

STANISŁAW IGNATOWICZ

Sterylność mieszańców — autocydalna metoda zwalczania szkodliwych owadów i roztoczy

Gatunki owadów i roztoczy posiadające szeroki zasięg geograficzny i zajmujące różnorodne siedliska wykształcają często rasy, które są dobrze przystosowane do warunków życia w określonym środowisku. Adaptacje do zajmowanego siedliska są natury fizjologicznej i utrwalają się w populacji dzięki powstającym dziedzicznym mutacjom. Populacje odległe od siebie (alopatryczne), zajmujące odrębne siedliska i odizolowane reprodukcyjnie, mogą kumulować takie różnice fizjologiczne, które w końcu zapobiegają rozwojowi zygot, gdy dojdzie do krzyżówek między nimi. Tak powstają nowe gatunki, które zgodnie z definicją Mayra (1963) określamy jako „grupy aktualnie i potencjalnie krzyżujących się naturalnych populacji, które są reprodukcyjne odizolowane od innych takich grup” (tłum. aut.).

W odróżnieniu od roślin krzyżówki międzygatunkowe u zwierząt występują bardzo rzadko z powodu odrębnej biologii rozwoju, ekologii, a w szczególności z powodu izolacji behawiorystycznej. Mieszańce występują częściej u gatunków o zapłodnieniu zewnętrznym (np. u ryb i płazów) niż u zwierząt o zapłodnieniu wewnętrznym. Mayr (1963) sądzi, że być może tylko jeden na 60 tysięcy osobników wśród ptaków jest mieszańcem.

Rzadkie są również mieszańce wśród bezkręgowców. Powstawaniu ich między różnymi gatunkami owadów i roztoczy przeszkadzają rozmaite mechanizmy izolujące np. geograficzne, etologiczne i sezonowe (patrz np. Smith 1959, Honma i Tamaki 1976, Yamaya, Tamaki i Honma 1976). Jednakże w przypadku, gdy te mechanizmy nie izolują dobrze osobników różnych gatunków i jeżeli w warunkach laboratoryjnych czy terenowych dojdzie do kopulacji między nimi, wówczas często rozwój hybrydów jest niemożliwy z powodów: a) braku przeniesienia spermatoforów, b) śmierci plemników w narządach rozrodczych samicy, c) niezdolności plemników do zapłodnienia jaja, d) śmierci zygoty wynikającej z genetycznej nierównowagi jej materiału dziedzicznego.

Jeśli i te mechanizmy nie izolują osobników odrębnych gatunków

i gdy powstają mieszańce, wówczas włączają się inne czynniki zapobiegające utrzymaniu się linii mieszańców w przyrodzie. Do nich należy sterylność mieszańców lub wysoka śmiertelność pokolenia F₁. Jak dotąd nie znamy przypadku koegzystencji mieszańca z dwoma „rodzicielskimi” gatunkami i utrzymania jego integralności w przyrodzie jako trzeciego biologicznego gatunku (Rao, DeBach 1969).

Badania nad krzyżówkami międzygatunkowymi i mieszańcami są szeroko prowadzone w licznych laboratoriach. Osobniki należące do pokrewnych gatunków owadów i roztoczy są często krzyżowane w celu określenia ich odrębnej przynależności systematycznej (np. Dillon 1958, Griffiths i Cunnington 1971, Khasimuddin i DeBach 1976). Podejmowane są próby otrzymania drogą krzyżówek międzygatunkowych syntetycznego „gatunku” owada, który dzięki zjawisku heterozji wykazywałby cechy bardziej wartościowe niż osobniki rodzicielskie (Rao, DeBach 1969). Poważnie rozważane są też możliwości wykorzystania sterylności mieszańców w genetycznej metodzie zwalczania szkodników (Vanderplanck 1947, Knipling i Klassen 1976).

W niniejszym artykule omówione zostaną niektóre przypadki sterylności mieszańców poznane u owadów i roztoczy oraz możliwości wykorzystania tego zjawiska w praktyce zwalczania szkodników.

***Tetranychus urticae* Koch × *T. cinnabarinus* (Boisduval)
(Acarina: Tetranychidae)**

Przędziorki należące do gatunków *T. urticae* i *T. cinnabarinus* odróżniane są tylko na podstawie zabarwienia hemolimfy i ukształtowania rzeźby kutikularnej (Boudreaux 1956). *T. urticae* występuje przeważnie w strefie klimatu umiarkowanego i przechodzi diapauzę (van de Bund i Helle 1960), podczas gdy *T. cinnabarinus* występuje w krajach subtropikalnych i tropikalnych, gdzie nie przechodzi diapauzy. W temperaturze 27,5°C rozwój *T. urticae* jest o dzień szybszy niż *T. cinnabarinus*. Pomimo wymienionych różnic morfologicznych i biologicznych (kwestionowanych przez Duponta 1979) podobieństwo obu gatunków jest uderzające. Stąd też osobniki jednego gatunku reagują na feromony płciowe drugiego gatunku. Co więcej, samce jednego gatunku pilnują, znieruchomią żeńską deutonimfę drugiego gatunku, walczą o nią z innymi samcami i wreszcie kopulują ze świeżo wyliniałą. Nie ma tu więc żadnych barier behawiorystycznych, które izolują osobniki odrębnych gatunków (Murtaugh i Wrensch 1978). W wyniku kopulacji między osobnikami *T. urticae* i *T. cinnabarinus* samice składają podobną liczbę jaj, jak w przypadku krzyżówek wewnątrzgatunkowych, jednak

śmiertelność ich jest dość wysoka. Z żywych jaj powstają sterylne samice i płodne samce, przy czym stosunek płci ulega tu zaburzeniu: z jaj wylęga się więcej samców niż w krzyżówkach wewnątrzgatunkowych (Keh 1952, Parr i Hussey 1960, Boudreaux 1963, Smith, Boswell i Webb 1969, Murtaugh i Wrenschi 1978).

Bariery reprodukcyjne izolujące osobniki *T. urticae* od *T. cinnabarinus* nie są jednakowo wykształcone u poszczególnych populacji tych gatunków. Dupont (1979) wykazał, że w wyniku krzyżówki pomiędzy holenderską populacją *T. urticae* i włoską populacją *T. cinnabarinus* powstają mieszańce, które charakteryzuje wysoka płodność. Natomiast hybrydy populacji holenderskiej *T. urticae* i *T. cinnabarinus* z Nowej Kaledonii cechuje wyraźnie obniżona płodność i znaczna śmiertelność jaj w pokoleniu F_2 .

Wykorzystanie sterylnych mieszańców do zwalczania przedziorków zaproponował Overmeer (1972). Uważa on jednak, że bezpłodność hybrydów powinna wynosić 100%, gdyż w przeciwnym wypadku nie będzie można całkowicie zniszczyć populacji szkodnika.

***Acarus siro* L. × *A. farris* (Oudemans)
A. farris (Oudemans) × *A. immobilis* Griffiths
A. siro L. × *A. immobilis* Griffiths
(Acarina: Acaridae)**

Griffiths (1962, 1964) krzyżował różne populacje gatunku zbiorowego *Acarus siro* complex [dawny *Tyroglyphus farinae* (L)], różniące się między sobą wieloma cechami morfologicznymi. W wyniku hybrydyzacji uzyskał mieszańce i ich potomstwo, które wykazywało znacznie obniżoną płodność oraz dużą śmiertelność. Otrzymane wyniki pozwoliły mu na wydzielenie z *Acarus siro* complex trzech odrębnych biologicznie gatunków: *A. siro*, *A. farris* i *A. immobilis*.

W wyniku krzyżowania *A. siro* i *A. farris* część samic składała jaja, które były w większości sterylne, a uzyskane nieliczne mieszańce pierwszego pokolenia (F_1) okazały się niepłodne. W przypadku krzyżówki między *A. siro* i *A. immobilis* powstało pierwsze i drugie pokolenie mieszańców (F_1 i F_2), przy czym w kombinacji *A. siro* ♀ × *A. immobilis* ♂ pokolenie F_2 nie składało jaj, a w kombinacji odwrotnej samice F_2 składały sterylne jaja. W wyniku krzyżowania samic *A. farris* z samcami *A. immobilis* otrzymać można trzy pokolenia mieszańców (pokolenie F_3 jest sterylne), natomiast w kombinacji odwrotnej — ponad 10 pokoleń. Płodność pokolenia F_1 ostatniej z wymienionych krzyżówek była wyższa niż gatunków rodzicielskich, co jest niewątpliwie wynikiem heterozji mieszańców (Chmielewski 1975).

Zjawisko bujności mieszańców, występujące przy krzyżowaniu wspomnianych rozkruszków, może przyczyniać się do zwiększenia rozmiaru szkód przez nie wyrządzanych. Z drugiej zaś strony, w wyniku krzyżowania się pozostałych gatunków, bardziej odległych biologicznie, powstają sterylne mieszańce lub hybrydy o znacznie obniżonym potencjale rozrodczym. Biorąc pod uwagę rozmiar szkód wyrządzanych przez te roztocze w magazynach należy stwierdzić, że sterylność mieszańców rozkruszków jest dla nas zjawiskiem niewątpliwie korzystnym.

***Boophilus annulatus* (Say) × *B. microplus* (Canestrini)
(Acarina: Ixodidae)**

B. annulatus i *B. microplus* trzymane w sztucznych warunkach krzyżują się bardzo często, i w wyniku licznych kopulacji samice składają jaja w złożach, których liczba oraz ciężar nie różnią się od kontrolnych. Liczba jaj, z których wylęgają się osobniki pochodzące z krzyżówek międzygatunkowych jest zwykle duża. Z tych jaj rozwijają się mieszańce pokolenia F₁, które są w znacznym stopniu sterylne.

Samice F₁ krzyżowane z samcami F₁ składały liczne złoża jaj, z których aż 95 - 97% było sterylnych. Samce F₁ krzyżowane wstecznie z samicami *B. annulatus* lub *B. microplus* były bezpłodne w 99% przypadków, natomiast podobnie krzyżowane samice F₁ miały płodność wyraźnie zredukowaną.

Na podstawie otrzymanych wyników Graham, Price i Trevino (1972) zaproponowali, aby sterylność mieszańców powstałych w wyniku krzyżówek między *B. annulatus* i *B. microplus* wykorzystać w genetycznej metodzie zwalczania obu gatunków m.in. dlatego, że bezpłodne w 99% mieszańce nie różnią się rozmiarem ciała, aktywnością płciową i długością życia od osobników gatunków rodzicielskich.

***Trogoderma glabrum* (Herbst) × *T. granarium* Everts
(Coleoptera: Dermestidae)**

Różne gatunki chrząszczy zaliczane do rodzaju *Trogoderma* są dość dobrze odizolowane reprodukcyjnie. Pomimo, że kopulacje międzygatunkowe występują często, samice rzadko składają jaja, z których tylko w przypadku krzyżówek między *T. glabrum* i *T. granarium* rozwijają się sterylne mieszańce o pośrednich cechach morfologicznych. Jaja składane przez samice mieszańców oraz przez samice *T. glabrum* lub *T. granarium*, które kopulowały z mieszańcami, są martwe i rozpadają się zaraz po złożeniu (Strong i Arndt 1962).

***Glossina swynnertoni* Austen × *G. morsitans* Westwood
(Diptera: Glossinidae)**

Samce *G. morsitans* lub *G. swynnertoni* kopulują z samicami obcego gatunku również często jak z własnymi samicami nie tylko w warunkach laboratoryjnych (Vanderplanck 1947), lecz także w naturalnych (Jackson 1945). Samice zapłodnione przez samce obcego gatunku zwykle nie wydają potomstwa. Otrzymane nieliczne mieszańce są częściowo (samice) lub całkowicie (samce) bezpłodne i przypominają wyglądem osobniki *G. swynnertoni*. Hybrydy krzyżowane wstecznie są bezpłodne.

Vanderplanck (1947) zaproponował, aby samce *G. morsitans* wypuszczać w dużej liczbie do populacji *G. swynnertoni*, co powinno doprowadzić do bezpłodności samic *G. swynnertoni* i tym samym do wyniszczenia populacji tego szkodnika. Po zabiegu samice *G. morsitans*, jako nieprzystosowane do warunków środowiskowych *G. swynnertoni*, szybko wyginą. Przedstawiona metoda zwalczania szkodników wymaga następujących warunków: a) samce danego gatunku powinny kopulować równie często z samicami obcego gatunku, jak z samicami własnego gatunku, b) samica powinna kopulować jeden raz w życiu, c) mieszańce powinny być całkowicie sterylne, d) wypuszczane powinny być tylko samce.

Vanderplanck (1947) podaje, że podobnie zwalczana może być populacja *G. pallidipes* Austen za pomocą samców *G. longipalpis* Wiedemann lub odwrotnie.

***Anopheles gambiae* (Giles) × *A. arabiensis* Patton
(Diptera: Culicidae)**

A. arabiensis i *A. gambiae* sensu stricto wyodrębnione ostatnio z gatunku zbiorowego *Anopheles gambiae* complex nie są dobrze odizolowane geograficznie, ale krzyżówki między nimi są w przyrodzie dość rzadkie. Natomiast w laboratorium osobniki obu gatunków kopulują często i w wyniku powstają mieszańce: sterylne samce i płodne samice.

Bezpłodność mieszańców jest ściśle związana ze stanem rozwoju ich jąder. Jądra mieszańców z krzyżówek ♀ *A. arabiensis* × ♂ *A. gambiae* są mniejsze niż osobników rodzicielskich oraz wypełnione są spermatocytami i nielicznymi, w pełni dojrzałymi plemnikami, dlatego czasem w wyniku krzyżówki wstecznej takiego mieszańca z samicą *A. gambiae* czy *A. arabiensis* są składane jaja. Samce z krzyżówek ♀ *A. gambiae* × ♂ *A. arabiensis* mają jądra silnie zredukowane i wypełnione tylko spermatocytami. Mieszańce te są więc całkowicie bezpłodne.

Mieszańce omawianych krzyżówek nie wytwarzają dojrzałych plemników. Aspermia wywołana jest przez zaburzenia materiału genetycz-

nego. W garniturze chromosomowym mieszańców stwierdzono różnego rodzaju aberracje chromosomowe (translokacje, inwersje). Oprócz tego chromosomy mieszańców są częściowo lub całkowicie asynaptyczne, co decyduje o nieuporządkowanym rozdziale materiału genetycznego podczas mejozy i w wyniku powstają plemniki o aneuploidalnej liczbie chromosomów. Stwierdzono także, że na autosomach są umiejscowione geny odpowiedzialne za sterylność hybrydów (Davidson i in. 1967).

Aby dalej wykazać przyczyny sterylności hybrydów samczych do badań przeznaczono rasę *A. gambiae* z genem znacznikowym „białe oczy” sprzężonym z chromosomem płciowym X, którą krzyżowano z *A. arabiensis*. W wyniku krzyżówki powstały mieszańce F_1 : sterylne samce i płodne samice. Gdy samice F_1 skrzyżowano z *A. gambiae* to w potomstwie stwierdzono płodne samce z białymi oczyma i sterylne samce posiadające chromosom X pochodzący od gatunku *A. arabiensis*, a więc sterylność samców w takich krzyżówkach zależy tylko od chromosomu płciowego X otrzymanego z *A. arabiensis* (Curtis 1979). Odkrycie to jest bardzo ważne, gdyż w wyniku odpowiednich krzyżówek można otrzymać taką linię mieszańca, który posiada chromosomy X i Y od *A. arabiensis*, a autosomy od obu gatunków. Takie samce są płodne, ale z samicami *A. gambiae* dają sterylne samce. Ponieważ znaczna część autosomów pochodzi od gatunku *A. gambiae*, hybrydy te mogą być bardzo dobrze przystosowane do życia w warunkach środowiskowych *A. gambiae*. Stąd też linia takich mieszańców może być z powodzeniem wykorzystywana w genetycznej metodzie zwalczania *A. gambiae*.

Wyniki pomyślnych wstępnych prób zwalczania *A. gambiae* w Afryce za pomocą sterylnych hybrydów samczych zostały opisane przez Davidsona i in. (1967). Bezpłodne hybrydy samcze pochodzące z krzyżówki ♀ *A. arabiensis* × ♂ *A. gambiae* dodane w stosunku 3:1 - 7:1 do populacji *A. gambiae* prawie całkowicie ją sterylizowały: samice *A. gambiae* składały jaja w mniejszej ilości niż kontrolne i o bardzo niskiej żywotności (maksymalnie 29%). Gdy sterylne mieszańce wypuszczono do populacji *A. arabiensis* w stosunku 3:1 - 5:1, wówczas w wyniku zabiegu samice *A. arabiensis* składały jaja, z których ani jedno nie rozwijało się dalej. Należy tu stwierdzić, że akt kopulacji ze sterylnym mieszańcem zawsze stymuluje samicę do składania jaj niezdolnych do dalszego rozwoju. Takie jaja nie są wytwarzane przez dziewicze samice.

W innych doświadczeniach Davidson i in. (1967) wykazali, że sterylne samce, pochodzące z krzyżówek pomiędzy samicą *A. arabiensis* i samcem *A. gambiae*, są bardziej przydatne w autocydalnej metodzie zwalczania populacji obu gatunków niż mieszańce z krzyżówki odwrotnej. Są też bardziej aktywne płciowo niż samce *A. gambiae* czy *A. arabiensis*.

sis, co niewątpliwie wiąże się ze zjawiskiem heterozji. Gdy do zwalczanej populacji wypuszczono bezpłodne hybrydy samcze w stosunku 0,25 : 1 (sterylne mieszańce: normalne samce), wówczas stwierdzono, że już przy tak niskiej dozie mieszańców żywotność jaj *A. gambiae* i *A. arabiensis* była obniżona odpowiednio do 22% i 52%.

Sterylność samców różnych gatunków owadów i roztoczy jest wywoływana za pomocą promieni jonizujących (gamma, X) lub substancji mutagenicznych (chemosterylanty). Czynniki te powodują jednak obniżenie aktywności płciowej bezpłodnych samców. Znacznie lepsza jest genetyczna metoda sterylizacji samców polegająca na krzyżowaniu pokrewnych gatunków, gdyż wiąże się z heterozją mieszańców.

***Pectinophora gossypiella* (Saunders) × *P. scutigera* (Holdaway)
(Lepidoptera: Gelechiidae)**

P. gossypiella występuje w północnej i północno-zachodniej Australii, w USA, Indiach i Afryce, natomiast *P. scutigera* występuje tylko na wybrzeżu Queenslandu (Australia). Gatunki te są więc dobrze odizolowane geograficznie.

Gdy krzyżowano amerykańską populację *P. gossypiella* z populacją *P. scutigera*, stwierdzono, że w warunkach laboratoryjnych 42 - 46% samic kopulowało, a z nich tylko 21% otrzymało plemniki eupyrenowe¹. Procent jaj, z których wylęgają się osobniki potomne był niski: mniej niż 1% w przypadku krzyżówki ♀ *P. gossypiella* i *P. scutigera* oraz średnio 11% (0 - 31%) w odwrotnej kombinacji. Z otrzymanych larw w ostatniej krzyżówce tylko 43,5% osiągnęło stadium osobników dojrzałych (F₁).

Z powodu małej liczby przypadków kopulacji, małej ilości składanych jaj i wysokiej ich śmiertelności nie otrzymano potomstwa BC₁, wtedy gdy mieszańce F₁ były krzyżowane wstecznie z *P. gossypiella*. Natomiast wyhodowano liczne płodne osobniki BC₁ w krzyżówce z *P. scutigera*, które dalej krzyżowane wstecznie z *P. scutigera* dały również płodne pokolenie BC₂ (LaChance i Ruud 1979).

Powyższe dane wskazują, że w laboratorium łatwo jest otrzymać międzygatunkowe mieszańce, pomimo wyraźnej izolacji geograficznej pokrewnych gatunków.

¹ Motyle wytwarzają dwa typy plemników: a) jądrowe (eupyrenowe), które zapładniają jaja oraz b) bezjądrowe (apyrenowe), które pomagają plemnikom jądrowym w przemieszczaniu się w drogach rodnych samic (Holt i North 1970).

***Diparopsis watersi* (Roths.) × *D. castanea* Hmps.
(Lepidoptera: Noctuidae)**

Według obserwacji Beevora i in. (1972) samice *D. watersi*, kopulujące z samcami *D. castanea*, otrzymywały od nich podobną liczbę spermatoforów, jak w krzyżówkach wewnątrzgatunkowych. Samice te składały także podobną liczbę jaj, z których tylko 2,4% było żywych (w kontroli — 60,5%). W kombinacji odwrotnej nie obserwowano wylęgu jaj, choć część jaj z czasem zmieniło zabarwienie. Można więc sądzić, że w czasie kopulacji samicy *D. castanea* z samcem *D. watersi* następowało zapłodnienie jaj, lecz powstałe zygoty zamierały na różnym etapie rozwoju embrionalnego.

***Heliothis virescens* (F.) × *H. subflexa* (Guenee)
(Lepidoptera: Noctuidae)**

Krzyżówki międzygatunkowe u motyli zwykle prowadzą do sterylności mieszańców (Robinson 1971), przy czym samice hybrydów są w większym stopniu bezpłodne niż samce (Haldane 1922). W przypadku krzyżówek między osobnikami *H. virescens* i *H. subflexa*, blisko spokrewnionych gatunków, zdolności reprodukcyjne obu płci są znacznie zredukowane (Laster 1972, Proshold i LaChance 1974).

Samice *H. virescens* rzadko kopulują z samcami *H. subflexa* i jeszcze rzadziej są przenoszone spermatofoxy podczas kopulacji. Z nielicznych jaj powstałych w wyniku tej krzyżówki rozwijają się sterylne samce oraz samice o znacznie obniżonej płodności. Samice te krzyżowane wstecznie z samcami *H. virescens* całkowicie odzyskują płodność w trzecim pokoleniu krzyżówki wstecznej (BC₃).

Samice *H. subflexa* i samce *H. virescens* kopulują bardzo często w warunkach laboratoryjnych. W wyniku krzyżówki samice znoszą liczne jaja, z których rozwijają się mieszańce pokolenia F₁: sterylne samce i płodne samice. W porównaniu z normalnymi samicami, samice pokolenia F₁ mieszańców kopulują mniej chętnie z samcami *H. virescens* (krzyżówka wsteczna BC₁) i są dla nich mniej atrakcyjne. Jednak również w wyniku tej krzyżówki powstają sterylne samce i płodne samice BC₁. Samice BC₁ i następnych ponad 40 pokoleń krzyżówek wstecznych (BC₂₋₄₀) są już atrakcyjne dla samców *H. virescens* i zawsze w wyniku kopulacji z nimi składają liczne jaja, z których rozwijają się bezpłodne samce i płodne samice, przy czym samice BC kopulujące ze sterylnymi samcami BC lub samcami *H. virescens* nie różnią się liczbą składanych jaj i ich żywotnością od samic *H. virescens* podobnie krzy-

żowanych (Pair, Laster i Martin 1977). Z powyższych danych wynika, że czynnik decydujący o sterylności samców jest przenoszony przez samice do męskiej części potomstwa.

W pozostałych krzyżówkach pomiędzy *H. virescens* i *H. subflexa* oraz ich mieszańcami (F_1 , BC_1 , BC_2 ,...) samice nie rozmnażają się, co wiąże się z bezpłodnością samców F_1 , BC_1 , BC_2 , itd. Wyniki badań Prosholda i LaChance'a (1974) wskazują, że samice, które kopulowały z sterylnymi samcami, nie mają żywych plemników eupyrenowych w spermatece lub tylko nieznaczną ich liczbę. Takie samice nie składały jaj albo składały nieliczne, gdy wielokrotnie kopulowały z sterylnymi samcami.

Bezpłodność samców jest powodowana brakiem przenoszenia plemników eupyrenowych w czasie kopulacji, co wynika z braku równowagi materiału genetycznego w spermie. Pierwotne spermatocyty *H. virescens* i *H. subflexa* posiadają po 31 par chromosomów, natomiast u mieszańców tylko 20 - 28 biwalentów i 3 - 11 uniwalentów. W związku z tym w czasie mejozy u mieszańców w wyniku tzw. desynapsis powstają aneuploidalne plemniki.

Główną rolę spermatoforów u *H. virescens* jest wstrzyknięcie plemników do ductus seminalis samicy. Według Prosholda, LaChance'a i Richarda (1975), spermatofory mieszańców zawierają wiązki plemników eupyrenowych, które wewnątrz spermatoforu nie rozpadają się, lecz tworzą rodzaj zatyczki w jego korpusie tuż przy otworze kolumienki. Stąd w czasie kopulacji mieszańca z samicą tylko plemniki apyrenowe, znajdujące się w kolumiencie spermatoforu, są wstrzykiwane i tylko one osiągają spermatekę. Co więcej, Richard, LaChance i Proshold (1975) stwierdzili, że plemniki eupyrenowe wytwarzane przez mieszańce wykazują wiele zmian morfologicznych, które mogą być związane ze sterylnością samców. Plemniki apyrenowe są normalne.

Na podstawie uzyskanych wyników w badaniach nad krzyżówkami międzygatunkowymi, Laster (1972) zaproponował, aby sterylne samce z krzyżówek ♀ *H. subflexa* i ♂ *H. virescens* wykorzystać do zwalczania *H. virescens* metodą wypuszczania bezpłodnych samców. W tym celu opracował on sposób oddzielenia hybrydów samczych pokolenia F_1 od płodnych samic na podstawie różnic w ciężarze poczwerek albo różnic w czasie trwania rozwoju larw, z których powstają sterylne samce i larwy, które przekształcają się w samice.

Samice *H. virescens* kopulują średnio trzy razy (Stadelbacher, Pfrimmer 1973), dlatego wypuszczane sterylne samce powinny nie tylko dobrze konkurować z dzikimi samcami o samice *H. virescens*, ale także wpływać na obniżenie płodności samic, które już kopulowały z dzikimi samcami. Tak więc Pair, Laster i Martin (1977) podają, że samice, które najpierw kopulowały z normalnymi samcami i następnie z bezpłodny-

mi mieszańcami, miały płodność (liczba jaj i ich żywotność) znacznie niższą niż samice, które były krzyżowane odwrotnie albo kopulowały wielokrotnie z normalnymi samcami. Wynika stąd, że apyrenowe plemniki przekazywane przez mieszańce samicom, które już kopulowały z dzikimi samcami, nie inicjują normalnej produkcji jaj, lecz wnikają do spermateki i zastępują tam spermę eupyrenową pochodzącą od dzikich samców lub zmieniają środowisko plemników jądrowych, przyczyniając się do ich śmierci. W wyniku tych zmian następuje wyraźne obniżenie płodności samic.

Hybrydy samcze są niezdolne do przenoszenia plemników eupyrenowych do narządów rozrodczych samic i tym samym nie oddziałują na zachowanie seksualne samic. Po kopulacji z mieszańcem samice nadal wydzielają feromony płciowe i przyjmują pozę wabiącą, co może być pewnym ograniczeniem stosowania sterylnych hybrydów samczych w genetycznej metodzie zwalczania szkodników.

Bezpłodne samce-hybrydy wypuszczane w nadmiarze do populacji *H. virescens* będą na nią oddziaływać tylko w czasie trwania jednego pokolenia szkodnika, gdyż taki zabieg nie wiąże się z wprowadzeniem domieszki nowego materiału dziedzicznego (Knipling i Klassen 1976) i będzie podobny do metody autocydalnej stosowanej np. przeciwko *Cochliomyia hominivorax* (Coquerel). Większe możliwości może dać wypuszczenie płodnych samic BC₂ i następnych pokoleń BC, gdyż one przenoszą dziedziczny czynnik, decydujący o sterylności samców w krzyżówkach z *H. virescens*. W tej krzyżówce obniżenie liczebności populacji szkodnika zostanie więc osiągnięte poprzez sterylizację wszystkich samców.

Aby wykazać efektywność i możliwości stosowania metody wypuszczania samic BC w celu ograniczenia populacji *H. virescens*, Laster, Martin i Parvin (1976) przeprowadzili odpowiednie obliczenia, opierając się o teoretyczne rozważania Kniplinga (1970). Okazało się, że uwolnienie 15 000 samic BC do naturalnej populacji *H. virescens*, składającej się z 500 samców i 500 samic, może zredukować populację szkodnika do zera w ciągu pięciu pokoleń. Wypuszczenie samic BC do naturalnej populacji w liczebności niższej (np. 19 : 1 lub 9 : 1) spowoduje eradykację szkodnika znacznie później (odpowiednio w 9 lub 19 pokoleniu) (tab. 1). Z powyższych danych widać, że jeśli chcemy zniszczyć populację szkodnika w danym sezonie wegetacyjnym, to musimy wypuścić taką liczbę samic BC, aby stosunek uwalnianych samic do dzikich był równy lub większy niż 30 : 1. Zabieg ten należy przeprowadzić następująco: od około 15 kwietnia należy wypuszczać co tydzień samice BC po 8 na 1 akr (= 0,405 ha), aby po 6 tygodniach liczba uwolnionych mieszańców osiągnęła 42 owady na 1 akrze. Koszt jednego takiego za-

Tabela 1. Obniżenie się liczebności naturalnej populacji *H. virescens* po wypuszczeniu samic BC w stosunku 30 : 1, 19 : 1 i 9 : 1 (wg Lastera, Martina i Parvina 1976)

Pokolenie	Stosunek BC : dzikie					
	30 : 1		19 : 1		9 : 1	
	dzikie samice	samice BC	dzikie samice	samice BC	dzikie samice	samice BC
P	500	15000	500	9500	500	4500
P ₁	235	7265	360	7140	680	6820
P ₂	105	3420	250	5150	850	9350
P ₃	45	1530	170	3580	980	11770
P ₄	15	660	110	2440	1050	13650
P ₅	0	225	70	1580	1050	14700
P ₆			45	1005	985	14765
P ₇			30	645	875	13900
P ₈			15	435	735	12390
P ₉			0	225	585	10440
P ₁₀					440	8335
P ₁₁					315	6285
P ₁₂					215	4510
P ₁₃					140	3085
P ₁₄					90	2010
P ₁₅					60	1290
P ₁₆					40	860
P ₁₇					30	570
P ₁₈					15	435
P ₁₉					0	225

biegu przeprowadzonego na 1 akrze wynosi około 5 centów i jest dużo tańszy od zabiegu chemicznego (3,80 dolara).

Stosowanie sterylnych mieszańców w autocydalnej metodzie zwalczania szkodników ma przewagę nad wykorzystaniem owadów sterylizowanych promieniami jonizującymi lub chemosterylantami z następujących względów: a) atrakcyjność samic BC dla samców *H. virescens* i konkurencyjność mieszańców nie są osłabione, b) sterylność jest dziedziczna przez samice BC przez ponad 40 pokoleń, c) omawiana metoda zwalczania szkodników nie prowadzi do zanieczyszczenia środowiska mutagenicznymi chemosterylantami, d) koszty zabiegu (materiały + robocizna) są bardzo niskie, e) oddzielenie samców BC od samic BC przed wypuszczeniem samic w teren nie jest konieczne, gdyż sterylne samce-hybrydy razem z samicami BC wywierają większy wpływ na obniżenie liczebności szkodnika niż same samice BC, co będzie omówione niżej.

Wypuszczenie obu płci mieszańców do populacji szkodnika proponują Knipling i Klassen (1976). Na podstawie teoretycznych założeń udowodnili oni, że metoda ta jest najlepszą i najbardziej efektywną ze wszyst-

Tabela 2. Oddziaływanie na populację szkodnika wypuszczanych mieszańców obojga płci; samce są bezpłodne, samice przenoszą bezpłodność do męskiej części następnego pokolenia i przekazują czynnik decydujący o sterility samców płodnej części potomstwa (wg Knipplinga i Klassena 1976).

Pokolenie	Dzikie owady				Owady konkurujące				Skojarzenia płodne				Liczba i rodzaj potomstwa		
	(płodne)		inne		uwolnione		inne		samce		samice		samce	samce	
	samice	samce	samice	samce	samice	samce	samice	samce	samice	samice	samice	samce	samce	samce	
Uwalnianie mieszańców w czasie trwania I pokolenia															
1 (rodzice - P)	1000 N	1000 N	9000 H ₁ F	9000 H ₁ S	0	0	100 N♀ × N♂,	500 N,	H ₂ F	500 N	500 N,	H ₂ F	500 N	H ₂ F	500 N
2 (F ₁)	500 N	500 N	0	0	4500 H ₂ F	4500 H ₂ S	900 H ₁ F♀ × N♂	4500 H ₂ F	4500 H ₂ S	4500 H ₂ F	4500 H ₂ F	4500 H ₂ F	4500 H ₂ S	250 N	250 N
3 (F ₂)	250 N	250 N	0	0	2250 H ₃ F	2250 H ₃ S	50 N♀ × N♂,	2250 H ₃ F	2250 H ₃ S	2250 H ₃ F	2250 H ₃ F	2250 H ₃ S	2250 H ₃ S	125 N	125 N
4 (F ₃)	125 N	125 N	0	0	1125 H ₄ F	1125 H ₄ S	450 H ₂ F♀ × N♂	1125 H ₄ F	1125 H ₄ S	1125 H ₄ F	1125 H ₄ F	1125 H ₄ S	1125 H ₄ S	62,5 N	62,5 N
							225 HF♀ × N♂								
							12,5 N♀ × N♂,								
							112,5 H ₄ F♀ × N♂								
Uwalnianie mieszańców w czasie trwania I i II pokolenia															
1 (rodzice - P)	1000 N	1000 N	9000 H ₁ F	9000 H ₁ S	0	0	100 N♀ × N♂,	500 N,	500 N	500 N,	500 N	500 N	500 N	500 N	500 N
2 (F ₁)	500 N	500 N	9000 H ₁ F	9000 H ₁ S	4500 H ₂ F	4500 H ₂ S	900 H ₁ F♀ × N♂	4500 H ₂ F	4500 H ₂ S	4500 H ₂ F	4500 H ₂ F	4500 H ₂ S	4500 H ₂ S	89 N	89 N
3 (F ₂)	89 N	89 N	0	0	2411 H ₂₊₃ F	2411 H ₂₊₃ S	17,9 N♀ × N♂,	2411 H ₂₊₃ F	2411 H ₂₊₃ S	2411 H ₂₊₃ F	2411 H ₂₊₃ F	2411 H ₂₊₃ S	2411 H ₂₊₃ S	16 N	16 N
4 (F ₃)	16 N	16 N	0	0	429 H ₃₊₄ F	429 H ₃₊₄ S	482 H ₁₊₂ F♀ × N♂	429 H ₃₊₄ F	429 H ₃₊₄ S	429 H ₃₊₄ F	429 H ₃₊₄ F	429 H ₃₊₄ S	429 H ₃₊₄ S	3 N	3 N
							3,2 N♀ × N♂,								
							85,8 H ₂₊₃ F♀ × N♂								
							0,6 N♀ × N♂,								
							15,4 H ₃₊₄ F♀ × N♂								

N - owady normalne, F - owady płodne, S - owady bezpłodne (sterylne), H₁ - mieszańce pokolenia F₁, H₂ - mieszańce pokolenia F₂ (tj. potomstwo powstałe w wyniku krzyżówki wstecznej samicy - mieszańca pokolenia F₁ z samcem *H. virescens*), H₃ - mieszańce pokolenia F₃ (tj. potomstwo powstałe w wyniku krzyżówki wstecznej samicy - mieszańca pokolenia F₂ z samcem *H. virescens*), H₂₊₃ - mieszańce pokolenia F₂ i F₃.

Tabela 3. Dynamika nie zwalczanej populacji szkodnika

Pokolenie	Liczba szkodników	
	samice	samce
P	1000	1000
F ₁	5000	5000
F ₂	25000	25000
F ₃	125000	125000
F ₄	125000	125000

kich dotychczas rozważanych metod autocydalnych. Wiąże się ona, jak zresztą i poprzednia, z uwalnianiem do środowiska naturalnego *H. virescens* dużej liczby płodnych samic BC. Stąd ciekawe jest, czy taki zabieg nie zwiększy potencjału rozrodczego populacji szkodnika w porównaniu z populacją nie zwalczaną. Odpowiedź na to pytanie jest zawarta w tabeli 2.

Z danych tej tabeli wynika, że gdy do populacji szkodnika (np. 1000 samic i 1000 samców) wypuścimy 9 razy więcej mieszańców (sterylnie samce i płodne samice), wówczas w następnym pokoleniu, oznaczonym jako F₁, liczebność populacji zmieni się o połowę. Będzie 10 000 owadów obu płci, a więc tyle samo ile w populacji nie zwalczanej, charakteryzującej się pięciokrotnym wzrostem w czasie pokolenia (tab. 3). Stąd wynika, że uwalnianie płodnych samic razem z samcami BC nie wpłynie stymulująco na wzrost populacji szkodnika. Co więcej, ze wspomnianych 10 000 owadów obojga płci, 4500 będzie sterylnymi i 500 płodnymi samcami, które będą konkurować o 5000 płodnych samic. Wynika stąd, że będzie w tym przypadku tylko 500 płodnych kopulacji w porównaniu z 5000 płodnych skojarzeń w populacji nie zwalczanej. W następnym pokoleniu (F₂) populacja zwalczana zostanie znowu zredukowana o połowę (do 5000), a liczba płodnych par wynosić będzie 250. W pokoleniu F₃ odpowiednie wartości będą wynosić 2500 osobników i 125 płodnych par. W tym samym czasie w nie zwalczanej populacji należy oczekiwać 125 000 płodnych skojarzeń (por. tab. 2 i 3). Jeśli efekt wypuszczania płodnych samic BC razem z bezpłodnymi samcami porównamy z oddziaływaniem na populację szkodnika samych samców wysterylizowanych promieniami jonizującymi, chemosterylantami czy genetycznie, wówczas zauważymy, że pierwsza metoda szybciej doprowadzi do likwidacji szkodnika niż druga, mimo że w metodzie sterylnych samców liczba płodnych skojarzeń w pokoleniu F₁ będzie zredukowana o 90%. Trzeba jednak pamiętać, że liczba kopulacji będzie wzrastać pięciokrotnie w każdym pokoleniu. Zabieg zalecany przez Kniplinga i Klassena (1976) zmniejsza liczbę płodnych skojarzeń o połowę w każdym pokoleniu.

Według obliczeń Parvina, Lastera i Martina (1976), wypuszczenie samych samic BC do dzikiej populacji *H. virescens* w stosunku 30:1 może doprowadzić do eradykacji szkodnika w piątym pokoleniu (tab. 1). Natomiast według Kniplinga i Klassena (1976) podobny wynik może być osiągnięty poprzez uwolnienie mieszańców obu płci w stosunku znacznie niższym, bo tylko 9:1, ale taki zabieg musi być przeprowadzany dwukrotnie w czasie trwania I i II pokolenia szkodnika. W takim przypadku liczba płodnych skojarzeń zmniejszy się z 500 w pokoleniu F_1 do 16 w pokoleniu F_3 , przy czym w pokoleniu F_3 normalne samce będą kopolować już tylko z mieszańcami żeńskimi (tab. 2).

Pierwsze doświadczenia terenowe związane z wypuszczaniem mieszańców BC do małej populacji *H. virescens* w stosunku 1:1 i 5:1 przeprowadzili Laster i in. (1978). Otrzymane przez nich wyniki wskazują, że żywotność jaj pokolenia F_1 była niższa, gdy mieszańce BC były uwalniane do populacji szkodnika w stosunku 1:1 i 5:1, natomiast w pokoleniu F_2 obniżenie żywotności jaj składanych przez samice notowano tylko w przypadku stosunku 5:1. Obniżenie płodności samic *H. virescens* wynikające z obecności sterylnych samców BC sięgało 37% w pokoleniu F_1 i 89% w pokoleniu F_2 , a 59 - 100% samców w pokoleniu F_1 i F_2 było bezpłodnych. Dane te wskazują, że czynnik decydujący o sterylności samców BC jest dziedziczony w warunkach naturalnych.

Podsumowanie

Dotychczasowe nieliczne próby wykorzystania sterylności mieszańców w genetycznej metodzie zwalczania szkodników są całkiem zadowalające. Otrzymane dane wskazują jednak na pewne przeszkody, które w wyniku przeprowadzenia intensywnych badań należy pokonać lub ominąć. Najczęstszą przyczyną niepowodzeń w stosowaniu omawianej metody jest fakt, że układ rozrodczy mieszańców często jest bardzo słabo rozwinięty (Dobzhansky 1951, Davidson i in. 1967), co decyduje o tym, że samce nie wytwarzają konkurencyjnych plemników, a samice po kopulacji z mieszańcami kopulują nadal, trafiając w końcu na dzikiego samca. Często przeszkodą są również różnego rodzaju bariery przed kopulacją, dobrze izolujące osobniki odrębnych gatunków (Davidson i in. 1970). Wreszcie mieszańce mogą być nie przystosowane do siedliska, do którego będą wypuszczane, co dalej będzie decydować o tym, że hybrydy samcze nie będą dobrze konkurować o samice z samcami gatunku zwalczanego, a samice mieszańców nie będą atrakcyjne dla samców dzikich. Wymienione trudności mogą być jednak przewyciężone metodami genetycznymi (Curtis 1979), z których najważniejsze są krzy-

zówki wsteczne mieszańca z gatunkiem zwalczanym. W wyniku takich krzyżówek hybrydy zyskują cechy gatunku zwalczanego, zachowując sterylność.

Fascynujące wyniki badań nad krzyżowaniem blisko spokrewnionych gatunków owadów i roztoczy oraz obiecujące możliwości wykorzystania hybrydów w praktyce zwalczania szkodników powinny być bodźcem do dalszych studiów w tym zakresie. Należy poświęcić więcej uwagi zagadnieniu następstw hybrydyzacji u wielu różnych, blisko spokrewnionych gatunków, zwłaszcza, że obok praktycznego ma to również aspekt naukowo-poznawczy. Tylko takie badania pozwalają na stwierdzenie braku lub istnienia izolacji płciowej pomiędzy gatunkami, których cechy morfologiczne są niezbyt wyraźne i uniemożliwiają dokładniejsze określenie stopnia pokrewieństwa, czy też ustalenie odrębności gatunkowej badanych owadów i roztoczy.

PIŚMIENNICTWO

- Beevor P. S., Campton D. G., Moorhouse J. E., Nesbitt B. F. 1973. Cross-attractancy and cross-mating between the red bollworm *Diparopsis castanea* Hmps. and the Sudan bollworm *Diparopsis watersi* (Roths) (Lepidoptera: Noctuidae). Bull. entomol. Res., 62: 439 - 442.
- Boudreaux H. B. 1956. Revision of the two-spotted spider mite (Acarina, Tetranychidae) complex, *Tetranychus telarius* (Linnaeus). Ann. entomol. Soc. Amer., 49: 43 - 48.
- Boudreaux H. B. 1963. Biological aspects of some phytophagous mites. Ann. Rev. Entomol., 8: 137 - 154.
- Bund C. F. van de, Helle W. 1960. Investigations on the *Tetranychus urticae* complex in northwest Europe (Acari: Tetranychidae). Entomol. exp. appl., 3: 142 - 156.
- Curtis C. F. 1979. Translocations, hybrid sterility, and the introduction into pest populations of genes favorable to man. W: Genetics in relation to insect management, Working Papers. The Rockefeller Foundation, New York, 19 - 30 ss.
- Chmielewski W. 1975. Krzyżowanie międzygatunkowe roztoczy w obrębie nadrodziny Acaroidea i niektóre cechy biologiczne mieszańców. Zesz. probl. Post. Nauk roln., 171: 189 - 211.
- Davidson G., Odetoynbo J. A., Colussa B., Coz J. 1970. A field attempt to assess the mating competitiveness of sterile males produced by crossing 2 member species of the *Anopheles gambiae* complex. Bull. WHO, 42: 55 - 67.
- Davidson G., Paterson H. E., Coluzzi M., Mason G. F., Micks D. W. 1967. The *Anopheles gambiae* complex. W: Genetics of insect vectors of disease, Red. J. W. Wright i R. Pal. Elsevier Publ. Comp. Amsterdam — London — New York, 211 - 259 ss.
- Dillon L. S. 1958. Reproductive isolation among certain spider mites of the

- Tetranychus telarius* complex, with preliminary systematic notes. Ann. entomol. Soc. Amer., 51: 441 - 448.
- Dobzhansky Th. 1951. Genetics and origin of species. Columbia Univ. Press, New York, 364 ss.
- Dupont L. M. 1979. On gene flow between *Tetranychus urticae* Koch, 1836 and *Tetranychus cinnabarinus* (Boisduval) Boudreaux, 1956 (*Acari: Tetranychidae*): synonymy between the two species. Entomol. exp. appl., 25: 297 - 303.
- Graham H. M., Price M. A., Trevino J. L. 1972. Cross-mating experiments with *Boophilus annulatus* and *B. microplus* (*Acarina: Ixodidae*). J. med. Entomol., 9: 531 - 537.
- Griffiths D. A. 1962. The flour mite, *Acarus siro* L., 1758, as a species complex. Nature, 196 (4855): 908.
- Griffiths D. A. 1964. A revision of the genus *Acarus* L., 1758 (*Acaridae, Acarina*). Bull. br. Mus. nat. Hist. (Zool.), 11: 415 - 464.
- Griffiths D. A., Cunnington A. M. 1971. *Dermatophagoides microceras* sp. n.: A description and comparison with its, sibling species, *D. farinae* Hughes, 1961, J. stored Prod. Res., 7: 1 - 14.
- Haldane J. B. S. 1922. Sex ratio and unisexual sterility in hybrid animals. J. Genet., 12: 101 - 109.
- Holt G. G., North D. T. 1970. Spermatogenesis in the cabbage looper, *Trichoplusia ni* (*Lepidoptera: Noctuidae*). Ann. entomol. Soc. Amer., 63: 501 - 507.
- Honma H., Tamaki Y. 1976. Isolating factors between the smaller tea tortrix and the summer fruit tortrix (*Lepidoptera: Tortricidae*). II. Sexual isolation. Appl. Entomol. Zool., 11: 202 - 208.
- Jackson C. H. N. 1945. Pairing of *Glossina morsitans* Westwood with *G. swynertoni* Austen (*Diptera*). Proc. R. entomol. Soc. Ser. A, London, 20: 106.
- Keh B. 1952. Mating experiments with the two-spotted spider mite complex. J. econ. Entomol., 45: 308 - 312.
- Khasimuddin S., DeBach P. 1976. Hybridization tests: a method for establishing biosystematic statuses of cryptic species of some parasitic *Hymenoptera*. Ann. entomol. Soc. Amer., 69: 15 - 20.
- Knipling E. F. 1970. Suppression of pest *Lepidoptera* by releasing partially sterile males: a theoretical appraisal. Bioscience, 20: 465 - 470.
- Knipling E. F., Klassen W. 1976. Relative efficiency of various genetic mechanisms for suppression of insect populations: USDA, ARS, Techn. Bull., No. 1533: 1 - 56.
- LaChance L. E., Ruud R. L. 1979. Interstrain and interspecific crosses between *Pectinophora gossypiella* and *P. scutigera*. J. econ. Entomol., 72: 618 - 620.
- Laster M. L. 1972. Interspecific hybridization of *Heliothis virescens* and *H. subflexa*. Environ. Entomol., 1: 682 - 687.
- Laster M. L., Martin D. F., Parvin D. W. 1976. Potential for suppressing tobacco budworm (*Lepidoptera: Noctuidae*) by genetic sterilization. MAFES techn. Bull., No. 82: 1 - 9.
- Laster M. L., Martin D. F., Pair S. D., Furr R. E. 1978. Infusion of hybrid *Heliothis* male sterility into *H. virescens* populations in field cages. Environ. Entomol., 7: 364 - 366.
- Mayr E. 1963. Animal species and evolution. Bellknap Press, Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, 797 ss.
- Murtaugh M. P., Wrensch D. L. 1978. Interspecific competition and hybri-

- dization between two-spotted and carmine spider mites. Ann. entomol. Soc. Amer., 71: 862 - 864.
- Overmeer W. P. J. 1972. Aspects of genetic control of spider mites. Zesz. probl. Post. Nauk roln., 129: 47 - 56.
- Pair S. D., Laster M. L., Martin D. F. 1977. Hybrid sterility of the tobacco budworm: effects of alternate sterile and normal matings on fecundity and fertility. Ann. entomol. Soc. Amer., 70: 952 - 954.
- Parr W. J., Hussey N. W. 1960. Further studies on the reproductive isolation of geographical strain in the *Tetranychus telarius* complex. Entomol. exp. appl., 3: 137 - 141.
- Parvin D. W., Laster M. L., Martin D. F. 1976. A computer program for simulating the theoretical suppression of the tobacco budworm by genetic sterilization. MAFES techn. Publ. No. 15: 1 - 18.
- Proshold F. I., LaChance L. E. 1974. Analysis of sterility in hybrids from interspecific crosses between *Heliothis virescens* and *H. subflexa*. Ann. entomol. Soc. Amer., 67: 445 - 449.
- Proshold F. I., LaChance L. E., Richard R. D. 1975. Sperm production and transfer by *Heliothis virescens*, *H. subflexa*, and the sterile hybrid males. Ann. entomol. Soc. Amer., 68: 31 - 34.
- Rao S. V., DeBach P. 1969. Experimental studies on hybridization and sexual isolation between some *Aphytis* species (*Hymenoptera: Aphelinidae*). III. The significance of reproductive isolation between interspecific hybrids and parental species. Evolution 23: 525 - 533.
- Richard R. D., LaChance L. E., Proshold F. I. 1975. An ultrastructural study of sperm in sterile hybrids from crosses of *Heliothis virescens* and *Heliothis subflexa*. Ann. entomol. Soc. Amer., 68: 35 - 39.
- Robinson R. 1971. *Lepidoptera* genetics. Pergamon Press, New York, 687 ss.
- Smith F. F., Boswell A. L., Webb R. E. 1969. Segregation between strains of carmine and green two-spotted spider mites. Proc. 2nd int. Congr. Acarol. 155 - 159 ss.
- Smith S. G. 1959. The cytogenetic basis of speciation in *Coleoptera*. Proc. 10th int. Congr. Genetics, 1: 444 - 450.
- Stadelbacher E. A., Pfrimmer T. R. 1973. Bollworms and tobacco budworms: mating of adults at three locations in the Mississippi Delta. J. econ. Entomol., 66: 356 - 358.
- Strong R. G., Arndt R. G. 1962. Crossbreeding studies with seven species of *Trogoderma*. J. econ. Entomol., 55: 445 - 448.
- Tamaki Y., Yamaya K., Honma K. 1976. Isolating factors between the smaller tea tortrix and the summer fruit tortrix (*Lepidoptera: Tortricidae*). III. Seasonal occurrence and mating time. Appl. Entomol. Zool., 11: 209 - 214.
- Vanderplanck F. L. 1947. Experiments in the hybridization of tsetse-flies (*Glossina, Diptera*) and the possibility of a new method of control. Trans. R. entomol. Soc. London, 98: 1 - 18.

Instytut Ochrony Roślin SGGW-AR
Zakład Entomologii Stosowanej
ul. Nowoursynowska 166, 02-766 Warszawa