

ADATTAMENTI DEI VEGETALI AI DIVERSI FATTORI AMBIENTALI:

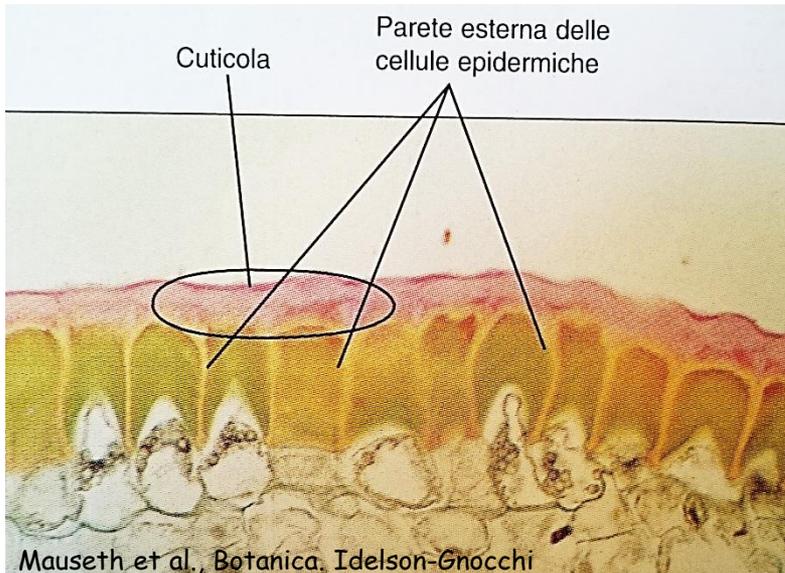
V. Interazioni con altri organismi viventi
PRODUZIONE DI METABOLITI SECONDARI

Metaboliti secondari

Negli habitat naturali le piante sono circondate da un grande numero di potenziali predatori e patogeni. Poiché le piante sono organismi sessili e non possono evitare gli attacchi patogeni semplicemente spostandosi, hanno evoluto nel tempo meccanismi di difesa che permettano loro di proteggersi in altri modi.

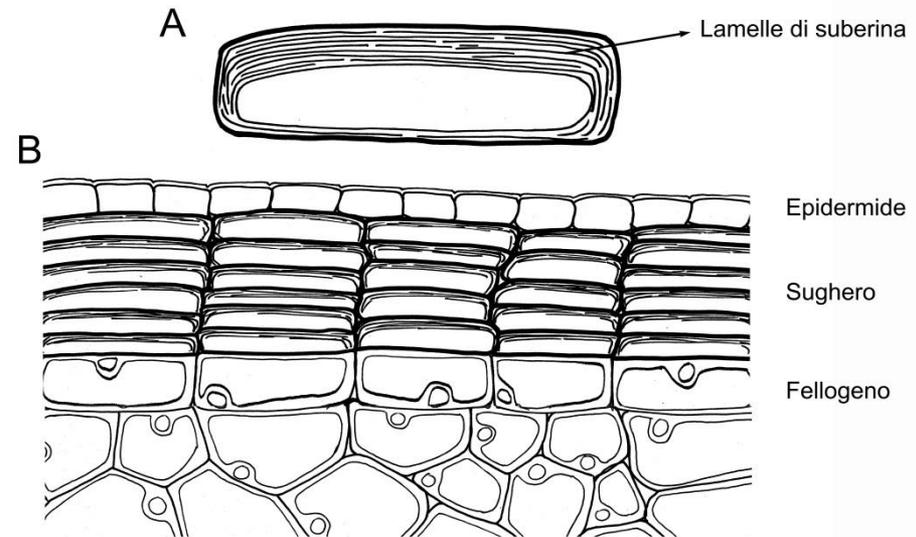
1. Sintesi di tessuti di protezione

- Cuticola



Costituita da acidi grassi a lunga catena (cutina) e cere. Superficie talmente liscia da impedire l'adesione alle spore dei funghi. Le cere sono indigeribili e per questo repellenti agli insetti.

- Periderma

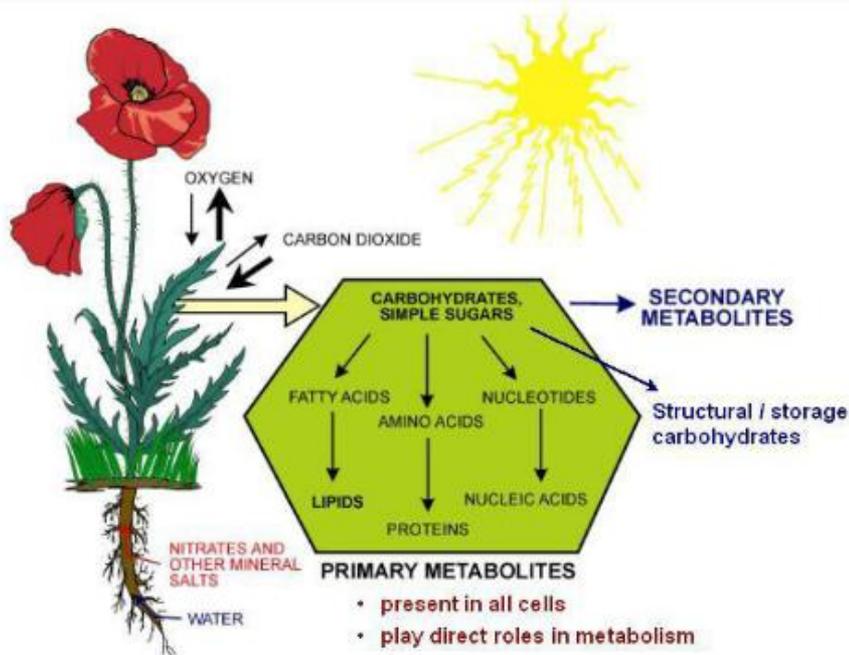


Costituito da fellogeno, sughero e felloderma. Il sughero, tessuto tegumentale esterno secondario, è costituito da cellule morte, con pareti rivestite da suberina, sostanza di natura grassa, idrofobica ed impermeabile. Valida difesa contro parassiti ed agenti chimici.

Metaboliti secondari

2. Sintesi di molecole con funzione tossica nei confronti di erbivori e microbi patogeni:

METABOLITI SECONDARI o PRODOTTI NATURALI

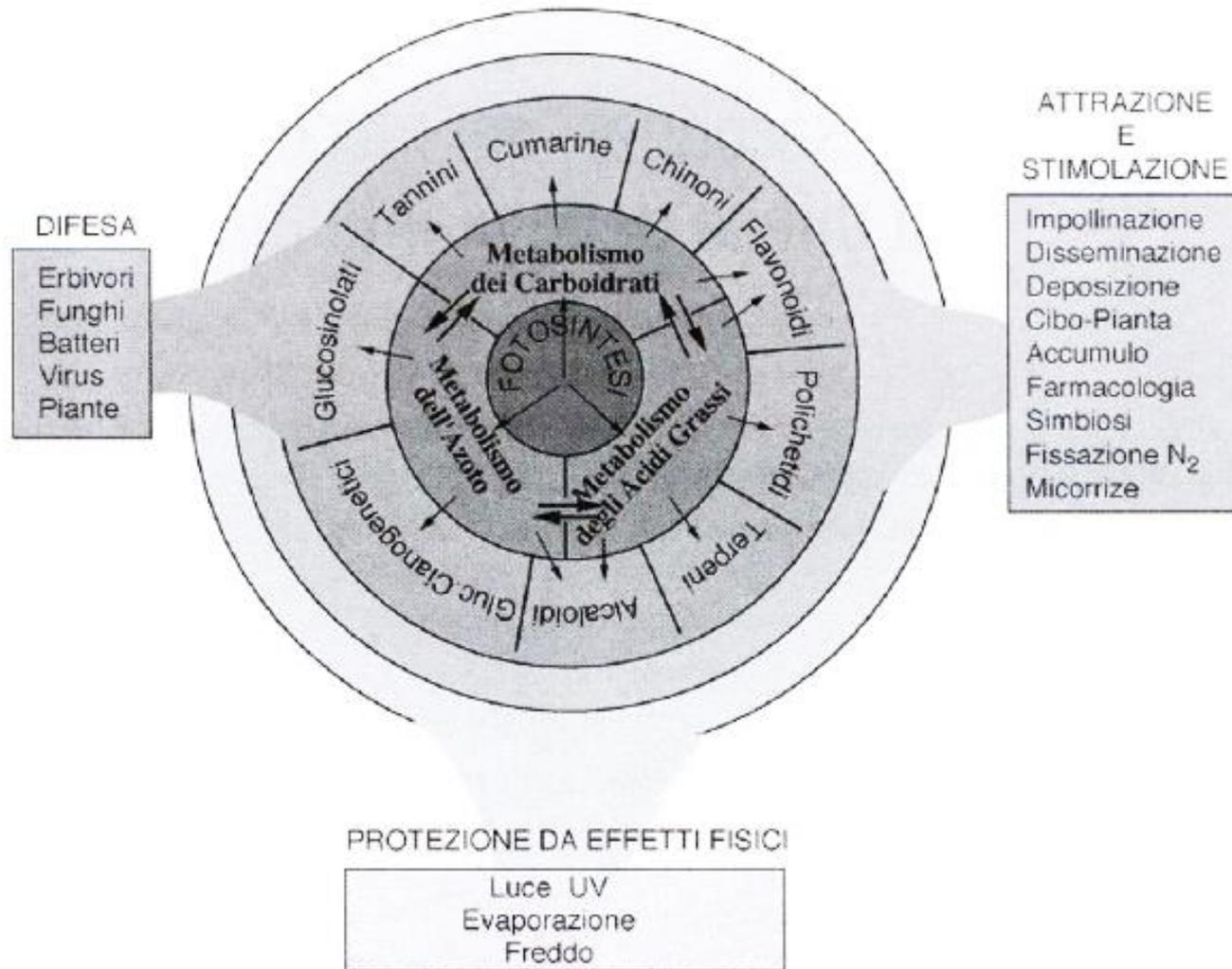


Vasta gamma di molecole organiche che non sembrano avere una funzione diretta sulla crescita e sullo sviluppo. La loro distribuzione nel mondo vegetale è ristretta e spesso si ritrovano metaboliti secondari diversi in famiglie, o addirittura specie, di piante diverse.

I metaboliti secondari presentano un'importanza fondamentale nei confronti delle interazioni ecologiche tra la pianta e l'ambiente che la circonda.

Metaboliti secondari

I metaboliti secondari hanno origine da vie metaboliche secondarie, interconnesse direttamente con il metabolismo primario. Queste molecole hanno ruoli importantissimi non solo dal punto di vista di protezione da agenti patogeni, ma possono venire impiegate anche per l'attrazione di organismi impollinatori e microrganismi simbiotici.



Metaboliti secondari

Esistono tre gruppi principali di metaboliti secondari, distinti sulla base delle vie biosintetiche da cui prendono origine:

1. Terpeni

Molecole lipidiche sintetizzate a partire dall'acetil CoA o da intermedi della glicolisi

2. Composti fenolici

Molecole aromatiche che si formano dalla via biosintetica dell'acido schikimico o dell'acido mevalonico

3. Metaboliti secondari contenenti azoto

Sintetizzati principalmente a partire da amminoacidi

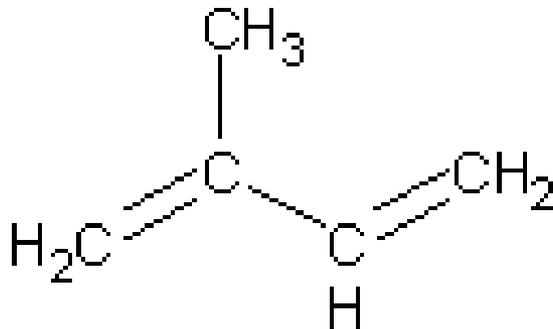
Metaboliti secondari

Terpeni

Comprendono la classe più numerosa di metaboliti secondari con circa 25000 composti

- natura liposolubile ed incolore
- Origine biosintetica dall'acetil CoA o da intermedi metabolici della glicolisi

Le molecole di base strutturale dei terpeni sono chiamate unità isopreniche, molecole a 5 atomi di C derivanti dall'isopentano. I terpeni sono classificati sulla base del numero di unità a 5C che comprendono:



ISOPRENE

- Monoterpeni → terpeni a 10C (condensazione di due unità isopreniche)
- Sesquiterpeni → terpeni a 15C (tre unità 5C)
- Diterpeni → terpeni a 20C (quattro unità 5C)
- Triterpeni → terpeni a 30C
- Tetraterpeni → terpeni a 40C
- Politerpenoidi → > 50C

Metaboliti secondari

Terpeni - monoterpeni

- Oli essenziali

Le piante producono una grande varietà di oli essenziali, utilizzati per diversi scopi:

- Difesa contro erbivori
- Funzione cicatrizzante
- Resistenza ad attacchi microbici
- Protezione contro insetti dannosi
- Attrazione di insetti ed animali impollinatori

Gli oli essenziali sono spesso prodotti, immagazzinati e secreti ad opera di cellule che presentano strutture anatomiche strettamente specializzate. Sulla base della localizzazione delle sostanze prodotte si distinguono:

- Cellule e tessuti ghiandolari: all'esterno delle cellule.
 - Formazioni epidermiche → tricomi ghiandolari
 - Canali resiniferi e tasche lisigene
- Cellule secrete e tessuti secretori: all'interno del vacuolo
 - Idioblasti
 - Tessuto laticifero

Metaboliti secondari

Terpeni - monoterpeni e sesquiterpeni

- Oli essenziali
- **Formazioni epidermiche: tricomi ghiandolari**

Peli vivi unicellulari o pluricellulari che si originano dall'allungamento verso l'esterno di alcune cellule epidermiche. Spesso questi tricomi sono capitati, ovvero la cellula terminale ha forma a capocchia e costituisce la cellula ghiandolare. Queste cellule differiscono dalle altre cellule vegetali per un grande nucleo, un protoplasma denso e l'assenza di vacuolo. La parete è fortemente cutinizzata. Gli oli si accumulano tra la parete e lo strato di cuticola.

Pancaldi et al., Fondamenti di Botanica Generale. McGraw-Hill



Pelo secretore pluricellulare in *Salvia officinalis*



Pelo secretore pluricellulare in *Pelargonium* sp., contenente geraniolo



Pelo pluricellulare peltato in *Lippia citriodora* contenente composti terpenoidi



Pelo pluricellulare secretore in *Ocimum basilicum*

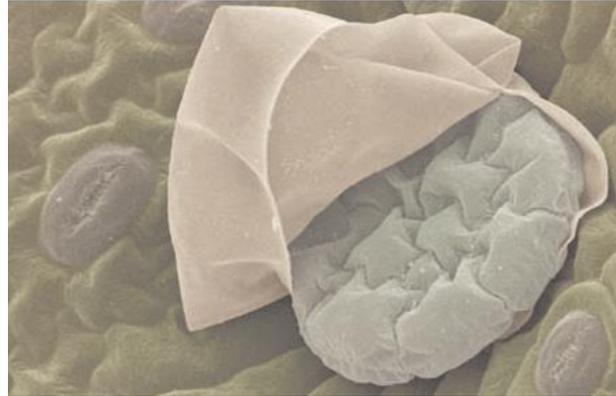
Metaboliti secondari

Terpeni - monoterpeni

- Oli essenziali
- **Formazioni epidermiche: cellule ghiandolari sessili**



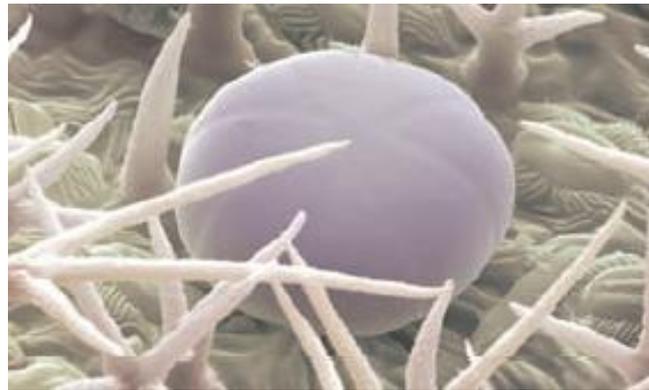
Superficie fogliare di *Roman chamomile*



Superficie fogliare di *Origanum vulgare*. Lo strato di cuticola, lacerato, mette in evidenza le singole cellule ghiandolari sottostanti



Superficie del calice di *Menta x piperita*



Superficie dorsale della lamina fogliare di *Lavandula angustifolia*

Metaboliti secondari

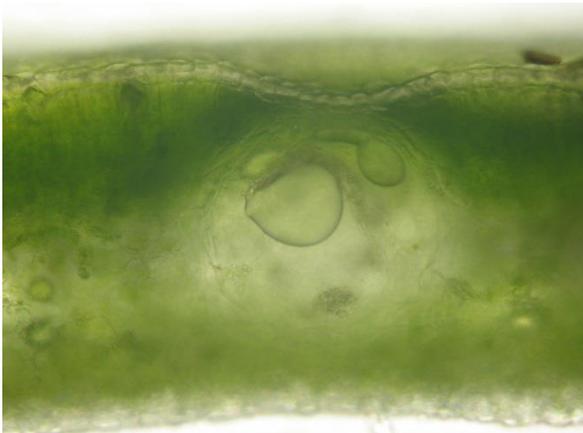
Terpeni - monoterpeni e sesquiterpeni

- Oli essenziali
- **Tasche**

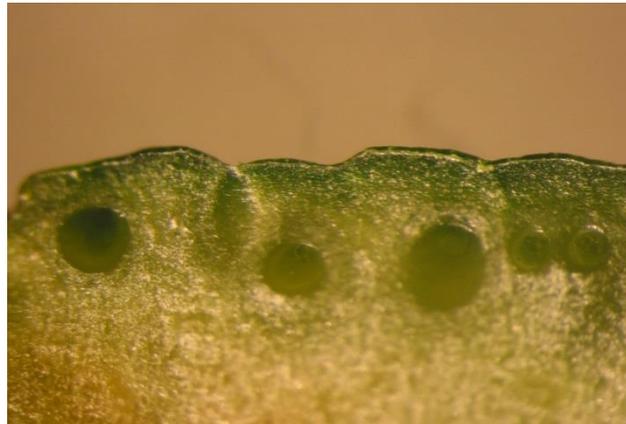
Gruppi di cellule ghiandolari che a maturità muoiono e si dissolvono, liberando gli oli essenziali nella cavità che rimane → cavità di origine lisigena. Le tasche possono essere anche di origine schizogena → divisione tangenziale delle cellule secernenti. Le nuove cellule tappezzano la cavità, all'interno della quale vengono rilasciati gli oli essenziali, o schizolisigena → origine mista, inizialmente schizogena, quindi lisigena.

Pancaldi et al., Fondamenti di Botanica Generale. McGraw-Hill

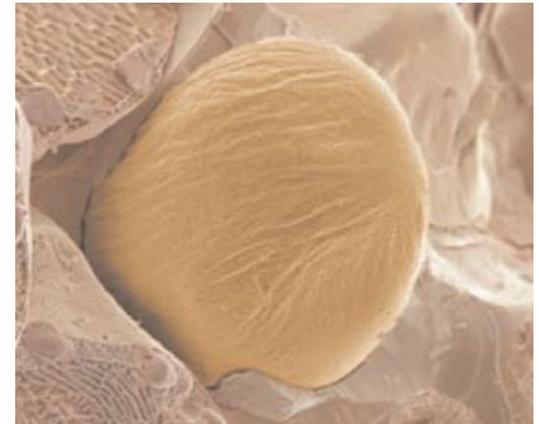
Photo: ©2001 stevenfoster.com



Tasca di origine schizolisigena
in foglia di *Citrus limon*



Tasche di origine schizolisigena in
Citrus myrtifolia

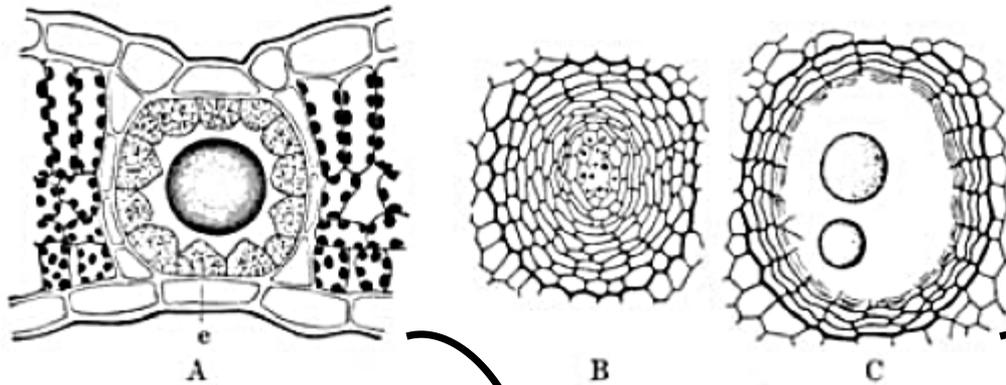


Tasche di origine schizogena
in rizoma di zenzero

Metaboliti secondari

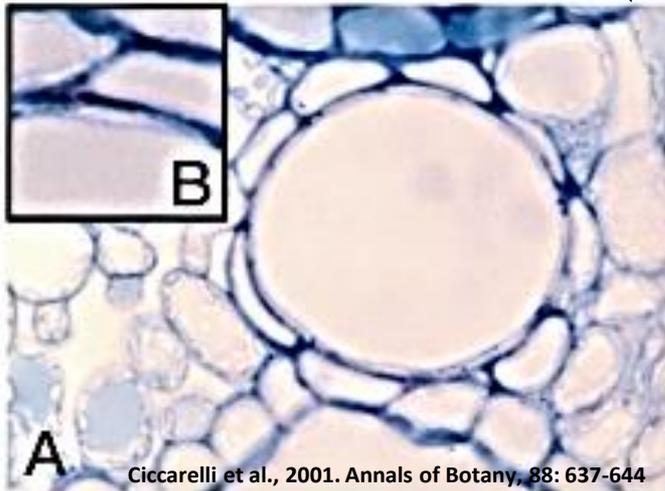
Terpeni - monoterpeni e sesquiterpeni

- Oli essenziali
- **Tasche**



A. Tasche oleifere schizogene in foglia di *Hypericum perforatum*.

B-C. Tasche oleifere lisigene nella buccia di *Citrus vulgaris*, prima e dopo la lisi.



Ciccarelli et al., 2001. Annals of Botany, 88: 637-644

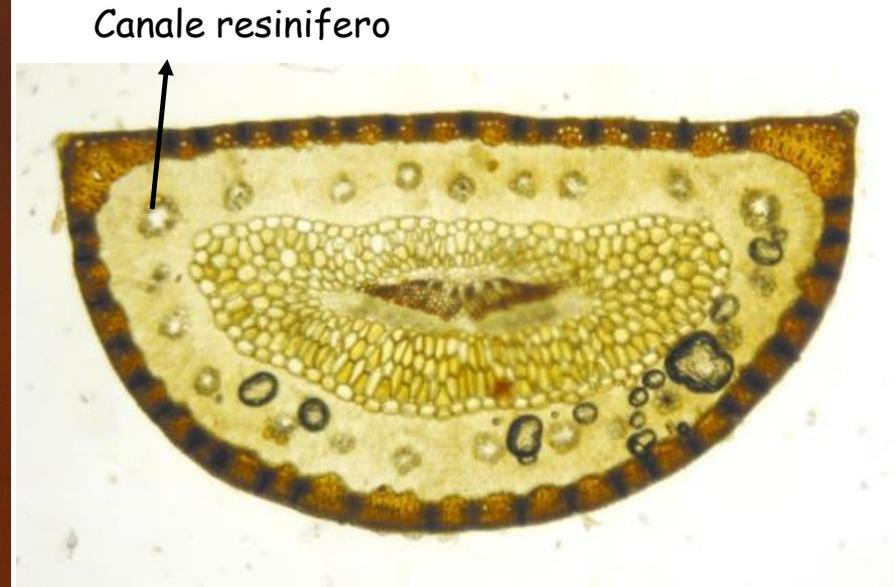
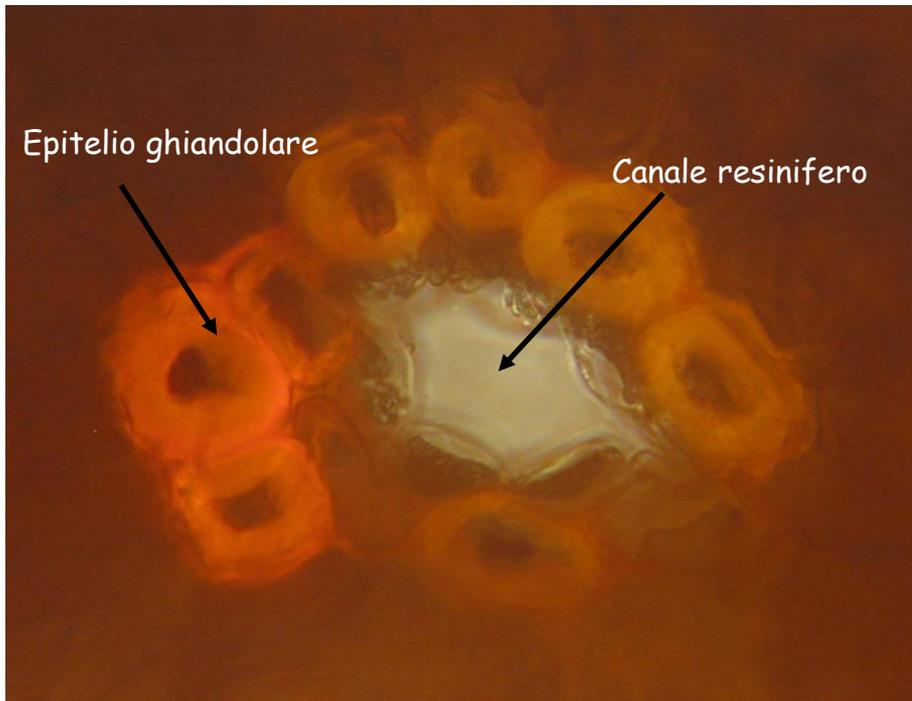


Metaboliti secondari

Terpeni - monoterpeni

- Oli essenziali
- **Canali resiniferi**

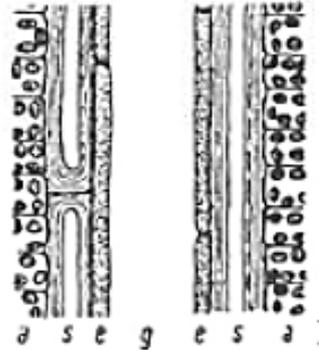
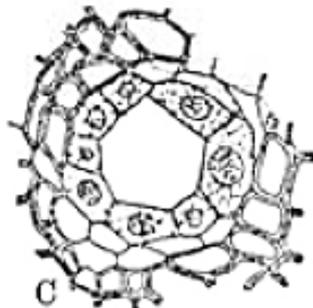
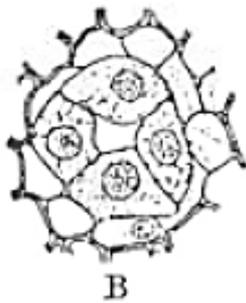
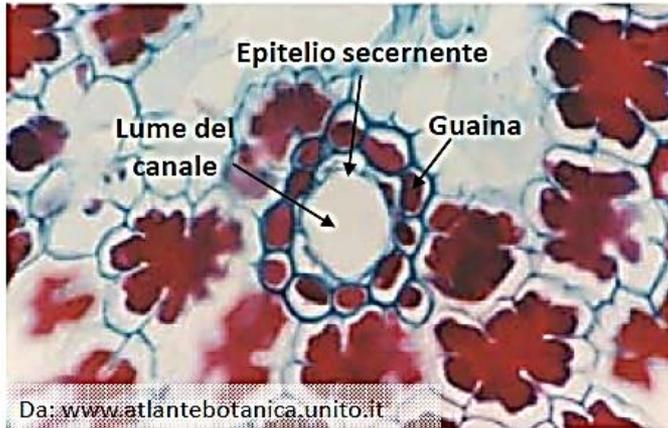
Nelle conifere è presente tessuto ghiandolare che riversa il secreto delle cellule verso l'esterno. Le cellule dell'epitelio ghiandolare sono disposte internamente nella foglia e nel fusto e rilasciano la resina in una cavità intercellulare che costituisce il così detto «canale resinifero». La formazione della cavità è di tipo schizogeno → divisione tangenziale delle cellule dell'epitelio ghiandolare. Le nuove cellule tappezzano la cavità, all'interno della quale viene rilasciata la resina.



Metaboliti secondari

Terpeni - monoterpeni

- Oli essenziali
- **Canali resiniferi**



Formazione schizogena di un canale resinifero in legno di *Pinus* sp.

Metaboliti secondari

Terpeni - monoterpeni e sesquiterpeni

- Oli essenziali
- **Cellule secrete**

Le cellule secrete (**idioblasti**) presentano vacuoli di grandi dimensioni, poco citoplasma recluso alla periferia della cellula e pareti cellulari spesso impermeabilizzate con suberina. Spesso la cellula muore a maturità, tuttavia gli oli essenziali sono mantenuti all'interno grazie all'impermeabilità della parete cellulare. Si possono trovare:

- Nelle radici → Es: *Acorus calamus* (calamo aromatico)
- Nella corteccia → Es: *Cinnamomum zeylanicum* (cannella)
- Nelle foglie → Es: *Laurus nobilis* (alloro)
- Nei petali dei fiori → Es: *Rosa gallica* (rosa)
- Nei frutti → Es: *Piper nigrum* (pepe)



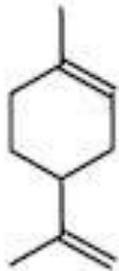
Metaboliti secondari

Terpeni - monoterpeni

- Piretroidi (monoterpeni)

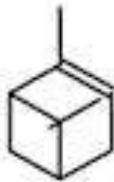
Prodotti nelle foglie e nei fiori di *Chrysanthemum* sp.
Sono molecole con potentissima attività insetticida.

- Monoterpeni presenti nelle conifere



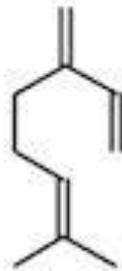
1

Limonene



2

α -pinene



3

Myrcene



Si accumulano nei canali resiniferi degli aghi, dei rami e del tronco. Ad azione insetticida nei confronti dei coleotteri della corteccia. La loro sintesi è enfatizzata se la pianta percepisce un attacco in corso.

Metaboliti secondari

Terpeni - monoterpeni e sesquiterpeni

- Lattoni sesquiterpenici

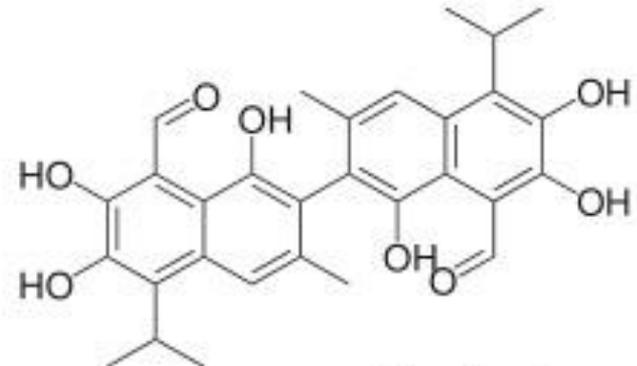
Si ritrovano nei peli ghiandolari di molte composite come il girasole e l'artemisia



Pelo ghiandolare pluricellulare di *Artemisia annua*. Nei tricomi viene prodotto un lattone sesquiterpenico chiamato «artemisinina», con potente attività insetticida. Viene utilizzato in medicina per combattere la malaria.

- Gossipolo

Estratto per la prima volta dai semi di cotone, tossico nei confronti degli erbivori.

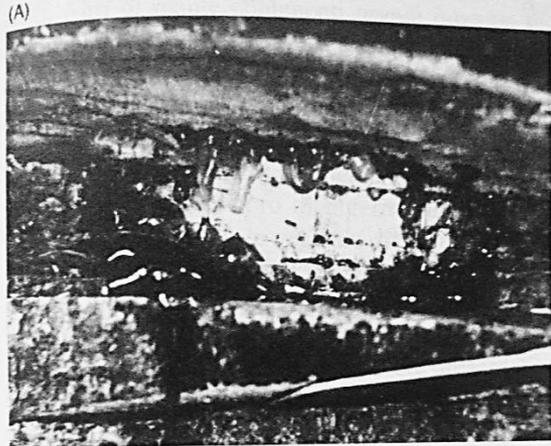


Gossipolo

Metaboliti secondari

Terpeni - diterpeni

Rappresentano delle tossine per gli erbivori e dei deterrenti per l'alimentazione.



Acido abietico → contenuto nelle resine di molte conifere e alberi tropicali di leguminose. Le resine vengono secrete dopo danneggiamento del canale resinifero da parte di insetti fitofagi. La resina fuoriesce, blocca l'alimentazione del fitofago, funge da deterrente chimico per ulteriori attacchi e sigilla la ferita

Esteri del forbolo → prodotti da Euforbiacee, causano irritazione alla pelle ed hanno effetto tossico per i mammiferi

Taxadiene → precursore del tassolo, presente nella corteccia del *Taxus brevifolia*. Viene utilizzato in campo farmacologico come potente antitumorale

Figura 13.11 (A) Taglio nel tronco dell'albero tropicale *Hymenaea courbaril* (Leguminosae) che mostra l'essudazione della resina dal sito di lesione nel cambio. (B) Struttura delle tasche secretorie di resina negli strati del cambio di *H. courbaril*. (Fotografie per concessione di J. Langenheim).

Metaboliti secondari

Terpeni - triterpeni

Fitoecdisoni → gruppo di steroidi vegetali con la stessa struttura base degli ormoni della muta degli insetti. L'ingestione di queste molecole da parte di insetti fitofagi causa distruzione del ciclo della muta ed altera processi di sviluppo, con conseguenze letali

Limonoidi → sostanze amare contenute nell'esperidio degli agrumi. Deterrente alimentare ad azione tossica per gli insetti

Cardenolidi → attivi contro erbivori vertebrati. Glucosidi (composti contenenti una o più molecole di zucchero) con gusto amaro estremamente tossici

Saponine → attivi contro erbivori vertebrati. Glucosidi (zucchero + steroidi o altri triterpeni) con proprietà simili a quelle del sapone. Interferiscono con l'assorbimento di steroli da parte del sistema digerente e distruggono le membrane cellulari dopo l'assorbimento nel circolo sanguigno

Metaboliti secondari

Terpeni - politerpeni

Molecole vegetali molto diffuse, con funzione di protezione, cicatrizzante e difensiva a seguito di un attacco da parte di organismi fitofagi

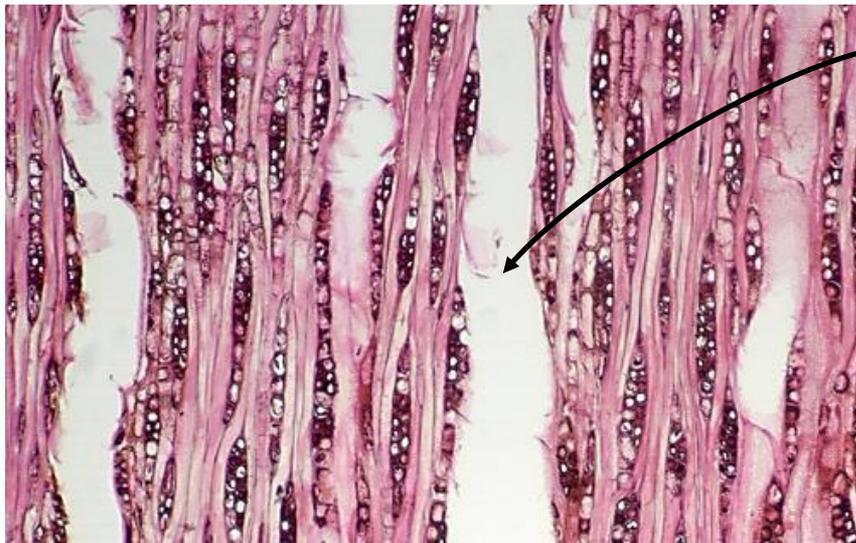
Gomma → polimero contenente da 1500 a 15000 unità isopreniche in cui i doppi legami hanno una configurazione cis

Guttaperca → polimero prodotto da piante appartenenti alla famiglia delle *Sapotaceae*, simile alla gomma, ma i doppi legami hanno configurazione trans

Gomma e guttaperca sono in genere disperse in piccole particelle in un fluido lattiginoso chiamato *latice*, prodotto all'interno di *canali laticiferi*. Il latice comprende anche altre sostanze di natura triterpenica

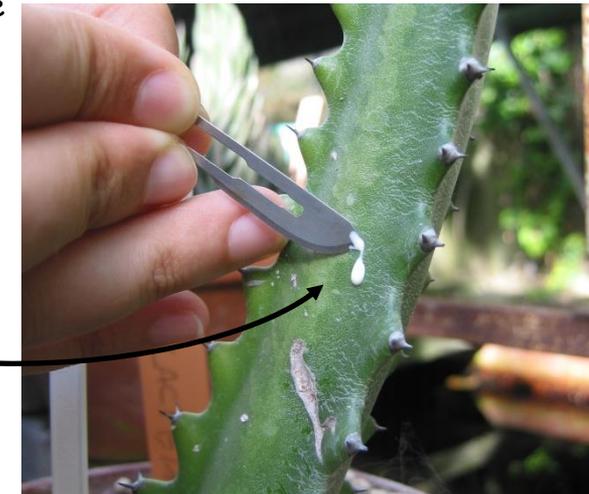


Latice in uscita da una «albero della gomma», *Hevea brasiliensis*.
Foto: en.wikipedia.org



Canali laticiferi in sezione longitudinale del legno di *Manilkara zapota*, una *Sapotacea*.
Fonte: images.lib.ncsu.edu

Latice che fuoriesce da una ferita sul fusto di *Euphorbia* sp.
Pancaldi et al., Fondamenti di Botanica generale. McGraw-Hill



Metaboliti secondari

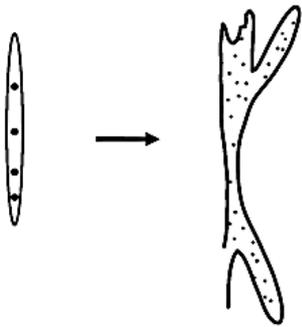
Terpeni - politerpeni

Le cellule che contengono il lattice costituiscono i **tubi laticiferi**.

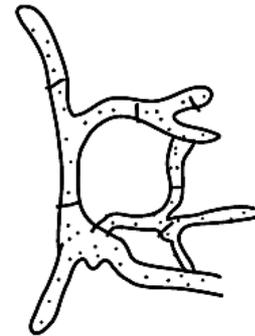
- Sono polienergidici: citoplasma polinucleato
- Parete sottile cellulosa ed elastica, plastidi amiliferi, conservano il lattice sotto pressione all'interno del vacuolo
- Oltre a sostanze di natura terpenica, in lattice contiene anche glucidi, alcaloidi, tannini e resine.

I tubi laticiferi fanno parte dei tessuti laticiferi. Origine:

1. Apociziale: derivano da poche cellule già presenti nell'embrione. I nuclei si dividono senza che avvenga citodieresi
2. Sinciziale: Formati da lunghe file di cellule, le cui pareti sono in parte riassorbite.



APOCIZIALI



SINCIZIALI

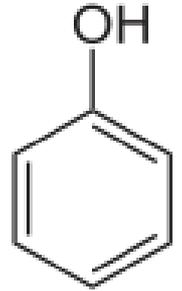
Metaboliti secondari

Composti fenolici

Prodotti secondari contenenti almeno un gruppo fenolico (anello aromatico a cui è legato un ossidrile)

Rappresentano un gruppo estremamente eterogeneo di molecole aventi diverse funzioni:

- Ruolo strutturale, ma allo stesso tempo di barriera e protezione contro potenziali patogeni. Es: lignina e suberina
- Ruolo vessillare. Es: flavonoidi
- Assorbimento di raggi UV dannosi
- Allelopatia → inibitori della crescita di piante che competono per lo stesso spazio con la pianta che lo produce



Gruppo fenolico

Composti fenolici - lignina, lignani e suberizzazione

- Lignina
- Lignani → dimeri e oligomeri correlati alla lignina. Molto diffusi nel mondo vegetale, hanno azione difensiva e antiossidante
- Suberina → si forma anche per induzione in specifici organi e cellule come difesa a ferite e ad attacchi patogeni. Rinforza la parete cellulare e fornisce un mezzo per limitare la perdita incontrollata di acqua negli organi rimasti intatti dopo l'attacco patogeno

Metaboliti secondari

Composti fenolici - flavonoidi

Comprendono una vasta gamma di molecole con funzioni diverse. Circa 4500 composti conosciuti. Accumulati principalmente nei vacuoli delle cellule di diversi tessuti vegetali.

Funzioni:

- Antocianidine: responsabili della colorazione dei fiori - azione vessillare



Pelargonidina
Pelargonium sp. (geranio)



Cianidina
Rosa gallica (rosa)



Delfinidina
Delphinium sp. (speronella)

Gruppo di flavonoidi pigmentati, responsabili della colorazione rossa, rosa, porpora e blu dei petali dei fiori.

Metaboliti secondari

Composti fenolici - flavonoidi

Funzioni:

- Flavoni e flavonoli:

- 1) protezione da radiazioni UV

Queste molecole assorbono la luce nella regione UV-B, lasciando passare solo le lunghezze d'onda nel visibile corrispondenti alla PAR.

- 2) Rilasciati nel terreno dalle radici delle leguminose come fattori di nodulazione

- 3) Funzione vessillare nella formazione di guide nettariifere



Metaboliti secondari

Composti fenolici - flavonoidi

Funzioni:

- Tannini: deterrenti alimentari

Polimeri fenolici con proprietà difensive:

- 1) Si legano alle proteine nell'intestino degli erbivori, inattivando enzimi della digestione, con impatto negativo sulla loro nutrizione
- 2) Si legano alle proteine salivari degli animali causano una sensazione astringente e spiacevole quando vengono masticati → deterrente alimentare

Sono frequentemente presenti in frutti acerbi → in questo modo è evitata la disseminazione da parte di erbivori fino a che il frutto non giunge a maturazione



Metaboliti secondari

Composti fenolici - cumarine e stilbeni

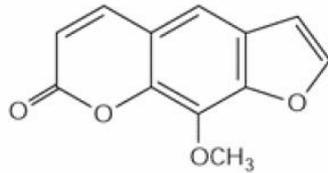
Presenti in tegumenti dei semi, frutti, fiori, radici, foglie e fusti di circa 800 specie diverse

Cumarine - funzioni:

- Difesa → provocano emorragie interne
- Attivi nella schermatura dei raggi UV → provocano sensibilizzazione della pelle umana ai raggi UV-A dopo il contatto con la pianta che li possiede



Heracleum



8-Methoxypsoralen
(a furanocoumarin)



Buchanan et al., Biochimica e Biologia molecolare delle piante. Zanichelli

Stilbeni - funzioni:

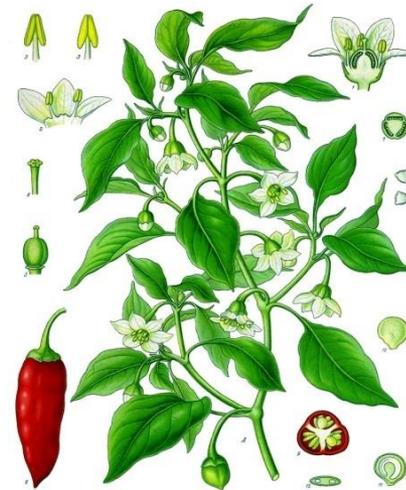
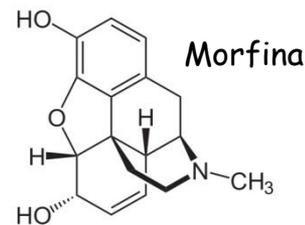
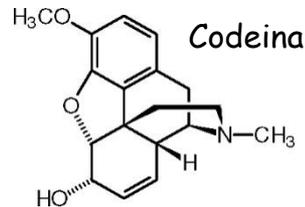
- Efficace antifungino, inibisce la germinazione delle spore e la crescita delle ife
- Deterrenti alimentari per i mammiferi fitofagi
- Resveratrolo, contenuto nel vino rosso, esercita un'importante azione antitumorale

Metaboliti secondari

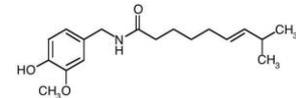
Metaboliti secondari contenenti azoto - Alcaloidi

Categoria di molecole numerosa ed eterogenea di composti contenenti azoto e che spesso si comportano come basi. Sono prodotte da circa il 20% delle piante. Più di 12000 alcaloidi diversi conosciuti. Costituiscono un importante sistema di difesa chimico evoluto dalle piante sotto la pressione dei predatori (larve, insetti, erbivori, mammiferi). Hanno azione antibiotica, insetticida, deterrente per l'alimentazione

Alcuni esempi:



Capsaicina



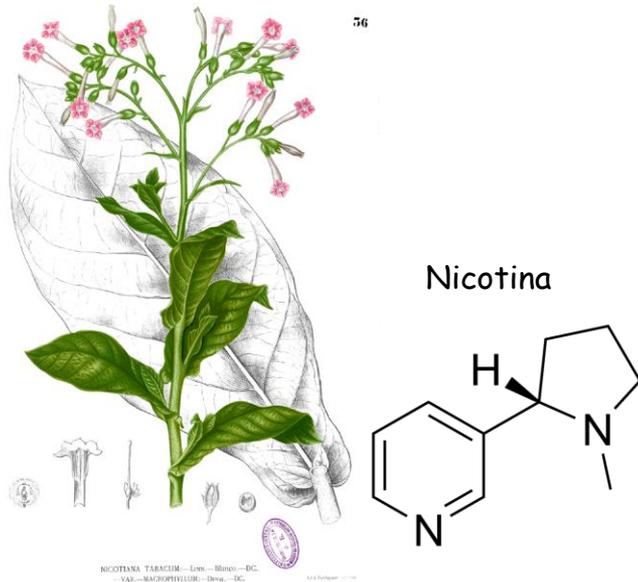
Estratti da *Papaver somniferum* (papavero da oppio). Sono contenuti in un latte bianco che fuoriesce dalla capsula. Dopo l'essudazione, il latte si indurisce e forma una sostanza marrone, l'oppio. Causano intorpidimento dei parassiti

Estratta da *capsicum annuum*

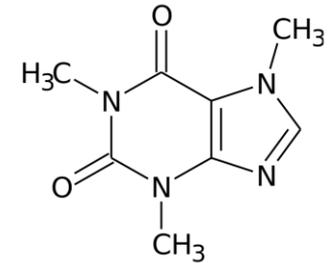
- attivatore di recettori delle mucose (senso di calore e irritazione)
- azione deterrente contro gli erbivori

Metaboliti secondari

Metaboliti secondari contenenti azoto - Alcaloidi



Caffeina



Estratta da *Nicotiana tabacum* L.

- insetticida (paralisi)
- deterrente per erbivori (aumento frequenza cardiaca, vomito)
- fitoalessina (antimicrobico)

Estratta da *Coffea arabica* L.

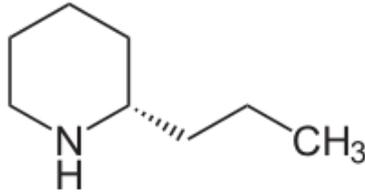
- insetticida
- antimicrobico fungicida
- molecola allelopatica

Metaboliti secondari

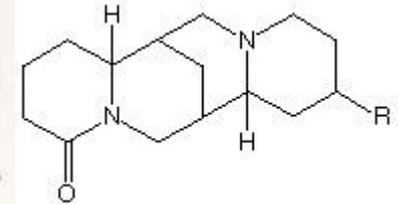
Metaboliti secondari contenenti azoto - Alcaloidi



coniina



lupanina



Estratta da *Conium maculatum* (cicuta)

- neurotossina: paralisi, asfissia
- deterrente per gli erbivori

Veleno che uccise Socrate



Estratta da *Lupinus polyphyllus*

- deterrente alimentare

Causa moria del bestiame, in particolare pecore, in autunno, quando la piante produce i semi, dove si accumulano elevate concentrazioni di questo alcaloide. Conigli e lepri sono in grado di distinguere le varietà tossiche da quelle commestibili (prive di alcaloidi) sulla base del sapore del frutto

Metaboliti secondari

Metaboliti secondari contenenti azoto - Alcaloidi

Poiché la maggior parte degli alcaloidi possiede attività farmacologiche, queste molecole hanno influenzato profondamente la storia dell'uomo, sia nel bene (molecole antitumorali, farmaci), che nel male (droghe e sostanze stupefacenti)

1174 24. I prodotti naturali (metaboliti secondari)

© 88-08-07771-3

Tabella 24.1 Alcaloidi fisiologicamente attivi usati nella medicina moderna

Alcaloide	Pianta	Uso
Ajmalina	<i>Rauwolfia serpentina</i>	Antiarritmico che inibisce l'assorbimento di glucosio nei mitocondri del cuore
Atropina, -(±)-iosciamina	<i>Hyoscyamus niger</i>	Anticolinergico, antidoto per i gas nervini
Caffeina	<i>Coffea arabica</i>	Stimolante del sistema nervoso centrale
Camptotechina	<i>Camptotheca acuminata</i>	Potente agente anticancro
Chinina	<i>Cinchona officinalis</i>	Antimalarico, importante nel trattamento di ceppi di <i>Plasmodium falciparum</i> che sono resistenti ad altri antimalarici
Cocaina	<i>Erythroxylon coca</i>	Anestetico locale, stimolante del sistema nervoso centrale, bloccante del sistema adrenergico; abuso di droga
Codeina	<i>Papaver somniferum</i>	Analgesico non additivo e antitosse
Coniina	<i>Conium maculatum</i>	Il primo alcaloide a essere sintetizzato; estremamente tossico, causa la paralisi dei nervi motori terminali, usato in omeopatia a piccole dosi
Emetina	<i>Uragoga ipecacuanha</i>	Emetico orale, amebicida
Morfina	<i>P. somniferum</i>	Potente narcotico analgesico; abuso di droga
Nicotina	<i>Nicotiana tabacum</i>	Altamente tossico, causa paralisi respiratoria, insetticida; abuso di droga
Pilocarpina	<i>Pilocarpus jaborandi</i>	Stimolante periferico del sistema parasimpatico, usato per il trattamento del glaucoma
Sanguinarina	<i>Eschscholzia californica</i>	Antibatterico che mostra attività antiplacca, usato in dentifrici e collutori orali
Scopolamina	<i>Hyoscyamus niger</i>	Potente narcotico, usato come sedativo per la cinetosi
Stricnina	<i>Strychnos nux-vomica</i>	Potente veleno tetanico, topicida, usato in omeopatia
(+)-Tubocurarina	<i>Chondrodendron tomentosum</i>	Miorilassante non depolarizzante che produce paralisi, usato come coadiuvante in anestesia
Vinblastina	<i>Catharanthus roseus</i>	Antineoplastico usato nel trattamento della malattia di Hodgkin e di altri linfomi

Metaboliti secondari

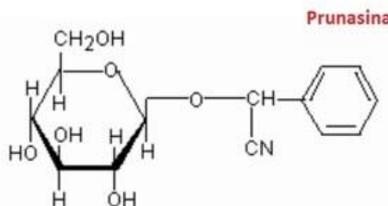
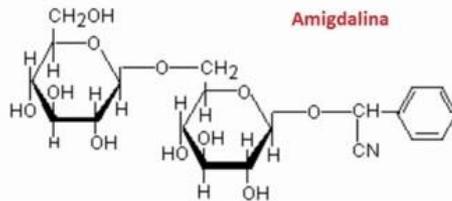
Metaboliti secondari contenenti azoto - Glucosidi

Molecole composte da una parte zuccherina legata ad una molecola non zuccherina (aglicone). Sono accumulati nel vacuolo ed esercitano un'attività estremamente tossica solo nel momento in cui le molecole vengono degradate a causa di un attacco patogeno

- Glucosidi cianogenetici

Molecole che per idrolisi liberano acido cianidrico. Le piante che li producono presentano anche gli enzimi idrolitici, ma molecole ed enzimi sono separati in compartimenti differenti. Es: la durrina è un alcaloide accumulato nel vacuolo delle cellule epidermiche del sorgo. Gli enzimi degradativi si trovano però nel citoplasma delle cellule del mesofillo fogliare. In seguito ad attacco da parte di erbivori gli enzimi entrano in contatto con i glicosidi, idrolizzando la molecola e liberando HCN

I glucosidi cianogenetici sono molto diffusi nelle rosacee, nei legumi e nelle graminacee



Pianta	Glicoside
Mandorle amare	Amigdalina
Radice di cassava (manioca)	Linamarina
Mela (semi)	Amigdalina
Sorgo (intero)	Durrina
Prugna (nocciolo)	Amigdalina
Nettarina (nocciolo)	Amigdalina
Fagioli di lima	Linamarina

Metaboliti secondari

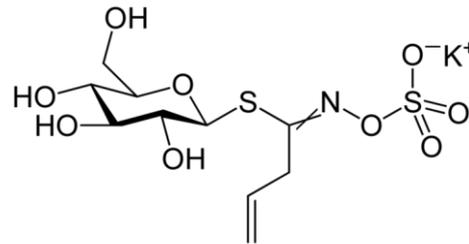
Metaboliti secondari contenenti azoto - Glucosidi

- Glucosinolati

Accumulati soprattutto nel vacuolo delle crucifere, sono responsabili dell'odore e del sapore di ortaggi come il cavolo, il cavolfiore, i ravanelli ecc. Anche in questo caso gli enzimi idrolitici sono spazialmente separati dai glucosidi. L'aglicone dà origine a prodotti reattivi e dall'odore pungente come gli isotiocianati ed i tiocianati, molecole tossiche per gli erbivori



Sinigrina



Estratta da *Brassica nigra*

- attivatore di recettori delle mucose (senso di calore e irritazione)
- azione deterrente contro gli erbivori