



Hvorfor dufter planter?

- Om planternes kemiske sprog

Planter bruger dufte til at tiltrække bestøvere og frøspredere, men de bruger også deres kemiske sprog til at holde fjender væk. Nogle insekter drager nytte af specifikke molekyler fra planter i deres forsvar eller i deres jagt på føde. For mennesker giver planternes duft og smag ekstra krydderi på tilværelsen.

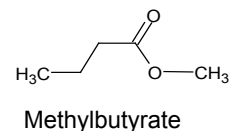
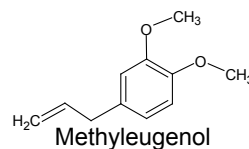
Af Inga C. Bach, Mika Zagrobelny, Cb. Gowda Rayapuram og Henrik Toft Simonsen, Institut for Plantebiologi og Bioteknologi, Det Biovidenskabelige Fakultet, Københavns Universitet

Planter udskiller et væld af duftstoffer, hvoraf mange har stor indflydelse på menneskers og dyrs adfærd. Behagelige dufte giver et hint om, hvor der er føde, mens duft- og smagsstoffer, der opfattes som frastødende, beskytter planten mod at blive ædt. Duftstofferne er små molekyler, som nemt fordamper. Mange af disse flygtige stoffer binder til receptorer i næsen, og derfor kan vi lugte dem, men selvom mange af planternes duftstoffer værdsættes af mennesker, laver planterne dem ikke for vores skyld.

Kemiske stoffer, som dannes i planter opdeles ofte i primære og sekundære metabolitter. Primære metabolitter som simple kulhydrater, lipider og aminosyrer indgår i stofskifteprocesser, der er fælles for alle planter, og er direkte involveret i plantens vækst og udvikling. De sekundære metabolitter, herunder duftstofferne, bruges bl.a. til at tiltrække bestøvere og frøspredere eller til at beskytte planten mod angreb fra insekter og andre dyr, svampe og bakterier. Disse metabolitter findes i alle plantearter, men det er forskellige stoffer fra art til art.

Man har traditionelt anset sekundære metabolitter for at kunne undværes, hvis planten blev bestøvet eller beskyttet på anden vis. Nyere forskning viser imidlertid, at mange af disse metabolitter er alt andet end sekundære, idet de har meget centrale og uundværlige funktioner i planten. Ofte omtales de som naturstoffer, men da alle metabolitter falder ind under dette begreb, er specialiserede metabolitter en mere præcis betegnelse. De fleste specialiserede metabolitter i planter hører til tre overordnede grupper af kemiske forbindelser: terpener (Faktaboks 1), fenyylpropanoider

(Faktaboks 2) og kvælstofholdige forbindelser (Faktaboks 3). Dertil kommer andre stofgrupper, f.eks. fedtsyrer. Mange af de stoffer, som dufter, inderholder en ester-gruppe. Det gælder f.eks. methylbutyrat i modne æbler (Figur 1).



Figur 1. Dufte fra æble.

Æbleblomstens duft tiltrækker bestøvere som honningbier, humlebier eller svirrefluer. Blomsternes duft er sammensat af mange forskellige specialiserede metabolitter, heriblandt methyleugenol (et fenyylpropanoid; Faktaboks 2), som ofte dannes i blomsternes støvfang og kronblade hos forskellige plantearter fra rosenfamilien, når blomsten er klar til bestøvning. Methylbutyrat (en fedtsyre, som også kaldes smørsyremethylester) er et af de duftstoffer, som dannes i modne æbler. Duften tiltrækker frøspredere som fugle og pattedyr, men selvom æblet bliver spist, efterlades frøene ofte uskadt. Dels er de beskyttet af en hård frøskal, dels er de giftige pga. deres indhold af cyanogene glukosider (Faktaboks 3). Foto: Henny Rasmussen og Henrik Vering.



Tiltrækning af bestøvere og frøspredere

Duftstofferne kan dannes i forskellige organer hos planten, og ofte er der stor forskel på sammensætningen af stoffer i forskellige dele fra samme plante (Figur 1). Nogle stoffer dannes i blomsterne for at tiltrække bestøvere, andre stoffer dannes i blade for at holde gnavnende insekter på afstand. Duftstoffer i frugten tiltrækker frøspredere, mens selve frøene kan være giftige.

Duften af skræmt bi

Som regel belønnes insekter og andre bestøvere med nektar, men ikke alle blomstrende planter er gavmilde. Mange orkideer snyder og tiltrækker bestøvere uden at producere nektar. F.eks. danner *Dendrobium sinensis*, som vokser på den sydkinesiske ø Hainan, stoffet (Z)-11-eicosen-1-ol (en fedtsyre, som er reduceret til en alkohol), som nogle arter af bier bruger som alarmstof. Det tiltrækker hvepse, som ofte fanger honningbier og bruger dem som foder til deres larver. Når hvepsene lokkes hen til orkideens blomst, går de til angreb på blomsten, som derved bliver bestøvet.

Duft og smag på lager

Nogle duftstoffer diffunderer ud gennem cellemembranen og frigives af sig selv til luften. Det gælder f.eks. de kraftigt duftende molekyler, som udskilles fra blomster som hyacinter og roser. Andre duftstoffer frigives først, når det beskyttende lag (kutikula) udenpå overhudscellerne (epidermale celler), cellevæg og cellemembran brydes. Visse duftstoffer er konjugerede, dvs. bundet til et andet molekyle, og de flygtige duftstoffer frigives først, når konjugatet eksponeres til et enzym, der kan spalte konjugatet fra, så duftmolekylet frigives.

Kirtelhår - specialiserede overhudsceller

Planters duftstoffer findes ofte i kirtelhår (trikomer) på plantens overflade (Figur 2). Kirtelhårene er specialiserede overhudsceller, der kan ses i et almindeligt mikroskop. De indeholder æteriske olier og andre afsondringer fra planten. Der findes kirtelhår hos de fleste planterarter. De udvikles tidligt i et blads levetid og derfor er antallet af kirtelhår på bladoverfladen bestemt af udvidelsen af bladets overhud, mens det vokser.

Aktivering via lys

Nogle forsvarsstoffer er ikke giftige, før de er blevet aktiveret af lys. Det gælder f.eks. furanocoumariner, som hører til fenyylpropanoiderne (Boks 2). Sollys i UV-A området (320 - 400 nm) bringer nogle furanocoumariner i en høj-energi tilstand. Aktiverede furanocoumariner kan bindes til pyrimidinbaserne cytosin og thymin i DNA. De kan dermed blokere transkription og DNA-reparation, hvilket kan lede til celledød. Furanocoumariner findes i vilde skærmplanter som kæmpebjørneklo (*Heracleum mantegazzianum*) og skarntyde (*Conium maculatum*). En af de furanocoumariner,



Figur 2. Kirtelhår (trikom) på *Pelargonium*.

Tværsnit af bladstilk (petiole) med et kirtelhår i ungt stadium. Kirtelhåret er dannet ud fra en celle i overhuden (epidermis). Overhud og kirtelhår er dækket af et lag kutikula. På kirtelhåret ses flygtige stoffer lige under kutikula. Under overhuden ses bladvævsceller med grønkorn. Foto: Helle Martens.

som findes i høj koncentration i bjørneklo er bergapten. Trods århundreders udvælgelse findes der stadig furanocoumariner, bl.a. psoralen, i dyrkede arter som selleri (*Apium graveolens*), pastinak (*Pastinaca sativa*) og persille (*Petroselinum crispum*). I selleriplanter, som er angrebet af sygdom eller er stressede, kan koncentrationen af furanocoumariner øges op til 100 gange. Der er ingen sundhedsskadelige effekter af at spise disse grønsager, tværtimod, men i nogle tilfælde har markarbejdere, fået alvorlige udslæt af at håndtere afgrøderne i stærkt sollys.

Fra bid til blåsyre - frigivelse af cyanid

En gruppe specialiserede metabolitter, kaldet cyanogene glukosider, indeholder kvælstof og oplagres i en inaktiv form (Boks 3). Den biologisk aktive del af disse stoffer frigives, når plantevævet, hvori de ophobes, ødelægges, f.eks. af en planteæder. Herved bringes de cyanogene glukosider i kontakt med enzymer, der nedbryder dem, og det giftige stof hydrogen cyanid (blåsyre, HCN) frigives. Cyanid virker toksisk ved at hæmme respirationskæden i mitokondrierne.

Cyanid kan frigives fra mange af de plantearter, som vi bruger som fødevarer, f.eks. byg, hvede, ris (græsfamilien), mandler og kirsebærkerner (rosenfamilien) og kassava (vortemælkfamilien). I de spiselige dele af de domesticerede og forædlede afgrødearter frigives der som regel så små mængder cyanid, så menneskekroppen er i stand til at afgifte stoffet. En vigtig undtagelse er de stivelsesholdige knolde fra kassava, som skal igennem en kraftig forarbejdning, før de kan spises (Figur 3). Trods forarbejdning bliver mange fattige mennesker kronisk syge af cyanidforgiftning. Æblekerner, igen en art fra rosenfamilien, er også ganske giftige på grund af deres indhold af cyanogene glukosider, men da man som regel ikke spiser kernehuset, er det sjældent et problem.





Figur 3. Forarbejdning af kassava i Tanzania.

Rodknoldene fra kassava (*Manihot esculenta*) indeholder høje koncentrationer af cyanogene glukosider. Knoldene skrælles, rives, udvandes og tørres for at få de cyanogene glukosider nedbrudt, så HCN kan fordampe. Alligevel er kronisk cyanidforgiftning et stort problem i mange tropiske lande, hvor kassava er en vigtig basisfødevarer. Foto: Birger Lindberg Møller.

Evolution

Mange specialiserede metabolitter er meget komplicerede molekyler, og det har taget årtusinder at udvikle biosyntesevejene. Der kendes nu mere end 200.000 lavmolekylære indholdsstoffer, som har betydning for

planters tilpasning til omgivelserne. Det koster energi at lave disse stoffer, og planterne ville ikke lave dem uden at have fordel af det.

Coevolution med insekter

Planter og insekter har udviklet sig i sameksistens på landjorden i over 400 millioner år. De enkelte plantearter har udviklet forskellige kemiske strategier til at forsvare sig mod nogle insekter og til at tiltrække andre. Samtidig har insekterne løbende tilpasset sig planternes kemiske reaktionsmønstre. Dette kemiske kapløb betyder, at planterne hele tiden forsøger at udvikle nye kemiske forsvarssystemer, og insekterne forsøger at udvikle strategier for at omgå planternes forsvar.

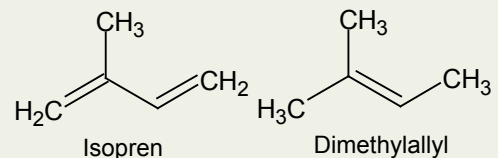
Cyanogene glukosider

Cyanogene glukosider findes i mange grene af livets træ og regnes for at være en gruppe evolutionsmæssigt gamle metabolitter. De findes i både bregner (karsporeplanter) og blomstrende plantearter, såvel nøgenfrøede som dækfrøede, og formodes derfor at være over 350 millioner år gamle.

Mere end 60 forskellige cyanogene glukosider er kendt fra mere end 2500 plantearter, men disse stoffer er ikke forbeholdt planter. Der findes også cyanogene glukosider i nogle få familier indenfor leddyr, primært Lepidoptera

Faktaboks 1. Terpener

Den største gruppe specialiserede metabolitter i planter er terpener. Alle stofferne i denne gruppe er afledt af grundstrukturen isopentenylpyrofosfat, som indeholder 5 kulstofatomer (C5) og er uopløselige i vand. Isopentenylpyrofosfat kan omdannes til isopren, der har to dobbeltbindinger, eller dimethylallyl, der har én. Især i komplicerede molekyler kan det være svært at se C5-enhederne i molekylstrukturen.



Klassificering

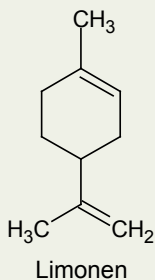
Terpener klassificeres efter, hvor mange C5-enheder der indgår i molekylet. Et hemiterpen har kun én C5-enhed. Et monoterpen består af to C5-enheder (10 kulstofatomer). Et sesquiterpen (sesqui = 1 ½) har tre C5-enheder (15 kulstofatomer), og et diterpen har fire C5-enheder (20 kulstofatomer). Hvis der indgår mere end 10 C5-enheder i molekylet, klassificeres stoffet som et polyterpen.

Ikke kun dufte

Mange æteriske, f.eks. menthol i mynte og limonene i citrusfrugter og citrongræs er monoterpener, men der findes ikke kun duftstoffer i den store og diverse gruppe af terpener. Nogle terpener virker som hormoner i planter (f.eks. gibbereliner, som er diterpener), nogle stabiliserer membraner (steroler, som er triterpener), og andre har en vigtig funktion i fotosyntesen (carotenoide, som er tetraterpener). Også kolesterol, vitamin D og vitamin E er terpener.

Duften af citrus - repellant eller tiltrækningsstof

Der er ca. 5 % citronsyre i citronsaft, hvilket giver en pH på 2-3 og resulterer i den syrlige smag, men der er primært limonen, der giver citrusfrugter den karakteristiske duft og smag. Duftstofferne findes især opløst i citrusolie i en speciel type kirtel, som sidder nedsunken i skallen på citrusfrugter. Denne kirtel kan ses i et almindeligt mikroskop. Citrusolie indeholder ca. 70 % limonen, men olien indeholder også mange andre terpener. De fleste mennesker finder behag ved duften af en æterisk olie som limolen, men mange af dem virker afskrækkende på insekter, og det kan udnyttes kommercielt. Limonen virker f.eks. naturligt frastødende på mange insekter. Det bruges derfor industrielt i mygge-produkter. Enkelte andre insekter finder dog dette stof tiltrækkende. Det gælder f.eks. *Geocorus pallens*, som tiltrækkes af tobaksplanter, der udskiller en blanding af duftstoffer, hvori limolen indgår.



(skælvinger, f.eks. sommerfugle), men denne type stoffer findes også i tusindben og skolopendre. Udvikling af en biosyntesevej for cyanogene glukosider går næppe helt tilbage til en fælles forfader for planter og insekter, så evnen til at danne disse stoffer menes at være udviklet uafhængigt af hinanden (Figur 4).

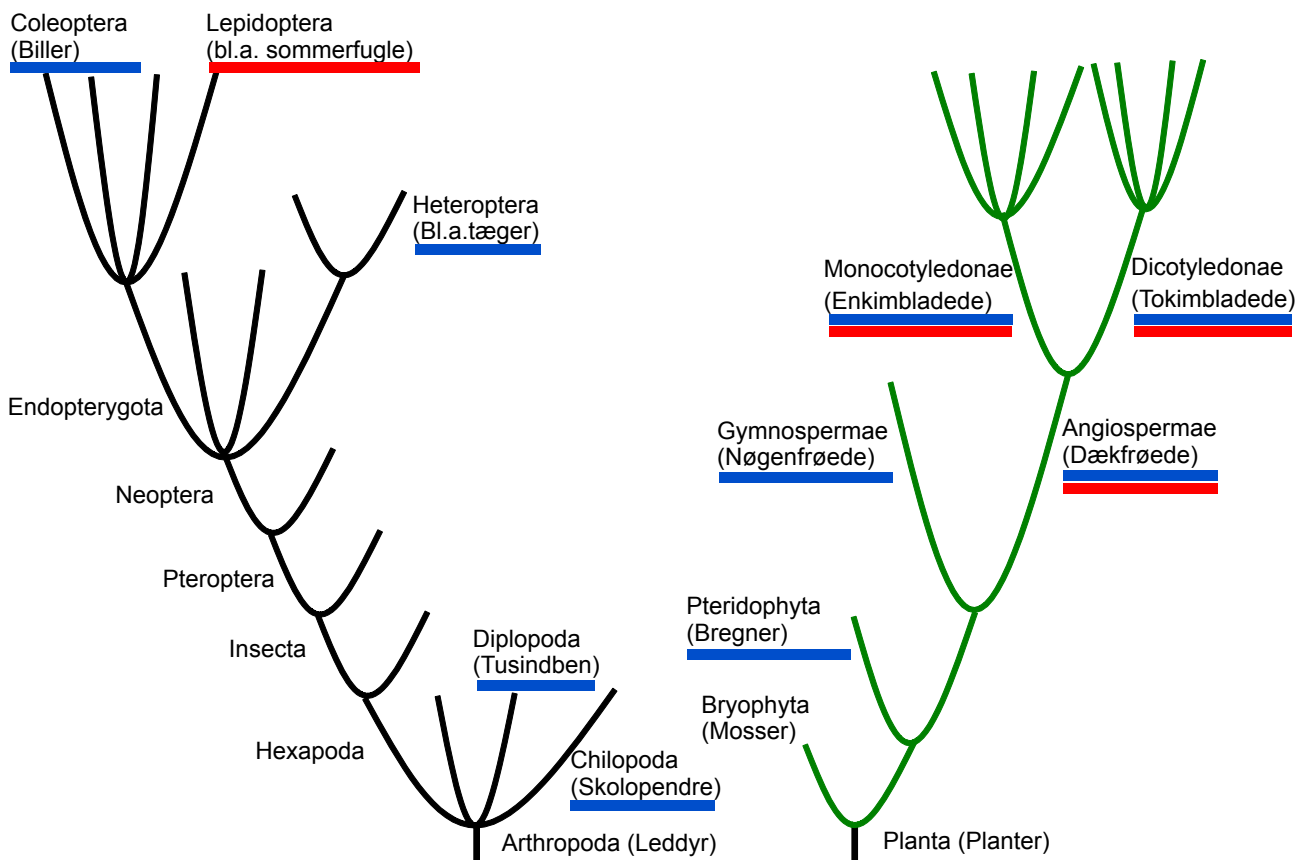
Kællingetand og køllesværmer deler forsvarsstoffer

Kællingetand (*Lotus corniculatus*) indeholder de cyanogene glukosider linamarin og lotaustralin, der virker som forsvarsstoffer imod mange insekter, men den seksplettede køllesværmer (*Zygaena filipendulae*) udnytter plantens forsvarsstof til sin egen fordel. Larver af denne køllesværmerart foretrækker at spise kællingetand, jo flere giftige stoffer, des bedre (Figur 5). De kan optage de cyanogene glukosider fra planten og bruge dem i deres eget forsvar, men de kan også selv lave dem ud fra aminosyrerne valin og isoleucin, hvis de befinder sig på en plante, der ikke indeholder nok af stofferne. Voksne individer af seksplettet køllesværmer lever af nektar fra mange forskellige plantearter (Figur 6). De spiser ikke bladene fra kællingetand, men bruger opmagasinerede cyanogene glukosider, som de i larvestadiet har fået fra kællingetand,



Figur 5. Larver af sekspletet køllesværmer. Larverne lever på kællingetand, som indeholder de cyanogene glukosider linamarin og lotaustralin. Foto: Mika Zagrobelny.

suppleret med egen produktion. Samspillet mellem kællingetand og køllesværmer er foreløbig det eneste kendte eksempel på, at et insekt både kan syntetisere et forsvarsstof og optage det samme stof fra planter.



Figur 4. Evolutionært træ med angivelse af grupper med cyanogene glukosider.

Phenylpropanoide, herunder lignin, findes i hele planteriget, men er ikke fundet hos led dyr. Aromatiske cyanogene glukosider (■) findes i flere grene i både planteriget og dyreriget. Nogle af de dyr, som bruger disse stoffer, optager dem fra deres føde, mens andre selv kan danne dem. Alifatiske cyanogene glukosider (■) forekommer i mange arter af dækfrøede planter. I dyreriget er de hidtil kun fundet i sommerfugleordenen (Lepidoptera). Det er påvist at nogle arter af sommerfugle, heriblandt seksplette køllesværmer, selv kan danne dem.





Figur 6. Voksen sekspletet køllesværmer (*Zygaena filipendulae*). Den voksne sommerfugl lever af nektar fra mange forskellige plantearter. Foto: Mika Zagrobelyny.

Andre funktioner i køllesværmer

Udover at køllesværmerne bruger cyanogene glukosider i deres forsvar mod rovdyr, har vores seneste forskning vist, at disse specialiserede metabolitter spiller adskillige væsentlige roller i den seksplettede køllesværmers livscyklus. F.eks. overfører hanner en "bryllupsgave" af cyanogene glukosider til hunnerne under parring, og frigivelse af cyanid fra hunner bruges muligvis til tiltrækning af hanner til parring. Endvidere spiller cyanogene glukosider måske en rolle i køllesværmerens kvælstofmetabolisme under forpupningen.

Biosyntese i plante og insekt

De cyanogene glukosider i planter laves af tre forskellige enzymer, og vi har nu fundet tre korresponderende enzymer i den seksplettede køllesværmer. Det lader til,



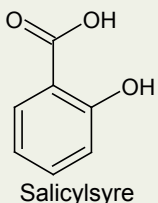
Figur 7. Markforsøg.

Kællingetandsplanter med forskelligt indhold af cyanogene glukosider er plantet ud på en mark, som bebos af den seksplettede køllesværmer. Forsøget viste, at køllesværmeren fravælger de planter, som indeholder lidt eller intet af de cyanogene glukosider. De vil altså helst spise så meget af de giftige stoffer som muligt, så de ikke behøver at lave dem selv. Foto: Mika Zagrobelyny.

at biosyntesevejen for de cyanogene glukosider linamarin og lotaustralin er meget ens i planter og insekter, selvom de er udviklet uafhængigt af hinanden. De identificerede enzymer skal nu karakteriseres, og vi prøver samtidig at kortlægge, hvor og hvornår de er aktive i køllesværmeren. Vi er også ved at indkredse de enzymer, der nedbryder de cyanogene glukosider. Enzymatisk nedbrydning er en forudsætning for at der frigives cyanid, men disse enzymer er vi ikke nået så langt med endnu. Endvidere er vi ved at undersøge "bryllupsgaven" nærmere. Vi har dissekeret køllesværmere i forskellige stadier af parringsagten for at kortlægge hvornår under parringen (som tager 12-24 timer) forvarsstofferne overføres, og i hvilke organer de ophobes.

Faktaboks 2. Fenylpropanoider

Metabolitter, som indeholder en aromatisk ring, klassificeres som fenylpropanoider. Det er en meget heterogen gruppe af stoffer, hvoraf nogle er vandopløselige carboxylsyrer eller glykosider, mens andre kun kan opløses i organiske opløsningsmidler. Store uopløselige polymerer som lignin hører til denne gruppe af stoffer, og også garvesyrer (tanniner) og mange farvestoffer som flavonoider og anthocyaniner er fenylpropanoider.

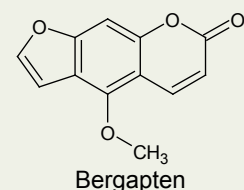


Signalstof med smertestillende effekt hos pattedyr

Salicylsyre bruges som signalstof i de fleste plantearter og spiller en vigtig rolle i planternes forsvarsreaktioner. Salicylsyre forekommer i særlig høj koncentration i barken hos pil og poppel. Stoffet er smertestillende og har været brugt i mere end hundrede år til det formål. Salicylsyre er ikke et særligt stabilt molekyle. For at forlænge holdbarheden af den smertestillende medicin modificeres stoffet til acetylsalicylsyre. I kroppen fraspaltes acetylgruppen, så salicylsyren frigives.

Forsvarsstoffer kan give alvorligt udslæt

Mange fenylpropanoider er vigtige forsvarsstoffer imod planteædere og svampe. Det gælder f.eks. furanocoumariner, som findes i plantearter fra skærmpantefamilien. Et eksempel er bergapten fra bjørneklo. Psoralen, som ligner bergapten meget, findes i flere spiselige arter fra skærmpantefamilien.



Vild tobaksplante kalder på hjælp

Vild tobak (*Nicotiana attenuata*), der er hjemmehørende i varme og tørre egne af Nordamerika, kan fornemme, når et insekt gnaver i eller lægger æg på planten, og som respons kan den danne en vifte af forskellige specialiserede metabolitter, heriblandt alkaloider såsom nikotin og terpenener, som gør planten mindre velsmagende og giftig. Nogle insektarter har dog tilpasset sig og tåler tobaksplantens forsvarsstoffer. En af de insektarter som angriber de vilde tobaksplanter er et stort møl ved navn *Manduca Sexta* (Eng. tobacco hornworm). Den ikke bare tåler nikotin; den bruger det også selv som forsvarstof, ligesom den seksplettede køllesværmers larver bruger cyanogene glukosider fra kællingetand.

Plante hjælper parasit, parasit hjælper plante

For at beskytte sig mod at blive spist af møllarver, har den vilde tobak udviklet et andet forsvar mod planteædende insekter. Det er et indirekte forsvar, hvor planten alarmerer naturlige fjender til det skadegørende insekt ved hjælp af flygtige organiske forbindelser. Udskillelsen af disse stoffer er undersøgt nærmere i feltforsøg i Arizona (Figur 9).

Når en tobaksplante mærker, at et blad tager skade, fordi *M. Sexta* lægger æg på bladet, frigives flygtige stoffer som Germacren-A, hexenyl-acetat, limonen, β -pinen, cis-jasmonol og 3-hexen-ol). Disse stoffer fornemmes af en rovtæge *Geocorus pallens*, der forbinder lugten af sådanne stoffer med tilstedeværelsen af æg eller larver på en plante. Den bliver tiltrukket af den særlige blanding af duftstoffer og søger hen til den angrebne tobaksplante, og går igang med at æde *M. Sexta*.

Det kan være svært for insekter, som snylter på andre arter, at finde de æg og larver, som de skal parasitere eller



Figur 8. *Nicotiana attenuata*

Denne art af tobak vokser vildt i Great wash Basin, Santa clara, UTAH, USA. Foto: Cp. Gowda Rayapuram.

æde for at overleve. Æg og larver er ofte godt kamouflerede på grund af deres grønne farve og langsomme bevægelser. Planternes signalstoffer er derfor vigtige for disse parasitters overlevelse.

Tobaksplanten har udviklet en vigtig strategi for at undgå at *G. pallens* føler sig snydt. De duftstoffer, som tiltrækker rovdiret, frigives først efter, at der er sket skader på bladene. Dermed lokkes *G. pallens* ikke til, medmindre der er føde at komme efter. Desuden har planten udviklet en metode til at komme næste generation af angribende insekter i forkøbet. Angreb på et enkelt blad sætter et signalsystem i gang, så der dannes og udsendes duftstoffer i store mængder fra hele planten. Dermed er planten på forkant og rovdirene står klar, hvis *M. Sexta* skulle finde på at lægge flere æg på planten.



Figur 9. Feltforsøg med naturstoffer og insekter. Tobaksplanterne forsynes med beholdere, hvor der skabes undertryk ved hjælp af en pumpe. De flygtige stoffer som udskilles fra bladene opfanges af et filter, så mængde og sammensætning af stofferne siden kan bestemmes i laboratoriet. Foto: Cp. Gowda Rayapuram.





Dannelse af tilkaldedufte i tobak og bevis på effekt

Tidligere undersøgelser af vild tobak og andre plantearter tyder på, at regulering af produktionen af to vigtige plantehormoner (jasmonsyre og salicylsyre), er nødvendig for at aktivere de enzymer (terpen-syntaser og flere andre enzymer), som producerer de flygtige organiske forbindelser.

For at undersøge duftstoffernes funktion i forhold til rovinsekter, udviklede vi varianter af tobaksplanter, som ikke var i stand til at danne disse stoffer. Vi slukkede for et gen, som koder for et protein, NPR1, som regulerer biosyntesen af salicylsyre vha. negativ feedback. Når der ikke dannes NPR1, dannes store mængder salicylsyre i plantens celler. Salicylsyren hæmmer dannelse af jasmonsyre, som indgår i biosyntesen af de flygtige stoffer.

Effekten var tydelig. Tobaksplanter, som ikke kan tilkalde rovinsekter, når de er udsat for angreb, bliver ædt i langt højere grad end planter, som kan benytte dette forsvarssystem.

Biologisk bekæmpelse

Der sker hastige fremskridt i forståelsen af, hvordan forskellige planter producerer flygtige organiske forbindelser,

og hvordan disse stoffer afskrækker planteædende insekter eller tiltrækker rovinsekter. Ligeledes studeres de specialiserede metabolitter rolle i forbindelse med planternes forsvar mod svampe og bakterier. Med større viden kan planteforskerne bedre forstå betydningen af indirekte forsvar i planter, og de kan f.eks. anvende denne viden til at udvikle nye metoder til biologisk bekæmpelse af skadedyr og sygdomsfremkaldende mikroorganismer. Planternes specialiserede metabolitter kan dermed være et alternativ til syntetisk fremstillede bekæmpelsesmidler i landbruget.

Overførsel af biosyntesevej

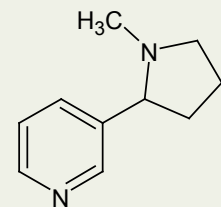
Når man kender biosyntesevejen for et stof, kan det i nogle tilfælde lade sig gøre at overføre den fra én planteart til en anden ved hjælp af genteknologi. For eksempel er det lykkedes at overføre biosyntesevejen for det cyanogene glukosid dhurrin fra kornarten sorghum til modelplanten *Arabidopsis thaliana*. Det medfører, at jordlopper ikke vil spise transgene *Arabidopsis* planter, der indeholder dhurrin. Ligeledes er det demonstreret, at det er muligt at producere benzyglukosinolat, som normalt dannes i korsblomstrede planter, i tobak, som hører til natskyggefamilien.

Faktaboks 3. Kvælstofholdige forbindelser

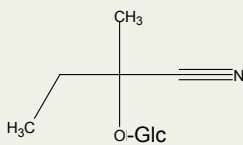
Mange vidt forskellige specialiserede metabolitter i planter har et eller flere kvælstofatomer i deres grundstruktur. De inddeles i bl.a. alkaloider, cyanogene glukosider og glukosinolater.

Alkaloider

Alkaloider er en stor gruppe stoffer, som er bedst kendt for deres giftighed for mennesker og andre pattedyr og for deres medicinske egenskaber. Alkaloider indeholder en heterocyklisk ring med både kulstofatomer og et eller flere kvælstofatomer. Mange alkaloider er særdeles giftige selv i små koncentrationer og er jævnligt årsag til græssende dyrs død. Nogle alkaloider bruges som bekæmpelsesmiddel. For eksempel har strychnin, som udvindes fra frø af plantearten bræknød (*Strychnos nux-vomica*), været brugt som gift mod mus og rotter i mange år. I nogle tilfælde har det også været brugt til at forgifte mennesker! Alkaloider som codein og morfin fra valmue (*Papaver somniferum*) er giftige for pattedyr, men er også smertestillende og bruges i lav dosis til medicinske formål. Nikotin fra tobak (*Nicotiana tabacum*) og koffein fra kaffe er også giftige, men bruges alligevel som stimulanser.



Nikotin



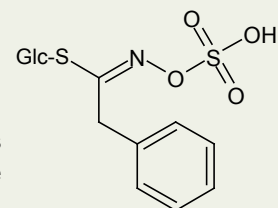
Lotaustralin

Cyanogene glukosider

Cyanogene glukosider findes i mere end 2500 plantearter, heraf mange vigtige kulturplanter. De cyanogene glukosider er afledt af aminosyrerne valin, isoleucin, leucin, tyrosin, phenylalanin og 2-cyclopentenylglycine og kan være både alifatiske og aromatiske. Den karakteristiske mandelduft, som vi specielt kan lugte fra marcipan skyldes benzaldehyd, som frigives, når der fraspaltes cyanid fra amygdalin. Marcipan og konfektmasse produceres af mandler og abrikoskerner, der begge indeholder cyanogene glukosider, men man skal spise mindst 5 kg på en gang for at opnå en dødelig dosis af cyanid!

Glukosinolater

Glukosinolater (sennepsoliestoffer) findes så vidt vides kun i korsblomstrede plantearter, heraf afgrøder som kål og broccoli, som nedstammer fra strandkål (*Brassica oleraceae*), rucola (*Eruca sativa*) og raps (*Brassica napus*). Nogle af disse stoffer har sandsynligvis kræft-hæmmende virkning. Laboratorieforsøg har vist, at benzyglukosinolat kan begrænse udvikling af kartoffelskimmel (*Phytophthora infestans*) på blade fra kartoffelplanter.



Benzyglukosinolat





Benzylglukosinolat hæmmer udvikling af kartoffelskimmel, og målet er at overføre biosyntesevejen for dette stof til kartoffel.

Forvarssystemer kan være gået tabt

Planters biosyntese af duftstoffer og forsvarsstoffer er udviklet gennem coevolution med andre levende organismer igennem flere millioner år. Afgrødearterne er blevet tilpasset et menneskets behov i løbet af de seneste ca. 10.000 år og denne udvikling er gået meget hurtigt siden midten af 1900-tallet. Selektion for egenskaber som højt udbytte og god spisekvalitet har betydet, at nogle potentielt nyttige egenskaber er gået tabt under domesticering af afgrødernes vilde forfædre eller i løbet af forædlingsprocessen. Især komplicerede forvarssystemer, som involverer andre arter, kan let gå tabt. Mange afgrødearter dyrkes i andre verdensdele, end hvor de har deres oprindelsessted, og hvis de organismer, som plantearten samarbejder med, ikke findes på det nye levested, har planten ikke længere fordel af at vedligeholde et tilkaldesystem, svarende til tobaksplanters råb om hjælp.

Med kendskab samspillet mellem planter og andre organismer samt de specialiserede metabolitter, som er involveret i kommunikationen, er der mulighed for at rekonstruere biologiske forvarssystemer, som er gået tabt, eller konstruere nye forvarssystemer i afgrødearterne. Det skal naturligvis gøres med omtanke. Dels skal det sikres at planternes forvarssystemer forvaltes, så de er holdbare på lang sigt. Dels skal det sikres, at der ikke er uønskede sideeffekter.

Holdbar effekt

Hvis man f.eks. ønsker at producere et stof, der tilkalder

nyttedyr, i en plante, som normalt ikke danner de nødvendige flygtige forbindelser, vil det letteste være at få planten til at danne stoffet hele tiden. Det vil dog være u hensigtsmæssigt, dels fordi planten vil bruge unødvendig energi på produktionen, dels fordi nyttedyrene vil holde op med at reagere på stoffet, hvis de ikke kan forvente en gevinst hos planten. I stedet skal biosyntesen af tilkaldestoffet reguleres, så det kun dannes ved angreb af det skadedyr, som nyttedyret lever af. Implementering af denne type forvarssystemer forudsætter naturligvis bevarelse af habitater, hvor nyttedyrene kan leve, når de ikke er på arbejde i afgrøden.

Sundhed og miljø

Opregulering af afgrødeplanternes biosyntese af naturlige forsvarsstoffer ville i mange tilfælde kunne gøre planterne mere modstandsdygtige overfor sygdomme og skadedyr. Denne strategi kan man dog ikke bruge ukritisk, uanset om opregulering sker via konventionelle forædlingsmetoder eller ved hjælp af genteknologi. Selvom planters specialiserede metabolitter er naturlige, er mange af dem særdeles sundhedsskadelige. At både vilde planter og pryddplanter kan være giftige er velkendt, men færre er klar over, at også almindelige spiselige planter kan indeholde meget giftige stoffer. Kartoffelplanter indeholder f.eks. alkaloidet solanin, især i grønne dele af planten. Solanin kan givetvis medvirke til at holde insektangreb nede, men det er en nervegift, som i høj koncentration er dødelig for mennesker, og derfor har det netop være et forædlingsmål at nedsætte indholdet i knoldene. For andre specialiserede metabolitter er der tilsyneladende både positive og negative effekter på menneskers helbred, og effekten kan desuden afhænge af, hvordan man eksponeres til et stof. Det gælder f.eks.

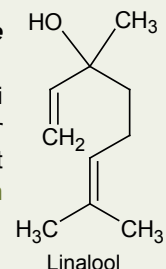
Faktaboks 4. Øvelse med duftstoffer

Mikroskopi af kirtelhår

Mange af de krydderurter, f.eks. Salvie, Mynte, Timian, Rosmarin, Lavendel, Oregano, Basilikum, Citronmelisse, som kan købes i supermarkedet har kirtelhår, som kan undersøges nærmere i mikroskop. De nævnte arter hører alle til læbeblomstfamilien, men også plantearter fra mange andre familier har kirtelhår. Vilde planter eller dyrkede planter fra haven eller vindueskarmen kan studeres.

Sammenligning af indholdsstoffer og molekylstrukturer i beslægtede og ubeslægtede plantearter

Duften af citron, citrongræs og citronmelisse minder om hinanden. Undersøg om disse plantearter er i familie med hinanden eller, om de er ubeslægtede. Undersøg om de indeholder de samme duftstoffer eller forskellige stoffer, som ligner hinanden. Find også eksempler på plantearter, som indeholder det meget udbredte duftstof linalool. Se evt. <http://www.bojensen.net/EssentialOilsEng/EssentialOils.htm> og <http://biosite.dk/leksikon> som inspiration.



Test af lugtesans

Aromatiske olier kan indkøbes på apotek eller materialist, og man kan prøve at gætte duftene. Diskuter forskellen på naturlige og kemisk fremstillede duftstoffer. Undersøg også om nogle af de dufte, der findes i forskellige hverdagsprodukter, er udvundet fra planter. Prøv også at sprøjte indholdet af de nedsænkede kirter i en appesinskræl ind i en flamme. Nogle af de æteriske olier brænder, men en del fordamper, og især duften af limolen træder tydeligt frem.





for psoralen i afgrødearter fra skærmpantefamilien, som man sagtens kan tåle spise, men som kan give en meget ubehagelig reaktion, hvis man får det på huden, mens man opholder sig i solskin.

Plantedufte i hverdagen

Mange af de stoffer, som giver planterne deres duft og smag, er ugiftige eller ligefrem sunde. Da de også opfattes som behagelige og giver krydderi på tilværelsen, bruges planters dufte i mange produkter fra hverdagen, f.eks. parfume og rengøringsmidler. I nogle tilfælde er de oprensede plantestoffer så dyre, så man i stedet bruger en syntetisk fremstillet efterligning. Selvom planternes dufte er naturligt forekommende, kan man blive allergisk overfor dem, ligesom man kan blive allergisk overfor industrielt fremstillede duftstoffer.

I fødevarer tilsættes planters duftstoffer ofte i form af hele plantedele. Krydderiernes indholdsstoffer bidrager i mange tilfælde til at hæmme vækst af bakterier og svampe, ligesom de gør i den levende plante. Udover at være med til at forlænge holdbarheden øger planternes specialiserede metabolitter den kulinariske værdi af vores mad.

Referencer og videre læsning

- Agrawal AA, Strauss SY, Stout MJ (1999). Costs of induced responses and tolerance to herbivory in male and female fitness components of wild radish. *Evolution* 53: 1093-1104.
- Brodmann J, Twele R, Francke W, Yi-bo L, Xi-qiang S, Ayasse M (2009) Orchid Mimics Honey Bee Alarm Pheromone in Order to Attract Hornets for Pollination. *Current Biology* 19:1368-1372.
- Gang DR (2005). Evolution of Flavors and Scents. *Annual Review of Plant Biology* 56:301-25.
- Kessler A. & Baldwin I.T. (2001) Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science* 291: 2141-2144.
- Piechulla B, Pott MB (2003). Plant scents — mediators of inter-and intraorganismic Communication. *Planta* 217: 687-689.
- Rayapuram C, Baldwin IT (2007) Increased SA in NPR1-silenced plants antagonizes JA and JA-dependent direct and indirect defenses in herbivore-attacked *Nicotiana attenuata* in nature. *Plant Journal* 52: 700-715.
- Takabayashi J, Dicke M (1996) Plant-carnivore mutualism through herbivore-induced carnivore attractants. *Trends in Plant Science* 1: 109-113.
- Turlings TCJ, Loughrin JH, McCall PJ, Rose USR, Lewis WJ, Tumlinson JH (1995). How Caterpillar-Damaged Plants Protect Themselves by Attracting Parasitic Wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92: 4169-4174.
- Zagobelny M, Bak S, Ekstrøm CT, Olsen CE, Møller BL (2007) The cyanogenic glucoside composition of *Zygaena filipendulae* (Lepidoptera: Zygaenidae) as effected by feeding on wild-type and transgenic lotus populations with variable cyanogenic glucoside profiles. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 37: 10-18.
- Zagobelny M, Olsen CE, Bak S, Møller BL (2007). Intimate roles for cyanogenic glucosides in the life cycle of *Zygaena filipendulae* (Lepidoptera, Zygaenidae) *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 37: 1189-1197.
- Zagobelny M, Bak S, Møller BL (2008). Cyanogenesis in plants and arthropods. *Phytochemistry* 69: 1457-1468.

Om forfatterne

Inga C. Bach er hortonom og ph.d. i planteforædling og bioteknologi. Hun er skrivende redaktør på Planteforskning.dk og er desuden ansat som kommunikationsmedarbejder ved Institut for Plantebiologi og Bioteknologi, KU-LIFE.

Mika Zagobelny er biolog og har en ph.d. i molekylær biologi. Hun har forsket i cyanogene glukosider i *Zygaena* siden hun påbegyndte sit ph.d. studium i 2003. Hun er nu ansat som postdoc ved Institut for Plantebiologi og Bioteknologi, KU-LIFE og forsætter projektet med finansiering fra The Carlsberg Foundation.

Cb. Gowda Rayapuram har en MSc.grad i landbrug fra UAS Bangalore i Indien. Han forskede i tobaksplanters biosyntese af duftstoffer under sit ph.d. studium ved Max Planck Institute for Chemical Ecology/Jena University i Tyskland. En del af feltarbejdet blev udført i USA. Han er nu ansat som postdoc ved Institut for Plantebiologi og Bioteknologi, KU-LIFE, hvor han forsker i klimænderingers effekt på plantesygdomme.

Henrik Toft Simonsen er farmaceut og har en ph.d. i naturstoffers kemi. Han er ansat som forskningslektor ved Institut for Plantebiologi og Bioteknologi, KU-LIFE, hvor han forsker i overførsel af biosyntesevejen for terpenener med medicinsk potentiale til en egnet produktionsorganisme.

