

JAN BOCZEK

### Chemiczne mechanizmy obronne owadów przed drapieżcami

Zwierzęta bronią się w różny sposób przed pasożytami, drapieżcami i konkurentami. Może to być odpowiednie zachowanie (atakowanie wroga, ucieczka, chowanie się, udawanie martwego) lub wydawanie odstraszających dźwięków. Stawonogi wykształciły szczególnie dużo chemicznych mechanizmów obronnych, które umożliwiają im życie. Produkcją ogromną różnorodność obronnych substancji chemicznych. W ostatnich latach bardzo wiele substancji obronnych stawonogów zostało zidentyfikowanych chemicznie i jakkolwiek w wielu przypadkach nie wiemy jak one funkcjonują, jednak posiadane informacje (Blum 1981, Eisner 1970) umożliwiają dokonanie przeglądu.

#### Podział substancji obronnych

Można wyróżnić dwie grupy substancji obronnych: produkowane w specjalnych gruczołach i inne, które nie są pochodzenia gruczołowego, zawarte w krwi, w przewodzie pokarmowym lub w innych organach.

Gruczołowe substancje obronne mogą być wytryskiwane lub tylko wyciskane i wypływają na zewnątrz. Substancje wytryskiwane występują u błonkówek i pająków. Służą także do paraliżowania ofiary, a nawet do zewnętrznego trawienia. Podrażnione gąsienice motyli z rodziny *Papilionidae* wydzielają cuchnącą wydzielinę gruczołów znajdujących się na przedniej części ciała owada. Zaatakowane chrząszcze z rodzaju *Eleodes* stają na głowie, podnoszą odwłok i uwalniają z gruczołów znajdujących się na końcu ciała piekącą wydzielinę. Drażnione larwy niektórych gatunków chrząszczy z rodzaju *Chrysomela* wydzielają z gruczołów grzbietowych płyn działający odstraszająco. Płyn ten jest jednak tylko wyciskany na powierzchnię i po ataku jego resztki są z powrotem wciągane do gruczołów. U pluskwiaków z rodzaju *Rhopalus* płyn wypływa z lateralnych, tułowiowych gruczołów. Owad, poruszając odnożami, rozpryskuje płyn odstraszający drapieżcę. U pluskwiaków z rodzaju

*Platymeris (Reduviidae)* substancje obronne produkowane w gruczołach ślinowych są odrzucane na odległość 30 cm, 3-5 razy na sekundę. Działają parząco, wywołują lokalne puchnięcie gadów, ptaków i ssaków. Gruczoły ślinowe wielu owadów zostały przekształcone w gruczoły produkujące substancje obronne.

Liczne owady wytryskują płyny obronne kierując je na wroga. Podrażnione biegaczowate odpowiednio ustawiają się do wroga i opryskują go substancjami produkowanymi w gruczołach na końcu odwłoka. U chrząszczy z rodzaju *Galerita*, kwas mrówkowy jest wyrzucany na odległość kilkunastu centymetrów. Afrykański pluskwiak z rodzaju *Platymeris* odstrasza małpy, wyrzucając na znaczną odległość ciecz zbliżoną składem chemicznym i działaniem do jadu kobry. Podrażnione osy z rodzaju *Vespa* wyrzucają często jad o własnościach parzących, który ma równocześnie charakter feromonu alarmu.

Niektóre gatunki owadów mogą wyrzucać substancje parzące kilkadziesiąt razy w ciągu dnia, u innych zawartość gruczołów szybko się wyczerpuje. Wydzielane substancje mogą dłużej lub krócej działać. U pluskwiaków wokół ujścia gruczołów obronnych znajduje się często gąbczasta kutikula, z której cuchnąca wydzielina powoli się ulatnia, działając przez dłuższy okres.

U niektórych stawonogów gruczoły obronne składają się z dwu oddzielonych od siebie zbiorników zawierających różne substancje, które dopiero zmieszane w czasie wytrysku mają własności parzące czy detergentne. U biegaczy z rodzaju *Brachinus* wytwarza się w jednym zbiorniczku hydrochinon, a w drugim nadtlenek wodoru. Po połączeniu powstaje benzochinon. W wyniku reakcji termodynamicznej, wyrzucany benzochinon jest gorący (osiąga temp. 100°C), stąd nie tylko wylatują kropelki, ale i rozgrzana para, co zwiększa efektywność obrony. U mrówek substancja parząca jest wydzieloną dwu gruczołów — w jednym produkowany jest kwas mrówkowy, a w drugim węglowodorowy, ketony, aldehydy, estry i alkohole, które tworzą zawiesinę. Te dodatkowe związki, stanowiące niekiedy zaledwie kilka procent substancji obronnej, pełnią istotną funkcję, decydującą o własnościach repelentnych czy detergentnych, będąc równocześnie niekiedy feromonem alarmu.

Jest zrozumiałe, że owad wyrzucający substancje parzące na drapieżce jest z reguły sam na nie odporny. Na przykład motyle z rodziny *Zygaenidae*, jak i niektóre wije — dwuparce, produkujące HCN, są bardziej odporne na jego działanie niż inne owady.

Wytryskiwanie substancji obronnej odbywa się przez skurcz odpowiednich mięśni albo całego ciała, a więc na skutek zwiększenia ciśnienia w jamie ciała albo niekiedy za pomocą powietrza wyciskanego z przetchlinek. W tym przypadku płyn z gruczołów dostaje się w okolicę

cę przetchlinki i z powietrzem tworzy jakby pianę. Tego typu mechanizm znany jest u niektórych gatunków pluskwiaków, a także karaczanów, szarańczaków, motyli i mrówek. Piana zawiera histaminę, glikozydy, fenole i terpeny; jest cuchnąca i ma własności repelentne. Wydzielina dwóch pokrewnych gatunków może zasadniczo różnić się od siebie. Owady produkujące taką pianę są unikane przez liczne drapieżce, zarówno bezkręgowce, jak i kręgowce. Stwierdzono, że wydzielina niektórych mrówek ma własności toksyczne dla innych stawonogów. Zawiera substancje łatwo przenikające przez kutikulę, działa więc kontaktowo.

Niegruczołowe substancje obronne występują u owadów bardzo rozpocznie. U podrażnionego chrząszcza *Epilachna varivestis* Muls. ze stawów udowogoleniowych wypływa hemolimfa z tego odnóza, które jest najbliższej podrażnionej okolicy ciała. Chrząszcze z rodzaju *Timarcha* i *Galeruca* z otworu gębowego wyrzucają krew na drapieżcę. Wypływająca przy podrażnieniu krew u olejnicowatych (*Meloidae*) zawiera kantarydynę, substancję o dużej toksyczności dla kręgowców. Prawdopodobnie działa ona jako deterent żerowania dla niektórych drapieżnych owadów. Niekiedy krew może być wyrzucana razem z wydzieliną gruczołów obronnych, np. u *Arctia caja* (L.). Wyrzucana krew na powietrzu szybko koaguluje i unieruchamia małe drapieżce (np. mrówki). Krew może także zawierać substancje repelentne, zarówno pochodzenia roślinnego, jak i wytwarzane w organizmie owada, odstraszaające nawet najbardziej agresywne drapieżce spośród kręgowców. Obronne krwawienie obserwuje się u niektórych motyli, szarańczaków, biedronkowatych, świetlikowatych i innych owadów. Krew niektórych szarańczaków ma silne własności parzące, owady te są unikane przez jaszczurki.

Liczne podrażnione owady wyrzucają zawartość przewodu pokarmowego otworem gębowym lub odbytowym. Wymiociny drażnią drapieżcę, wywołują ucieczkę, a jego pokarm czynią nie odpowiednim. Mogą być toksyczne dla ssaków. Powodują wówczas u nich wymioty, drażnią oczy i skórę. W pokarmie tych owadów stwierdza się obecność pewnych substancji. Karmiąc szarańczaki roślinami należącymi do pewnych gatunków stwierdzono, że w różnym stopniu owady te były unikane przez jaszczurki. W organizmie owada toksyczność tych substancji dla drapieżcy potęguje się w porównaniu z tymi substancjami zawartymi bezpośrednio w roślinach. Larwy błonkówki z rodzaju *Neodiprion* gromadzą żywice zawarte w igłach sosny w dwu torebkach wokół przełyku i wyrzucają je, gdy są atakowane przez drapieżce. Substancje te mają silne własności repelentne dla mrówek. Młode motyle z rodzaju *Estigmene* wyrzucają na wroga nagromadzone w stadium poczwarki produkty przemiany materii i nimi odstraszaają drapieżce.

U każdego gatunku określone stadium może być szczególnie przystosowane do obrony przed drapieżcami. Atakowany owad może uwalniać wydzielinę tylko z określonych gruczołów. Jeśli będzie silniej zagrożony, wykorzystuje wszystkie możliwości obronne. Po wyrzuceniu wydzielin musi minąć pewien okres, niekiedy kilka tygodni lub miesięcy, zanim zostanie wyprodukowana następna porcja substancji obronnych.

Ilość uwalnianych wydzielin może być znaczna (np. u szarańczaków, biegaczy). Wyrzucany kał z otworu odbytowego również ma niekiedy silne własności odstrasżające dla innych owadów czy nawet kręgowców. Kał ten niekoniecznie jest płynny. Larwa chrząszcza z rodziny stonkowatych, *Cassida rubiginosa* Fabr., nosi zawsze świeży kał na ruchomych widełkach na końcu ciała. Atakowana, tak się ustawia, aby widełki z kałem zawsze znajdowały się między nią a wrogiem.

Ochronę przed drapieżcą mogą stanowić również luźne włoski, łuski czy nici woskowe na ciele. Owad złapany w siatkę pajęczyny traci część tych łusek (motyl), włosków (jętki) lub wosku (mączliki) i uwalnia się. Larwy chrząszczy z rodziny *Dermestidae* mają na odwłoku gęste pęczki włosków. Zaatakowany owad odsłania wrogowi tę część odwłoka. Lepkie włoski przyczepiają się do napastnika (mrówki, małe chrząszcze), odstręczają go. Larwy niektórych złotooków (*Chrysopidae*) noszą na grzbiecie luźny pakiet skórek wyssanych przez siebie ofiar i inne materiały, które stanowią tarczę ochronną przed drapieżcami (mrówki, pluskwiaki).

Substancje obronne są często lepkie, śliskie, stygnące na powietrzu. Kropelki płynu wydzielanego z syfonów mszyc zawierają wosk, który po kilkunastu sekundach zastyga na powietrzu. Podrażniona mszyca wydziela płyn, który utrudnia drapieżcom, a prawdopodobnie także pasożytom zaatakowanie owada. Ciecz ta nie tylko klei biedronki, larwy złotooków, ale najprawdopodobniej odstrasza je, gdyż zawiera lotne, repelentne substancje. Larwy *Syrphidae* są częstymi drapieżcami mszyc. Mrówki natomiast chronią mszyce ze względu na rosę miodową, a więc interesy mrówek i *Syrphidae* są przeciwstawne. Dlatego *Syrphidae* atakują mrówki, wyrzucając ślinę, która zastyga na powietrzu i skleja je. Podobnie mrówki często produkują lepkie substancje, które sklejają ich drapieżców (np. inne gatunki mrówek). Także żołnierze niektórych gatunków termitów (rodzaj *Mastotermes*) w czasie obrony wyrzucają z otworu gębowego płyn, który zastyga i unieruchamia napastnika. Twardnienie polega na połączeniu chinonów z białkami. Termity z rodzaju *Nasutitermes* wyrzucają z gruczołów umieszczonych na głowie płyn stygnący na powietrzu, za pomocą którego tworzą nić oplatającą i krępującą napastnika. Także uwalniania przez owada krew może unieruchamiać drapieżce, uniemożliwiać im żerowanie przez zaklejenie narządów gębowych.

Natomiast końcowe segmenty odwłoka niektórych karaczanów są pokryte śliską wydzieliną gruczołów, utrudniającą drapieżcom złowienie ofiary. U innych karaczanów, np. u *Blatta orientalis* L., wydzieliny te mają wyraźnie deterentne właściwości w stosunku do drobnych drapieżnych stawonogów. Oprócz mechanicznego, substancje te mają zwykle działanie parzące, deterentne lub odstrasające, co zwiększa ich efektywność jako substancji obronnych. Równocześnie mogą służyć jako feromony alarmu, ostrzegając inne osobniki o wrogu (mszyce, mrówki) lub mobilizując je do obrony (termity).

Niektóre substancje obronne wytwarzane przez stawonogi są truciznami. Działają one w niskich stężeniach, wykazując raczej działanie opóźnione i systemiczne, a nie lokalne. Zawarte są w krwi i innych tkankach, rzadziej w specjalnych gruczołach. Glikozydy zawarte w tkankach motyli z rodziny *Danaidae* i w szarańczakach sprawiają, że ptaki po ich zjedzeniu wymiotują. Chrząszcze z rodziny *Dytiscidae* zawierają duże ilości steroidów toksycznych dla ryb i płazów, dla których stanowią pokarm. Motyl *Callimorpha jacobaeae* St. zawiera w ciele alkaloidy starca (Senecio) sprawiające, że nie jest zjadany przez wiele drapieżców.

U owadów socjalnych obrona następuje często grupowo. Mrówki (*Formica rufa* L.) reagują na uszkodzenie mrowiska w ten sposób, że setkami zjawiają się natychmiast w tym miejscu i wyrzucają w kierunku napastnika kwas mrówkowy. Termity-żołnierze wyrzucają na napastnika cuchnącą, lepłą substancję. Substancja ta, oprócz własności obronnych, jest również feromonem alarmu. U innych owadów (np. pluskwiaków z rodzaju *Dysdercus*) substancje te powodują ucieczkę innych osobników z miejsca zagrożenia.

Jaja mogą być zaopatrzone w substancje obronne. Jajo komara *Culex pipiens* L. ma kroplę lipoidalnej substancji na tylnym biegunie, która chroni je przed zjedzeniem przez mrówki. Jaja niektórych złotooków nie tylko są na stylikach, ale stylik ma kroplę substancji odstrasającej mrówki. Mrówka, która zabrudzi się taką cieczą ucieka, a później dokładnie czyści swoje ciało. Niektóre karaczany oblewają swoje spermatofoory kwasem moczowym, prawdopodobnie po to, aby uniknęły zjedzenia przez drapieżce.

Znany jest także przykład antagonizmu wewnątrzgatunkowego, regulowanego chemicznie. U komara *Aedes aegypti* (L.) zapłodnienie następuje jeden raz. W czasie tej kopulacji samiec wprowadza do samicy substancję produkowaną przez specjalne gruczoły, która zapobiega dalszym kopulacjom. Substancja ta wprowadzona laboratoryjnie do dziewiczej samicy sprawia, że samica pozostaje dziewicza przez całe życie.

Kusakowate z rodzaju *Stenus* i pluskwiaki z rodziny *Vellidae*, jeśli przypadkowo znajdą się na wodzie, to produkują substancję, która

zmniejsza napięcie powierzchniowe wody, co ułatwia im poruszanie się po wodzie.

Niemal wszystkie substancje obronne występują w roślinach. Ich funkcja w roślinach jest podobna — bronią rośliny przed zwierzętami roślinożernymi. Owady albo produkują substancje obronne, albo gromadzą, pobierając z zewnątrz, najczęściej z roślin lub z ofiar u drapieżców. Sójka zjada i trawi szarańczaki żywione mniszkiem lekarskim i gąsienice żywione kapustą. Natomiast wymiotuje, jeśli zje szarańczaki żywione roślinami z rodziny *Asclepiadaceae*, a nawet może zatruć się gąsienicami karmionymi takimi roślinami. Przez przebywanie i żerowanie na tych roślinach owad chroni się przed drapieżcą. Nosząc kawałki roślin z rodziny *Asclepiadaceae*, larwy złotooków nie są zjadane przez niektórych drapieżców.

Znane są przykłady przekazywania substancji obronnych w obrębie zwierzęcych łańcuchów pokarmowych, np. przekazywanie trucizny od owada do jego drapieżcy i następnie do ludzi. Francuscy żołnierze z XIX w. zjadając w Algerze żaby cierpieli na schorzenia typowe dla zatruć kantarydyną (*erectioes douloureuses et prolongees*). Okazało się, że na tamtym terenie było dużo chrząszczy olejnicowatych, masowo zjadanych przez żaby.

Liczne owady posiadające substancje obronne „informują” drapieżce o tym, że są niejadalne określonym, kontrastowym kolorem, głosem lub echolokacją. Motyle z rodziny *Arctiidae* posiadają tympanalne organy percepujące echolokację nietoperzy i wydają ultradźwięki odstraszające je.

Produkcja substancji obronnych przez owady może być uzależniona od wieku, płci, stanu fizjologicznego, stadium czy kasty, populacji, pory roku. Maksymalna produkcja ma miejsce zwykle w krótkim czasie po wylęgu, a następnie spada z wiekiem. Obronne wydzieliny gruczołowe pluskwiaków z rodzaju *Dysdercus* są produkowane w maksymalnej ilości przez 14-dniowe osobniki. Substancje te mogą być związane jedynie z jedną płcią. Kantarydyna jest produkowana jedynie przez samce i larwy chrząszczy olejnicowatych. Natomiast związek ten zawarty w ciele samic jest wyłącznie pochodzenia larwalnego. Samce mrówek z rodzaju *Camponotus* produkują wiele substancji obronnych, których brak u samic i robotnic. U mrówek z rodzaju *Anoplolepis* produkcja substancji obronnych zimą była 40 razy wyższa niż latem. Skład wydzielin żołądkowych samic i robotnic mrówek ognistych różni się znacznie ilościowo i jakościowo.

Niektóre taksony stawonogów, w tym także owadów, mają określone substancje obronne i dlatego cecha ta może być wykorzystywana w systematyce. Jedne związki występują u licznych stawonogów (np. tridekanen), inne tylko u owadów (niektóre kwasy tłuszczowe). Chociaż wielo-

krotnie stwierdzano biochemiczną konwergencję specyficznych substancji z różnych odległych grup, jednak substancje obronne mogą stanowić cenną cechę pewnych taksonów. 2-heksenal np. występuje u owadów należących do rzędów *Hemiptera*, *Dictyoptera*, *Coleoptera* i *Hymenoptera*, ale wśród *Dictyoptera* występuje tylko u podrodziny *Polyzosteriinae* w rodzinie *Blattidae*. Wśród *Coleoptera* związek ten został zidentyfikowany tylko u jednego gatunku rodziny *Tenebrionidae*, a wśród *Hymenoptera* — tylko u gatunków z podrodzaju *Cromatogaster* rodziny *Formicidae*. Testosteron występuje jedynie u chrząszczy z rodziny *Dytiscidae*, kantarydyna u *Meloidae*, kwas izokrotonowy u *Carabidae*, a dodekalakton u *Staphylinidae*. Często dany związek spotykany jest tylko u gatunków jednego rodzaju. Manikon występuje u gatunków rodzaju *Manica* (*Formicidae*), a pederin u gatunków rodzaju *Paederus* (*Staphylinidae*). *Piperidina* jest znana tylko z jadu mrówek, *Solenopsis xyloni* Lam., a dendrolasin u *Lasius fuliginosus* (Latr.).

Występowanie alkaloidów u *Coccinellidae* pozostaje w zgodności z przyjętą filogenezą podrodzin biedronkowatych. Te same lub spokrewnione alkaloidy są syntetyzowane przez gatunki rodzaju w obrębie tej samej podrodziny. Porównano substancje obronne mrówek trybu *Attini*. U najbardziej prymitywnego rodzaju *Cyphomyrmex* stwierdzono jedynie alkohol 3-oktanol, który występuje u gatunków pozostałych 3 rodzajów tego trybu. U *Trachymyrmex* stwierdzono ponadto trzy inne substancje, u *Acromyrmex* dodatkowo jedną, a u *Atta* dodatkowe 6 substancji, w tym 5 nie występujących u poprzednio omawianych rodzajów. Podobne próby wykorzystywania znajomości substancji obronnych dla ustalenia filogenezy wykonano dla mrówek innych grup i w ten sposób potwierdzono dane uzyskane w badaniach morfologicznych.

Dana substancja obronna może pełnić w środowisku różne funkcje. Jak wspomniano już tu, może być substancją obronną i feromonem w obrębie jednego gatunku albo może być substancją obronną u jednego, a feromonem u innego. Karaczany i mrówki żyją w tym samym środowisku. Drażnione karaczany produkują 2-heptanen, który jest dla nich substancją obronną, a równocześnie feromonem alarmu dla niektórych mrówek. Podrażnione biegaczowate produkują kwas mrówkowy, który jest równocześnie feromonem alarmu dla wielu gatunków mrówek.

### Chemizm substancji obronnych

Różne związki chemiczne są wykorzystywane przez stawonogi dla obrony (tab. 1). Większość z nich to powszechnie znane związki organiczne o stosunkowo prostej budowie strukturalnej. Syntetyzowane są

jednak niekiedy specyficzne związki o bardziej skomplikowanej budowie.

Węglowodory, przeważnie nasycone, są produkowane głównie przez termity, mrówki i pszczoły. Alkohole są produkowane głównie przez błonkówki (mrówki i pszczoły) i stanowią zwykle domieszkę innych związków. Aldehydy owadów są przeważnie związkami alifatycznymi, charakterystycznymi dla poszczególnych grup lub gatunków. Liczne z nich są produkowane przez chrząszcze, pluskwiaki i mrówki. Ketony są związkami towarzyszącymi aldehydom i występują głównie u błonkówek (mrówki i pszczoły). Kwasy karboksylowe są produkowane zwykle przez chrząszcze z rodzin *Carabidae* i *Dytiscidae* i mrówki. Są to

Tabela 1. Substancje obronne stawonogów

Grupy związków	Liczba znanych substancji u stawonogów	produkowane przez:
węglowodory	143	<i>Opiliones, Isoptera, Dictyoptera, Hemiptera, Neuroptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera</i>
alkohole	77	<i>Isopoda, Opiliones, Blattaria, Isoptera, Hemiptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera</i>
aldehydy	73	<i>Opiliones, Diplopoda, Blattaria, Isoptera, Orthoptera, Hemiptera, Coleoptera, Hymenoptera</i>
ketony	65	<i>Opiliones, Blattaria, Isoptera, Orthoptera, Hemiptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera</i>
kwasy karboksylowe	47	<i>Polydesmida, Uropygi, Chilopoda, Blattaria, Hemiptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera</i>
1-4-chinony i hydrochinony	20	<i>Opiliones, Diplopoda, Dermoptera, Isoptera, Blattaria, Orthoptera, Coleoptera</i>
estry	110	<i>Diplopoda, Isoptera, Hemiptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera</i>
laktony	35	<i>Blattaria, Orthoptera, Coleoptera, Hymenoptera</i>
fenole	12	<i>Opiliones, Diplopoda, Blattaria, Orthoptera, Trichoptera, Coleoptera</i>
steroidy	33	<i>Coleoptera</i>
inne substancje	46	<i>Isoptera, Hemiptera, Trichoptera, Lepidoptera, Coleoptera, Hymenoptera</i>
substancje niegruczołowego pochodzenia	18	<i>Lepidoptera, Coleoptera</i>



związki lotne, silne deterenty dla bezkręgowców i kręgowców, o działaniu antymikrobiałnym. Tylko 3 związki z tej grupy występują powszechnie: kwas mrówkowy, metakrylowy i tiglikowy. Chinony są produkowane przede wszystkim przez chrząszcze z rodzin *Tenebrionidae* i *Carabidae*. Estry występują głównie u mrówek i pszczoł. Poszczególne ich grupy są związane z określonymi owadami. Są to głównie octany. Działają nie tylko jako repelenty i toksykanty, ale także jako feromony. Laktony są zazwyczaj produkowane przez mrówki, pszczoły i chrząszcze. Stanowią one domieszkę innych substancji obronnych. Są efektywnymi deterentami, a równocześnie pełnią funkcje feromonów lub substancji antymikrobiałnych.

Fenole są bardzo często produkowane przez chrząszcze, stanowiąc domieszkę innych substancji, głównie chinonów. Nawet małe ich ilości bardzo podnoszą właściwości deterentne wydzielin obronnych. Pełnią także funkcję substancji antymikrobiałnych. Steroidy syntetyzowane z cholesterolu lub steroli występują wyłącznie u chrząszczy (u trzech rodzin) i są silnymi substancjami obronnymi przeciw kręgowcom. Etery, alkaloidy, furany, siarczki i nitrozwiązki, produkowane przez liczne owady, są substancjami specyficznymi, charakterystycznymi dla poszczególnych grup czy gatunków.

Motyle i chrząszcze syntetyzują liczne związki magazynowane w pewnych tkankach, w krwi lub w określonych organach. Mogą to być bardzo proste związki (HCN) lub niebiałkowe, związki organiczne o dość skomplikowanej budowie. Czynią ofiarę niesmaczną dla drapieżcy lub mają także własności toksyczne. U biedronek stwierdzono 13 alkaloidów specyficznych dla określonych gatunków w wielu rodzajach tej rodziny. Związki takie występują także u przedstawicieli innych rodzin chrząszczy.

### Podsumowanie

Zidentyfikowano dotychczas kilkaset substancji chemicznych, należących do wielu grup, pełniących u owadów funkcje obronne przed drapieżcami. Dalsze zostaną z pewnością w przyszłości odkryte. Bardzo dużo badań wykonano dotychczas na mrówkach, pszczołach, termitach i niektórych chrząszczach. Substancje te produkowane są w specjalnych gruczołach, w różnych organach i tkankach lub po prostu wykorzystywane są w tym celu substancje pobierane z pokarmem, które mogą być gromadzone w organach ciała lub przerabiane na substancje deterentne, odstraszające i toksyczne. Mogą działać na drapieżce bezkręgowce i krę-

gowe. Poszczególne związki występują pospolicie w różnych taksonach, ale też mogą to być substancje specyficzne dla określonych taksonów. U jednych gatunków mogą być produkowane w specjalnych gruczołach, a u innych występują w różnych organach i tkankach.

Związki te mogą mieć pewne znaczenie dla taksonomii i filogenezy stawonogów. Niektóre można uznać za indykatory filogenetycznego pokrewieństwa, zwłaszcza jeśli są produkowane w podobny sposób w tych samych organach.

Nie tylko różne gatunki, ale nawet płcie lub stadia, a także różne populacje i kasty mogą produkować odmienne substancje obronne. Jąkościowe różnice zwykle dotyczą także wieku i stanu fizjologicznego osobnika, a także sezonu w roku. Substancja obronna jest często mieszaniną kilku a nawet kilkudziesięciu związków chemicznych.

#### PIŚMIENNICTWO

- Blum M. S. 1981. Chemical defenses of arthropods. Academic Press, 562 pp.  
Eisner T. 1970. Chemical defence against predation in arthropods. W: E. Sondheimer, J. B. Siemeone (red.). Chemical ecology, Academic Press, p. 157-218.

Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego  
Katedra Entomologii Stosowanej  
ul. Nowoursynowska 166, 02-766 Warszawa