

# M E T O D Y K A

SŁAWOMIR LUX

## **Przegląd technik i urządzeń do badań nad wpływem zapachów na zachowanie się owadów**

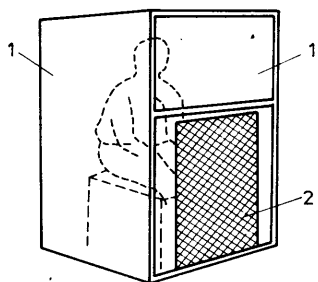
Wpływ substancji zapachowych na zachowanie się wielu gatunków zwierząt znany był badaczom przyrody od bardzo dawna. Jednakże eksperymentalne badania w tej dziedzinie pojawiły się liczniej dopiero na początku XX wieku pod wpływem koncepcji i technik wypracowanych przez rozwijającą się wówczas neurofizjologię. Urządzenia służące do tych badań nazywano zwykle chemotropometrami (Folsom 1931), odorometrami (Dethier, Chadwick 1947) lub olfaktometrami (McIndoo 1926). W nazwach tych zawarta jest sugestia, że są to przyrządy służące do pomiaru reakcji wywołanej przez bodźce zapachowe lub do pomiaru takich bodźców. Ponieważ jednak bodźce te należą z pewnością do czynników najtrudniej poddających się ilościowym manipulacjom, więc tylko nieliczne spośród skonstruowanych dotąd przyrządów pozwalają na prowadzenie powtarzalnych badań ilościowych. Pozostałe umożliwiają jedynie ujawnienie działania substancji zapachowych bez możliwości wykonania jakichkolwiek pomiarów, zatem wzorem zasad obowiązujących od dawna w fizyce należałoby je opatrzyć skromniejszą nazwą olfaktoskopów. Obecnie powszechnie przyjęła się nazwa olfaktometr i przyznać trzeba, że najnowsze konstrukcje zaczynają zasługiwać na to miano.

Stosowane dotąd olfaktometry służą do badania reakcji motorycznych owadów wobec źródła zapachu lub reakcji wyzwalanych działaniem zapachu. Niniejsza praca jest próbą klasyfikacji najczęściej spotykanych typów olfaktometrów ze względu na ich cechy konstrukcyjne oraz możliwości zastosowania.

### **Techniki i olfaktometry pułapkowe**

Niewątpliwie do najstarszych technik należy liczenie owadów przywabionych do źródeł zapachu eksponowanych w naturalnych miejscach bytowania badanego gatunku. Pierwotnie posługiwano się naturalnym źródłem zapachu, umieszczając np. samice, ich części lub wydzieliny w ażurowych klateczkach

(Prüffer 1933a, 1937). Dość zabawną adaptację tej metody opisuje Beroza (1970): podczas badania repelentów przeciwko komarom źródłem zapachu jest eksperymentator (rys. 1). Sposoby te były dość pracochłonne, jednak skontruowanie skutecznie działających pułapek pozwoliło na usunięcie tej niedogodności. Później metody te zostały rozwinięte w laboratorium kierowa-



Rys. 1. Urządzenie do badania repelentów przeciwko komarom (miarą działania repelentu jest czas, po upływie którego komary zaczynają przechodzić przez siatkę nasyconą repelentem by atakować siedzącego wewnątrz eksperymentatora); 1 – ściany z folii, 2 – siatka nasyciona badanym repelentem (schemat wykonano na podstawie fotografii wg Beroza 1970)

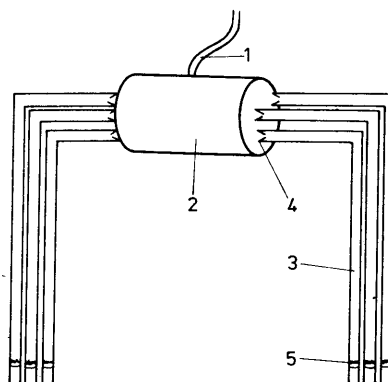
nym przez Berozę w USA i obecnie są bardzo powszechnie stosowane (Beroza i in. 1971a, 1971b, 1973a; Beroza, Knipling 1972; Jones i in. 1983). Sposób rozmieszczenia w terenie oraz typ pułapki należy dobrać w każdej sytuacji indywidualnie, ponieważ od tego w dużym stopniu zależy efektywność metody (Gabel, Renczes 1982; Thwaite, Madsen 1983). Metody pułapek stosuje się w kilku wariantach. Najczęściej pułapki eksponuje się w terenie, gdzie występuje dość liczna populacja naturalna (Jacobson, Jones 1974). Niekiedy umieszczano pułapki w terenie przed lub po pojawieniu się populacji naturalnej i wówczas wylapywano owady wypuszczone z hodowli laboratoryjnej tuż przed rozpoczęciem doświadczeń (Beroza i in. 1973b). W niektórych przypadkach wypuszczano owady specjalnie oznakowane (Prüffer 1933 a).

Należy zaznaczyć, że pułapki z substancjami zapachowymi stosuje się obecnie powszechnie także w innych celach niż badania olfaktometryczne. Omówienie różnych typów pułapek należało by potraktować jako odrębne zagadnienie, wykraczające poza ramy niniejszego opracowania.

W opisanych powyżej przypadkach stosowano pułapki w terenie a więc w przestrzeni praktycznie nieograniczonej. Zaletą tej metody jest fakt wykonania badań w warunkach naturalnych oraz jej prostota. Wadami tego sposobu są: trudności w kontroli siły bodźca, ograniczenie czasu trwania doświadczeń do okresu sezonu oraz znaczne uzależnienie ich wyników od zmienności czynników klimatycznych i środowiskowych. Za cenę wprowadzenia pewnej sztuczności można częściowo uniknąć powyższych wad przez ustawienie pułapek w pomieszczeniach laboratoryjnych lub w szklarni, gdzie znajdują się swobodnie poruszające się owady pochodzące zwykle z hodowli

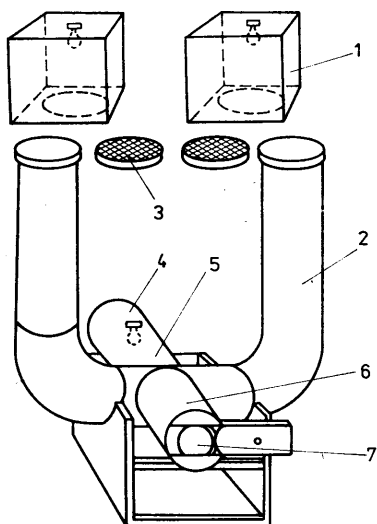
(Prüffer 1933a, 1933b; Beroza, Green 1963; Waters, Jacobson 1968). W badaniach nad owadami tolerującymi zagęszczenie ich w ograniczonej przestrzeni stosowano znacznie mniejsze komory (8–16 dm<sup>3</sup>), w których umieszczano pułapki oraz kilkaset owadów (Ohinata i in. 1973). Ograniczenie przestrzeni ułatwia wprawdzie kontrolę warunków doświadczenia, jednak ekspozycja nawet tylko kilku pułapek w takich warunkach w praktycznie nieruchomym powietrzu stwarza niebezpieczeństwo równomiernego wysycenia całej komory zapachem. Może to utrudniać owadom dokonywanie wyboru, a więc obniżyć efektywność testu.

W celu wyeliminowania tej wady skonstruowano olfaktometry składające się z komory centralnej, z której rozchodzą się tunele zaopatrzone w pułapki. Zwykle stosuje się powolny przepływ powietrza, które przez tunele wpływa do komory centralnej, skąd następnie jest usuwane na zewnątrz (Ripley, Hepburn 1929; Carlson i in. 1971, 1974; Nawrot 1973). Typowym przykładem (rys. 2) jest olfaktometr stosowany przez AliNiazee i Stafforda



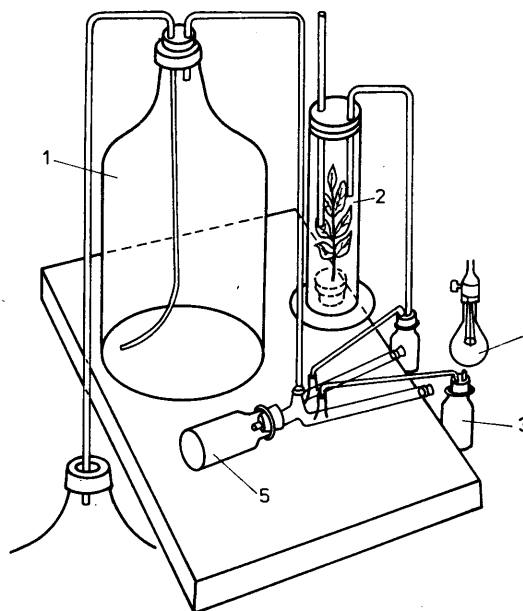
Rys. 2. Olfaktometr używany do badań niewielkich motyli; 1 – wąż łączący olfaktometr z urządzeniem zasysającym powietrze, 2 – komora centralna, 3 – tunele-pułapki, którymi wpływa powietrze z badanymi zapachami, 4 – lejek z siatki uniemożliwiający powrót owada do komory centralnej, 5 – przegroda z siatki (schemat wg AliNiazee M. T. 1971)

(1971). Podobna jest zasada działania olfaktometrów w kształcie litery T lub V (Barrows 1907; McIndoo 1926; Eagleson 1939; Ditman i in. 1941; Ingle 1943; Schantz 1953; Jermy 1958). (rys. 3, 4) w których owady dokonują wyboru między strumieniem powietrza czystego oraz wysyczonego badanym zapachem. Opisane przyrządy stosuje się głównie w celu wykazania zdolności owadów do odnalezienia źródła zapachu lub porównania atrakcyjności kilku substancji. Uzyskany wynik jest efektem jednorazowego aktu wyboru dokonanego przez owada, gdyż pułapki uniemożliwiają odlot od źródła zapachu. Stąd metody te są skuteczne tylko wówczas, gdy dysponujemy dostatecznie wielką liczbą owadów do badań. Fakt ten stanowi poważną wadę w przypadku pracy z owadami, których hodowla jest trudna lub kosztowna.



Rys. 3. Olfaktometr używany do badania much: 1 – oświetlenie tuneli olfaktometru (włączane w chwili rozpoczęcia testu), 2 – tunele przez które jest zasysane powietrze wraz z badanym zapachem, 3 – przegroda z siatki, 4 – oświetlenie (włączane w czasie wpuszczania owadów do olfaktometru, wyłączane w chwili rozpoczęcia testu), 5 – wentylator zasysający powietrze do urządzenia, 6 – komora, w której umieszcza się owady. 7 – otwór do wpuszczania owadów (schemat wg Ingle L. 1943)

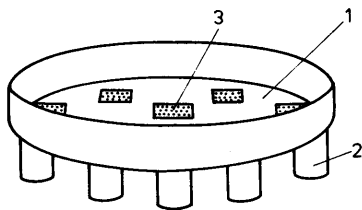
Rys. 4. Olfaktometr używany do badań stonki ziemniaczanej; 1 – syfon, z którego wypływa woda, powodując powolne zasysanie powietrza do urządzenia, 2 – pojemnik na źródło zapachu, 3 – pojemnik, przez który wpływa powietrze z atmosfery, 4 – oświetlenie przyspieszające wyjście owadów z pojemnika, 5 – pojemnik na owady (schemat wg McIndoo N. E. 1926)



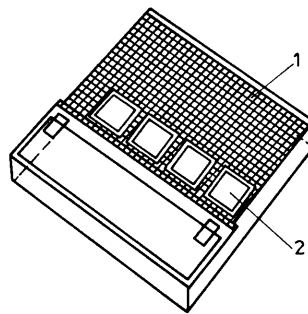
#### Olfaktometry umożliwiające dokonywanie przez owada wielokrotnego wyboru miejsca lub obiektu z zapachem

Najprostszą odmianą olfaktometru tego typu jest niewielka komora, na której dnie lub tuż pod powierzchnią siatki, po której poruszają się owady umieszczone jest źródło zapachu. W komorze umieszcza się jednego lub

kilka owadów i obserwuje je przez pewien czas notując, ile razy owad kontaktuje się z przedmiotem lub strefą nasyconą badanym zapachem. Ponieważ owady mają możliwość swobodnego poruszania się i dokonywania wielokrotnego wyboru między obiektami, można uzyskać wiarygodne dane nawet wówczas, gdy dysponujemy bardzo ograniczoną liczbą owadów, co przy użyciu technik pułapkowych byłoby praktycznie niemożliwe. Olfaktometry tego typu stosowali: Folsom (1931), Lehman (1932), McIndoo (1935), Bongers (1970), Stanić, Shulov (1972) i inni (rys. 5-7). Dzięki swej prostocie technika ta

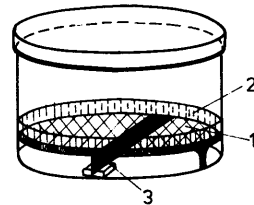


Rys. 5. Olfaktometr używany do badań sprężyków; 1 – komora, w której umieszcza się owady, 2 – krótkie, otwarte tunele zawierające źródło zapachu, 3 – siatka, przez którą dyfundują substancje zapachowe (schemat wg Lehman R. S. 1932)

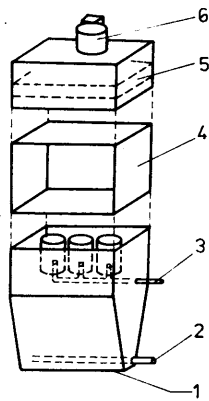


Rys. 6. Olfaktometr używany do badań stonki ziemniaczanej; 1 – komora, w której chodzą owady, 2 – siatki, pod którymi umieszczono źródła zapachu (schemat wg McIndoo N. E. 1935)

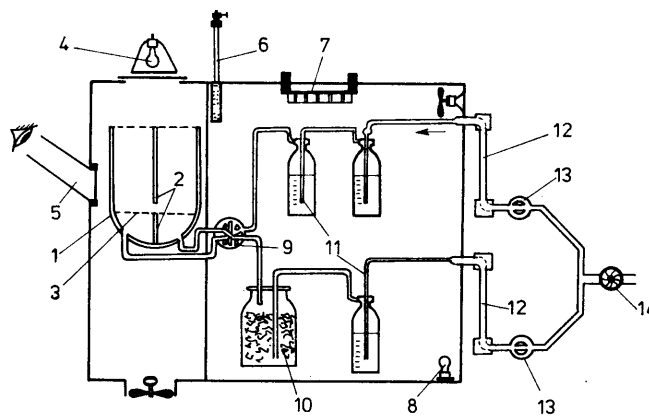
Rys. 7. Olfaktometr używany do badań stonki ziemniaczanej; 1 – siatka, pod którą umieszcza się źródło zapachu, 2 – pierścień z siatki utrudniający owadom wspinanie się po ściankach olfaktometru, 3 – przegroda dzieląca powierzchnię siatki na strefę z zapachem oraz strefę kontrolną (schemat wg Bongers W. 1970)



jest bardzo użyteczna, zwłaszcza przy badaniach wstępnych, mniej precyzyjnych. Stosując ją należy jednak zdawać sobie sprawę z tego, że w zamkniętej komorze niewielkich rozmiarów dochodzi do wyrównania stężeń zapachu w całej objętości. Może to zniekształcić wyniki, zwłaszcza jeśli stosuje się długie okresy obserwacji bez przerw na wietrzenie komory. Pozbawione tej wady są olfaktometry z pionowym przepływem powietrza. W nich owady mają także możliwość dokonywania wielokrotnego wyboru między strefami nasyconymi badanymi zapachami, lecz w tym przypadku strefy są trwale rozdzielone. Dzięki temu możliwe jest prowadzenie dłuższych obserwacji zachowania owadów.



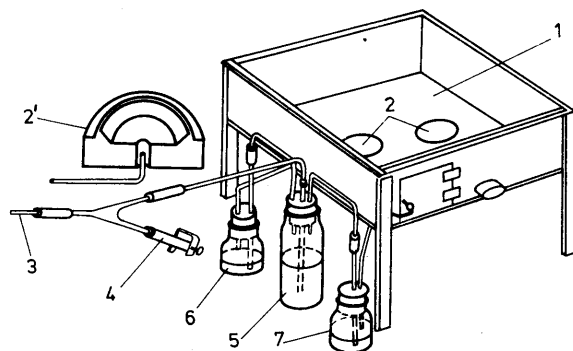
Rys. 8. Olfaktometr używany do badania muszki owocowej; 1 – wlot czystego powietrza, 2 – perforowana rurka pozwalająca w razie potrzeby na równomierne wysycenie zapachem stanowiącym „tło” dla badanych substancji, 3 – wlot powietrza wysyczonego badanym zapachem, 4 – komora, w której poruszają się owady, 5 – warstwa gąbki poliuretanowej, powodująca równomierne wysysanie powietrza z komory obserwacyjnej, 6 – wentylator wysysający powietrze z olfaktometru (schemat wg Wright R. H. 1966)



Rys. 9. Olfaktometr używany do badania stonki ziemniaczanej; 1 – szklany cylinder, 2 – przegrody utrudniające mieszanie się powietrza między strefą wysyconą zapachem a strefą kontrolną, 3 – siatka, po której chodzą owady, 4 – oświetlenie olfaktometru, 5 – tunel do obserwacji owadów, 6 – termometr kontaktowy, 7 – spirala z wodą chłodzącą, 8 – lampa ogrzewająca, 9 – zawór skierowujący strumień czystego powietrza oraz powietrza z zapachem do odpowiednich sektorów olfaktometru, 10 – pojemnik na źródło zapachu, 11 – płuczki nawilżające powietrze, 12 – rotametry do pomiaru szybkości przepływu powietrza, 13 – zawory do regulacji przepływu powietrza, 14 – pompa tłocząca oczyszczone powietrze (schemat wg Bongers W. 1970)

Poruszający się w takim olfaktometrze owad może wielokrotnie przechodzić ze strumienia powietrza wysyczonego zapachem do strefy z czystym powietrzem, co przypomina sytuację, w jakiej znajduje się owad poszukujący (zwykle długo) źródła zapachu w warunkach naturalnych. Tego typu olfaktometry stosowano z powodzeniem do badania zarówno owadów cho-

dzących, jak i latających (McIndoo 1933; Wieting, Hoskins 1939; Daykin, Kellogg 1965; Wright 1966; Bongers 1970; Traynier 1970; Girard i in. 1974) (rys. 8–10). Olfaktometry te, ze względu na swe zalety stwarzają duże możliwości zastosowań, lecz niestety nie są już tak prostej konstrukcji.

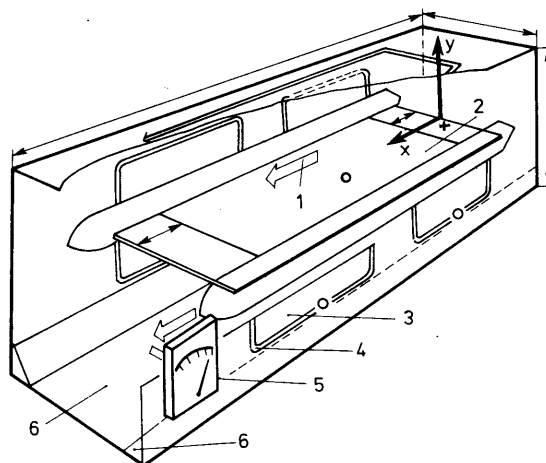


Rys. 10. Olfaktometr używany do badania muchy plujki; 1 – komora, w której umieszczono owady, 2 – metalowe krążki, z których środka wydobywa się strumień powietrza czystego lub zawierającego zapach (szczegółowy przekrój krążka – 2'), 3 – przewód doprowadzający powietrze do olfaktometru, 4 – zawór do regulacji przepływu, 5 – płuczka nawilżająca powietrze, 6 – płuczka kontrolna z wodą, 7 – płuczka z roztworem badanej substancji zapachowej (schemat wg McIndoo N. E. 1933)

### Olfaktometry tunelowe do badania wpływu zapachów na anemotaksję

Zasada konstrukcji takich olfaktometrów jest bardzo prosta (rys. 11). Jest to poziomy tunel, zwykle dość znacznych rozmiarów, w którym zapewniono laminarny, poziomy przepływ powietrza. W przypadku badania owadów chodzących w tunelu umieszcza się dodatkowo poziomą płaszczyznę. Na niej wyznacza się 3 strefy: centralną (a), w kierunku „z wiatrem” (b), w kierunku „pod wiatr” (c). Pojedyncze owady umieszcza się w środku strefy centralnej i następnie obserwuje się sposób poruszania w stosunku do kierunku przepływu powietrza. Testy prowadzi się zwykle w 2 wariantach: w tunelu z wyłącznie czystym powietrzem oraz w tunelu z powietrzem równomiernie wysyconym badanym zapachem. Porównując sposób poruszania się owada w obu kombinacjach doświadczenia, wnioskujemy o wpływie zapachu na anemotaksję (Haskell i in. 1962; de Wilde i in. 1969; Visser 1976).

Podobne olfaktometry skonstruowano do badań chemicznych uwarunkowań anemotaksji u owadów latających, z tym że w tym przypadku zwykle bada się większą ich liczbę jednocześnie (Daterman i in. 1972; Marsh i in.



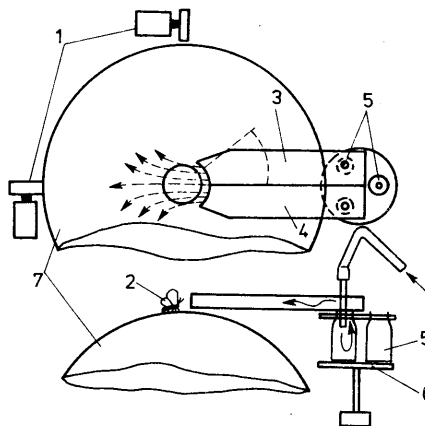
Rys. 11. Olfaktometr używany do badania stonki ziemniaczanej; 1 – kierunek przepływu powietrza, 2 – płaszczyzna, po której chodzą owady: + – strefa „pozytywna” płaszczyzny, 0 – strefa „braku reakcji”, – – strefa „negatywnej reakcji”, 3 – okienka pozwalające na obserwację owadów, 4 – silikonowe uszczelki, 5 – higrometr, 6 – obudowa olfaktometru (schemat wg Visser J. H. 1976)

1978; Kennedy i in. 1980). Urządzeń tych nie stosuje się raczej w celu wykrycia nowych substancji zapachowych czy porównania ich atrakcyjności, lecz w celu badania mechanizmu poszukiwania źródeł zapachu. Tunele takie nie pozwalają na dłuższą obserwację zachowania się owada, gdyż w momencie, kiedy owad dotrze do końca tunelu, test należy rozpocząć od nowa. Wynika stąd konieczność dokonywania częstych manipulacji z owadami, co nie jest sprawą korzystną, zwłaszcza, że wynik jest zależny od reakcji owada bezpośrednio po przeniesieniu go do olfaktometru. Ponieważ nie ma możliwości pozostawienia owada choć na chwilę w spokoju, wynik może być obciążony wpływem reakcji stresowej, związanej z manipulacją. Ponadto, ze względu na konieczność badania pojedynczych owadów lub niewielkiej ich liczby, w celu uzyskania wiarygodnego wyniku należy wykonać doświadczenie w dość znacznej liczbie powtórzeń. Trzeba jednak podkreślić, że podjęto próby usunięcia niektórych wad tych urządzeń.

Aby umożliwić dłuższą obserwację obiektu przy pozostawieniu mu jednocześnie swobody ruchów, stosuje się olfaktometry z ruchomą kulą, po której porusza się owad (rys. 12). Ruchem kuli steruje się w ten sposób, by skompensować ruch owada w stosunku do kierunku wiatru. W ten sposób owad wciąż pozostaje w strefie centralnej, a o jego reakcji wnioskuje się ze sposobu pracy urządzenia kompensującego (Kramer 1975). Innym, bardzo

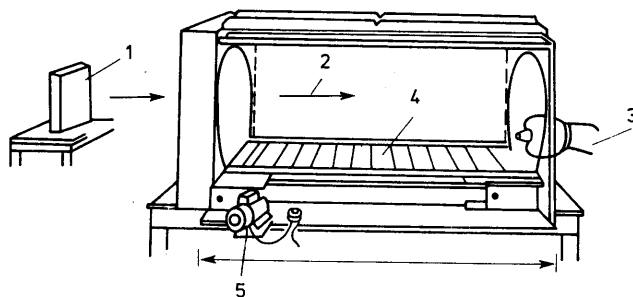


Rys. 12. Olfaktometr używany do badania jedwabników i karaluchów; 1 – silniki poruszające plastikową kulę (7), 2 – badany owad, 3-4 – przewody czystego powietrza i powietrza z zapachem, 5 – pojemniki z badaną substancją zapachową, 6 – obrotowy stolik z próbkami substancji zapachowych, 7 – plastikowa kula, po której chodzi badany owad (schemat wg Kramer 1975)



pomysłowym sposobem rozwiązania tego problemu jest unieruchomienie owada znajdującego się w strumieniu powietrza z jednoczesnym umożliwieniem mu poruszania odnóżami lekkiego, plastikowego przedmiotu. Ruch przedmiotu jest w takim przypadku ścisłym odwzorowaniem usiłowań owada. Analiza ruchu pozwala więc wnioskować o reakcji badanego owada (Rust i in. 1976).

Technika z ruchomym podłożem znalazła zastosowanie do badania owadów latających. Wiele gatunków owadów uzależnia prędkość lotu od prędkości wiatru oraz prędkości i kierunku przesuwania się „krajobrazu” pod nimi. Dzięki tej właściwości umiejętnie dostosowując prędkość i kierunek przesuwu obrazu pod olfaktometrem można zmusić owada do lotu pozornie w miejscu, tzn. w centrum urządzenia. Można wówczas go obserwować przez dłuższy czas (rys. 13). Pomimo prostoty idei, konstrukcja tych urządzeń jest skomplikowana (Miller, Roelofs 1978).



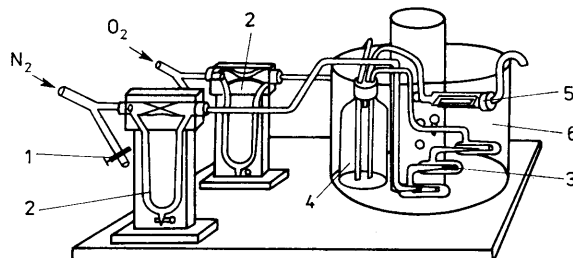
Rys. 13. Olfaktometr tunelowy do badania owadów latających; 1 – wentylator tłoczący powietrze, 2 – kierunek przepływu powietrza, 3 – przewód wysysający powietrze z tunelu, 4 – ruchoma „podłoga” olfaktometru pomalowana w poprzeczne pasy, 5 – silnik poruszający „podłogę” z regulatorem szybkości przesuwu (schemat wg Miller 1978)

Należy również wspomnieć, że istnieją możliwości innych zastosowań olfaktometrów tego typu. Jako przykład mogą tu posłużyć ciekawe badania nad współdziałaniem reakcji fototaksji, anemotaksji oraz chemokinezy w trakcie poszukiwań u owadów latających (Choudhury, Kennedy 1980).

Skonstruowano również tunele, w których owady mają możliwość wyboru między strumieniem czystego powietrza i powietrza z zapachem (Kellog, Wright 1962; Traynier 1968). W takich tunelach umieszczano jednocześnie kilka owadów, a zamiast uciążliwej obserwacji zastosowano kamerę filmową tak ustawioną, by możliwe było stereoskopowe fotografowanie poruszających się owadów. W ten sposób można uzyskać obraz toru lotu badanych owadów na jednej fotografii. W przypadku znanej lokalizacji strumienia zapachu pozwala to wnioskować o jego wpływie na sposób lotu owadów.

#### **Olfaktometry służące do określania stężeń progowych bodźca lub pomiaru intensywności niektórych specyficznych reakcji**

Specjalną dziedziną badań olfaktometrycznych jest badanie progowych stężeń substancji zapachowych. Obecnie prowadzi się je zwykle, mierząc raczej reakcję pojedynczych receptorów owada niż całego organizmu. Stosuje się w tym celu znacznie udoskonalone w ostatnich latach techniki badań elektrofizjologicznych (Kozłowski 1982). Postępuje się w ten sposób, ponieważ bardzo trudne jest określenie progu percepcji bodźca, gdy odpowiedzią jest mało specyficzna reakcja motoryczna. Wyjątkiem od tej zasady jest badanie stężeń progowych bodźca w przypadkach, gdy wywołana nim reakcja jest specyficzna, łatwa do wyodrębnienia spośród zachowań nie pobudzonego owada. Wówczas badania prowadzi się umieszczając owada w komorze, przez którą przepływa na przemian strumień czystego powietrza lub powietrza z zapachem o różnym stężeniu. Obserwując fakt wystąpienia reakcji lub mierząc jej intensywność, można określić stężenie progowe bodźca (Dethier 1943; Slower i in. 1971) (rys. 14). Podejmowano również próby pomiaru intensywności reakcji motorycznych. Traynier (1967) umieszczał większą liczbę owadów w komorze, przez którą na przemian przepuszczał czyste powietrze i powietrze z zapachem, notując za każdym razem liczbę owadów poruszających się. Ciekawą techniką posłużył się Löfqvist (1976) w swych badaniach nad feromonami „agresywności” u mrówek. Mrówki reagują na ten feromon wzmoczoną aktywnością ruchową, lecz pomiar intensywności tej reakcji metodą bezpośredniej obserwacji jest trudny, gdyż pod wpływem tego feromonu mrówki poruszają się energicznie w miejscu jego działania bez wyraźnych przemieszczeń. Wobec tego Löfqvist umieścił mrówki w komorze, na dnie której zainstalował ponad 50 czujników sensorowych reagujących na dotyk. Intensywność impulsów płynących z czujników była skorelowana z aktyw-



Rys. 14. Olfaktometr używany do badań gąsienic motyli; 1 – zawór regulujący dopływ gazu do olfaktometru, 2 – przepływomierz, 3 – pojemniki do nasycania azotu badaną substancją, 4 – pojemnik, w którym następuje rozcieńczenie tlenem mieszanki azotu z substancją zapachową do odpowiedniego stężenia, 5 – pojemnik zawierający badanego owada, 6 – termostat wykonany z łaźni wodnej (schemat wg Dethier V. G. 1943)

nością ruchową mrówek. Gwałtowne zmiany intensywności tych impulsów w trakcie przepuszczania przez komorę powietrza z feromonem odzwierciedlały zmiany aktywności ruchowej badanych mrówek.

Na zakończenie należy dodać, że w badaniach nad wpływem substancji zapachowych na inne rodzaje zachowania stosuje się zwykle obserwacje etologiczne o metodyce dostosowanej do biologii badanego gatunku. Jednak często w takim przypadku trudno oddzielić zachowanie wywołane bodźcem zapachowym od wpływu bodźców innego rodzaju.

### Podsumowanie

Duża różnorodność typów konstrukcji olfaktometrów, różne sposoby i skale ich wykonania sprawiają, że precyzyjna ich klasyfikacja jest bardzo trudna. Stan taki jest następstwem tego, że problemy chemorecepcji owadów pozostają w sferze zainteresowań wielu dyscyplin naukowych. Rozwój technik pułapkowych związany był pierwotnie z próbami określenia wpływu chemorecepcji na biologię gatunku. Obecnie techniki te stosuje się także w celach praktycznych w rolnictwie i leśnictwie do prognozowania i czasem do zwalczania szkodników. Ponadto technika pułapek zapachowych znajduje zastosowanie w badaniach faunistycznych do określania terytorium występowania gatunków, których obecność trudno wykryć w terenie innymi metodami.

Olfaktometry pułapkowe (1 grupa) stosuje się zwykle do szybkiego porównywania atrakcyjności różnych substancji zapachowych, najczęściej w związku z poszukiwaniami syntetycznych atraktantów, repelentów lub podobnych substancji. W celu wykrywania oddziaływania substancji pochodzących z na-

turalnych źródeł najczęściej używane są natomiast olfaktometry z 2 grupy, gdyż umożliwiają dość precyzyjną pracę z małą ilością substancji zapachowej i jednocześnie niewielką liczbą owadów. Jednak zmiany zachowania się owadów obserwowane w takich warunkach bywają często trudne do ścisłej klasyfikacji etologicznej. Natomiast badania wykonywane w olfaktometrach tunelowych są wyrazem podejścia do zjawisk chemorepcji charakterystycznym dla behawiorystów, i to nie tyle z powodu formalnego ich podobieństwa do tuneli stosowanych powszechnie przez reprezentantów tej szkoły, ile raczej z powodu sposobu interpretacji i klasyfikacji uzyskanych rezultatów. Badania progowych stężeń substancji zapachowych, charakterystyczne dla fizjologicznego podejścia do problemu chemorepcji, stwarzają trudności techniczne, związane z kontrolą stężenia zapachu. Do takich badań stosuje się zwykle olfaktometry 4 grupy. Natomiast rzadko z technik olfaktometrycznych korzystają etolodzy, dla których zwykle większa precyzja nie stanowi rekompensaty dla utraty naturalności warunków eksperymentu.

Na zakończenie należy podkreślić, że stosowane dotąd olfaktometry dalekie są od doskonałości, szczególnie w zakresie uniwersalności zastosowania. Z tego też powodu podejmując pracę nad chemorepcją wybranego gatunku zwykle opracowuje się oryginalny olfaktometr, którego konstrukcję i skalę dostosowuje się do biologii badanego owada.

#### PIŚMIENNICTWO

- AliNiazee M. T., Stafford E. M. 1971. Evidence of sex pheromone in the omnivorous leaf roller, *Platynota stultana* (Lepidoptera: Tortricidae): Laboratory and field testing of male attraction to virgin females. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **64**, 6: 1330-1335.
- Barrows W. M. 1907. The reactions of the pomace fly, *Drosophila ampelophila* Loew, to odorous substances. *J. Exp. Zool.*, **4**, 4: 515-537.
- Beroza M. 1970. Current usage and some recent development with insect attractants and repellents in the USDA. Chemicals controlling insect behavior. Academic Press London, New York: 145-163.
- Beroza M., Bierl B. A., Knipling E. F., Tardif J. G. 1971b. The activity of the gypsy moth sex attractant disparlure vs. that of the live female moth. *J. Econ. Entomol.*, **64**, 6: 1527-1529.
- Beroza M., Green N. 1963. Materials tested as insect attractants. *Agr. Handbook 239 ARS* USDA Washington, D.C., 148 ss.
- Beroza M., Knipling E. F. 1972. Gypsy moth control with the sex attractant pheromone. *Science*, **177**: 19-27.
- Beroza M., Punjabi A. A., Bierl B. A. 1973a. Disparlure and analogues as attractants for *Lymantria obfuscata*. *J. Econ. Entomol.*, **66**, 5: 1215-1216.
- Beroza M., Staten R. T., Bierl B. A. 1971a. Tetradecyl acetate and related compounds as inhibitors of attraction of the pink bollworm moth to the sex lure hexalure. *J. Econ. Entomol.*, **64**, 3: 580-582.

- Beroza M., Stevens L. J., Bierl B. A., Philips F. M., Tardif J. G. R. 1973b. Pre- and postseason field tests with disparlure, the sex pheromone of the gypsy moth, to prevent mating. *Environ. Entomol.*, **2**, 6: 1051-1057.
- Bongers W. 1970. Aspects of host-plant relationship of the colorado beetle. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen*, **70**, 10: 1-77.
- Carlson D. A., Doolittle R. E., Beroza M., Rogoff W. M., Gretz G. H. 1974. Muscalure and related compounds. I. Response of houseflies in olfactometer and pseudofly tests. *J. Agr. Food Chem.*, **22**, 2: 194-197.
- Carlson D. A., Mayer M. S., Silhacek D. L., James J. D., Beroza M., Bierl B. A. 1971. Sex attractant pheromone of the house fly: isolation, identification and synthesis. *Science*, **174**: 76-78.
- Choudhury J. H., Kennedy J. S. 1980. Light versus pheromone-bearing wind control of flight direction by bark beetles, *Scolytus multistriatus*. *Physiol. Entomol.*, **5**: 207-214.
- Daterman G. E., Daves G. D., Jacobson M. 1972. Inhibition of pheromone perception in european pine shoot moth by synthetic acetates. *Environ. Entomol.*, **1**: 382-383.
- Daykin P. N., Kellogg F. E. 1965. A two-air-stream observation chamber for studying responses of flying insects. *Can. Entomol.*, **97**, 3: 264-268.
- Dethier V. G. 1943. Testing attractants and repellents, "Laboratory Procedures in Studies of the Chemical Control of insects", Washington, D.C., Am. Assoc. Adv. Sci., 167-172.
- Dethier V. G., Chadwick L. E. 1947. Rejection thresholds of the blowfly for a series of aliphatic alcohols. *J. Gen. Physiol.*, **30**, 3: 247-253.
- Ditman L. P., Secrest J. P., Cory E. N. 1941. Studies on corn ear worm control. *Maryland Agr. Exp. St. Bull.*, **493**: 205-223.
- Eagleson C. 1939. Insect olfactory responses. *Soap* **15**, 12: 123-127.
- Folsom J. W., 1931. A chemotropometer. *J. Econ. Entomol.*, **24** (4): 827-833.
- Gabel B., Renczes V., 1982. Effects of design and siting of pheromone traps in monitoring the grape vine moth, *Lobesia botrana* (*Lepidoptera: Tortricidae*) *Acta Ent. Bohemoslov.*, **79**: 260-266.
- Girard I. E., Hendry L. B., Snetsinger R. 1974. Sex pheromone in a mushroom infesting sciarid, *Lycoriella mali*. *Mushroom Journal*, **13**: 29-31.
- Haskell P. T., Paskin M. W. J., Moorhouse J. E. 1962. Laboratory observations on factors affecting the movements of hoppers of the desert locust. *J. Ins. Physiol.*, **8**: 53-78.
- McIndoo N. E. 1926. An insect olfactometer. *J. Econ. Entomol.*, **19**, 3: 545-571.
- McIndoo N. E. 1933. Olfactory responses of blowflies, with and without antennae, in a wooden olfactometer. *J. Agr. Res.*, **46**, 7: 607-625.
- McIndoo N. E. 1935. The relative attractiveness of certain solanaceous plants to the colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* Say. *Proc. Ent. Soc. Wash.*, **37**: 36-42.
- Ingle L. 1943. An apparatus for testing chemotropic responses of flying insect. *J. Econ. Entomol.*, **36**, 1: 108-110.
- Jacobson M., Jones W. A. 1974. Attraction of the male pink bollworm moth under laboratory and field conditions. *Environ. Letters*, **6**, 4: 297-301.
- Jermy T. 1958. Untersuchungen über Auffinden und Wahl der Nahrung beim Kartoffelkäfer (*Leptinotarsa decemlineata* Say). *Ent. Exp. Appl.*, **1**: 197-208.
- Jones C. G., Hogarty M. P., Blum M. S. 1983. Is sequestration structure - specific in the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus*? *Com. Biochem. Physiol.*, **76c**, 2: 283-284.
- Kellog F. E., Wright R. H. 1962. The olfactory guidance of flying insects. III. A., Technique for observing and recording flight paths. *Can. Entomol.*, **94**: 486-493.
- Kennedy J. S., Ludlow A. R., Sanders C. J. 1980. Guidance system used in moth sex attraction. *Nature*, **288**: 475-477.

- Kozłowski M. W. 1982. Elektroantennogram—metoda wglądu w zdolności percepcyjne owadów względem zapachowych składników środowiska. *Kosmos*, 5-6: 335-348.
- Kramer E. 1975. Orientation of the male silkmoth to the sex attractant bombykol. Dento D. Coghlan JP. Olfaction and Taste V. Academic Press, New York, 329-335.
- Lehman R. S. 1932. Experiments to determine the attractiveness of various aromatic compounds to adults of the wireworms. *Limoniüs (Pheletes) cans* Lec. and *Limoniüs (Pheletes) californicus* Mann. *J. Econ. Entomol.*, 25, 5: 949-958.
- Lofqvist J., 1976. Formic acid and saturated hydrocarbons as alarm pheromons for the ant *Formica rufa*. *J. Insect Physiol.*, 22: 1331-1336.
- Marsh D., Kennedy J. S., Ludlow A. R. 1978. An analysis of anemotactic zigzagging flight in male moths stimulated by pheromone. *Physiol. Entomol.*, 3: 221-240.
- Miller J. R., Roelofs W. L. 1978. Sustained-flight tunnel for measuring insect responses to wind-borne sex pheromones. *J. Chem. Ecol.*, 4: 187-198.
- Nawrot J. 1973. Wstępne badania nad atraktantami pokarmowymi i repelentami dla chrząszczy wołka zbożowego (*Sitophilus granarius* L.). *Pr. Nauk. IOR*, 15, 2: 179-186.
- Ohinata K., Fujimoto M. S., Chambers D. L., Jacobson M., Kamakahi D. C. 1973. Mediterranean fruit fly: bioassay techniques for investigating sex pheromones. *J. Econ. Entomol.*, 66, 3: 812-814.
- Prüffer J. 1933a. Przyczynę do znajomości wabienia samców przez samice u brudnicy nieparki (*L. dispar* L.). *Kosmos*, 58, 1-4: 157-173.
- Prüffer J. 1933b. Doświadczenia nad zapachem płci u motyli. *Pamiętnik XIV Zjazdu Lekarzy i Przyrodników w Poznaniu*: 509-513.
- Prüffer J. 1937. Weitere Untersuchungen über die Männchenanlockung bei *Lymantria dispar* L. (Lep.). *Zool. Pol.*, 2, 1: 43-67.
- Ripley L. B., Hepburn G. A. 1929. A new olfactometer successfully used with fruit flies. *Entomol. Mem.*, 6: 55-74.
- Rust M. K., Burk T., Bell W. J. 1976. Pheromone stimulated locomotory and orientation responses in the american cockroach. *Anim. Behav.* 24: 52-67.
- Schantz M. 1953. Der Geruchssinn des Kartoffelkäfers (*Leptinotarsa decemlineata* Say). *Z. Vergl. Physiol.*, 35: 353-379.
- Slower L. L., Gaston L. K., Shorey H. H. 1971. Sex pheromones of Noctuid moths. XXVI. Female release rate, male response threshold, and communication distance for *Trichoplusia ni*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 64, 6: 1448-1456.
- Stanić V., Shulov A. 1972. Migratory behaviour of diapausing larvae of *Trogoderma granarium* (Coleoptera, Dermestidae) in their culture medium. *J. Stored Prod. Res.*, 8: 95-101.
- Traynier R. M. M. 1967. Effect of host plant odour on the behaviour of the adult cabbage root fly, *Erioischia brassicae*. *Ent. Exp. Appl.*, 10: 321-328.
- Traynier R. M. M. 1968. Sex attraction in the mediterranean flour moth, *Anagasta kühniella*: location of the female by the male. *Can. Entomol.*, 100, 1: 5-10.
- Traynier R. M. M. 1970. Sexual behaviour of the mediterranean flour moth *Anagasta kühniella*: some influences of age, photoperiod and light intensity. *Can. Entomol.*, 102, 5: 534-540.
- Thwaite W. G., Madsen H. F. 1983. The influence of trap density, trap height, outside traps and design on *Cydia pomonella* (L.) captures with sex pheromone traps in New South Wales apple orchards. *J. Aust. Ent. Soc.*, 22: 97-99.
- Visser J. H. 1976. The design of a low-speed wind tunnel as an instrument for the study of olfactory orientation in the colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata*). *Ent. Exp. Appl.*, 20: 275-288.
- Waters R. M., Jacobson M. 1968. A rack for holding male gypsy moths during laboratory bioassays of airborne attractants. *J. Econ. Entomol.*, 61, 3: 873.

- Wieting J. O. G., Hoskins W. M. 1939. The olfactory responses of flies in a new type of insect olfactometer. *J. Econ. Entomol.*, **32**, 1: 24-29.
- De Wilde J., Hille Ris Lambers-Suverkropp K., van Tol A. 1969. Responses to air flow and airborne plant odour in the colorado beetle. *Neth. J. Pl. Path.*, **75**: 53-57.
- Wright R. H. 1966. An insect olfactometer. *Can. Ent.*, **98**, 3: 282-285.

---

*Przyjęto do druku 1985.10.25*

Katedra Entomologii Stosowanej SGGW-AR  
ul. Nowoursynowska 164, 02-766 Warszawa