

Herbivoria ja kasvien kemiallinen viestintä

Kaisa Aalto

LuK- tutkielma

Biologian tutkinto-ohjelma – ekologia

Oulun yliopisto

Lokakuu 2019

Sisällys

Johdanto	1
1 Kasvien puolustus	3
1.1 Kasvien viestintä	3
1.2 Haihtuvat yhdisteet kasvin puolustuksessa	4
1.3 Kemiallisten viestien vastaanottaminen kasvilla	5
2 Haihtuvien yhdisteiden biosynteesi	6
2.1 Missä yhdisteet eritetään	7
2.2 Kasvikemikaalien vapauttamisen ajallinen vaihtelu	8
2.3 Mittausmenetelmät	9
3 Kasvien viestintä toisilleen stressissä	9
3.1 Passiivinen viestintä	11
3.2 Viestintä pedoille ja parasitoideille	11
4 Miksi kasveilla on kemiallista viestintää?	14
4.1 Puolustuskemikaalien tuoton kustannukset	14
5 Yhteenveto	15
Lähteet.....	17

Lyhennesanasto

VOC	(engl. Volatile Organic Compounds), haihtuvat orgaaniset yhdisteet
GLV	(engl. Green Leaf Volatiles), haihtuvat yhdisteet vihreistä lehdistä/kasvinosista
JA	(engl. Jasmonic acid), jasmonihappo

Johdanto

Kasvit nähdään yleensä passiivisina, paikallaan olevina organismeina, joilla ei ole kommunikointikykyä tai aistimuksia ympäröivästä maailmasta. Näkemyksessä on perää, sillä kasveilla ei ole käytössään eläinten kaltaista hermostoa, eikä niillä ole kykyä liikkua paikasta toiseen. Todellisuudessa kasvit ovat kuitenkin hyvin sopeutumiskykyinen eliöryhmä ja kasviyksilöiden välillä käydään aktiivista viestinvaihtoa (Loon 2016). Kasvikunnan kommunikaatioon liittyvä tieteellinen tutkimus on kasvattanut suosiotaan 1980-luvun alusta lähtien (Heil ym. 2009) Vuonna 1983 raportoitiin erään pajulajin kestävästi huomattavasti paremmin herbivorien aiheuttamaa stressiä, kun ne kasvoivat vahingoittuneiden lajitoveriensä lähellä. Samaa ilmiötä ei tapahtunut kauempana kasvavien pajujen kohdalla. Tehtiin oletus, että kasvinsyöjille altistuvat kasvit viestivät toisille kasveille jollakin näkymättömällä tavalla (Rhoades 1983).

Nykyisin kasvien haihtuvien yhdisteiden kautta tapahtuva viestintä on ilmiönä vakiintunut ekologiaan ja kasvifysiologiaan. Siitä on tehty lukuisia tutkimuksia, jotka tukevat ilmiön paikkaansa pitävyyttä. Esimerkiksi nisäkkään hermoimpulssien kulkunopeuteen verrattuna signaalien kulkeutuminen kasvin johtosolukossa kestää verrattain pitkään. Siksi kuvaan astuvat erilaiset kemialliset viestiaineet, joita kasvi haihduttaa solukoistaan viestittääkseen ympäristölleen (Holopainen ym. 2018). Viestiaineita ei erity jatkuvasti, vaan niiden vapautumiselle on erityinen syy. Pölyttäjähönteisten houkuttelun lisäksi kasvit käyttävät haihtuvia yhdisteitä vuorovaikutuksessa herbivorien kanssa. Yleensä viestimolekyylin vapauttamisen syynä on kasvia ravinnokseen käyttävän herbivorin aloittama ateriointi tai hönteisen muninta kasvin solukkaan (Holopainen ym. 2010). Nämä indusoivat kasvissa haihtuvien puolustusaineiden tuotannon tai niiden vapautumisen. Toisen organismin tavoittaessa vahingoittuneen kasvin lähettämät viestimolekyylit, tapahtuu vastaanottajassa muutos, joka vaikuttaa sen seuraaviin toimintoihin (Heil ym. 2009). Tämä niin sanottu indusoituva puolustus säästää kasvin resursseja, koska tuotantokustannuksiltaan

kalliita puolustusaineita ei tarvitse tuottaa jatkuvasti, vaan ainoastaan herbivoriahyökkäyksen aikana (Frost ym. 2008).

Tässä tutkielmassa perehdytään kasvien ilmateitse tapahtuvaan kemialliseen viestimiseen hyönteisten herbivoriahyökkäyksen aikaansaamana. Tutkielman tarkoitus on perehtyä ilmiön syntymekanismiin, biosynteesiin sekä vaikutuksiin yksilön ja yhteisöjen ekologian kannalta. Kirjallisuuskatsauksessa on tavoitteena kasvattaa ymmärrystä kasvien välisestä tiedon vaihdosta, myös ylitse lajirajojen.

1 Kasvien puolustus

Kasvien liikkumiskyvyn puuttuminen altistaa niitä lukuisille ympäristön aiheuttamille stressitekijöille. Kasvit ovat luonnollisesti ravintoa suurelle osalle eliökuntaa ja tästä syystä niillä on oltava plastisuutta sekä keinoja valmistautua ja puolustautua uhkia vastaan (Scala ym. 2013). Kasveilla on käytössään mekaanisia ja kemiallisia puolustusmekanismeja herbivoriaa vastaan. Mekaanisia puolustuskeinoja ovat erilaiset rakenteelliset esteet, kuten piikit, karvat ja paksut vahamaiset pintarakenteet, joiden tarkoitus on estää tai vaikeuttaa kasvin käyttämistä kasvissyöjille. Kemiallisesti puolustautuminen tapahtuu erilaisilla yhdisteillä, kuten fenoleilla, joilla voidaan vaikuttaa herbivorin toimintaan ja selviytymiseen negatiivisesti sekä samalla lisätä kasvin omaa kelpoisuutta. Kasvien puolustusmekanismit voivat olla toiminnaltaan jatkuvia tai indusoituvia (War 2010). Lisäksi osa kasveista on tolerantteja eli ne sietävät herbivoriaa hyvin. Tolerantit kasvit kykenevät vähentämään herbivorian haittoja esimerkiksi kompensoimalla herbivoriassa menetettyä biomassaa lisäämällä kasvuaan, fotosynteesiaktiivisuuden lisäämisellä, varastoitujen resurssien käyttöön ottamisella ja resurssiallokaation muutoksilla (Rosenthal 1994).

1.1 Kasvien viestintä

Kasvien puolustusmekanismien lisäksi yksi strategia puolustautumisen tehostamiseksi kasvinsyöjiä vastaan on ilmateitse käytävä kemiallinen viestintä organismien välillä. Yleisimpiä viestiaineita ovat erilaiset haihtuvat orgaaniset yhdisteet (engl. Volatile Organic Compounds, VOCs) (Karban 2008). Nämä kasvien syntetisoimat yhdisteet ovat väylä vuorovaikutukselle ympäristön kanssa ja niillä on useita tehtäviä muun muassa kasvin puolustuksessa (Dudareva ym. 2013). Kasvien viestinnän aiheuttamia muutoksia voi ihmisaisteinkin havaita muun muassa kukkien moninaisessa värityksessä, kasvien asennoissa tai erilaisissa tuoksuissa, joilla on suuri merkitys lisääntymisen ja selviämisen kannalta. Kasvien kyky lähettää lähiympäristölleen tietoa haihtuvilla kemiallisilla yhdisteillä joutuessaan stressihyökkäyksen ja vaurioitumisen kohteeksi hyödyttää sekä yksilöä että kasviyhteisöjä (Holopainen ym. 2018).

Kasviyksilön sisällä liikkuu paljon tietoa johtosolukoissa, kuitenkin tavoittamatta muita sen ulkopuolisia yksiköitä (Frost ym. 2008). Kasvien välistä viestintää tapahtuu myös juuristoissa maanpinnan alla sienirihmastojen välityksellä. Tehokkaimmaksi ja nopeimmaksi tavaksi viestiä on noussut tutkimusten mukaan ilmajäliteinen viestintä

kemikaaleilla (Dicke ym. 2003). Haihtuvien yhdisteiden kautta tapahtuvasta viestinnästä ja vuorovaikutuksesta ilmiönä käytetään kasviekologiassa erilaisia termejä, muun muassa kommunikointi, signaali ja jopa 'salakuuntelu' (Mofikoya 2019).

1.2 Haihtuvat yhdisteet kasvin puolustuksessa

Kasvien puolustuksessa haihtuvat yhdisteet ovat tehokas ja nopea tapa tuottaa informaatiota kasvin ulkopuolelle. Näistä yhdisteistä VOCit ovat ilmaan haihtuvia kemiallisia aineita, joita kasvi vapauttaa suoraan ympäristöönsä solukkojen korkean höyrynpaineen ansiosta. VOCeja ei synny itsestään ja niiden erittyminen vaatii yleensä ulkopuolisen stressiärsyksen. Herbivoriassa kasvia vahingoitetaan mekaanisesti, yleensä pureskelemalla, joka aiheuttaa paikallisen reaktion kohdesolukoissa (Heil ym. 2009). Kasvi voi suoraan vaikuttaa vapautuvilla haihtuvilla yhdisteillä herbivorin toimintaan ja ruokahuuun (Engelberth ym. 2003), viestiä muille kasveille uhasta tai houkutellessa petoja ja parasitoideja paikalle vähentääkseen stressiä. Kun kasvin vahingoittuminen aiheuttaa vasteena tietyn tapahtumasarjan, puhutaan herbivorian indusoimasta puolustusmekanismista (Gordon-Weeks ym. 2008).

Puolustusaineiden induoituva tuotto kasvilla vaatii ympäristön ja herbivoriahyökkäysten ajallista vaihtelua siten, että kasviin ei kohdistu jatkuvaa stressiä. Myös eri hyökkäysten välillä indusoidut puolustukset eroavat toisistaan, jolloin erilaiselle stressille kasvit valmistavat eri puolustusaineita (Frost ym. 2008). Samat kemialliset viestiaineet toimivat eri puolustustavoissa herbivoriaa vastaan ja informaatioyhdisteinä. Puolustus voidaan jakaa suoriin ja epäsuoriin puolustusmekanismeihin. Suorissa herbivorian induoimissa puolustusmekanismeissa herbivorin toimintaan pyritään vaikuttamaan suoraan tuottamalla lehtiin syömistä häiritseviä kemikaaleja tai vaikuttamalla lisääntymiseen esimerkiksi erilaisilla fenoliyhdisteillä. Epäsuorassa puolustuksessa kasvi tuottaa yhdisteitä ympärilleen suoraan ilmaan, joilla on tarkoitus houkutellessa ruokailevan herbivorin vihollisia paikalle. (Holopainen ym. 2018). Kasvien välisessä herbivorian induoimassa viestinnässä ympäristöön eritetyillä hajuyhdisteillä on tarkoitus varoittaa lähialueella sijaitsevia kasveja lähestyvistä uhasta, jolloin ne voivat virittää oman puolustusaineiden tuoton korkeammalle tasolle. Assosiativisessa puolustuksessa haihtuvilla yhdisteillä viestintää tapahtuu saman lajin sekä eri lajien yksilöiden välillä (Heil ym. 2009). Kyse on positiivisesta säätelystä kasvin puolustuksessa (Baldwin 2010).

Kasvit käyttävät haihtuvien puolustus- ja viestiaineiden tuottamiseen anabolista kykyään rakentaa aineita. Tuotetuilla yhdisteillä on tarkoitus sekä lisätä omaa kelpoisuutta että tuottaa informaatiota organismin ulkopuolelle (Baldwin 2010). Myös muut abioottiset ja bioottiset stressitekijät, kuten korkea lämpötila, patogeenit tai valostressi, voivat laukaista VOCien erittymisen (Holopainen ym. 2010). Kasvien on mahdollista käyttää VOCEja ja muita haihtuvia kaasumaisia yhdisteitä kahdella tapaa – erikseen syntetisoimalla ja varastoimalla kasvissa, jolloin herbivoriastressi laukaisee niiden erittymisen. Toinen vaihtoehto on, että kaasujen synteesi ja erityyminen ovat toisiinsa kytkeytyneitä ja alkavat herbivorian indusoimana samaan aikaan (Kesselmeier ym. 1999). Tässä tutkielmassa keskitytään hyönteisherbivoriaan indusoitujen puolustusmekanismien laukaisijana. On raportoitu, että useilla kasvilajeilla indusoituva vaste herbivorialle muuttaa kasvin kemiallista koostumusta, fenologiaa, morfologiaa, fotosynteesiä sekä kasvua (Valkama ym. 2004).

Kasvien tuottamia eri VOC- yhdisteitä on suuri määrä. Suurin osa viestiaineista, joihin toiset kasvit ja herbivoreja ravinnokseen käyttävät pedot reagoivat, ovat pääosin terpeenejä ja niiden johdannaisia (Erb ym. 2018, Holopainen ym. 2018). VOCEihin kuuluvat, lehdistä haihtuvat GLV- (engl. Green Leaf Volatiles) yhdisteet ovat toinen hyvin yleinen ryhmä (Holopainen ym. 2018). GLV- yhdisteitä muodostetaan lähes kaikilla vihreillä kasveilla ja ne valmistuvat ja erittyvät nopeasti herbivorian alkaessa. Samoja viestimolekyylejä käyttävät monet pedot hyväkseen löytääkseen ravintoa (Scala ym. 2013). GLV- yhdisteitä voi aistia ihminenkin esimerkiksi koivun lehtien puhjetessa tai kasvin solurakenteen rikkoutuessa, jolloin ne saavat aikaan juuri leikatun ruohikon tuoksua (Holopainen ym. 2018). VOCien toiminta ja ekologinen vaikutus on riippuvaista ilmakehässä vallitsevista olosuhteista, sillä ne reagoivat herkästi muiden ilmassa olevien aineiden kanssa (Mofikoya 2019).

1.3 Kemiallisten viestien vastaanottaminen kasvissa

Kasvien kyky havaita ja reagoida toisten kasvien lähettämiin kemiallisiin viestiaineisiin on todettu useissa eri koejärjestelyissä. Kasveilla ei ole olemassa hajuja tunnistavia sensoreita, joten haihtuvien yhdisteiden sisäänotto tapahtuu ilmarakojen kautta, mistä myös muu kaasujen vaihto tapahtuu (Holopainen ym. 2018) tai suoraan absorboitumalla kutikulan kautta (Mofikoya 2019). Ilmavälitteisellä viestinnällä voidaan saada spesifiäkin tietoa herbivorian luonteesta. Vastaanottava kasvi saa erilaisilla yhdisteillä ja niiden kombinaatioilla

informaatiota muun muassa lähdekasvin sijainnista, stressin määrästä ja vallitsevasta tilanteesta (Erb ym. 2018). Näillä tiedoilla kasvi pystyy valmistautumaan nopeammalla ja tehokkaammalla vasteella uhkaavaan stressiin (Frost ym. 2008). Hyönteiset havaitsevat haihtuvat yhdisteet ilmasta herkkien tuntosarviaistimiensa avulla ja osaavat suunnistaa hajujäljen perässä lähdekasvin luokse (Holopainen ym. 2018). Peto- ja parasitoidihyönteiset voivat spesifien yhdisteiden avulla erottaa jopa herbivorin kehitystason (Baldwin 2010).

Haihtuvien yhdisteiden sisäänotto kasviin edellyttää sitä, että ympäröivässä ilmassa VOCien pitoisuus on korkeampi kuin kasvin omassa solukossa (Mofikoya 2019). Niiden käyttöpotentiaali vastaanottajakasvilla riippuu siitä, kuinka voimakkaasti ja kuinka pitkään yhdisteitä haihtuu lähdekasvista ympäristöön. Hyöty on suurempi ja vaste todennäköisempi, mikäli VOCien pitoisuus ympäristössä on suuri sekä haihtumisen ajanjakso on mahdollisimman pitkä (Caruso ym. 2016). Lisäksi etäisyys lähdekasvin ja vastaanottajan välillä sekä tuulten voimakkuus ja suunta vaikuttavat vastaanottoon (Mofikoya 2019). VOCien konsentraatio ilmassa yhdisteestä riippuen vaihtelee. Määrät ilmakehässä ovat erittäin pieniä, muutamasta ppt:stä (osaa per 10^{12}) useaan ppb:hen (osaa per 10^9). Kemiallinen elinaika on lyhyt ilmakehässä, esimerkiksi terpeenijohdannaisilla se on tutkimusten mukaan muutamasta minuutista noin 2-3 tuntiin asti. (Kesselmeier ym. 1999)

2 Haihtuvien yhdisteiden biosynteesi

Haihtuvat orgaaniset yhdisteet muodostuvat yleensä sekundaarisina metaboliatuotteina, eli niillä ei ole perusmetaboliassa välttämätöntä roolia. Niiden biosynteesi on riippuvaista primäärimetaboliasta tuottamasta energiasta sekä hiilen, typen ja rikin saatavuudesta (Dudareva ym. 2013). Valtaosa kasvien haihtuvista yhdisteistä on johdettu terpenoideista, rasvahappojen hajoamistuotteista, aromaattisista yhdisteistä tai aminohappojohdannaisista (Baldwin 2010). Tässä tutkielmassa keskitytään yleisimpiin kasvinpuolustuksessa erittyviin haihtuviin yhdisteisiin; terpeenijohdannaisiin, lehdistä haihtuviin yhdisteisiin (GLV) ja jasmonihappoihin (engl. jasmonic acid, JA).

Monet haihtuvat yhdisteet muokataan lipofiilisemmiksi ennen niiden erittymistä poistamalla hydrofiilisiä ryhmiä pelkistämisen, metyloinnin tai asetylointireaktioiden kautta (Baldwin 2010). Terpenoidit ovat suuri ja monimuotoinen kemiallinen ryhmä, jotka muodostuvat kahdesta yleisestä viiden hiilen esiasteesta (isopentenyylidifosfaatti ja dimetyyliallyylidifosfaatti). Ne syntetisoidaan soluliman mevalonihappo- ja

metyylitrifosfaattireiteissä (Dudareva ym. 2013). Terpenoidit voidaan luokitella isopreeniyksiköiden lukumäärän mukaan (Mofikoya 2019). Toinen suuri ryhmä ovat GLV-tuotteet, jotka ovat rasvahappojohdannaisia, eli kuusi- hiilisiä (C6) oksylipiinejä. Ne syntetisoituvat puolestaan oksylipiinireitin kautta rasvahappojen oksidatiivisessa pilkkoutumisessa (Baldwin 2010).

Kemiallisten puolustusaineiden muodostumista signaloivat reitit säätelevät myös haihtuvien kasviyhdisteiden biosynteesiä ja erittämistä. Keskeinen haihtuvien yhdisteiden erittämisen säätelijä on oksylipiinin signaalireitti. Se säätelee useita indusoituja puolustusmekanismeja ja määrittelee yhdisteet, joita vapautetaan kasvista herbivoriahyökkäyksen aikana (Baldwin 2010). Joitakin haihtuvia yhdisteitä voidaan säilöä kasvin vakuoleissa, erikoistuneissa tiehyissä tai muissa varasto-osissa (Baldwin 2010).

Monet haihtuvat yhdisteet lisäävät kasvin puolustusta tehostamalla jasmonihapon (JA) signalointia. Jasmonihappo on rasvahappojohdannainen ja kasvihormoni, jolla on merkittävä rooli puolustautumisessa herbivoreja vastaan (Mofikoya 2019). Maissilla (*Zea mays*) vahingoittuneen kasvinosan lehdistä haihtuvat yhdisteet (GLVt) indusoivat tilapäisesti myös vahingoittumattomien lehtien jasmonihapon määrää, lisäten koko kasvin puolustusta herbivoriaa vastaan. (Erb ym. 2018).

2.1 Missä yhdisteet eritetään

Kasvien haihtuvien yhdisteiden muodostumista ja erittymistä säädellään eri kasvinosissa. Suuri osa lipofiilisistä yhdisteistä eritetään epidermin membraanien kautta tai epidermin erikoistuneista rakenteista, kuten rauhaskarvoista tai resiinitiehyistä. Muutoin kasvin lehdistä ja varressa haihtuvat yhdisteet vapautetaan useimmiten ilmarakojen kautta (Baldwin 2010), jolloin ne ovat myös sidoksissa ilmarakojen paikallisesti vaihtelevaan toimintaan. Joskus haihtuvat yhdisteet pystyvät myös siirtymään ympäristöön diffuusiolla kasvin kutikulan läpi (Kesselmeier ym. 1999).

Karvoja eli trikomeja on varstorakenteina useiden kasvien lehtien ja muiden kasvinosien pinnalla ja ne muodostavat fyysisen ja kemiallisen esteen abioottista ja bioottista stressiä vastaan. Ei-glandulaariset, piikkimäiset trikomit eivät tuota kemikaaleja, vaan ovat enemmänkin mekaaninen este, jolla on tarkoitus estää herbivoriaa sekä munimista lehdille. Monisoluiset rauhaskarvat ovat haihtuvien ja ei-haihtuvien kemiallisten tuotteiden

varastorakenteita. Rauhaskarvoista puolustusaineet vapautuvat kasvin pinnalle tai suoraan ilmaan mekaanisesta tai hyönteisten aiheuttamasta ärsykkeestä (Mofikoya 2019). Esimerkiksi rauduskoivulla (*Betula pendula*) on sekä ei-glandulaarisia piikkimäisiä karvoja, että monisoluisia rauhaskarvoja jotka tuottavat ja varastoivat lipofiilisiä yhdisteitä, kuten terpeenejä, lipideitä ja flavonoidiaglykoneja ja aiheuttavat kemiallisen ja mekaanisen esteen. Näillä yhdisteillä kasvi puolustautuu herbivoriahyökkäyksiä sekä patogeenejä vastaan karkoittamalla ja estämällä niiden toimintaa (Valkama ym. 2004). Kasvien varastorakenteita puolustusaineille ovat myös esimerkiksi erilaiset monisoluiset nystyrät ja rauhaset, kuten suopursulla esiintyvät rauhasrakenteet (Holopainen ym. 2018).

2.2 Kasvikemikaalien vapauttamisen ajallinen vaihtelu

Herbivorian indusoima VOCien vapauttaminen kasvista noudattaa selkeää ajallista mallia. Joidenkin yhdisteiden kohdalla maksimaalinen erityksen määrä on päivänvalon aikaan, mutta pimeällä niitä ei havaita. Toiset yhdisteet erittyvät yöaikaan. Tärkein erityksen laukaisija on kuitenkin yleensä kasvin mekaaninen vahingoittuminen ja stressitekijät (Baldwin ym. 2002). Suurimmalla osalla kasveista kemialliset yhdisteet eritetään stressiärsykkeen ajan ja sen tuottaminen ehtyy pian stressin päättyessä (Holopainen ym. 2018).

Baldwinin ja Kesslerin (2002) mukaan herbivorian laatua voidaan tunnistaa kasveissa spesifisesti. Mekaanisen vaurion lisäksi herbivorit erittävät syljistä peräisin olevia yhdisteitä kasvin haavakohtiin. Tupakkakasvilla (*Nicotiana attenuata*) tehdyissä kokeissa on näytetty, että herbivorin syljen yhdisteet (rasvahappo-aminohappo konjugaatit) aiheuttavat endogeenisen JA-ryöpyn sekä indusoitujen VOCien erityksen. Näiden yhdisteiden vapautumista ei havaittu, mikäli syljen yhdisteet poistettiin, mutta ne palasivat, kun synteettiset syljen yhdisteet palautettiin.

Valkaman ym. (2004) mukaan herbivoriastressin ajoitus vuodenaikaan vaikuttaa kasvin indusoituihin biokemiallisiin reaktioihin ja niiden säätelyyn. Aikaisen kasvukauden herbivoria aiheuttaa yleensä voimakkaampia biokemiallisia muutoksia kasvissa, sillä nuorten lehtien vahingot pienentävät meristeemien paksuutta, joka vaikuttaa seuraavan kasvukauden versonmuodostukseen ja kasvuun. Sen sijaan kasvukauden loppuvaiheen vahingot eivät juurikaan vaikuta seuraavaan kasvuun, sillä silmut ovat jo muodostuneet.

2.3 Mittausmenetelmät

Jotta VOCien olemassaolo ja pitoisuudet on voitu tieteellisesti todentaa, on oltava menetelmiä niiden mittaamiseen. Haihtuvien yhdisteiden tutkiminen on osaltaan haastavaa, sillä mitattavat pitoisuudet ovat useimmiten hyvin pieniä. Lisäksi VOC- yhdisteet reagoivat herkästi muihin ilmakehän yhdisteisiin sekä valvontalaitteiden pintoihin. Tämän vuoksi mittaaminen kasvupaikalla on haastavaa ja kasvit on suljettava erityiseen tilaan, jossa ympäristön muu muutos tai stressi eivät aiheuta virheellisiä tuloksia, esimerkiksi valon muutoksen vaikutus. Yleisimmin VOC- yhdisteitä mitataan kaasukromatografiapohjaisilla tekniikoilla, kuten kaasukromatografia-massaspektrometrialla. Toinen yleinen mittausmenetelmä on pehmeään kemialliseen ionisaatioon perustuva massaspektrometria, kuten valikoitu ionivirtausputken massaspektrometria (Materic ym. 2015). Kenttäkokeissa VOCien mittaamista hankaloittaa edellä mainittujen tekijöiden lisäksi varmuus lähdekasvista. Etenkin tiheässä kasvillisuudessa mittaaminen spesifisti yhdestä kasviyksilöstä on vaikeaa (Mofikoya 2019).

3 Kasvien viestintä toisilleen stressissä

Kasveilla on osoitettu olevan kyky aistia muiden lähistöllä olevien kasvien erittämiä VOC-yhdisteitä. Tämä on todistettu muun muassa puolustusgeenien aktivoitumisena ja parempana kestävyytensä ja puolustuksena herbivoriaa vastaan (Holopainen ym. 2018). Kemiallisin viestiainein tapahtuvassa signaaloinnissa on kyse puolustusta lisäävien aineiden indusoidusta syntetisoinnista, varoittamisesta sekä naapurikasvin valmistautumisesta samaa hyökkäystä vastaan. Kasvin erittämien ilmvälitteisten kemiallisten viestiaineiden tavoittaessa toisen kasviyksilön, laukaisee vastustuskykyyn liittyvien geenien ekspressio fenotyypin vasteen. Vaurioituneista lehdistä erittyneet viestiaineet tavoittavat yleensä saman kasvin vahingoittumattomat osat sekä naapurikasvit (Kuva 1) (Heil ym. 2009).

Saman kasviyksilön sisäistä viestintää tapahtuu paljon johtosolukoiden välityksellä, mutta myös haihtuvien yhdisteiden avulla (Heil ym. 2009). Johtosolukoissa viestiminen tapahtuu signaalimolekyylien kuljettamana nilassa, siiviläputkissa ja ksyleemissä (Frost ym. 2008). On osoitettu, että kasvin sisäisellä VOC- välitteisellä viestinnällä on merkitystä myös fenotyypin omalle kelpoisuudelle. Esimerkiksi pensasmustikalla (*Vaccinium corymbosum*) vahingoittuneiden kasvinosien erittämät kemialliset viestiaineet tutkimusten mukaan indusoivat vastustuskykyä saman yksilön vahingoittumattomissa osissa.

Johtosolukoissa tapahtuvaan signaalointiin verrattuna VOCit saavuttavat nopeammin vastaanottavan kasvinosan vapautuessaan välittömästi soluvaurion tapahtumisen jälkeen, eikä esimerkiksi kasvin anatomia vaikuta viestimiseen (Heil ym. 2009).

Vahingoittumattomat kasvit käyttävät hyödykseen ja reagoivat omaa vastustuskykyä parantamalla vahingoittuneiden kasvien lähettämiä kemiallisia viestejä (Dicke ym. 2003). Terveessä kasvissa puolustusgeenien ekspressio herbivoriaindusoidun puolustuksen valmistamiseksi alkaa viestiaineen tavoittaessa niistä vastaavat reseptorit. Maissilla (*Zea mays*) tehdyssä kokeessa, jossa krysanteemiyökkösen (*Spodoptera littoralis*) vahingoittamat naapurikasvit erittivät haihtuvia yhdisteitä ympäristöönsä, laukaisi viestiaineet puolustuksesta vastaavien geenien ekspression terveillä lajitovereilla (Frost ym. 2008). Puolustusaineiden valmistamista voidaan havaita limapavun (*Phaseolus lunatus*) kukan nektarintuotossa, joka toimii puolustusaineena hyönteisiä vastaan ja houkuttelee paikalle petomuurahaisia. Stressittömässä kasvissa nektaria ei erity juurikaan, mutta herbivorin ollessa läsnä kasvi tuottaa näkyviä määriä kukkanektaria. Myös vahingoittuneen naapurikasvin lisääntynyt nektarin tuotto lisäsi vahingoittumattoman limapavun puolustusta nektarintuotannon kasvaessa (Holopainen ym. 2010, Baldwin 2010).

Herbivoriastressin indusoimien haihtuvien yhdisteiden hyödyntäminen vastaanottavilla kasveilla ei rajoitu saman lajin yksilöihin, vaan eri lajien välillä tapahtuvaa VOCEihin reagointia on raportoitu useilla eri lajeilla (Heil ym. 2009). Interspesifistä kasvikasvi viestintää on tutkittu muun muassa villitupakan ja vahingoittuneiden salviamarunapensaiden (*Artemisia tridentata*) välillä. Koejärjestelyssä tupakkakasveja kasvoi mekaanisesti vaurioitetun salviamarunapensaiden vierellä ja kontrolliryhmän tupakat vaurioitumattomien pensaiden lähellä. Vaurioituneen salviamarunan vieressä kasvaneiden tupakkakasvien puolustusentsyymipitoisuudet olivat korkeammat ja hyönteisherbivorian vahingot pienemmät kuin vahingoittumattoman salviamarunan vieressä kasvavien kontrollikasvien (Dicke ym. 2013).

Isäntäkasvilla ei ole todettu olevan kykyä kohdistaa herbivoriaindusoituja viestiaineita vain tietyille kasveille, vaan yhdisteet tavoittavat ne ympärillä olevat kasvit, joiden ympäristön konsentraatio on riittävä VOCien otolle. On kuitenkin teorioita, että viestiaineiden osalta kasveilla esiintyisi sukulaisten suosimista. Eräässä kenttäkokeessa salviamarunan puolustusaineiden signaalointi oli voimakkaampaa, kun viestin lähettäjäkasvin ja vastaanottajan välillä oli geneettistä sukulaisuutta (Baldwin 2010). On todennäköisempää,

että lähekkäin sijaitsevilla kasveilla on sukulaisuutta, joten on myös esitetty, että VOCien käytöllä olisi enemmän hyötyä altruistisella naapurin auttamisstrategialla, jolloin hyöty kohdistuisi kasviyhteisöön sukulaisuuden sijasta (Heil ym. 2009).

3.1 Passiivinen viestintä

Kaikki kasvivälitteinen viestintä ei ole aktiivista erittämistä ja viestin vastaanottamista, vaan myös passiivisesti voidaan vaikuttaa lähistöllä kasvavien kasvien ominaisuuksiin. Tällöin vastaanottajakasvin kasvuolosuhteet paranevat passiivisesti ilman varsinaista fysiologista vastetta, kun toisen kasvin vapauttavat yhdisteet ovat läsnä. Esimerkkilajina suopursu (*Rhododendron tomentosum*), jonka lehdissä on haihtuvia yhdisteitä säilöviä rakkulakarvoja (Holopainen ym. 2018). Mofikoya tutki väitöskirjassaan (2019) pohjoisella suopursulla haihtuvien yhdisteiden passiivisen erittämisen vaikutusta naapurikasvien herbivoriapuolustukseen. Lämpimässä ilmassa ja hyönteisten liikkua hyvin lähellä kasvia, haihtuu kemiallisia yhdisteitä varasto-osista ja yön viiletessä ne tiivistyvät lähistöllä olevien kasvien pintaan lisäten niiden kestävyttä muun muassa herbivoriaa vastaan. Tällöin samalla alueella kasvavat kasvit muodostavat yhdessä yhteisön, jossa osa jäsenistä saa helpotusta herbivoriaan muiden kasvien hyödyllisen ominaisuuden vuoksi (Holopainen ym. 2018, Mofikoya 2019). Kentällä toteutettu tutkimus osoitti, että suopursun erittämät yhdisteet lisäsivät naapurikasvien resistenssiä herbivoriaa ja muita stressitekijöitä vastaan (Mofikoya, 2019).

3.2 Viestintä pedoille ja parasitoideille

Kasvi-kasvi viestinnän lisäksi kemiallisilla yhdisteillä kommunikoidaan myös muille lajeille (Kuva 1). Pedoille ja parasitoideille viestiminen herbivoriastressissä on kasvin puolustuksen kannalta tärkeää (Gordon-Weeks ym. 2009) ja se tapahtuu samoilla viestiaineilla kuin kasvien välinen viestintä. Herbivorian alkuvaiheessa indusoituu kasvissa yleensä ilmaan ensimmäisenä aldehydejä. Hetken kuluttua herbivorian jatkuessa myös alkoholien erityks alkua, sekä edelleen asetaattien vapautuminen. Nämä yhdisteet yhdessä muodostavat kemiallisen viestikombinaation (Holopainen ym. 2018). Tutkimusten mukaan eniten herbivorien vihollisia paikalle houkuttelevat yhdisteet ovat GLV:t ja tietyt terpeenit (Holopainen ym. 2010). Näillä on tarkoitus houkuttaa paikalle muun muassa saalistavia

punkkeja, parasitoidipistiäisiä sekä patogeenisiä sukkulamatoja, jotka käyttävät hyönteisherbivoreja luonnolliseksi ravinnokseen (Mäntylä ym. 2008). Kasvien kemiallisista viestiaineista on hyönteisiä ja toukkia ravintonaan käyttävien petojen ravinnonhankinnan kannalta hyötyä. Eri herbivorihyönteiset ovat spesialisoituneet eri kasvien käyttöön ravintona ja munien laskupaikkana. Viestiaineiden eri koostumukset houkuttelevat taas spesifisti eri herbivoreja käyttäviä petoja ja parasitoideja paikalle (Holopainen ym. 2018, Baldwin 2010). Jotta viestiaineista on hyötyä ravinnon hankinnassa, tulee pedon tai parasitoidin olla tarpeeksi lähellä erittävää kasvia havaitakseen yhdisteet (Puente ym. 2008).

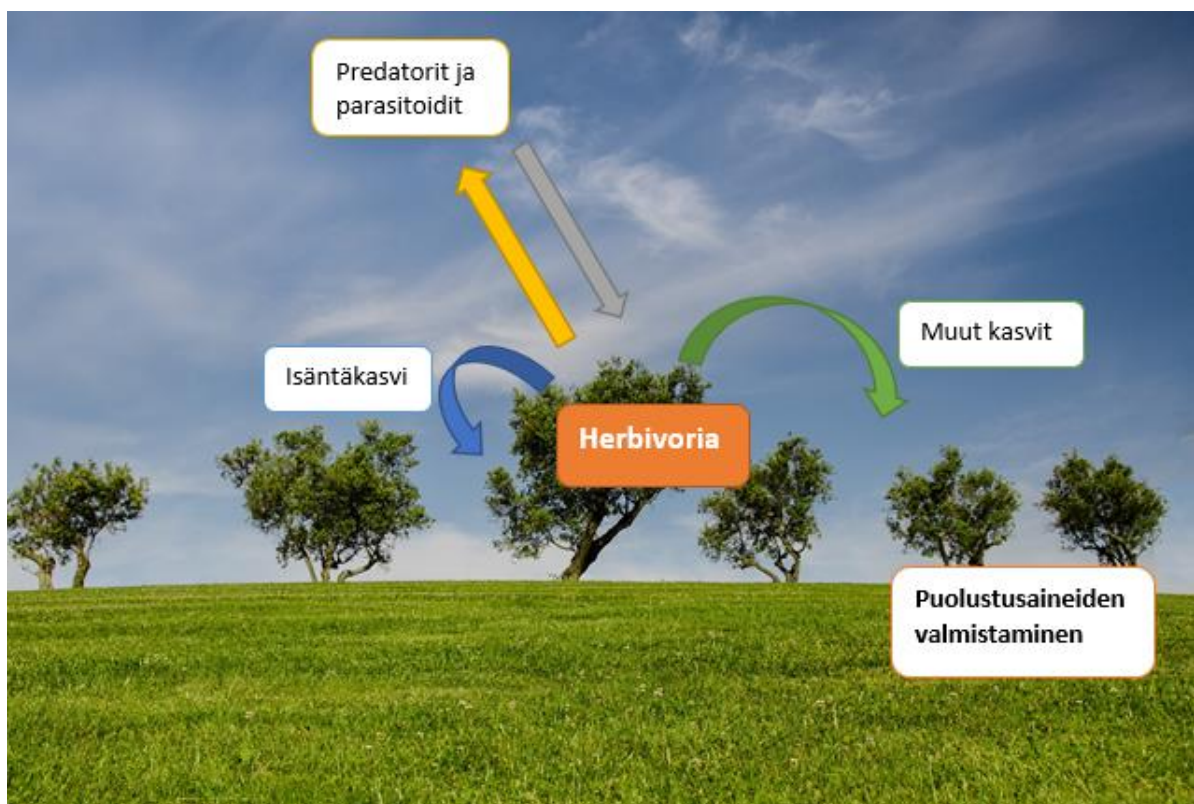
Haihtuvien kasvikeemikaalien vaikutus parasitoidien läsnäololle on osoitettu Puente ym. (2008) kokeessa, jossa tutkittiin kaalin (*Brassica oleracea*), naurisperhosen toukan (*Pieris rapae*) ja parasitoidipistiäisen (*Cotesia rubecula*) vuorovaikutuksia kaalin erittämien VOCien vaikutuksesta. Viiden päivän kokeen ajan lähekkäin istutetut kaalikasvit altistettiin eri kehitysasteisien naurisperhosen toukkien herbivorialle, joka indusoi haihtuvien puolustusaineiden erittymisen kasvista. Haluttiin selvittää hyötyvätkö parasitoidipistiäiset herbivorian indusoimien VOCien erittymisestä kasvista ja minkälaisia strategioita parasitoideilla on isäntäeliön löytämiseksi. Parasitoidien strategioita ilmeni neljä (Taulukko 1). Tulokseksi saatiin, että suurin osa parasitoideista etsi naurisperhosen toukkia VOCien avulla ja hyötyivät tästä strategiasta.

Strategia	A	B	C	D
Malli	VOCien käyttäminen keskiarvolta haitallista parasitoideille	VOCien käyttö ei hyödyllisempää kuin satunnainen etsiminen	VOCien käyttö hyödyllistä yhdelle herbivorian kehitysasteelle	VOCien käyttö hyödyllistä parasitoideille isäntäeliön etsinnässä
Määrä	11 %	22 %	9 %	58 %

Taulukko 1. Parasitoidipistiäisen (*Cotesia rubecula*) VOCien käyttö ja hyöty kokeessa isäntäeliön löytämiseksi (Puente ym. 2008)

Mäntylä ym. (2008) tutkivat puolestaan kasvien tuottamien haihtuvien orgaanisten yhdisteiden vaikutuksia herbivorien petojen läsnäoloon. Kokeessa koivun (*Betula pendula*) herbivorian indusoimaa VOCien eritystä tutkittiin kahdessa ryhmässä: koivut, jotka olivat tunturimittarin (*Epirrita autumnata*) herbivorian kohteena, jonka lisäksi koivuihin

aseteltiin muoviluvahasta muotoiltuja näköistoukkia eri puolelle puuta, sekä kontrolliryhmä, joihin ei kohdistunut lainkaan herbivoriaa ja puihin aseteltiin samoja näköistoukkia. Tulokseksi saatiin, että toukkia ravintonaan käyttäviä varpuslintuja oli läsnä enemmän koivuissa, joissa tapahtui herbivoriaa, ja haihtuvia yhdisteitä oli lähiympäristössä. Tämä saatiin selville lintujen tekemistä vaurioista muoviluvahatoukkiin. Kokeen perusteella voidaan olettaa, että varpuslinnut käyttävät visuaalisen havaitsemisen lisäksi kasvien erittämiä VOCEja hyödyksi löytääkseen hyönteisiä, jotka käyttävät kasvia ravinnokseen (Mäntylä ym. 2008).



Kuva 1. Kasvin VOCien erittäminen herbivoriastressissä. Herbivoria aiheuttaa kasvissa suoria puolustusmekanismeja. Vihreä nuoli kuvaa VOCien eritystä naapurikasveille, joka käynnistää niissä puolustusaineiden tuoton. Sininen nuoli kuvaa kasvin sisäistä viestimistä VOCEilla. Petojen ja parasitoidien houkuttelu (keltainen nuoli) ja niiden paikalle tulo (harmaa nuoli) kasvin luokse (Gordon-Weeks, 2009).

4 Miksi kasveilla on kemiallista viestintää?

Kasvien viestimiskyky kemiallisilla yhdisteillä on evoluution seurausta. Yksi teoria on, että viestintä kasvien välillä on kehittynyt kasviyksilön sisäisestä VOC-viestinnästä. Pelkällä vahingoitetun kasvin viestinnällä toisille kasveille ei ole isäntäkasvin kannalta löydetty selkeää hyötyä, sillä viestiaineiden synteesi ja erittäminen vaativat kustannuksia metaboliassa. Yhteisötasolla lähikasvien avustaminen varoitusviesteillä helpottaa herbivoriapainetta populaation kannalta ja näin ollen hyödyttää myös yksilöä. Yksi selitys on, että ilmavälitteinen viestintä kasvien välillä voisi olla selitettävissä altruismilla, joka toisi hyötyä laaja-alaisesti populaatiolle (Heil ym. 2009). Kaikki kasvit eivät kuitenkaan ota kemiallista informaatiota vastaan, ollen “kuuroja” ympäröiville viestiaineille. Tällöin haihtuvia kasviekemikaaleja hyväksi käyttävät ja niiden avulla omaa puolustuskykyä tehostavat kasvit saavat valikoivan etuaseman niihin verrattuna, joissa indusoituvia puolustusreaktiota ei tapahdu (Dicke ym. 2003). Mäntylän ym. tutkimuksessa, jossa linnut suunnistivat hankkimaan ravintoa VOCien esiintymisen avulla, voidaan pitää havaintona hyötysuhdetta molempiin suuntiin; varpuslinnut löysivät ruokansa helpommin koivujen lähettämien kemiallisten signaalien välityksellä ja kasvi saa helpotusta toukkien aiheuttamaan herbivoriastressiin (Mäntylä ym. 2008).

4.1 Puolustuskemikaalien tuoton kustannukset

Ekologiassa tunnetaan kasvien eri fenotyyppejä mekanismeja selvitä herbivorian aiheuttamasta stressistä puolustautumalla ja toleranssilla. Kasvit joutuvat jakamaan resurssejaan, eli allokoimaan, eri toimintojen välillä (Loon 2016). Puolustautumismekanismit aiheuttavat näin yleisesti trade-off tilanteen metaboliassa, joka voi sinänsä vaikuttaa kasvin kelpoisuuteen (Baldwin ym. 2001). Aikaisemmin mainitussa tutkimusesimerkissä (Dicke ym. 2013) jossa tupakkakasvi muodosti enemmän puolustusaineita kasvaessaan vahingoittuneiden salviamarunapensaiden vieressä, jolloin tupakka selvisi puolustusta lisäämällä vähemmällä herbivoriastressillä, oli kääntöpuolensa. Tutkimuksessa tupakan ja salviamarunan viestinnän välillä oli lopulta negatiivinen korrelaatio. Selvisi, että vaikka tupakkakasvi tuotti enemmän puolustusaineita herbivoreja vastaan, oli sen hallavauriot kontrolliryhmään verrattuna suuremmat. Vaikuttaa siltä, että puolustusaineiden tuotto aiheutti trade-off tilanteen

kylmänkestävyyden kanssa, ja näin ollen epäsuotuisia seurauksia kasvin kelpoisuuteen (Dicke ym. 2003).

Kasvin tulee optimoida ympäristön muutoksien mukaan allokaatiota kasvun, puolustuksen ja lisääntymisen välillä. Puolustusaineiden tuotossa kasvi ei ole ainoastaan naapureiden viestien varassa, vaan niillä on myös jatkuva peruspuolustus. Erään teorian mukaan kasveilla, joiden peruspuolustus on korkealla, on stressistä indusoituvien puolustuksien taso matalampi ja päinvastoin. Tällöin eri puolustusmenetelmien välillä voidaan havaita trade-offia (Valkama ym. 2005). Puolustuksen voidaan ajatella olevan optimaalisin silloin kun puolustusaineita ei juuri tuoteta tai niiden tuotanto pysyy alhaisena stressittömässä tilanteessa. Tällöin peruspuolustus on alhainen, ja herbivoriastressissä puolustus nousee indusoidusti (Frost ym. 2008).

5 Yhteenveto

Kasvien viestintä on noussut suosituksi aiheeksi kasvitieteessä ja herättänyt kiinnostusta populaarissa kirjallisuudessaakin. Useissa tutkimuksissa on selkeitä viitteitä haihtuvien orgaanisten yhdisteiden, eli VOCien, aiheuttamasta fyysikaalisesta ja kemiallisesta muutoksesta kasveissa ja niiden ympäristössä. Niiden ekologinen merkitys on ilmeinen ja kyse on todennäköisesti koevoluutiosta kasvien, herbivorien ja niiden luonnollisten vihollisten välillä (Mäntylä ym. 2008). On teorioita, joilla voitaisiin selittää haihtuvien signaaliaineiden kehitystä, mutta niiden testaamiseksi puuttuu empiirinen tieto. Varmaa tietoa ei ole, kuinka haihtuvat yhdisteet havaitaan kasvissa ja muutetaan signaaleiksi (Heil ym. 2008). Myöskin se, mielletäänkö haihtuvat signaalit kommunikaatioksi tai viestinnäksi, on jokseenkin kiistanalaista. Inhimilliseen viestintään ilmiö ei ole verrattavissa, mutta voidaan ajatella, että ilmaitse tapahtuva signaalointi voi edustaa kasveille niiden korkeinta viestinnän muotoa.

Kasvien välisen viestinnän hypoteesin problematiikkana on sen tutkimuksen hankaluus kenttäolosuhteissa. Myös muunlaisia selityksiä viestiaineista on esitetty, kuten herbivorin omat viestiaineet, joita pedot seuraisivat. Etenkin varhaisemmissa tutkimuksissa viestintää ilmiönä oli dokumentoitu vain laboratorio-olosuhteissa keinotekoisessa ympäristössä. VOCien vaikutus luonnollisissa ekosysteemeissä on kuitenkin todistettu myöhemmin useissa huolellisissa kenttäkokeissa (Dicke ym. 2003). Tutkimusten etenemisestä huolimatta paljon ilmiön synnystä ja signaalireseptorien fysiologiasta on selvittämättä.

Ekologian saralla erilaisten kasviyhteisöjen viestintä niiden luonnollisessa kasvuympäristössä olisi jatkossa kiinnostava aihe lisätutkimuksille.

Lähteet

- Baldwin, I, Halitsche R, Kessler, A & Schittko, U. 2001: Merging molecular and ecological approaches in plant–insect interactions – Current opinion in Plant Biology, Issue 4, 351-358.
- Baldwin, I, Kessler, A, Halitsche, R. 2002: Volatile signaling in plant–plant–herbivore interactions: what is real? - Current opinion in Plant Biology, 351-354.
- Baldwin, I. 2010: Plant volatiles – Current Biology vol 20 no 9.
- Caruso, C & Parachnowitsch, A. 2016: Do Plants Eavesdrop on Floral Scent Signals? - Trends in Plant Science. No.1, 9-15.
- Dicke, M, Agrawal, A & Bruin, J. 2003: Plants talk, but are they deaf? - Trends in Plant Science. No.9, 403-405.
- Dudareva N, Klempien A., Muhlemann J., Kaplan I. 2013: Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds – New Phytologist
- Engelberth, J, Alborn, H, Schmelz, E & Tumlinson, J. 2003: Airborne signals prime plants against insect herbivore attack – PNAS no. 6, 1781-1785.
- Erb, M. 2018: Volatiles ad inducers and suppressors of plant defense and immunity – Orgins, specificity, perception and signaling – Current opinion in Plant Biology, 117-121.
- Frost, C, Mescher, M, Carlson, J & De Moraes, C. 2008: Plant Defense Priming against Herbivores: Getting Ready for a Different Battle – Plant Physiology, Vol. 146, 818-824.
- Gordon-Weeks, R & Pickett, J.– Role of Natural Products in Nature: Plant-Insect Interactions. Teoksessa: Osbourn, A. & Lannzotti, V. 2009: Plant- derived Natural Products – Synthesis, Function and Application; 321-347.
- Heil, M & Karban, R. 2009: Explaining evolution of plant communication by airborne signals – Trends in Ecology and Ecolution, 137-144.
- Holopainen, J & Greshenzon, J. 2010: Multiple stress factors and the emission of plant VOCs – Trends in Plant Science. Issue 3, 176-184.
- Holopainen, J. Blande, J. & Kivimäenpää, M. 2018. Miten kasvit kommunikoivat? - Duodecim 134(13):1345-1352.
- Karban, R. 2008: Plant behaviour and communication – Ecology Letters, 727-739.

- Kesselmeier, J. & Staudt, M. 1999. Biogenic Volatile Organic Compounds (VOC): An Overview on Emission, Physiology and Ecology – *Journal of Atmospheric Chemistry*. 33: 23-88.
- Loon, L.C. 2016. The Intelligent Behavior of Plants. *Trends in plant science*, 21 4, 286-294.
- Mäntylä, E., Alessio, G., Blande, J., Heijari, J., Holopainen, J., Laaksonen, T., Piirtola, P. & Klemola, J. 2008. From Plants to Birds: Higher Avian Predation Rates in Trees Responding to Insect Herbivory. *PLoS ONE* 3(7).
- Materić, D., Bruhn, D., Turner, C., Morgan, G., Mason, N. & Gauci, V. 2015. Methods in plant foliar volatile organic compounds research – Applications in Plant Sciences
- Mofikoya, A. 2019. Protective functions of plant semi-volatiles and their degradation products on plant surfaces. Itä-Suomen yliopisto, Luonnontieteiden ja metsätieteiden tiedekunta / Ympäristö- ja biotieteiden laitos, väitöskirja.
- Puente, M., Magori, K., Kennedy, G. G., & Gould, F. 2008. Impact of herbivore-induced plant volatiles on parasitoid foraging success: a spatial simulation of the *Cotesia rubecula*, *Pieris rapae*, and *Brassica oleracea* system. *Journal of chemical ecology*, 34(7), 959-970.
- Rhoades, D.F. 1983. Responses of Alder and Willow to Attack by Tent Caterpillars and Webworms: Evidence for Pheromonal Sensitivity of Willows.
- Rosenthal, Joshua & Kotanen, P.M.. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends Ecol Evol* 9:145-148. *Trends in ecology & evolution*. Vol.9(4), pp.145-148
- Scala, A, Allmann, S, Mirabella, R, Haring, M. & Schuurink, R. 2013. Green Leaf Volatiles: A Plant's Multifunctional Weapon against Herbivores and Pathogens. *International Journal of Molecular Sciences*. 14(9): 17781–17811.
- Valkama, E, Koricheva, J, Ossipov, V, Ossipova S, Haukioja, E & Pihla, E. 2004: Delayed induced responses of birch glandular trichomes and leaf surface lipophilic compounds to mechanical defoliation and simulated winter browsing – *Oecologia*, 385-393.
- War, A, Paulraj, M, Ahmad, T, Buhroo, A, Hussain, B, Ignacimuthu, S. & Sharma, H. 2012: Mechanisms of plant defense against insect herbivores, *Plant Signaling & Behavior*, 7:10, 1306-1320