F. A., RASMUSSEN J. A., HEJL A. M., SOUZA I. F., 1993. Effects of root exudates sorgoleone on photosynthesis. J. Chem. Ecol. 19, 369–375.
- FIELD B., JORDAN F., OSBOURN A., 2006. First encounters – development of defence-related natural products by plants. New Phytol. 172, 193–208.
- FUNNELL-HARRIS D., L. PEDERSEN J. F., MARX D. B., 2008. Effect of sorghum seedlings, and previous crop, on soil fluorescent *Pseudomonas* spp. Plant Soil 311, 173–187.
- GATTÁS-HALLAK A. M., CHAMMA L., SOUZA D., SOUZA I. F., 1999. Effects of sorghum (*Sorghum bicolor* L.) root exudates on the cell cycle of the bean plant (*Phaseolus vulgaris* L.) root. Gen. Mol. Biol. 22, 95–99.
- GIMSING L. A., BÆLUM J., DAYAN F. E., LOCKE M. A., SEJERØ L. H., JACOBSEN C. S., 2009. Mineralization of the allelochemical sorgoleone in soil. Chemosphere 76, 1041–1047.
- GNIĄZDOWSKA A., 2005. Oddziaływania allelopatyczne – „nowa broń” roślin inwazyjnych. Kosmos 54, 221–226.
- GNIĄZDOWSKA A., 2007. Biotechnologia szansą dla zastosowania allelopatii jako alternatywnej metody zwalczania chwastów. Biotechnologia 77, 42–53.
- GNIĄZDOWSKA A., 2008. Czy oddziaływania allelopatyczne to „nowa broń” roślin inwazyjnych? Kontrowersje wokół badań dotyczących decydującej roli katechiny w inwazji *Centaurea malucosa*. Kosmos 57, 278–279.
- GNIĄZDOWSKA A., ORACZ K., BOGATEK R., 2004. Allelopatia – nowe interpretacje oddziaływań pomiędzy roślinami. Kosmos 53, 207–217.
- GONZALEZ V. M., KAZIMIR J., NIMBAL C., WESTON L. A., CHENIAE G. M., 1997. Inhibition of a photosystem II electron transfer reaction by the natural product sorgoleone. J. Agr. Food Chem. 45, 1415–1421.
- HEJL A. M., KOSTER K. L., 2004. The allelochemical sorgoleone inhibits root H⁺-ATPase and water uptake. J. Chem. Ecol. 30, 2181–2191.
- INDERJIT, DUKE S. O., 2003. Ecophysiological aspects of allelopathy. Planta 217, 529–539.
- IRSHAD A., CHEEMA Z. A., 2005. Comparative efficacy of sorghum allelopathic potential for controlling barnyardgrass in rice. Proceedings of the 4th World Congress on Allelopathy, Wagga Wagga, New South Wales, Australia. http://www.regional.org.au/au/allelopathy/2005/2/4/2220_irshada.htm
- JASICKA-MISIAK I., 2009. Allelopatyczne właściwości metabolitów wtórnych roślin uprawnych. Wiad. Chem. 63, 39–61.
- JEZIERSKA-DOMARADZKA A., 2007. Allelopatyczny potencjał roślin jako możliwość ograniczania zachwaszczenia upraw rolniczych. Studia i Raporty IUNG – PIB 8, 22–28.
- KACZMAREK S., 2009. Wykorzystanie potencjału allelopatycznego roślin w wybranych uprawach rolniczych. Post. Ochr. Roślin 49, 1502–1511.
- KHALIG A., CHEEMA Z. A., MUKHTAR M. A., AHMAD S. M., 1999. Evaluation of sorghum (*Sorghum bicolor*) water extract for weed control in soybean. Int. J. Agr. Biol. 1, 23–26.
- KOPERSKA M., 2007. Allelopatia w stosunkach między roślinami uprawnymi i chwastami. Przemyśl Fitofarmaceutyczny w Świecie 4, 1–29.
- KIM S. Y., DE DATTA R. P., ROBLES K. U., KIM S. C., LEE S. C., SHIN D. H., 1993. Allelopathic effects of sorghum extract and residues on selected crops and weeds. Korean J. Weed Sci. 14, 34–41.
- LEHLE F. R., PUTMAN A. R., 1983. Allelopathic potential of sorghum (*Sorghum bicolor*): isolation of seed germination inhibitors. J. Chem. Ecol. 9, 1223–1234.
- LESZCZYŃSKA D., GRABIŃSKI J., 2004. Kiełkowanie zbóż w układach mieszanych – aspekt allelopatyczny. Ann. UMCS 59, 1977–1984.
- LIPIŃSKA H., 2006. Kiełkowanie nasion i wzrost siewek wybranych gatunków traw w warunkach oddziaływań blastokolin kiełkujących nasion traw. Acta Agrobot. 59, 253–262.
- LIPIŃSKA H., HARKOT W., 2007. Allelopatia w zbiorowiskach trawiastych. Post. Nauk Rol. 59, 49–96.
- MEAZZA G., SCHEFFLER B. E., TELLEZ M. R., RIMANDO A. M., ROMAGNI J. G., DUKE S. O., NANAYAKKARA D., KHAN I. A., ABOURASHED E. A., DAYAN F. E., 2002. The inhibitory activity of natural products on plant *p*-hydroxyphenylpyruvate dioxygenase. Phytochemistry 59, 281–288.
- MEODZIŃSKA E., KŁOBUS G., 2006. Pompy protonowe plazmolemy i ich regulacja w komórkach roślinnych. Post. Biol. Kom. 33, 197–211.
- NETZLY D. H., BUTLER L. G., 1986. Roots of sorghum exude hydrophobic droplets containing biologically active components. Crop Sci. 26, 775–778.
- NIMBAL C. I., YERKES C. N., WESTON L. A., WELLER S. C., 1996. Herbicidal activity and site of action of the natural product sorgoleone. Pest. Biochem. Physiol. 54, 73–83.
- OWUAMA C. I., 1997. Sorghum: a cereal with lager beer brewing potential. World J. Microbiol. Biotech. 13, 253–260.

- PAN Z., RIMANDO A. M., BAERSON S. R., FISHBEIN M., DUKE S. O., 2007. *Functional characterization of desaturases involved in the formation of the terminal double bond of an unusual 16:3 $\Delta^{9,12,15}$ fatty acid isolated from Sorghum bicolor root hairs*. J. Biol. Chem. 282, 4326–4335.
- PARYLAK D., ZAWIEJA J., JĘDRUSZCZAK M., STUPNICKA-RODZYŃKIEWICZ E., DĄBKOWSKA T., SNARSKA K., 2006. *Wykorzystanie zasiewów mieszanych, właściwości odmian lub zjawiska allelopatii w ograniczeniu zachwaszczenia*. Post. Ochr. Roślin 46, 33–44.
- PUTMAN A., DEFRAK J., 1983. *Use of allelopathic cover drops to inhibit weeds*. Crop Prot. 2, 173–182.
- RASMUSSEN J. A., HEJL A. M., EINHELLING F. E., THOMAS J. A., 1992. *Sorgoleone from root exudates inhibits mitochondrial function*. J. Chem. Ecol. 18, 197–207.
- RIMANDO A. M., DAYAN F. E., CZARNOTA M. A., WESTON L. A., DUKE S. O., 1998. *A new photosystem II electron transfer inhibitor from Sorghum bicolor*. J. Natur. Prod. 61, 926–930.
- SÈNE M., GALLET C., DORÉ T., 2001. *Phenolic compounds in a sahelian sorghum (Sorghum bicolor) genotype (CE₁₄₅₋₆₆) and associated soils*. J. Chem. Ecol. 27, 81–92.
- SIEGIEŃ I., TROCKA A., BOSA K., BOGATEK R., GNIAZDOWSKA A., 2008. *Potencjał allelopatyczny słonecznika*. Post. Nauk Rol. 60, 55–71.
- TREZZI M. M., VIDAL R. A., DICK D. P., PERALBA M. C. R., KRUSE N. D., 2006. *Sorptive behavior of sorgoleone in ultisol in two solvent systems and determination of its lipophilicity*. J. Environ. Sci. Heal. 41, 345–356.
- VYVYAN J. R., 2002. *Allelochemicals as leads for new herbicides and agrochemicals*. Tetrahedron 58, 1631–1646.
- WESTON L. A., CZARNOTA M. A., 2001. *Activity and persistence of sorgoleone, a long-chain hydroquinone produced by Sorghum bicolor*. J. Crop Prod. 4, 363–377.
- YANG X., OWENS T. G., SCHEFFLER B. E., WESTON L. A., 2004a. *Manipulation of root hair development and sorgoleone production in sorghum seedlings*. J. Chem. Ecol. 30, 199–213.
- YANG X., SCHEFFLER B. E., WESTON L. A., 2004b. *SOR1, a gene associated with bioherbicide production in sorghum root hairs*. J. Exp. Bot. 55, 2251–2259.