

Lutosława Skrzypczak, Barbara Thiem

## METABOLITY STRESOWE ROŚLIN WYŻSZYCH

### STRESS METABOLITES OF THE HIGH PLANTS

Organizmy żywe znajdują się w nieustannej walce z różnymi czynnikami środowiska zewnętrznego. Reakcje obronne są stosunkowo dobrze poznane w świecie zwierząt i bywają coraz częściej porównywane ze zjawiskami spostrzeganymi wśród roślin. Metabolitami stresowymi u tych ostatnich są fitoaleksyny, które wykryto dotąd jedynie w roślinach wyższych. Z uwagi na skromne informacje o fitoaleksynach w literaturze krajowej [44] wydawało się celowe przybliżenie czytelnikowi tej grupy związków naturalnych.

Nazwa fitoaleksyna wywodzi się z języka greckiego — phytoalexin, phyton — roślina, alexein — ochraniać.

Ogólnie przyjęto, że są to „niskocząsteczkowe związki przeciwbakteryjne syntetyzowane i gromadzone w roślinach pod wpływem działania mikroorganizmów”. Powstają prawdopodobnie z odmiennych prekursorów i są *de novo* syntetyzowane przez enzymy [2, 8].

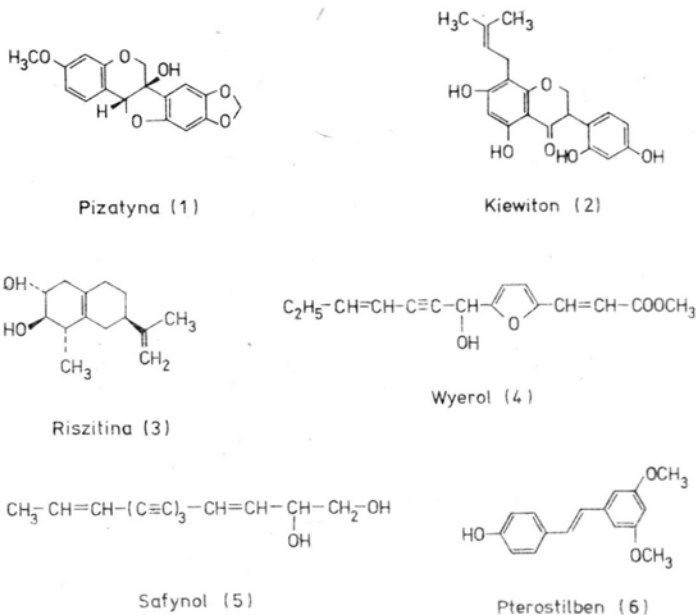
### Chemiczne czynniki odpornościowe

Pierwszymi czynnikami odpornościowymi wykrytymi w roślinach były pirokatechina i kwas protokatechowy, które stwierdzono w cebulach gatunku *Allium cepa* L. infekowanych grzybem *Colletotrichum circinans* (Berk.) Vogl. Doświadczenia nad wytwarzaniem przez tkankę roślinną substancji przeciwgrzybiczych zapoczątkował Bernard [11], używając bulw storczyków poddawanych działaniu grzyba *Rhizoctonia repens* Bernard. Substancją fungistatyczną okazała się pochodna fenantrenu — orchinol. Następnym związkiem o analogicznych właściwościach był seskwiterpenoid — riszitina, wyodrębniony z organów podziemnych ziemniaka (ryc. 1).

Na przykładzie uprawianych gatunków zbóż, opornych na rdzę zbożową, obserwowano szybkie obumieranie komórek w miejscu infekcji. To zjawisko prze-

ciwdziałania na inwazyjne szczepy grzybów określił Stakman [11] jako nadwrażliwość (hypersensitivity).

Müller i Börger [11], prowadząc obserwacje ziemniaków zainfekowanych grzybem — *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary stwierdzili, że tkanki roślinne w wyniku nadwrażliwości produkują specjalne związki chemiczne. Wydzielane



Ryc. 1. Struktury najczęściej spotykanych fitoaleksyn: izoflawonoidy [1, 2], seskwiterpenoidy [3], furanoacetyleny [4], poliacetyleny [5], stilbeny [6].

substancje posiadały właściwości inhibicyjne wobec pewnych szczepów stosowanego grzyba. Działały również fungistatycznie na inne rodzaje grzybów pasożytniczych. Wspomniani powyżej autorzy zaproponowali dla tych nie wyodrębnionych substancji obronnych nazwę hipotetyczną — fitoaleksyny.

Za pierwszą fitoaleksynę uważa się pochodną pterokarpanu — pizatyne (ryc. 1) wyodrębnioną z gatunku *Pisum sativum* L. W niedługim czasie po odkryciu pizatyne, wydzielono następny związek z *Phaseolus vulgaris* L. — fazeolinę. Dotąd wykazano obecność fitoaleksyn w 20 rodzinach systematycznych. Głównym przedmiotem badań były rośliny okrytonasienne, w niewielu przypadkach gatunki o formach drzewiastych [4, 5, 34]. Brak dotąd informacji o stwierdzeniu tego rodzaju związków w roślinach niższych. Najdokładniej są zbadane fitoaleksyny w rodzinach *Fabaceae* (*Leguminosae*) i *Solanaceae*. W pierwszej rodzinie dominują pochodne typu izoflawonoidu jak: pterokarpany, kumestany, izoflawony, izoflawanony i izoflawany. Wymienia się również dalsze związki jak: furanopochodne benzeny i acetyleny, chromony, flawanony i stilbeny (ryc. 1).

Ingham [26] podaje dla poszczególnych substancji właściwości fizykochemiczne oraz gatunek i organ rośliny, z którego zostały wydzielone. Autor zamieszcza przy

większości związków oceny aktywności przeciwgrzybiczej. Z tych informacji wynika, że dla 71% badanych fitoaleksyn wartości  $ED_{50}$  wynoszą poniżej 50  $\mu\text{g/ml}$ . Wśród pochodnych izoflawonoidu najaktywniejsze są związki typu pterokarpanu i izoflawanu.

W rodzinie Psiankowatych metabolitami stresowymi okazały się związki fenolowe, seskwiterpenoidy, poliacyetyleny i glikoalkaloidy steroidowe.

Różny charakter chemiczny posiadają fitoaleksyny stwierdzone w pozostałych rodzinach systematycznych. Łącznie z rodziną *Fabaceae*, pochodne stilbenu wykryto w taksonach: *Vitaceae*, *Pinaceae* i *Malvaceae* [9]. Ostatnio z gatunku rodzaju *Nicotiana* wydzielono nowe fitoaleksyny seskwiterpenoidowe o właściwościach przeciwgrzybiczych [6, 46, 47]. Antybiotyczną aktywność omawianych metabolitów, stwierdzono nie tylko w odniesieniu do grzybów patogennych lecz również bakterii, szczególnie gram-dodatnich [22].

Dane zamieszczone w literaturze minionych pięciu lat informują o wykryciu nowych grup związków zaliczanych do metabolitów stresowych. Poza najczęściej spotykanymi związkami z grupy izoflawonoidów [10, 25, 27—31], seskwiterpenoidów [6, 33, 42, 46] i stilbenów [1, 9], wykryto związki o charakterze fitoaleksyn: pochodne antronu [50] i furanu [34, 43], lignany [35], amidy fenolowe [38, 41] i alkaloidy [16].

### Wyzwalacze fitoaleksyn

Na przykładzie *Pisum sativum* L. stwierdzono, że roślina syntetyzuje pizatyne nie tylko w obecności spor grzyba *Monilinia fructicola* (Wint.) Honey lecz także pod wpływem działania chlorku rtęciowego i chlorku miedziowego. W oparciu o wyniki dalszych badań okazało się, że poza mikroorganizmami, istnieje szereg czynników inicjujących wytwarzanie i gromadzenie fitoaleksyn w tkankach roślinnych. Czynniki te nazwano wyzwalaczami (elicitors) i podzielono na dwie grupy [51]: wyzwalacze biotyczne — pochodzenia biologicznego i wyzwalacze abiotyczne — obejmujące czynniki fizykochemiczne. Do pierwszej grupy należą: wirusy, bakterie, grzyby, ryjkowce, nicienie. Okazało się, że nie tylko wymienione organizmy żywe mogą spełniać rolę elicytorów, ale również ich składniki. Najczęściej są to komponenty ścian komórkowych grzybów, związki o dużych molekułach jak: węglowodany, glukoproteiny, polipeptydy oraz enzymy [48]. Właściwości wyzwalaczy wykazywały również kwasy tłuszczowe i frakcje komponentów rozpuszczalnych w wodzie otrzymanych przez ekstrakcję grzybni. Dopatrywano się również obecności endogennych wyzwalaczy fitoaleksyn w wyciągach roślinnych [8].

W grupie elicytorów abiotycznych wymienia się: sole metali ciężkich, inhibitory oddychania, jak fluorek sodowy czy cyjanek potasowy, niektóre detergenty, antybiotyki, syntetyczne peptydy oraz jady węzów i pszczoł. Wnioskuje się poza tym, że rolę wyzwalaczy abiotycznych spełniają regulatory wzrostu roślin jak: etylen, kwas indolilo-3-octowy, kwas 2,4-dichlorofenoksyoctowy i kwas 2, 4, 5-trichlorofenoksyoctowy.

Biosyntezę fitoaleksyn można również inicjować czynnikami fizycznymi poprzez uszkodzenie tkanki roślinnej (nacięcia, ułucia, stłuczenia), naświetlanie promieniami nadfioletowymi, a również przez zamrożenie. Obecnie niektóre czynniki stresowe są wykorzystywane w ukierunkowywaniu biosyntezy metabolitów wtórnych [16].

### Kultury tkankowe w badaniach fitoaleksyn

Roślinne kultury tkankowe i komórkowe okazały się użyteczne w studiach nad odpornością roślin i wyjaśnieniem mechanizmu regulacji biosyntezy fitoaleksyn [32]. Dotychczasowe badania polegały na izolacji i określeniu budowy związków produkowanych przez komórki kalusa bądź kultury zawiesinowej, w odpowiedzi na stres wywołany różnymi elicytorami.

Biosynteza i gromadzenie fitoaleksyn w kulturach tkankowych była kontrolowana przede wszystkim przy użyciu elicytorów biotycznych [7, 14, 21, 37, 45]. Rzadziej stosowano wyzwalacze abiotyczne [13, 14, 21, 35]. Większość prac dotyczyła izoflawonoidów i seskwiterpenoidów w kulturach tkankowych roślin z rodziny *Fabaceae* i *Solanaceae*. Przykłady roślinnych kultur *in vitro* syntetyzujących fitoaleksyny przedstawia tabela I.

Stosowanie roślinnych kultur *in vitro* w badaniach fizjologicznych nad produkcją fitoaleksyn stwarza możliwości dokładnych obserwacji z uwagi na otrzymywanie dużej liczby komórek rosnących w identycznych, kontrolowanych warunkach, które mogą być wprowadzane w kontakt z odpowiednim elicytorem. Ten typ doświadczeń pozwala łatwo śledzić interakcję gospodarz — patogen. Kultury komórkowe były z powodzeniem stosowane w badaniach nad wieloma gatunkami roślin infekowanymi różnymi szczepami bakterii i grzybów [15, 17]. W tego rodzaju badaniach *in vitro*, najczęściej stosowanym i wygodnym, eksperymentalnym narzędziem jest układ — kultury tkankowe *Nicotiana tabacum* L. w kontakcie z grzybem *Phytophthora parasitica* Dast. var. *nicotiana* [23, 24]. W wyniku licznych badań określono wymagania tej kultury dotyczące regulatorów wzrostu, poznano warunki różnicowania i skład metabolitów. Częściowo wyjaśniono różnice występujące w metabolizmie tkanek w kulturze *in vitro* i roślin gruntowych.

Pomimo licznych zalet, wyniki uzyskiwane w badaniach nad fitoaleksynami z zastosowaniem roślinnych kultur *in vitro* są często kontrowersyjne. Przyczyna leży prawdopodobnie w braku genetycznej jednorodności badanych tkanek roślinnych i w samej naturze kultur tkankowych. W przeciwieństwie do zwierzęcych kultur tkankowych, gdzie komórki zachowują wiele swoich cech indywidualnych, roślinne kultury *in vitro* zwykle tworzą nieodróżnioną zawiesinę lub masę komórek (kalus), będących w stanie ciągłej aktywności merystematycznej. Ich wtórny metabolizm może być bardzo odmienny od roślin gruntowych, z których zainicjowano kulturę i może zmieniać się w zależności od pożywki. Ingram [32] dopatruje się istotnych różnic w interakcji patogen — roślinna kultura tkankowa, co także w rezultacie może prowadzić do odmiennego metabolizmu.

TABELA I

Przykłady roślinnych kultur *in vitro* syntetyzujących fitoaleksyny

Gatunek	Rodzaj kultury	Fitoaleksyna	Grupa chemiczna	Literatura
<i>Fabaceae</i>				
<i>Pisum sativum</i> L.	K	pizatyna		2
<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	KZ	fazeolina		2
		fazeolinoizo- flawan		
		kumestrol	izoflawo- noidy	
<i>Glycine max</i> (L.) Merr.	K	gliceolina		15
	KZ	gliceolina		15
<i>Vigna angularis</i> Ohwi et Ohashi	KZ	daidzyna		35
<i>Trifolium repens</i> L.	K	medikarpina		20
<i>Solanaceae</i>				
<i>Nicotiana tabacum</i> L.	K	riszitina		19
<i>Nicotiana tabacum</i> L.	K	kapsidiol		24
<i>Nicotiana tabacum</i> L.	K	fituberyna		17
		fituberol	seskwi- terpeno- idy	19
<i>Nicotiana clevelandii</i> A. Gray	K	kapsidiol		3
<i>Solanum tuberosum</i> L.	KZ	riszitina lubimina solavetivon		
<i>Apiaceae</i>				
<i>Daucus carota</i> L.	KZ	6-metoksy- melleina	kumaryny	37
<i>Rubiaceae</i>				
<i>Cinchona ledgeriana</i> Moens	KZ		antra- chinony	50
<i>Cinchona pubescens</i> Vahl	K			50
<i>Coffea arabica</i> L.	KZ		alkaloidy	16

Objaśnienia: K — kalus, KZ — kultura zawieszinowa komórek.

Niektóre z warunków potrzebnych do założenia kultur tkankowych spełniają rolę elicytorów abiotycznych. Np. stosowane w kulturach *in vitro* regulatory wzrostu, sterylizacja eksplantatów (detergenty, chlorek rtęciowy), bądź ich fragmentacja (np. liścieni), krótkie zamrożenie, czy intensywne oświetlanie kultur, itp. [12, 16, 18, 49]. Wykazano również, że cytokininy, mleczko kokosowe i ekstrakt drożdżowy wpływają na regulację syntezy fitoaleksyn [18, 32, 39, 40]. W tym kontekście nasa-  
suwa się wniosek, że metabolitami stresowymi mogą być związki, które wykrywa się w kulturach tkankowych, a których nie syntetyzuje odpowiednia roślina uprawiana

w glebie. Czynione są próby wykorzystywania w roślinnych kulturach komórkowych czynników stresowych do zwiększania produkcji metabolitów wtórnych o właściwościach farmakologicznych [16].

Jak w każdej dziedzinie badań naukowych, również wyniki uzyskane z zastosowania techniki kultur *in vitro* muszą być traktowane ze znaczną ostrożnością, a problem biosyntezy fitoaleksyn w hodowlach tkankowych wymaga dalszego wyjaśniania.

### Podsumowanie

Obronność roślin przed zakażeniem ma inny charakter niż u zwierząt. Miejsce anamnestycznej reakcji odpornościowej zajmuje u roślin odporność demarkacyjna związana z lokalną nadwrażliwością komórek lub tkanek roślinnych [36]. Po wnikięciu pasożyta, szczególnie grzybowego, następują znaczne zmiany strukturalne i przebiegu procesów metabolicznych. Obumarłe, zakażone komórki są oddzielone od tkanek zdrowych, które są prawdopodobnie miejscem produkcji fitoaleksyn. Obok istnienia pojęcia ogólnej odporności roślin na drobnoustroje, fitoaleksyny można traktować jako czynniki samoobronne, odkryte w wyniku poznania nowego metabolizmu roślin.

Uważa się, że w początkowej fazie poznania znajdują się liczne zagadnienia z dziedziny fizjologii, fitopatologii czy biochemicznej kontroli mechanizmu syntezy i gromadzenia fitoaleksyn. Obecna wiedza o fitoaleksynach opiera się w większości na badaniach roślin z rodziny *Fabaceae* i *Solanaceae*. By wykazać, czy biosynteza metabolitów stresowych jest uniwersalnym procesem roślin wyższych, istnieje potrzeba zwiększenia ilości badań obejmujących różne taksony. Obok wielu problemów oczekujących naukowego wyjaśnienia, stawiane są między innymi pytania: Czy wszystkie rośliny są zdolne do biosyntezy metabolitów stresowych? Jaką rolę w tej dziedzinie przypisuje się ekspresji genów i jaki rodzaj prekursorów jest odpowiedzialny za biosyntezę? Czy fitoaleksyny o właściwościach bakterio- i fungistatycznych znajdują zastosowanie w lecznictwie?

### LITERATURA

- [1] Aquamah G. E., Langcake P., Leworthy D. P., Page J. A., Pryce R. J., Strange R. N., 1981. Two novel stilbene phytoalexins from *Arachis hypogea*, *Phytochem.* 20, 1381—1383.
- [2] Bailey J. A., Mansfield J. W., eds., 1982. *Phytoalexins*, Blackie, Glasgow, London.
- [3] Brindle P. A., Kuhn P. J., Threlfall D. R., 1983. Accumulation of phytoalexins in potato-cell suspension cultures, *Phytochem.* 22, 2719—2721.
- [4] Burden R. S., Kemp M. S., 1983. (-)-7-hydroxy-calamenene, a phytoalexin from *Tilia europea*, *Phytochem.* 22, 1039—1040.

- [5] Burden R. S., Kemp M. S., 1984. Seskwiterpene phytoalexins from *Ulmus glabra*, *Phytochem.* 23, 383—385.
- [6] Burden R. S., Rowell P. M., Bailey J. A., Leoffler R. S. T., Kemp M. S., Brown C. A., 1985. Debneyol, a fungicidal sesquiterpene from TNV infected *Nicotiana debneyi*, *Phytochem.* 24, 2191—2194.
- [7] Callebaut A., 1984. Phytoalexin induction in callus and cell suspension cultures of *Cucumis sativus*. International Symposium — Plant tissue and cell culture application to crop improvement, Olomouc, Czechoslovakia, 24-29 September, Abstracts 20.
- [8] Callow J. A. ed., 1983. *Biochemical Plant Pathology*, John Wiley & Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore.
- [9] Cooksey C. J., Dahiya J. S., Garratt P. J., Strange R. N., 1982. Two novel stilben — 2 — carboxylic acid phytoalexins from *Cajanus cajan*. *Phytochem.* 21, 2935—2938.
- [10] Dahiya J. S., Strange R. N., Bilyard K. G., Cooksey C. J., Garratt P. J., 1984. 2 isoprenylated isoflavone phytoalexins from *Cajanus cajan*. *Phytochem.* 23, 871—874.
- [11] Deverall B. J., 1982. Introduction, w: Bailey J. A., Mansfield J. W. eds., *Phytoalexins*, Blackie Glasgow, London 1—20.
- [12] Dixon R. A., Fuller K. W., 1976. Effects of synthetic auain levels on phaseollin production and phenylalanine ammonia-lyase (PAL) activity in tissue cultures of *Phaseolus vulgaris* L., *Physiol. Plant Pathol.* 9, 299—312.
- [13] Dixon R. A., Dey P. M., Lawton M. A., Lamb Ch. J., 1983. Phytoalexin induction in french bean. Intercellular transmission of elicitation in cell suspension cultures and hypocotyl sections of *Phaseolus vulgaris*, *Plant Physiol.* 71, 251—256.
- [14] Fett W. F., Zacharius R. M., 1982. Bacterially — induced glyceollin production in soybean cell suspension cultures, *Plant Sci. Lett.* 24, 303—309.
- [15] Fett W. F., Zacharius R. M., 1983. Bacterial growth and phytoalexin elicitation in soybean (*Glycine max*) cell suspension cultures inoculated with *Pseudomonas syringae* pathovars, *Physiol. Plant Pathol.* 22, 151—172.
- [16] Frischknecht P. M., Baumann T. W., 1985. Stress induced formation of purine alkaloids in plant tissue culture of *Coffea arabica*. *Phytochem.* 24, 2255—2257.
- [17] Fujimori T., Tanaka H., Kato K., 1983. Stress compounds in tobacco callus infiltrated by *Pseudomonas solanacearum*, *Phytochem.* 22, 1038.
- [18] Goossens J. F., Vendrig J. C., 1982. Effects of abscisic acid, cytokinins and light on isoflavonoid phytoalexin accumulation in *Phaseolus vulgaris* L., *Planta* 154, 441—446.
- [19] Guedes M. E. M., Kuć J., Hammerschmidt R., Bostock R., 1982. Accumulation of six sesquiterpenoid phytoalexins in tobacco leaves infiltrated with *Pseudomonas lachrymans*, *Phytochem.* 21, 2987—2988.
- [20] Gustine D. L., 1981. Evidens for sulfhydryl involvement in regulation of phytoalexin accumulation in *Trifolium repens* cultivar Ladino callus tissue cultures. *Plant Physiol.* 68, 1323—1326.
- [21] Gustine D. L., Sherwood R. T., Vance C. P., 1978. Regulation of phytoalexin synthesis in Jackbean callus cultures. Stimulation of phenylalanine ammonia-lyase and o-methyltransferase. *Plant Physiol.* 61, 226—230.
- [22] Haenen J. M., 1985. Phytoalexins: antibiotic substances from higher plants. *Pharmacy International* 6, 194—196.
- [23] Helgeson J. P., Kemp J. D., Haberlach G. T., Maxwell D. P., 1972. A tissue culture system for studying disease resistance: the black shank disease in tobacco callus cultures, *Phytopatology* 62, 1439—1443.
- [24] Helgeson J. P., Budde A. D., Haberlach G. T., 1978. Capsidiol: a phytoalexin produced by tobacco callus tissues, *Plant Physiol. Suppl.* 61, 58.
- [25] Ingham J. L., 1982. A new isoflavanone phytoalexin from *Medicago rugosa*. *Planta med.* 45, 46—47.
- [26] Ingham J. L., 1982. Phytoalexins from the *Leguminosae*. 21—80. w: Bailey J. A., Mansfield J. W. eds., *Phytoalexins*, Blackie Glasgow, London.

- [27] Ingham J. L., Markham K. R., 1982. Isolation and identification of lathycarpin, a new pterocarpan phytoalexin from *Lathyrus sativus*. Z. Naturforsch. Sect. C. Biosci. 37, 724—726.
- [28] Ingham J. L., Markham K. R., 1982. Tephrocarpin, a pterocarpan phytoalexin from *Tephrosia bidwilli* and a structure proposal for acanthocarpan. Phytochem. 21, 2969—2972.
- [29] Ingham J. L., Mulheim L. J., 1982. Isoflavanoid phytoalexin from fungus-inoculated leaves of *Apios tuberosa*. Phytochem. 21, 1409—1413.
- [30] Ingham J. L., Tahara S., 1983. Isolation and identification of isoflavanone phytoalexins from leaflets of *Diphysa robinoides*. Z. Naturforsch. Sect. C Biosci 38, 899—904.
- [31] Ingham J. L., Markham K. R., 1984. New dextropterocarpan phytoalexins from leaflets of *Nissolia fructiosa*. Z. Naturforsch. Sect. C. Biosci 39, 13—17.
- [32] Ingram D. S., 1973. Growth of plant parasites in tissue culture, 392—421. w: Street H. E., ed. Plant tissue and cell culture, Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburg, Melbourne.
- [33] Isao I., Kato N., Uritani I., 1984. Biochemistry of 2 new sesquiterpenoid phytoalexins from sweet potato (*Ipomea batatas* cultivar Norin Nr 1) roots, Agric. Biol. Chem. 48, 159—164.
- [34] Kemp M. S., Burden R. S., Loeffler R. S. T., 1984. Isolation, structure determination and total synthesis of the dibenzofurans,  $\alpha$ -pyrufuran and  $\beta$ -pyrufuran, new phytoalexins from the wood of *Pyrus communis* cultivar Hendre Huffcap. Biol. Abstr. 78, 30381.
- [35] Kobayashi M., Ohta Y., 1983. Induction of stress metabolite formation in suspension cultures of *Vigna angularis*. Phytochem. 22, 1257.
- [36] Kunicki-Goldfinger W. J. H., 1982. Życie bakterii. PWN Warszawa. 475—476.
- [37] Kurosaki F., Nishi A., 1983. Isolation and antimicrobial activity of the phytoalexin 6-methoxymellein from cultured carrot cells. Phytochem. 22, 669—672.
- [38] Mayama S., Tani T., Matsuura Y., Ueno T., Fukami H., 1981. The production of phytoalexins by oat (*Avena sativa*) in response to crown rust, *Puccinia coronata* f. sp. avenae. Physiol. Plant Pathol. 19, 217—226.
- [39] Osman S. F., Fett W. F., 1983. Isoflavone glucoside stress metabolites of soybean leaves. Phytochem. 22, 1921—1923.
- [40] Ōba K., Uritani I., 1979. Biosynthesis of furano-terpenes by sweet potato cell culture. Plant and Cell Physiol. 20, 819—826.
- [41] Ponchet M., Martin-Tanguy J., Marais A., Poupet A., 1984. Dianthramides A and B, two N-benzoylanthranilic acid derivatives from elicited tissue of *Dianthus caryophyllus*. Phytochem. 23, 1901—1903.
- [42] Schneider J. A., Lee J., Naya Y., Nahanishi K., Ōba K., Uritani I., 1984. The fate of the phytoalexin ipomeamarone: Furanoterpenes and butanolides from *Ceratocystis fimbriata* infected sweet-potatoes (*Ipomea batatas*). Phytochem. 23, 759—764.
- [43] Sutton D. C., Gillan F. T., Susic M., 1985. Naphthofuranone phytoalexins from the grey mangrove, *Avicennia marina*. Phytochem. 24, 2877—2879.
- [44] Szabuniewicz B., 1982. Fitoaleksyny i wyzwalanie ich produkcji. Wszechświat 85, 162—163.
- [45] Tanaka H., Fujimori T., 1985. Accumulation of phytuberin and phytuberol in tobacco callus inoculated with *Pseudomonas solanacearum* or *Pseudomonas syringae* pv. tabaci. Phytochem. 24, 1193—1195.
- [46] Uegaki R., Fujimori T., Kubo S., Kato K., 1983. Sesquiterpenoid stress compounds from *Nicotiana rustica* inoculated with TMV. Phytochem. 22, 1193—1195.
- [47] Uegaki R., Fujimori T., Kubo S., Kato K., 1985. Stress compounds from *Nicotiana rustica* inoculated with TMV. Phytochem. 24, 2445—2447.
- [48] West Ch. A., 1981. Fungal elicitors of the phytoalexin response in higher plants. Naturwissenschaften. 68, 447—457.
- [49] Whitehead J. M., Dey P. M., Dixon R. A., 1982. Differential patterns of phytoalexin accumulation and enzyme induction in wounded and elicitor-treated tissues of *Phaseolus vulgaris*. Planta 154, 156—164.
- [50] Wijnsma R., Go J. T. K. A., van Weerden J. N., Harkes P. A. A., Verporte R., Baerheim



Svendsen A., 1985. Anthraquinones as phytoalexins in cell and tissue culture of *Cinchona* species. *Plant Cell Reports* 4, 241—244.

[51] Yoshikawa M., 1978. Diverse modes of action of biotic and abiotic phytoalexin elicitors, *Nature* 275, 546—547.

Prof. dr hab. Lutosława Skrzypczak

Dr Barbara Thiem

Katedra i Zakład Botaniki Farmaceutycznej

Akademii Medycznej im. K. Marcinkowskiego w Poznaniu

ul. Wieniawskiego 1, 61-712 Poznań