WIAD. ENTOMOL. T. 1, NR 3 : 129-142
WARSZAWA—WROCŁAW 1980

STANISŁAW IGNATOWICZ, MIROSŁAWA PIECHOTA

Feromony alarmowe mszyc

Feromony są substancjami wydzielanymi przez zwierzęta do środowiska, na które inne osobniki tego samego gatunku reagują charakterystycznym zachowaniem się lub rozwojem. Substancje te, ze względu na możliwość wykorzystania ich w zwalczaniu szkodliwych owadów i roztoczy są ostatnio szczegółowo badane. Dotychczas poznano liczne atraktanty płciowe owadów, afrodizjaki, kairomony, różne feromony wabiące i śladowe (znaczniki), feromony wywołujące grupowanie się owadów, kontrolujące rozwój dojrzałości płciowej oraz ostrzegające, zwane też feromonami alarmowymi (B o c z e k 1973).

Owady atakowane przez drapieżce lub pasożyty bronią się wydając specyficzne głosy lub wydzielając substancje drażniące, parzące, odurzające lub klejące, które jednak nie są feromonami, gdyż nie zmieniają zachowania osobników tego samego gatunku. Feromony ostrzegawcze (alertu) występują przeważnie u owadów socjalnych należących do rodzin *Apidae, Vespidae* i *Formicidae*. Na te substancje owady reagują ucieczką, odlotem, a często także wyrzucaniem drażniących lub klejących substancji obronnych. Osobniki zaalarmowane stają się bardziej agresywne. Feromony alarmowe stwierdzono także u larw *Dysdercus intermedius* Dist, (*Pyrrocoridae*) i ostatnio u kilkunastu gatunków mszyc z rodzin *Lachnidae* i *Aphididae*.

Okrycie feromonu alarmowego

U przedstawicieli rodziny *Aphididae* występują charakterystyczne wydłużone, rurkowate twory zwane syfonami. Są one umieszczone zwykle na granicy piątego i szóstego tergitu odwłoka. Otwór syfonów, które u niektórych gatunków mogą być dalece zredukowane, zakryty jest ruchomym wieczkiem uruchamianym przez specjalny mięsień. Syfony wydzielają przez ten otwór żółtawą, lepką ciecz, która po zetknięciu się z powietrzem krzepnie wytwarzając białawą substancję.

Opublikowano dotychczas wiele prac opisujących znaczenie i rolę syfonów u mszyc. Najpopularniejsze do lat siedemdziesiątych było twier-

dzenie o obronnej roli tych struktur. Uważano, że wydzielana substancja unieszkodliwia wrogów naturalnych mszyc. Edwards (1966) obserwował w laboratorium i w warunkach terenowych, że drobne pasożyty z rzędu *Hymenoptera* przyklejały się do grzbietowej strony ciała mszyc, którą pokrywała wydzielina syfonów. Wydzielina ta, gdy dostanie się na czułki lub części aparatu gębowego pluskwiaka *Nabis americoferus* Carayon, wywołuje gwałtowną reakcję oczyszczania ciała. Wówczas ofiara jest często uwalniana (Nault, Edwards i Styer 1973). Podobne przypadki opisał Cutler (1972). Obserwował on, że gdy stopa lub szczękoczułki pająka *Coleosoma floridanum* Banks zostały zabrudzone wydzieliną syfonów mszyc, wówczas drapieżca reagował bardzo gwałtownie i również wypuszczał ofiarę. Zapewne nielotne trójglicerydy, stwierdzone w wydzielinie syfonów, wpływają drażniąco na drapieżce (Strong 1967). Strong uważa jednak, że więksi drapieżcy nie tylko nie są unieszkodliwiani, ale także nie są odstraszani przez wydzielinę syfonów, a Lindsay (1969) oraz Wynn i Boudreaux (1972) przypisują tym strukturom raczej rolę wydalniczą. Wydalane są według tych badaczy toksyczne substancje roślinne lub ich metabolity.

Do wczesnych lat siedemdziesiątych badacze zwracali uwagę tylko na fizyczne czynniki obronne związane z wydzieliną gruczołów umieszczonych w syfonach i całkowicie ignorowali możliwość istnienia czynników chemicznych.

Bezskrzydłe dojrzałe osobniki mszycy brzoskwiniowej *Myzus persicae* Sulz. delikatnie ściskane pincetką wydzielają na końcach syfonów kropelki płynu. Gdy mszyce z kropelkami tej wydzieliny umieścimy w kolonii bezskrzydłych, jak i uskrzydlonych mszyc, wówczas zauważymy, że mszyce natychmiast przerywają żerowanie, energicznie poruszają czułkami, następnie przemieszczają się jak najdalej od niepokojonych osobników lub spadają z rośliny żywicielskiej. Podobną reakcję u tych owadów może wywołać umieszczenie w kolonii małego skrawka bibuły filtracyjnej, na której znajduje się wydzielina syfonów. Kislow i Edwards (1972) przeprowadzili podobne doświadczenia, używając wydzieliny syfonów lub podrażnionych osobników jednego gatunku w testach z pięcioma innymi gatunkami mszyc (tab. 1). W prawie wszystkich przypadkach stwierdzono, że osobniki jednego gatunku podobnie reagowały na własną wydzielinę syfonów. *Myzus persicae* i *Amphorophora agathonica* (Hottes) były wówczas bardzo ruchliwe i często spadały z rośliny. Mniej ruchliwe były mszyce z gatunku *Acyrthosiphon pisum* (Harris) i *Chaetosiphum fragaefolii* (Cockerel). Pozytywne wyniki otrzymane w testach wielogatunkowych (tab. 1) świadczą o tym, że w wydzielinie badanych gatunków mszyc występuje ten sam związek chemiczny, lecz zapewne w różnych ilościach lub proporcjach w stosunku do innych substancji.

Tabela 1. Reakcja mszyc na własną i obcą substancję alarmową (wg Kislowa i Edwardsa 1972)

Gatunek mszycy wydzielającej substancję alarmową	Gatunek mszycy odpowiadający na substancję alarmową					
	M. p.	*A. a.*	*C. f.*	*T. s.*	*A. p.*	*B. b.*
M. p.	+	+	+	−	+	−
A. a.	+	+	+	−	−	+?
C. f.	+	+	+	NT	−	NT
T. s.	−	+	NT	+	NT	NT
A. p.	+?	+?	+	NT	+	NT
B. b.	−	NT	NT	NT	NT	−

M. p. — *Myzus persicae* Sulzer, *A. a.* — *Amphorophora agathonica* (Hottes), *C. f.* — *Chaetosiphon fragaefolii* (Cockerell), *T. s.* — *Tuberolachnus salignus* Gmelin, *A. p.* — *Acyrthosiphon pisum* (Harris), *B. b.* — *Brevicoryne brassicae* L.; (+) — odpowiedź pozytywna na substancję alarmową; NT — nie testowano; (+?) — reakcja niewyraźna; (—) — brak reakcji.

Mszyce wydzielają również krople płynu na końcu syfonów, gdy są atakowane przez różne drapieżce (tab. 2) należące do różnych rzędów. Nie stwierdzono jednak, aby mszyce wytwarzały substancję ostrzegawczą, gdy drapieżce kroczyły w obrębie kolonii, gdy dotykały mszyce czułkami czy odnóżami. Wydzielanie następowało tylko wtedy, gdy mszyce *Acyrthosiphon pisum* i *Myzus persicae* były przekłuwane sztyleciikami *Nabis americoferus*, osobników z rodzin *Reduvidae* lub *Anthocoridae*, lub gdy były rozrywane przez drapieżce z rodzin *Coccinelidae* i *Syrphidae* (Nault, Edwards i Styer 1973). Na wydzielaną substancję pobliskie osobniki wyraźnie reagowały.

Tabela 2. Wydzielanie kropli syfonowych przez mszyce atakowane przez różne gatunki drapieżców (na podstawie wyników badań Naulta, Edwardsa i Styera 1973)

Drapieżca	Liczba zaatakowanych mszyc	Liczba mszyc wydzielających substancję
Scymnus sp. (*Coccinelidae*)	21	5 (23,8%)
Leucopis sp. (*Chamaemyiidae*)	16	5 (31,2%)
Baccha clavata F. (*Syrphidae*)	6	1 (16,6%)
Nabis americoferus Carayon (*Nabidae*)	115	56 (48,7%)

Na podstawie otrzymanych wyników badań Kislow i Edwards (1972) zestawili następujące możliwe hipotezy o roli spełnianej w życiu mszyc przez związek chemiczny wydzielany przez gruczoły syfonowe:

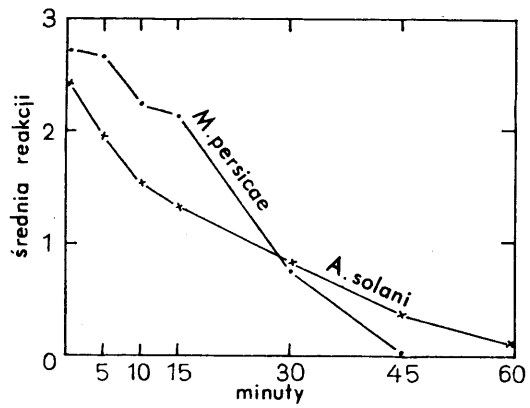
I. Powolne wydzielanie płynu — przerywane i częściowe otwieranie wieczka otworu syfonowego, powodujące uwolnienie małej ilości substancji. Krople płynu niewidoczne.
A. Rozkład przestrzenny mszyc na roślinie.
1. Charakterystyczne rozmieszczanie się mszyc tego samego gatunku na roślinie żywicielskiej.
2. Zapobieganie napływowi mszyc innych gatunków.
B. Rozpraszanie się mszyc — indukcja migracji u mszyc na inne, nie opanowane części roślin lub inne rośliny.

II. Gwałtowne wydzielanie płynu — krople płynu dobrze widoczne.
A. Znaczenie obronne.
1. Indywidualne odstraszanie drapieżcy.
2. Uwalnianie substancji alarmującej inne mszyce o ataku drapieżcy lub pasożyta.
B. Znaczenie wydalnicze — usuwanie związków metabolicznych lub roślinnych substancji toksycznych.

Według Kislowa i Edwardsa (1972), ze wszystkich tutaj wymienionych hipotez najbardziej prawdopodobna jest hipoteza II–A–2. Lotna substancja występująca w wydzielinie gruczołów syfonowych jest więc, zgodnie z definicją Butlera (1967), typowym feromonem alarmowym (= alertu), który również może wpływać na rozpraszanie się mszyc i ich migrację na inne rośliny (hipotezy I–A–1, I–B).

Wiele dalszych dowodów na to, że substancja wydzielana przez syfony mszyc jest feromonem alarmowym dostarczyli Nault, Edwards i Styer (1973). Według obserwacji tych badaczy, 50 - 90% mszyc wydziela krople na końcach syfonów, gdy są nakłuwane w głowę lub odwłok. Ukłucie w czułek lub w trzecią parę odnóży stymulowało wydzielenie tylko w 0 - 22% przypadków, w zależności od gatunku mszycy. 62 - 76% kropli syfonowych emituje feromon alarmowy, który jest biologicznie aktywny przez 45 - 60 min (ryc. 1). Mszyce reagują na niego z odległości 1 - 3 cm od wydzielanej kropli.

Receptorami feromonów alarmowych u mszyc są pierwotne (u larw) i wtórne (u dorosłych) rynaria zlokalizowane na czułkach (tab. 3). Stwierdzono też, że uskrzydlone virginoparae są bardziej wrażliwe na nawet niskie stężenia feromonu niż bezskrzydłe osobniki. Zwiększoną wrażliwość można tłumaczyć tym, że osobniki uskrzydlone mają na czułkach więcej rynarii wtórnych (Nault, Edwards i Styer 1973).



Ryc. 1. Wydzielanie i wykrywanie przez mszyce feromonów alarmowych z kropli syfonowych w czasie 0 - 60 min po sekrecji. Każda wartość podana jest jako średnia dla kropel z 20 osobników, które badano na 100 mszycach (jedna kropla na 5 osobników)

0 — brak odpowiedzi, *1* — mszyce poruszają przydatkami lub ciałem, ale pozostają w miejscu żerowania, *2* — mszyce powoli odchodzą z miejsca żerowania, *3* — mszyce opuszczają miejsce żerowania i spadają z rośliny (wg Naulta, Edwardsa i Styera (1973)

Tabela 3. Wpływ usunięcia poszczególnych członów czułków na reakcję mszyc na feromon alarmowy (Nault, Edwards i Styer 1973)

Rodzaj amputacji	Reakcja mszyc na feromony		
	Aulacorthum solani	*Acyrthosiphon pisum*	*Myzus persicae*
Kontrola	2,08	2,37	2,54
Usunięcie wszystkich narządów zmysłowych (cięcie przy podstawie 3 członu)	0	0	0
Usunięcie pierwotnych i wtórnych sensoriów (cięcie przy podstawie 4 członu)	0.70	0,58	0
Usunięcie tylko pierwotnych sensoriów (cięcie przy podstawie 6 członu)	1,36	1,71	0
Usunięcie koniuszka 6 członu	NT	NT	2,60

Wymienione wartości są średnimi z 9 powtórzeń (5 mszyc na powtórzenie), NT — nie testowano.

Naturalne feromony alarmowe mszyc: trans- β -farnesene i germacrene A

Bowers i in. (1972) wyizolowali z wydzieliny syfonów substancję wywołującą u mszyc reakcję ucieczki i określili ją jako trans-β-farnesene (TBF) i zsyntetyzowali ten związek w laboratorium. Na otrzymany związek reagują następujące gatunki mszyc: *Acyrthosiphon pisum, Aphis gossypii* Glov., *Schizaphis graminum* Rond., *Macrosiphum rosae* L., *Ma-*

crosiphum euphorbiae (Thom.), *Sitobium avenae* Fabr., *Aulacorthum solani* (Theob.), *Myzus persicae*, *Rhopalosiphum maidis* (Fitch.) i *Rhopalosiphum padi* L. Niezależnie od wymienionych autorów, zsyntetyzowali ten związek również Edwards i in. (1973), którzy potwierdzili jego oddziaływanie na zachowanie się koloni mszyc *Myzus persicae*. Zgniecenie szklanej ampułki zawierającej około 10 mg syntetycznego związku w obecności kolonii mszycy burakowej spowodowało, że większość osobników gwałtownie poruszała się i znaczna część z nich spadła z rośliny żywicielskiej.

Wientjens, Lakwijk i van der Marel (1973) podali trzy następujące gatunki mszyc zbożowych reagujących na TBF: *Sitobium avenae*, *Rhopalosiphum padi* i *Metopolophium dirhodum* Walk. Otrzymane przez wymienionych badaczy informacje nie sugerują, jakoby mszyce reagowały na inne związki niż TBF, gdy atakowane osobniki wydzielają krople syfonowe.

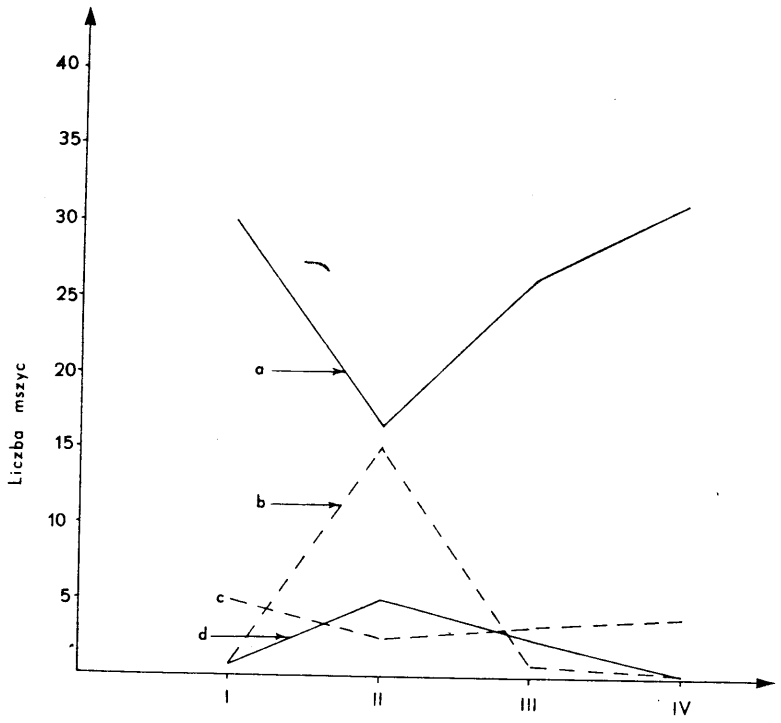
Według Naulta i Bowersa (1974), wszystkie mszyce z podrodziny *Aphidinae* wydzielają wraz z kroplą syfonową feromon alarmowy TBF, ale nie wszystkie reagują na ten związek jednakowo. Badacze zwrócili uwagę na mszycę *Hyadaphis erysimi* (Kalt.), wydzielającą TBF, na który różne gatunki mszyc odpowiadają ucieczką. Stwierdzono jednak, że mszyca ta nie tylko nie reaguje na syntetyczny TBF, lecz także na wydzielinę syfonową innych mszyc z podrodziny *Aphidinae*. Mszyca ta prawdopodobnie wytwarza dodatkowo jeden związek lub więcej substancji, które razem z TBF wywołują reakcję ucieczki osobników własnego gatunku. *Therioaphis trifolii* (Monell) reaguje na wydzielanie kropli syfonowych przez 4 gatunki *Aphidinae*, a nie reaguje na syntetyczny TBF. Musi reagować na inne związki wytwarzane przez gatunki należące do *Aphidinae*.

Na podstawie otrzymanych wyników badań Nault i Bowers (1974) przewidywali istnienie dodatkowych związków chemicznych o aktywności feromonu alarmowego, które w odpowiedniej mieszaninie z TBF zwiększają wyraźnie możliwość odbioru przez mszyce informacji o grożącym niebezpieczeństwie.

Testy z mszycami *Therioaphis riehmi* (Born.) i *Therioaphis maculata* Buckt., należącymi do podrodziny *Drepanosiphinae*., wykazały, że również te szkodniki nie reagują na syntetyczny TBF i na wydzielinę syfonową mszyc z podrodzin *Aphidinae* i *Chaitophorinae*. Odbierały one za to informacje o grożącym niebezpieczeństwie, gdy w kolonii umieszczano zranione osobniki tego samego gatunku (Nishino i in. 1977). Bowers i in. (1977a) postanowili znaleźć nowy naturalny feromon alarmowy produkowany przez *Therioaphis maculata*. Z dwu litrów mszyc otrzymali oni 9 mg biologicznie aktywnego związku, wysoce niestałego

o wzorze $C_{15}H_{24}$. Związek ten określono jako garmacrene A. Na substancję tę reaguje nie tylko *Therioaphis maculata*, lecz także *Therioaphis riehmi*. Jak dotąd, germacrene A wywołuje reakcję ucieczki tylko u mszyc należących do rodzaju *Therioaphis*.

Germacrene A, jak również trans-β-farnesene są związkami wysoce niestabilnymi. Stąd ciekawa jest odpowiedź na pytanie, dlaczego mszyce zaadaptowały właśnie takie substancje jako feromony alarmowe. Odpowiedzi dostarczyli Calabrese i Sorensen (1978), badając zachowanie się mszyc na rzodkiewkach w momencie ulatniania się feromonu alarmowego oraz po jednej i dwunastu godzinach. Osobniki *Myzus persicae* tuż przed rozpoczęciem doświadczenia zajmowały przede wszystkim dolną stronę liści (86%), podczas gdy reszta występowała na górnej stronie liści i na ogonkach liściowych. Gdy feromon alarmowy został uwolniony na dolnej stronie liści, większość mszyc przeszła na części rośliny, do których substancja ostrzegawcza docierała w mniejszym stę-



Ryc. 2. Liczebność mszyc na poszczególnych częściach rośliny tuż przed (*I*) i zaraz po uwolnieniu feromonu alarmowego (*II*) oraz po 1 godz. (*III*) i 12 godz. (*IV*) od momentu rozpoczęcia doświadczenia

a — liczebność mszyc na dolnej stronie liści, *b* — liczebność mszyc na łodydze, *c* — liczebność na ogonkach liściowych, *d* — liczebność na górnej stronie liści (wg Calabrese'a i Sorensena 1978)

żeniu. Wówczas wyraźnie zwiększyła się ich liczba na łodydze i górnej stronie liści. Jednak już po upływie godziny znaczna część mszyc powróciła na opuszczone żerowiska, a po dwunastu godzinach mszyce zajmowały prawie te same części roślin, jak przed rozpoczęciem doświadczenia (ryc. 2). Otrzymane wyniki świadczą, że działanie feromonu alarmowego TBF jest krótkotrwałe. Również podobnie działa germacrene A wydzielany przez mszyce z rodzaju *Therioaphis*.

Feromony alarmowe a symbioza mszyc i mrówek

Z przedstawionego omówienia wynika, że atakowana przez drapieżcę mszyca ostrzega inne osobniki w kolonii przed grożącym niebezpieczeństwem wydzielając krople syfonowe, które oprócz trójglicerydów zawierają feromony alarmowe. Niektóre mszyce, tzw. myrmekofilne, są ochraniane przez mrówki przed atakiem różnych drapieżców. Nault, Montgomery i Bowers (1976) stwierdzili, że mszyce silnie związane z mrówkami, takie jak *Aphis fabae* Scop., *Chaitophorus viminalis* (Börn.), czy *Chaitophorus populicola* (Börn.), reagują słabiej na feromon alarmowy niż gatunki nie związane z mrówkami. Ich reakcja na tę substancję ogranicza się do przerwania żerowania i powolnego oddalania się od źródła feromonu. Mszyce te rzadko reagują gwałtownie, spadając z rośliny żywicielskiej (tab. 4). Wydaje się więc, że mszyce myrmekofilne bardziej „liczą" na mrówki niż na własny feromon alarmowy w przypadku zagrożenia. Pogląd ten w całości potwierdziło porównanie reakcji na feromon alarmowy kolonii mszyc myrmekofilnych odwiedzanych uprzednio przez mrówki z koloniami, wśród których te błonkówki nigdy nie bywały. Większość mszyc z gatunku *Aphis fabae* i *Chaitophorus populicola*, która nigdy przedtem nie miała kontaktu z mrówkami, opuszczała miejsce żerowania w wyniku reakcji alarmowej, natomiast te osobniki, które zetknęły się już poprzednio z mrówkami pozostawały na miejscu. Przyczyną takiej zmiany w zachowaniu mszyc może być oddziaływanie wydzieliny gruczołu mandibularnego [1] *Formica subsericea* L.

Znany jest fakt, że mrówki atakują drapieżce żerujące w koloniach mszyc. W warunkach laboratoryjnych wielokrotnie obserwowano, że *Formica subsericea* atakuje i usuwa z roślin chrząszcze *Ceratomegilla maculata* (L.) i *Adalia bipunctata* L. należące do rodziny biedronkowatych (*Coccinelidae*). Gdy niepokojone mszyce wydzielają krople syfonowe, mrówki gwałtownie reagują na ulatniający się feromon alarmowy. Pod-

[1] Wydzielina gruczołu mandibularnego *Formica fusca* L. jest substancją biologicznie aktywną. Oddziałuje ona m. in. na determinację morf u mszyc.

Tabela 4. Reakcja mszyc myrmekofilnych i niemyrmekofilnych na feromon alarmowy (wg Naulta, Montgomery'ego i Bowersa 1976)

Podrodzina, tryb i gatunki mszyc	Stopień powiązań z mrówkami*	Procent mszyc, które spadły z rośliny w wyniku reakcji na feromon alarmowy
Rodzina: *Aphididae*		
Podrodzina: *Aphidinae*		
Tribus: *Aphidini*		
Aphis fabae	S	1,3 a
Schizaphis graminum	W	98,5 c
Rhopalosiphum padi	W	61,6 bc
Hyadaphis erysimi	N	51,1 b
Macrosiphini		
Macrosiphum euphorbiae	N	51,1 b
Acyrthosiphon pisum	N	93,5 c
Aulacorthum solani	N	39,4 b
Myzus persicae	N	43,2 b
Rodzina: *Chaitophoridae*		
Podrodzina: *Chaitophorinae*		
Tribus: *Chaitophorini*		
Chaitophorus viminalis	S	0 a
Chaitophorus populicola	SS	0 a
Podrodzina: *Siphinae*		
Sipha kurdjumovi	N	89,5 c

* S — wyraźny, W — słaby, N — mszyce niemyrmekofilne. Wartości średnie oznaczone tymi samymi literami nie różnią się istotnie między sobą ($P = 0{,}05$).

noszą czułki, nerwowo nimi poruszają, otwierają żuwaczki, podbiegają do atakowanej mszycy i atakują drapieżcę.

Podobnie osobniki *Formica subsericea* reagują na syntetyczny TBF, gdy podawany jest np. na małym skrawku bibuły filtracyjnej. Wówczas mrówki przerywają zbieranie rosy miodowej z mszyc, podnoszą czułki, rozwierają szczęki, szybko biegają po kolonii mszyc i całej roślinie, osiągają w końcu źródło feromonu i wbijają żuwaczki w papier. Przytoczone wyniki badań Naulta i Bowersa (1974) świadczą, że feromon alarmowy mszyc odgrywa kluczową rolę w symbiozie mszyc i mrówek oraz podtrzymują tezę o bezpośrednim komunikowaniu się tych owadów.

Znaczenie badań nad feromonami alarmowymi mszyc dla systematyki rodziny *Aphididae*

Określenie pokrewieństwa filogenetycznego podrodzin rodziny mszycowatych (*Aphididae*) w oparciu tylko o cechy morfologiczne jest zagadnieniem bardzo trudnym. Stąd cenne są wszelkie informacje, które mo-

gą wskazać na powiązania ewolucyjne między *Aphidinae, Chaitophorinae* i *Drepanosiphinae*. Wydaje się, że badania nad feromonami alarmowymi różnych gatunków mszyc mogą być bardzo przydatne w badaniach nad systematyką *Aphididae*.

Stwierdzono (Kislow i Edwards 1972), że TBF wydzielany jest przez syfony mszyc z podrodziny *Aphidinae* i *Chaitophorinae*, co w oczywisty sposób wskazuje na bliskie pokrewieństwo tych dwu podrodzin. Co więcej, mszyca *Sipha flava* (Forbes) należąca do *Chaitophorinae* wydziela TBF i reaguje wyraźnie na krople syfonowe wytwarzane przez wszystkie mszyce badane przez Naulta i Bowersa (1974) i jako jedyna reagowała na feromon alarmowy wydzielany przez *Therioaphis trifolii* (*Drepanosiphinae*) i *Eulachnus agilis* (Kalt.) (*Lachninae*). Obecność TBF w ciele *Sipha flava* wskazuje na bliższe pokrewieństwo *Chaitophorinae* z *Aphidinae* niż to uważa Heie (1967). Ponieważ mszyca ta reaguje na feromony wydzielane przez *Aphidinae, Drepanosiphinae* i *Lachninae*, można uważać, że podrodzina *Chaitophorinae* jest pośrednio spokrewniona z wymienionymi podrodzinami.

Zagadnienie powiązań *Drepanosiphinae* z innymi podrodzinami mszycowatych (*Aphididae*) pozostaje nadal niejasne i nie może być rozwiązane w oparciu o cechy morfologiczne (Börner i Heinze 1957). Do wyjaśnienia tego problemu mogą służyć również wyniki badań nad feromonami mszyc. Okazało się, że *Therioaphis riehmi* i *Therioaphis maculata* należące do *Drepanosiphinae* nie reagują na TBF, a wydzielają z syfonów zupełnie inny związek o aktywności feromonu alarmowego — germacrene A (Bowers i in. 1977a).

Z tego krótkiego omówienia widać, że badania nad feromonami alarmowymi mszyc mogą dostarczać wiele cennych informacji dla systematyków.

Możliwości stosowania feromonów alarmowych mszyc w praktyce ochrony roślin

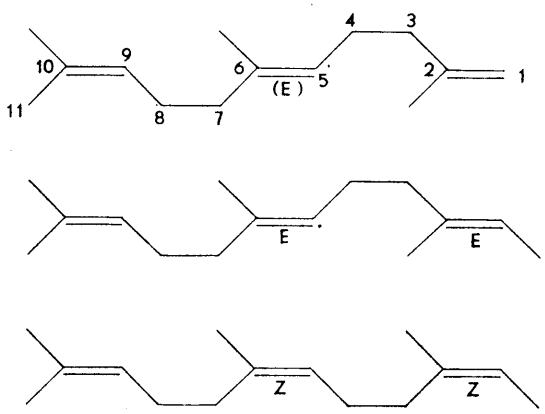
Mszyce są zaliczane do najważniejszych szkodników. Wysysając z rośliny soki powodują ogładzanie roślin, a często także różnego rodzaju deformacje, np. niedorozwój i skręcanie pędów, zwijanie liści oraz różne wyrośla, zwane galasami, które powstają w wyniku działania wydzielin gruczołów ślinowych. Oprócz tego, mszyce żerując na roślinach przenoszą liczne wirusy. Stosowanie insektycydów w ochronie roślin jest niebezpieczne ze względu na pozostałości w produktach, zanieczyszczanie środowiska oraz toksyczny wpływ na entomofaunę pożyteczną i organizmy wyższe. Poszukuje się więc nowych, bardziej bezpiecznych metod zwalczania szkodników roślin.

Wydaje się, że stosowanie feromonów alarmowych w ochronie upraw przed mszycami spełni wszelkie warunki stawiane nowoczesnym metodom zwalczania szkodników roślin. Związki te, jak np. TBF czy germacrene A, występują w warunkach naturalnych w ciele mszyc i na roślinach, i są wysoce niestabilne. Rozpadają się w ciągu kilku minut po wydzieleniu wraz z kroplą syfonową.

Niestabilność dotychczas poznanych naturalnych feromonów alarmowych może znacznie ograniczać ich zastosowanie w ochronie roślin. Dlatego ostatnio poszukuje się biologicznie aktywnych i prostszych analogów TBF czy germacrene A, które powinny charakteryzować się większą stabilnością niż naturalne feromony.

Nishino i in. (1976a i 1976b) zsyntetyzowali kilkanaście analogów TBF: farnesenów i tzw. nor-farnesenów, z których część działała na mszyce *Acyrthosiphon pisum*, *Myzus persicae* i *Schizaphis graminum* (*Aphidinae*) podobnie jak naturalne feromony alarmowe. Związki te charakteryzuje: a) obecność wiązania π (1,34 - 1,39Å), przylegającego do specjalnego wolnego, rotacyjnego wiązania pojedynczego; b) konfiguracja „trans" podwójnego wiązania w środkowej części cząsteczki; c) obecność trzeciego podwójnego wiązania w terminalnej części izoprenowego końca związku (Bowers i in. 1977b).

Aktywne biologicznie analogi trans-β-farnesenu (ryc. 3) są bardziej trwałymi i aktywnymi związkami niż naturalne feromony alarmowe



Ryc. 3. Analogi trans-β-farnesene (wg Nishino i in. 1976 b)

(Nault, Montgomery i Bowers 1976). Mogą więc być z powodzeniem wykorzystywane w praktyce ochrony roślin. Stosowanie feromonów alarmowych może zapobiegać kolonizacji roślin uprawnych przez nalatujące migrantki, a tym samym może zmniejszyć zdolność przeno-

szenia wirusów przez mszyce. Feromony alarmowe zwiększają aktywność ruchową mszyc, a tym samym przyczyniają się do intensywniejszego kontaktu tego szkodnika z zastosowanym pestycydem podwyższając jego efektowność (Edwards i in. 1973).

Przed przystąpieniem do pierwszych prób terenowych z analogami feromonów alarmowych należy przeprowadzić szereg badań w laboratorium, dotyczących wpływu różnych czynników na odbiór przez mszyce informacji o grożącym im niebezpieczeństwie. Pierwsze tego typu doświadczenia z analogiem TBF: trans-2,6,10-trimethylundeca-1,5,9-triene wykonali Wiener i Capinera (1979). Badacze ci stwierdzili, że *Schizaphis graminum* nie reaguje na analog feromonu alarmowego w temperaturze 4°C. Przyczyną tego jest brak ruchliwości mszyc w tak niskiej temperaturze. Wraz ze wzrostem temperatury reakcja mszyc na feromon również rosła, osiągając wartość maksymalną w temperaturze 24 - 32°C.

Na odbiór informacji alarmowej przez mszyce wpływa także wilgotność. Najintensywniej reagują szkodniki na feromon w warunkach 15 - 75% wilgotności względnej powietrza. Stwierdzono też, że poszczególne osobniki różnie reagują na analog feromonu. Czasem całe kolonie nie odpowiadają na bodziec alarmowy. Być może wpływa na to wiek kolonii, jej struktura i zmienność genetyczna osobników. Na przykład młode bezskrzydłe osobniki *Schizaphis graminum* wyraźniej reagują na analog feromonu TBF niż starsze osobniki, natomiast wśród uskrzydlonych brak różnic w zależności od wieku. Do podobnych wyników doszli Roitberg i Meyers (1978) oraz Montgomery i Nault (1978) badając *Acyrthosiphon pisum* i *Myzus persicae*. Ponadto Montgomery i Nault (1978) stwierdzili, że osobniki w koloniach reagują na feromon wyraźniej niż pojedynczo żyjące mszyce. Można też podejrzewać, że zmienność genotypowa, jak i fenotypowa, odgrywają znaczną rolę w recepcji bodźców alarmowych przez mszyce. Stąd, jeśli feromon będzie eliminować tylko tę część populacji, która na jego obecność w środowisku reaguje ucieczką z rośliny żywicielskiej, wówczas szybko wyselekcjonuje się biotyp szkodnika charakteryzujący się obojętnością wobec substancji ostrzegawczych. Z kolei w takiej sytuacji może zwiększyć się efektywność pasożytów i drapieżców żerujących w jeszcze bardziej bezbronnych koloniach mszyc.

Ważnym zagadnieniem jest również sposób stosowania analogów feromonów w terenie. Wiener i Capinera (1979) proponują, aby substancje ostrzegające umieszczać w specjalnych, bardzo małych pojemnikach, które będą stopniowo i powoli uwalniać feromon alarmowy. Zbadali oni przydatność do tego celu czterech nośników zaopatrzonych w 5 µl analogu TBF, w stężeniu 2,7 µl/1µl rozpuszczalnika. Spośród nich

najszybciej i najefektywniej wydzielany był feromon z pojemników polietylenowych, tak że już po 4 dniach analog został całkowicie uwolniony. Nośniki te mogą być stosowane tylko w celu szybkiego wydzielania feromonu, co jest ważne, gdy tę metodę będziemy łączyć z chemicznym zwalczaniem mszyc. Zeolity (drobne kulki krzemianu glinu) wydzielały substancję alarmową przez 10 dni w jednakowej dawce, ale poniżej wartości progowej, gdyż reakcję na feromon obserwowano tylko u 35% mszyc. Być może zastosowanie większych zeolitów zaopatrzonych w większą ilość feromonu zwiększy ich efektywność przez dłuższy okres. Wówczas mogą być z powodzeniem stosowane dla ochrony upraw przed nalatującymi mszycami.

Odkrycie pierwszych feromonów alarmowych u mszyc wskazuje na możliwość znalezienia innych, bardziej skutecznych związków należących do tej grupy feromonów, co zapewne w najbliższej przyszłości powiększy asortyment nowoczesnych środków ochrony roślin.

PIŚMIENNICTWO

Boczek J. 1973. Atraktanty płciowe i inne feromony owadów i roztoczy. Wiad. ekol., 19, 3: 245 - 256.

Börner C., Heinze K. 1957. W: Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Ed. P. Sorauer. Parey, Berlin, 5, 2: 5.

Bowers W. S., Nault L. R., Webb R. E., Dutky S. R. 1972. Aphid alarm pheromone. Isolation, identification, synthesis. Science (Wash. D. C.), 177: 1121 - 1122.

Bowers W. S., Nishino C., Montgomery M. E., Nault L. R., Nielson M. 1977a. Sesquiterpene progenitor, germacrene A: an alarm pheromone in aphids. Science (Wash. D. C.), 196: 680 - 681.

Bowers S. W., Nishino C., Montgomery M. E., Nault L. R. 1977b. Structure-activity relationships of analogs of the aphid alarm pheromone (E)-β-farnesene. J. Insect Physiol., 23: 697 - 701.

Butler C. G. 1967. Insect pheromones. Biol. Rev. (Cambridge), 42: 42 - 87.

Calabrese E. J., Sorensen A. J. 1978. Dispersal and recolonization by *Myzus persicae* following aphid alarm pheromone exposure. Ann. entomol. Soc. Amer., 71, 2: 181 - 182.

Cutler B. 1972. Notes on the bevaviour of *Coleosoma floridanum* Banks. J. Kansas entomol. Soc., 45: 275 - 281.

Edwards J. S. 1966. Defense by smear: supercooling in the cornicle wax of aphids. Nature (London), 211: 73 - 74.

Edwards J., Siddal J. B., Dunham L. L., Uden P., Kislow C. J. 1973. Trans-β-farnesene, alarm pheromone of the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer). Nature (London), 241: 126 - 127.

Heie O. E. 1967. Studies on fossil aphids (*Homoptera: Aphididae*). Spolia zool. Mus. haun. 26: 273.

Kislow C. J., Edwards L. J. 1972. Repellent odours in aphids. Nature (London), 235: 108 - 109.

Lindsay K. L. 1969. Cornicles of the pea aphid *Acyrthosiphon pisum:* their structure and funetion. A light and electron microscopic study. Ann. entomol. Soc. Amer., 62: 1015 - 1021.

Montgomery M. E., Nault L. R. 1978. Effect of age and wing polimorphism on the sensitivity of *Myzus persicae* to alarm pheromone. Ann. entomol. Soc. Amer., 71: 788 - 790.

Nault L. R., Bowers W. 1974. Multiple alarm pheromone in aphids. Entomol. exp. appl., 17, 3: 455 - 456.

Nault L. R., Edwards L. J., Styer W. E. 1973. Aphid alarm pheromones: secretion and reception. Environ. Entomol., 2, 1: 101 - 105.

Nault L. R., Montgomery M. E., Bowers W. S. 1976. Ant-aphid association role of aphid alarm pheromone. Science (Wash. D. C.), 192: 1349 - 1351.

Nishino C., Bowers W. S., Montgomery M. E., Nault L. R. 1976a. Aphid alarm pheromone mimics: Sesquiterpene hydrocarbons. Agric. biol. Chem., 40: 2875 - 2877.

Nishino C., Bowers W. S., Montgomery M. E., Nault L. R. 1976 b. Aphid alarm pheromone mimics: The nor-farnesenes. App. Entomol. Zool. 11, 4: 340 - 343.

Nishino C., Bowers W. S., Montgomery M. E., Nault L. R., Nielson M. 1977. Alarm pheromone of the spotted alfalfa aphid *Therioaphis maculata* Buckton (*Homoptera*: *Aphididae*). J. chem. Ecol., 3, 3: 349 - 357.

Roitberg B. D., Meyers J. H. 1978. Adaptations of alarm pheromone responses of the pea aphid *Acyrthosiphon pisum* (Harris). Can. J. Zool., 56: 103 - 108.

Strong F. E. 1967. Observations on aphid cornicle secretions. Ann. entomol. Soc. Amer., 60: 668 - 673.

Wiener L. F., Capinera J. L. 1979. Greenbug response to an alarm pheromone analog: Temperature and humidity effects, disruptive potential, and analog releaser efficacy. Ann. entomol. Soc. Amer., 72, 3: 369 - 371.

Wientjens W. H. J., Lakwijk A. C., van der Marel T. 1973. Alarm pheromones of grain aphids. Experientia, 29: 658 - 660.

Wynn G. G., Boudreaux H. B. 1972. Structure and function of aphid cornicles. Ann. entomol. Soc. Amer., 65: 157 - 166.

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