

Les olors de les plantes

Ramon M. Masalles i Saumell

Grup de Geobotànica i Cartografia de la Vegetació,
Departament de Biologia Vegetal (Botànica), Facultat de Biologia,
Universitat de Barcelona

PLANT PERFUMES. – Flowers, like the green organs of plants, naturally release certain volatile essences. Floral fragrances (pleasant or, sometimes, unpleasant, at least to humans) presumably attract pollinating insects and bats. However also, as with the volatile chemicals released by leaves, these fragrances constitute an important channel of communication between flowering plants and their animal visitors. Some of these volatile compounds repel herbivores and, in those cases when a plant is injured, attract natural enemies of herbivores such as parasitic wasps or predatory arthropods. The chemicals involved in plant defense are secondary metabolites, in particular terpenoids, phenolics, and alkaloids. Other defense mechanisms are structural, from the cell wall to the epidermis (often with trichomes) and include thorns, spines, and/or prickles.

Introducció

En parlar de les olors de les plantes, el primer pensament és associar-les amb les roses i amb les nombrosíssimes ornamentals que cultivem als nostres jardins per la fragància de les seves flors. O, potser, amb la menta, la sajolida, el romaní, el llorer i tantes altres plantes aromàtiques que ocupen un lloc de privilegi a la cuina mediterrània i fins i tot es fan servir en l'elaboració de perfums. Els poc o molt "llegits" en botànica segur que deixarien de banda aquestes perspectives antropocèntriques per centrar-se en aspectes essencials de la biologia de les plantes com són l'atracció que exerceixen les olors sobre els animals pol·linitzadors i sobre els disseminadors.

De tot això tracta, poc o molt, aquest article, que insisteix particularment en la composició i les funcions d'aquestes olors tot recordant, encara, que hi ha plantes que fan pudor. Però el punt de partida d'aquest escrit, que és alhora el fil conductor de l'exposició, es refereix a l'essència de les olors de les plantes, moltes de les quals tenen a veure amb uns mecanismes complexos d'autoprotecció contra els herbívors i contra els patògens.

Les plantes, aliment potencial de moltíssims animals

Les plantes són a la base de les xarxes tròfiques (fig. 1). Dit d'una altra manera, són molt nombrosos els animals que se'n alimenten.

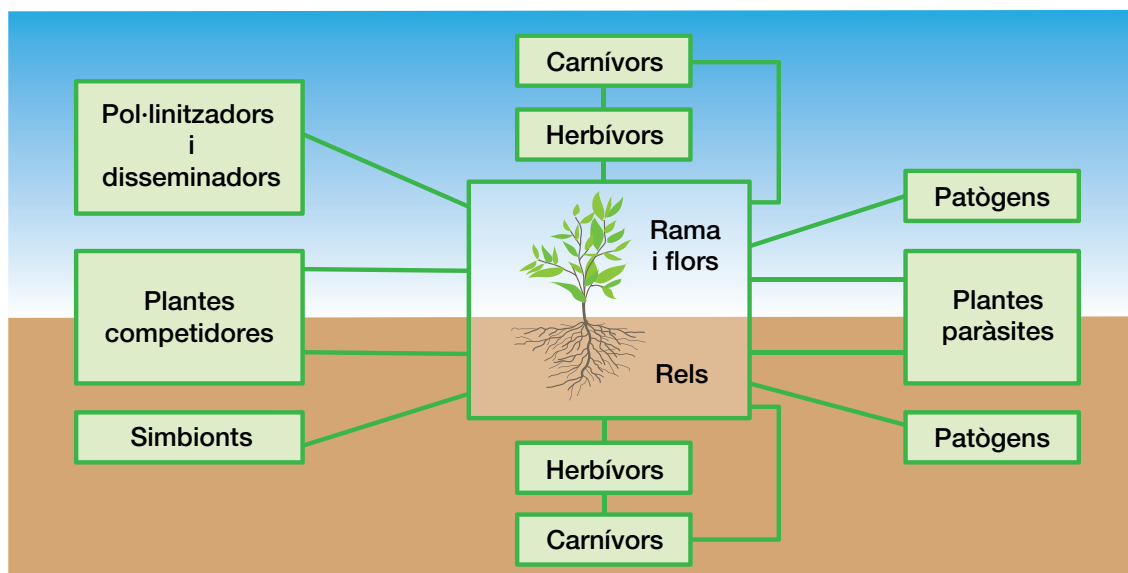


Figura 1. Xarxa de les relacions tròfiques associades a les plantes (elaborat a partir de diversos autors). Pràcticament en tots els lligams hi tenen un paper primordial les substàncies volàtils d'origen vegetal (dibuix J. Corbera).





Figura 2. A dalt, papallona de l'arboç (*Charaxes jasius*), les erugues de la qual es mengen les fulles de l'arboç o cirerer de pastor, *Arbutus unedo*. L'eruga del borinot de les lletereses (*Hyles euphorbiae*), a baix, s'alimenta preferentment de plantes del gènere *Euphorbia* (fotos R.M. Masalles).

ten aprofitant que són immòbils i no poden fugir. Però, encara que sembli mentida, les plantes no són comestibles per a la majoria dels herbívors. És a dir, els animals que s'alimenten de plantes, i molt particularment els insectes, només poden integrar a la seva dieta una part molt petita de les espècies vegetals (Strauss i Zangerl, 2002) i per aquesta raó, no obstant la pressió dels herbívors, les poblacions vegetals no solen desaparèixer. Al llarg de l'evolució conjunta, tant els herbívors com les plantes han desenvolupat diverses estratègies per a sobreviure: Les plantes han generat una gran varietat de mecanismes de defensa per tal d'evitar ser menjades, i els herbívors s'han hagut d'espavilar per a poder menjar-les. En el decurs d'aquesta lluita permanent, les plantes han aconseguit obtenir alguns beneficis (que, molt sovint, han de pagar a preus força elevats) de les visites dels animals; és el cas, per exemple, dels processos de pol·linització i de disseminació. De fet, tant la pol·linització com la disseminació per animals poden ser considerades com a variants poc agressives de l'herbivorisme (fig. 2).

L'herbivorisme ha determinat alguns aspectes claus en l'evolució de les plantes, que han acabat adoptant solucions de tres menes (Fontúrbel i Molina, 2003):

a) protecció mitjançant defenses físiques o estructurals, que limiten l'accés dels herbívors als òrgans de la planta mitjançant obstacles

més o menys eficaços (parets cel·lulars, cutícules, pèls urticants, tricomes en general, espines, aculis, ...).

b) producció de defenses químiques complexes, principalment substàncies tòxiques i repel·lents que redueixen la qualitat alimentària de la planta (i donen gustos amargs, per exemple) o que afecten de manera negativa el cicle de desenvolupament dels herbívors, particularment dels artròpodes. Serveixen bàsicament per dissuadir els herbívors i, si la dissuasió no funciona, atrauen els seus enemics naturals per tal de limitar la seva activitat.

c) reorganització dels òrgans reproductius mitjançant la invenció de la flor cíclica i reorientació de la pressió d'herbivorisme cap a una col·laboració mútua (tu em pol·linitzes i jo t'ofereixo aliment localitzat que farà innecessari que t'alimentis de la resta de la planta). L'herbívor reconvertit en pol·linitzador sol obtenir una recompensa (molt sovint nèctar) que de vegades és fictícia i que, en els casos més extrems, és un autèntic engany; tindrem ocasió de veure'n, més endavant, algun exemple.

Les defenses de les plantes. Barreres estructurals

Les espines són les defenses estructurals més evidents; es tracta de rames o de fulles modificades i convertides en punxes que protegeixen les plantes enfront dels vertebrats herbívors. Moltes de les plantes de la nostra flora en tenen (les de l'arç blanc, *Crataegus monogyna*, i de aranyoner, *Prunus spinosa*, per exemple, són tiges modificades) però són particularment abundants en climes àrids, on caracteritzen famílies senceres com és el cas de les cactàcies. Els aculis són òrgans d'estructura més senzilla (es tracta de formacions epidèrmiques punxoses) que fan una feina semblant, a banda d'actuar de suport en el cas de les plantes enfiladisses; en presenten, per exemple, els rosers (del gènere *Rosa*) i els esbarzers (del gènere *Rubus*).

La paret cel·lular, formada principalment de cel·lulosa, és la primera línia de defensa contra fongs i bacteris. Però no és, només, una barrera física, sinó que incorpora un ampli ventall de productes químics que poden ser activats en presència de patògens. Moltes parets cel·lulars contenen lignina, un polímer fenòlic que dóna rigidesa (convé recordar que la lignina és el principal component dels òrgans llenyosos) i que reforça les defenses contra els patògens. A les parets cel·lulars dels teixits superficials de la planta s'hi poden dipositar diverses substàncies com és ara la cutina (que és el component principal de la cutícula dels teixits verds), la suberina (que impregna la paret de les cèl·lules de l'escorça) i fins i tot ceres.

L'epidermis protegeix totes les superfícies tendres de la planta. Les cèl·lules dels òrgans





Figura 3. Les tiges i fulles de la cinerària (*Senecio cineraria*), a l'esquerra, agafen un to blanquinós i un tacte com de vellut; estan recobertes per una gran densitat de tricomes que dificulten l'accés dels insectes a l'epidermis. Els òrgans aeris de la tomaquera (*Solanum lycopersicum*), a la dreta, i de les solanàcies en general presenten nombrosos pèls curts, glandulars, que segreguen olis repel·lents d'àfids (fotos R.M. Masalles).

aeris sovint estan recobertes per una cutícula cèria que evita les pèrdues d'aigua però també el contacte directe dels patògens amb les cèl·lules epidèrmiques; és molt fina a les plantes aquàtiques i força gruixuda als cactus. Els pèls o tricomes són cèl·lules epidèrmiques especialitzades sovint presents als òrgans aeris que, entre altres funcions, poden proporcionar protecció física (més rarament química) contra els insectes (fig. 3).

Les defenses de les plantes. Barreres químiques

Moltes substàncies del metabolisme secundari (punts finals de vies metabòliques sense una funció concreta en el creixement, el desenvolupament o la reproducció dels vegetals) intervenen directament o indirectament en la defensa de les plantes. Es tracta de compostos orgànics que són subproductes, o productes intermedis, del metabolisme primari i actuen protegint-lo perquè entre les seves funcions hi ha la de dissuadir, i de vegades impedir, l'activitat dels herbívors, reduint d'aquesta manera la pèrdua de teixits. Determinades substàncies aconseguen evitar que es produeixin infeccions a càrrec de microbis patògens, altres atrauen animals

pol·linitzadors i disseminadors, i encara n'hi ha que permeten competir amb les altres plantes.

La major part dels productes del metabolisme secundari de les plantes es produeixen o s'acumulen a les cèl·lules glandulars (Sitte, 2004). Una part d'aquests productes resten a l'interior de la planta, emmagatzemats en cavitats secretores o en conductes resinífers, i una altra part són alliberats a l'exterior com és el cas del nèctar o de les substàncies oloroses.

Les cèl·lules glandulars de les plantes funcionen individualment en general, o més rarament s'agrupen en teixits glandulars normalment de petites dimensions. Són particularment visibles quan apareixen a l'extrem de pèls, que reben el nom de pèls o tricomes glandulars; es reconeixen perquè es presenten com inflaments més o menys esfèrics situats al capdamunt del pèl, i són força freqüents a la nostra flora. La secreció, que molt sovint són olis essencials, s'acumula a l'espai que es forma entre la paret cel·lular i la cutícula, i es pot evaporar a través d'aquesta (o, si els compostos acumulats són hidròfils, per esquinçament de la cutícula, com en el cas del mucíl·lag enganxós que produeix *Drosera* a l'extrem dels seus tentacles).

Els olis essencials del pericó (*Hypericum perforatum*), la murta (*Myrtus communis*) o





Figura 4. Pericó (*Hypericum perforatum*), a l'esquerra, i murta (*Myrtus communis*), a la dreta. Un i altre tenen glàndules translúcides a les fulles, força visibles a contrallum, que són cavitats intercel·lulars (fotos R.M. Masalles i X. Font).

els eucaliptus, p.e., s'acumulen en cavitats intercel·lulars esquizogèniques, és a dir, en espais que es generen quan les cèl·lules glandulars se separen les unes de les altres; apareixen com a punts translúcids a les fulles (fig. 4). Altres vegades, com és el cas de la pela dels cítrics, es poden acumular en cavitats lisígenes originades quan un grup de cèl·lules excretores mor després d'haver produït olis essencials, que resten a la cavitat que abans ocupaven les cèl·lules. Quan la producció és molt petita, o bé si les secrecions volàtils són alliberades immediatament, no es formen dipòsits.

Els tres principals grups de substàncies vegetals secundàries són els terpenoides (o isoprenoides), els compostos fenòlics i els alcaloides. Se'n coneixen desenes de milers i, encara que a cada planta hi pot haver moltíssimes substàncies diferents, moltes només apareixen a determinats grups de plantes, i en aquest cas tenen un valor taxonòmic; és el cas, per exemple, de les betalaines, alcaloides colorants que substitueixen els antocians als pètals de diverses famílies de l'ordre de les cariofil·lals o del taxol, un terpenoide propi del gènere *Taxus*.

El grup dels terpenoides o terpens és el més nombrós, ja que se n'han descrit vora 22.000 compostos. El representant més sim-

ple és l'isoprè i tradicionalment se solen classificar segons el nombre d'unitats d'isoprè que en formen part (els monoterpens en tenen 2; els sesquiterpens 3, els diterpens 4, etc.). N'hi ha molts de tòxics per als insectes, i altres tenen la funció de protegir la planta dels atacs de fongs i de bacteris. Els olis essencials consten principalment de monoterpens i sesquiterpens, compostos molt volàtils que són responsables de la fragància de les plantes que els produeixen.

Els terpenoides són presents a grups molt diversos de plantes. Les del gènere *Mentha*, per exemple, produeixen als pèls glandulars epidèrmics quantitats elevades de dos monoterpens, el mentol i la mentona, que són responsables de la seva olor, tan característica. Les plantes del gènere *Chrysanthemum* (inclosos els gèneres pròxims com *Tanacetum*, etc.) produeixen piretrines, èsters de monoterpens que són neurotoxines molt actives pels insectes; el pelitre (*Tanacetum cinerariifolium*) assecat i esmicolat, s'ha fet servir des de molt antic com a insecticida i, a pagès, el nom de pelitre va ser sinònim d'insecticida durant un cert temps. Moltes de les espècies (en el sentit culinari), condiments i perfums s'obtenen de plantes amb olis essencials que tenen funció de toxina per als insectes, però que són relativament innocus per a l'home.



Aquest és el cas, a banda la menta, de l'orenga (*Origanum* sp.), la sàlvia (*Salvia* sp.), la sajolida (*Satureja montana*) o el romaní (*Rosmarinus officinalis*) entre les nostres labiades; però també del pebre (*Piper nigrum*), el llorer (*Laurus nobilis*), etc. (fig. 5)

Els glucòsids cardíacs són triterpens altament tòxics per als humans i altres herbívors vertebrats perquè poden causar atacs de cor si són ingerits en quantitats elevades. La didalera (*Digitalis purpurea*) produeix diversos compostos digitàlics que s'utilitzen, a petites dosis, per al tractament de les malalties del cor.

Alguns herbívors han aconseguit evitar els efectes nocius dels glucòsids i arriben a ferlos servir en benefici propi. Les larves de la papallona monarca s'alimenten pràcticament només de plantes del gènere *Asclepias*, amb un làtex que conté concentracions elevades de glucòsids tòxics, i els acumulen al seu cos sense veure's afectades. Les papallones adultes, per aquesta raó, són molt metzinoses i els ocells de seguida deixen de menjar-ne; aquesta protecció s'estén a altres espècies de papallona que, sense contenir glucòsids, mimetitzen les monarques.

Els fenols constitueixen un grup molt nombrós i divers de productes del metabolisme secundari que són presents a moltíssimes plantes:

Els flavonoides són gairebé exclusius de les angiospermes, on fan funcions molt diverses; els antocians, per exemple, són pigments vacuolars, hidrosolubles, que donen color (des

del rosa pàl·lid fins al blau fosc) a nombroses flors i, més rarament, a fulles i fruits, com és ara la poma. La lignina, la substància més important a la natura després de la cel·lulosa, és el component primari de la fusta i s'acumula a la paret cel·lular. Els tanins, solubles en aigua, precipiten les proteïnes i s'emmagatzemen als vacúols; són tòxics per als insectes.

Els alcaloides són compostos nitrogenats de gust amargant que afecten el sistema nerviós dels vertebrats, però que també són tòxics per als insectes. Són presents als vacúols de moltes plantes vasculars, sobretot a les de les famílies solanàcies, papaveràcies, apocinàcies (incloses les asclepiadàcies) i ranunculàcies (fig. 6); també en tenen alguns fongs.

D'entre els vora 10.000 alcaloides descrits, són particularment coneguts la cocaïna (de la coca, *Erythroxylum coca*), la morfina (del cascall, *Papaver somniferum*), la conina (de la cicuta, *Conium maculatum*), la colquicina (del còlquic, *Colchicum*), la taxina (del teix, *Taxus baccata*) i l'aconitina (de l'herba tora, *Aconitum*). La cafeïna es troba sobretot a la planta del cafè (*Coffea arabica*) i a la del te (*Camellia sinensis*) però també, en concentracions molt baixes, al cacau; és tòxica per als insectes i per als fongs i pot inhibir la germinació de les llavors d'altres espècies (al·lelopatia).

A la família de les solanàcies hi trobem diversos alcaloides: La nicotina, que es produeix a les rels del tabac (*Nicotiana tabacum*) i s'acumula a les fulles, és un eficaç insecticida. L'atropina prové de la belladona (*Atropa be-*



Figura 5. D'esquerra a dreta, orenga (*Origanum vulgare*) i sajolida (*Satureja montana*), dues labiades riques en olis essencials i molt utilitzades com a condiment en la cuina mediterrània (fotos R.M. Masalles).





Figura 6. D'esquerra a dreta i de dalt a baix, diverses plantes productores d'alcaloides: la belladonna o tabac bord (*Atropa belladonna*), conté, sobretot, hiosciamina i atropina; el jusciam (*Hyoscyamus niger*) també conté hiosciamina; la withasomnina és produïda per la bufera (*Withania somnifera*); la cicuta (*Conium maculatum*) produeix coniina (fotos R.M. Masalles).

lladonna); és una neurotoxina que, com gairebé tots els alcaloides, té propietats medicinals a petites dosis (s'ha fet servir per dilatar la pupil·la). La capsaïcina ve dels *Capsicum*, i és particularment picant a certes varietats de *C. annuum* (bitxos i afins); en porten alguns dels nostres plats típics (xató, romesco, ...). La hiosciamina és abundant al jusciam (*Hyoscyamus* sp.).

Les defenses de les plantes en la lluita contra els herbívors

Les plantes alliberen normalment a l'atmosfera petites quantitats de substàncies volàtils que poden provenir dels òrgans vegetatius (les solanàcies, per exemple, tenen pèls glandulars que segreguen olis capaços de repel·lir els àfids) i que actuen com a de-



fensa directa contra els herbívors; simplificant molt, podríem dir que aquestes substàncies fan que els herbívors trobin unes plantes atractives i unes altres desagradables (Paré i Tumlinson, 1999).

Les fulles de les plantes alliberen habitualment petites quantitats de substàncies volàtils, però quan són menjades per herbívors n'alliberen moltes més. La composició química d'aquestes substàncies depèn de la planta i, també, de l'herbívor; quan aquest és un insecte, les substàncies alliberades atreuen insectes paràsits i predadors que són enemics naturals dels herbívors (defensa indirecta). Aquestes emissions faciliten als paràsits i als predadors la distinció entre plantes infestades i no infestades, i això fa possible la localització dels possibles hostes i de les preses. Aquests senyals de "dolor vegetal" comporten una interacció ben activa entre plantes atacades per herbívors i animals predadors, i han estat descrits de diversos agroecosistemes, amb exemples força nombrosos: La pomera, p. e., allibera essències que atreuen àcars predadors quan és atacada per altres espècies d'àcars. El moresc i el cotó rosegats per larves de lepidòpters emeten essències que atrauen himenòpters paràsits, les femelles dels quals fan la seva posta a l'interior de les erugues, on són incubats els ous; les erugues no poden acabar el seu cicle perquè són utilitzades per a la producció d'una nova generació de vespes.

Les essències, diverses i abundants, alliberades per les fulles quan són atacades per insectes per tal de limitar l'acció dels herbívors, són un bon exemple de defensa induïda. No formen part de les substàncies emmagatzemades per la planta (defensa constitutiva o preformada) sinó que són sintetitzades com a resposta a l'atac i, per aquesta raó, la seva emissió no és immediata. També les fulles no danyades d'una planta mossegada alliberen essències volàtils, però en aquest cas la combinació és diferent; això vol dir que la resposta de cada planta és sistèmica i no solament local. S'ha comprovat, encara, que moltes de les essències alliberades poden induir respostes de defensa preventiva a les plantes dels voltants. Tots aquests compostos que actuen com a missatgers entre individus de la mateixa espècie, o bé que fan possible la comunicació entre espècies, han rebut el nom de semioquímics (Riba, 2005).

En tots els casos coneguts, les essències emeses per les fulles atacades i per fulles allunyades del lloc mossegat tenen una gran similitud estructural. Això vol dir que, en els casos de predació, són nombroses les famílies de plantes que comparteixen l'activació d'unes vies metabòliques determinades, i que els productes emesos són detectables per una gran varietat de paràsits i predadors. Atès que els

insectes tenen la capacitat de reconèixer i de respondre a l'aparició d'aquests productes, i de diferenciar-los dels olors ambientals, tot indica que les plantes atacades produeixen i emeten essències que són clarament distingibles de les que són alliberades com a resposta a altres menes de lesions i, naturalment, de les que són alliberades per plantes sanes. En general, la producció de compostos defensius té un cost variable que depèn de les plantes i del grau d'herbivorisme. La producció de terpens, per exemple, presents a gairebé totes les emissions d'essències volàtils, té un cost energètic elevat en general.

La resposta de les plantes als maltractaments, d'altra banda, no és uniforme: El tabac i el cotó distingeixen clarament entre una ferida mecànica i els danys ocasionats per les mossegades d'insectes; en el segon cas l'emissió de substàncies volàtils és significativament molt més gran. El fet que les plantes responguin de manera diferent a una ferida d'herbívor que a una ferida traumàtica, per exemple, demostra la presència d'elicitors (del llatí *elicere*, que vol dir provocar) associats a les mossegades d'insecte (a la saliva, en alguns casos) que activen la producció i l'alliberament d'essències a les plantes rosegades.

Convé assenyalar, d'altra banda, que algunes de les essències de les plantes no tan sols serveixen per a la seva defensa, sinó que poden dirigir l'atac dels seus enemics. S'ha comprovat que algunes de les espècies del gènere *Cuscuta* s'orienten gràcies a senyals volàtils per localitzar l'hoste.

Les olors (i els colors) en la pol·linització

Les flors que necessiten la cooperació d'animals en el procés de la pol·linització fan servir diversos recursos per cridar l'atenció dels candidats, però sobretot utilitzen els colors i les olors. L'olor és molt important en la pol·linització de les plantes que creixen en comunitats densament atapeïdes. I, com que pot arribar a molta distància, és imprescindible quan les plantes fan poblacions molt petites, o bé amb individus dispersos i distants. Hi responen els insectes i els quiròpters, però no els ocells.

Les substàncies que formen les olors són diverses, però sobretot consten d'olis essencials, principalment monoterpens o sesquiterpens combinats de manera que els uns reforcen els altres. Provenen, sobretot, de la superfície dels pètals, però qualsevol part de la flor pot fer olor, fins i tot el pol·len.

Les diverses flors desprenen el seu perfum amb una intensitat que varia segons les hores, tant de dia com de nit, i són molt nombroses les plantes que fan olors particulars, específiques. Cada orquídia del gènere *Ophrys* produeix una olor que estimula el mateix pol·linitzador però



no pas els altres. L'himenòpter *Andrena nigroaenea* s'encarrega de pol·linitzar *O. lupercalis* i *O. arnoldii*, *A. pubescens* pol·linitza *O. lutea*, *Eucera tuberculata* és el pol·linitzador d'*O. apifera*, *Sterictiphora gastrica* d'*O. subinsectifera*, etc. Sembla, encara, que les abelles capten l'olor de les flors molt més ràpidament que el seu color i la forma: En proves experimentals poden detectar correctament una flor a partir de la seva olor en un 97-100% dels casos després d'haver-la olorat una sola vegada.

En els estudis d'ecologia de la pol·linització, la recerca s'ha centrat principalment en el paper de la morfologia i el color florals (i la recompensa per al visitant) deixant una mica de banda les olors, com si tinguessin un paper secundari. I quan s'han considerat les olors, reconegudes com a valuosos marcadors quimiotaxonòmics per als pol·linitzadors, s'han estudiat sobretot les aromes agradables que funcionen com a atractius per insectes dels grups dels lepidòpters i himenòpters. En qualsevol cas, les olors florals són un component important de la biologia reproductiva de molts espermatòfits perquè la seva funció d'atractius afecta una gran diversitat de fauna, des de ratpenats fins a coleòpters, lepidòpters i himenòpters; i perquè anuncien als pol·linitzadors la presència de recompenses, com és ara el nèctar o el pol·len, o la protecció temporal contra predadors. Per tot plegat, la recerca en ecologia de les aromes florals té implicacions importants en els estudis de biologia de poblacions, d'ecologia de la pol·linització, d'especiació vegetal, d'etologia dels insectes i fins i tot en el control de plagues.

Flors que fan olors desagradables

S'ha comprovat que les olors florals desagradables (que podem associar a excrements, matèria orgànica en descomposició, etc.), actuen com a senyals ecològics importants per a insectes dels grups dels coleòpters i dels dípters (Seymour i Schultze-Motel, 1997). Les flors pol·linitzades per coleòpters, p.e., sovint ofereixen als pol·linitzadors un espai on són protegits dels predadors i/o produeixen molt de pol·len i de vegades presenten teixits per a la nutrició dels visitants. I, més rarament, l'olor pot indicar un lloc adequat per a la reproducció; és un cas de pol·linització enganyosa perquè el pol·linitzador se'n va de la planta sovint sense obtenir cap mena de benefici. Les olors fèrides de les plantes van associades, en general, amb síndromes de pol·linització anomenades sapromiofília o saprocantarofília (dípters i coleòpters que crien o s'alimenten sobre cadàvers, excrements, fems, bolets). En molts d'aquests casos l'olor actua com a principal atractiu, per davant dels senyals visuals, sobretot si les plantes són capaces de dispersar la pudor a distàncies llargues.



Figura 7. Tall de l'espata de la sarriassa (*Arum italicum*), que deixa veure la inflorescència en espàdix; de la base cap amunt s'aprecien, per aquest ordre, flors femenines, flors estèrils, flors masculines i novament flors estèrils que, temporalment, impedeixen la sortida dels insectes visitants (foto R.M. Masalles).

En el cas de l'aràcia tropical *Sauromatum*, l'aroma és una barreja d'essències (sobretot terpens, però també fenols, compostos de sofre i de nitrogen, ...) entre les quals uns 30 compostos nitrogenats com és ara l'indol actuen com a atractius d'unes 30 espècies d'insectes (coleòpters i dípters). L'indol i els compostos de sofre són responsables de l'olor fètida de la planta i, no obstant això, es presenten en concentracions baixíssimes. Els insectes atrets per la pudor que després *Sauromatum* van associats als processos de descomposició de fems i de caronya, que fan olors similars. Encara que sembli mentida, a la barreja d'essències que produeix *Sauromatum* hi són majoritaris els terpens, que representen més del 75% de la producció i que són els responsables del perfum de la majoria de les flors, però en aquest cas queden emmascarats per la presència de compostos d'olor desagradable que són detectables a baixíssimes concentracions. *Arum maculatum* fa una olor d'orina que mimetiza els substrats d'alimentació i posta d'ous dels pol·linitzadors, però aquests no en treuen cap profit de la seva feina pol·linitzadora. El seu principal pol·



linitzador és un dípter (*Psychoda*) que segons les observacions de camp cria exclusivament sobre excrements de bou.

Gairebé sempre aquests estímuls van associats a una morfologia floral que actua com una trampa, com és el cas de les aràcies (fig. 7), les aristoloiàcies i algunes altres famílies.

Moltes de les flors d'espermatòfits que fan pudor són termogèniques, és a dir, augmenten significativament la seva temperatura al llarg de períodes de temps més aviat curts. En el cas d'*Arum* les temperatures elevades, que es produeixen per un escalfament de la part superior de l'espàdix, comencen tan bon punt s'obre l'espata, coincidint amb el període de màxima receptivitat de les flors femenines a ser pol·linitzades i amb l'alliberament més fort d'essències volàtils (Angioy *et al.*, 2004). Aquestes flors produeixen aromes que van des de fragàncies plaents fins a pudors, i en tots els casos la calor ajuda a volatilitzar les essències produïdes.

La inflorescència de l'aràcia *Philodendron selloum* s'escalfa al capvespre i pot arribar als 46°C (més de 30°C per damunt de la temperatura ambient). Aquesta temperatura, entre les més altes que atenyen els vegetals, és particularment eficient atesa l'estructura poblacional de l'espècie, que viu als boscos semisecs de l'altiplà del Brasil, en un hàbitat escàs, amb poblacions molt esclarissades i amb els peus sovint lluny l'un de l'altre. És ben clar que aquesta biologia floral li permet atraure pol·linitzadors a llargues distàncies per tal d'assegurar la seva multiplicació (i, en darrer terme, el seu èxit com a espècie).

També presenten termogènesi algunes nimfeàcies com *Victoria amazonica* i els *Nuphar*. En tots dos casos la producció de calor atreu insectes (dípters i coleòpters, bàsicament) que resten empresonats durant unes quantes hores (o dies, segons l'espècie) en una mena de cambra tancada pels tèpals de la flor; només seran alliberats un cop els estams els han recobert de pol·len, que servirà per pol·linitzar una altra flor que també els mantindrà tancats durant un cert temps.

La significació de la termogènesi des d'un punt de vista evolutiu és ben clara: Les flors (i les inflorescències) termogèniques són, sempre, protogines (és a dir, amb el gineceu o les flors femenines que maduren abans que l'androceu o les flors masculines), i la punta d'escalfament té lloc durant el període de receptivitat dels òrgans femenins. La morfologia floral és molt adequada, amb flors (o inflorescències) en general de mida gran, que tenen plataformes d'aterratge generoses quan els pol·linitzadors són coleòpters (que són voladors poc hàbils). Les olors imiten les que els pol·linitzadors troben als llocs on mengen, s'aparellen o ponen els ous, i es pot pensar que han coevolucionat amb els insectes visi-

tants per tal d'induir-los a participar en la pol·linització. L'augment de la temperatura facilita l'emissió de substàncies volàtils, però també l'activitat de molts coleòpters que només són actius a temperatures elevades.

Les olors en la disseminació

De manera semblant al que passa en la pol·linització, l'olor (i el color) de fruits i llavors tenen una funció de reclam en el procés de la disseminació, sobretot en els casos d'endozoocòria. Les olors són més o menys necessàries segons quins siguin els animals transportistes: En els casos d'ornitocòria les diàspores no fan olor, però en canvi els colors solen ser molt vius. Les diàspores transportades per mamífers o per quiròpters solen fer olors intenses, però els colors no són, en general, tan cridaners. Els eleosomes de les diàspores transportades per les formigues (mirmecocòria) tenen alguna substància volàtil, segurament un lípid, que desencadena el seu comportament recol·lector.

Les aromes del timó o farigola

La brolla calcícola de romaní, tan característica de les terres mediterrànies, és una mena de mercat de fragàncies on plantes com el timó, el romaní, l'espígol, la ruda, etc., sembla que competeixin per veure qui deixa una empremta olorosa més gran. De fet, la nostra cuina no seria la mateixa sense el timó, l'orenga, la sajolida i moltes altres plantes aromàtiques, d'algunes de les quals n'obtenim perfums. També en aquests casos les plantes sintetitzen els compostos aromàtics no pas per regalar l'olfacte ni perquè en fem ús, sinó com a defensa contra una munió d'herbívors famolencs, extraordinàriament diversa, i en alguns casos per atreure els pol·linitzadors.

Una de les espècies més estudiades, objecte de diverses tesis dutes a terme a Montpellier a les darreries del segle XX, és el timó o farigola (*Thymus vulgaris*), que es pot prendre com a sistema model per a l'estudi de l'ecologia de les interaccions planta/animal i de l'evolució de les defenses de les plantes (Linhart i Thompson, 1999). La farigola ha resultat una planta ideal perquè: a) Les substàncies aromàtiques que produeix són monoterpens que poden ser discriminats per un olfacte mitjanament fi; els peus de farigola poden fer sis olors diferents, que corresponen a sis fenotips bioquímics, i totes les essències són originades per una única via bioquímica; b) Els gens que controlen la via bioquímica són variables, i aquesta variació fa que cada planta produeixi només un dels sis monoterpens (geraniol, linalol, terpineol, thuyanol, carvacrol o timol). Els monoterpens s'emmagatzemen a les glàndules, ben visibles, que hi ha a la superfície de



les fulles, i quan un conill o un excursionista freguen una planta de farigola, o bé un escarabat es passeja per les fulles, trenca la glàndula i s'allibera el monoterpè.

Les diferències estructurals entre aquests monoterpens determinen no tan sols la fragància de cada planta, sinó també la seva eficàcia, tant defensiva com d'atracció. S'ha comprovat, per exemple, que els pol·linitzadors responen a les defenses químiques del timó. Les papallones del grup de les *Lycaenidae* s'observen molt sovint a les poblacions de timó, però les abelles són els pol·linitzadors més habituals. Les abelles produeixen geraniol i l'utilitzen com a feromona (és a dir, com a senyal químic). A la inversa, el terpineol és lleugerament tòxic per a les abelles. Observacions detallades sobre el comportament de les abelles han mostrat que visiten preferentment els peus de timó defensats per geraniol i que eviten els peus defensats per terpineol. És a dir, la farigola produeix geraniol per dissuadir herbívors, però al mateix temps això li permet atreure les abelles pol·linitzadores.

Els investigadors també van constatar que, tradicionalment, la cuina mediterrània ha fet servir els peus de timó productors de timol, o de carvacrol, o de thuyanol, i que els altres peus, en canvi, no són adequats. De la mateixa manera, les diverses espècies d'herbívors típicament troben agradables per a menjar només algunes plantes; la resta tenen gust desagradable i fins i tot n'hi ha que són tòxiques. La farigola serveix d'aliment a dotzenes d'herbívors (a les brolles i timonedes del sud de França s'ha constatat com a mínim 5 mol·luscs, vora 80 insectes, i conills, cabres i xais). Se sap que els herbívors tenen gustos diferents els uns dels altres o, dit d'una altra manera, són repel·lits per fragàncies diferents. Els caragols, per exemple, són repel·lits de manera eficaç pel carvacrol, les cabres pel thuyanol i els xais pel linalol. Podem afirmar, doncs, que cada planta, a causa de les seves defenses químiques, està protegida contra uns determinats herbívors però, per contra, és susceptible a uns altres.

Atès que la farigola està amenaçada per tants d'herbívors, es pot pensar que les seves defenses no són perfectes. Però el fet és que sobreviu enmig de tants animals famolencs, amb gustos i detestacions diverses, perquè ha desenvolupat diverses substàncies dissuasives. Si una població de farigola és atacada per una única espècie d'herbívor, aquest pot consumir totes les plantes que produeixen un determinat monoterpè, però evita les altres. Mentre la població no estigui assetjada per massa espècies d'herbívors durant una temporada, persistirà. En territoris extensos, els diversos indrets presenten una diversitat i una abundància relativa d'herbívors diferents,

i això condiciona els tipus de timó de les diverses poblacions i explica el mosaic de fragàncies dels diversos territoris.

Es sorprenent constatar que els visitants, no pas desinteressats, de les nostres brolles (límacs, caragols, abelles, conills, cabres, xais, etc.) col·laboren a diversificar les fragàncies dels paisatges mediterranis. I encara és més sorprenent, i fins i tot irònic, que els gustos de la nostra cuina i les fragàncies que fem servir com a perfums s'hagin desenvolupat inicialment com a armes químiques.

Bibliografia

- Angioy, A.M., Stensmyr, M.C., Urru, I., Puliafito, M., Collu, I. i Hansson, B.S. (2004). Function of the heater: the dead horse arum revised. *Proceedings of the Royal Society. Series B (Suppl.)*, 271: S13-S15.
- Fontúrbel, F.E. i Molina, C. (2003). *Mecanismos y estrategias de coevolución en plantas: un breve análisis de la coevolución planta-insecto*. Ciencia Abierta Internacional, 22. <http://cabierta.uchile.cl>
- Lamprecht, I., Schmolz, E., Blanco, L. i Romero, C.M. (2002). Flower ovens: thermal investigations on heat producing plants. *Thermochimica Acta*, 391: 107-118.
- Linhart, Y.B. i Thompson, J.D. (1999). Thyme is of the essence: biochemical polymorphism and multiple species deterrence. *Evolutionary Ecology Research*, 1: 151-171.
- Paré, P.W. i Tumlinson, J.H. (1999). Plant volatiles as a defense against insect herbivores. *Plant Physiology*, 121: 325-331.
- Pellmyr, O. (2002). Pollination by animals. In: Herrera, C.M. i Pellmyr, O. (eds.), *Plant-animal interactions: An evolutionary approach*, pp. 157-184. Blackwell, Oxford.
- Riba, M. (2005). Química ecològica. La química de les interaccions entre els éssers vius. *La terra i el medi*. IEC, Publicacions de la presidència 17: 87-111.
- Sankaran, M. i McNaughton, S.J. (2005). Terrestrial plant-herbivore interactions: integrating across multiple determinants and trophic levels. In: van der Maarel, E. (ed.), *Vegetation ecology*, pp. 265-285. Blackwell, Oxford.
- Seymour, R.S. i Schultze-Motel, P. (1997). Heat-producing flowers. *Endeavour*, 21 (3): 125-129.
- Sitte, P. (2004). Estructura. In: *Tratado de Botánica de Strasburger*, 35ª edic., pp. 15-220. Ed. Omega, Barcelona.
- Strauss, S.Y. i Zangerl, A.R. (2002). Plant-insect interactions in terrestrial ecosystems. In: Herrera, C.M. i Pellmyr, O. (eds.), *Plant-animal interactions: An evolutionary approach*, pp. 77-106. Blackwell. Oxford.

