

ZBIGNIEW T. DĄBROWSKI

*Katedra Entomologii Stosowanej SGGW Warszawa — Ursynów*

## WYBÓR ROŚLIN ŻYWICIELSKICH PRZEZ OWADY I ZWIĄZANA Z TYM HODOWLA ODPORNYCH ODMIAN ROŚLIN UPRAWNYCH

Pierwsze sukcesy chemicznej ochrony roślin doprowadziły z jednej strony do pochopnego wniosku, że zwalczanie szkodników roślin uprawnych przestanie być problemem, a z drugiej strony do zapomnienia i zaniechania innych metod, za pomocą których możemy ograniczać powstawanie uszkodzeń. Stosowanie chemicznych środków ochrony roślin jest oczywiście ważnym elementem w podnoszeniu plonów, jednak nie należy bagatelizować wtórnych następstw wywołanych ich stosowaniem w rolnictwie.

Bada się więc nowe metody zwalczania szkodników roślin uprawnych. Poszukiwania nowych sposobów zwalczania owadów coraz częściej wykraczają poza chemiczną metodę ochrony roślin, aby objąć swoim zasięgiem walkę biologiczną, wykorzystywanie sterylnych samców, atraktantów płciowych i naturalną odporność roślin. Najbardziej zaawansowane prace z tego zakresu prowadzi się w: Stanach Zjednoczonych, Kanadzie, Związku Radzieckim, Francji, Meksyku i Holandii.

Możliwości wykorzystania naturalnej odporności roślin w programach zwalczania szkodników są wielkie. Odporne odmiany posiadają mechanizmy zabezpieczające je przed żerowaniem owadów lub też mechanizmy pozwalające na odrestaurowanie uszkodzeń. Nie wymagają one w czasie uprawy żadnych dodatkowych kosztów materiałowych czy uprawowych. Stosując je pozbywamy się jednocześnie niebezpieczeństwa wynikającego ze stosowania chemikalii i zalegających pozostałości. Przykłady praktycznego wykorzystania odpornych odmian w rolnictwie potwierdzają dużą przydatność i skuteczność tej metody zwalczania szkodników. Jednak uzyskano jednocześnie dane, że nie można tej metody stosować jako „złego środka” w walce ze szkodnikami, a jedynie jako jedno z najważniejszych ogniw integrowanego zwalczania szkodników roślin uprawnych.

Zjawiska odporności roślin nie można jednak rozpatrywać wyłącznie w kategoriach nauk stosowanych i bez sięgnięcia do podstawowych mechanizmów warunkujących konkretne zależności pomiędzy rośliną a szkodnikiem. Brak pełnego, naukowego wyjaśnienia szeregu elementów tych

zależności powodował wielokrotnie, że napotymano w hodowli odmian odpornych na pewne bariery. Tylko pełne poznanie i zrozumienie czynników warunkujących wybór danej rośliny żywicielskiej i jej akceptację przez owady może przyczynić się do szybkiego postępu w badaniach związanych z hodowlą odmian roślin uprawnych odpornych na szkodniki. Mając to na uwadze, autor nie starał się przedstawić całej nagromadzonej wiedzy związanej z analizą zależności roślin żywicielskich z owadami, a jedynie stan badań w wybranych kierunkach odporności roślin i możliwościami wykorzystania tych wiadomości w praktyce. Przekładanie praktycznych elementów tego zagadnienia nad teoretycznymi mogło spowodować w pewnych przypadkach pominięcie kilku ważnych pozycji związanych z reagowaniem owadów na bodźce roślinne, behavioriem owadów i właściwościami roślin. Całkowicie pominięto omówienie funkcjonowania narządów zmysłu owadów, chociaż jest ono dosyć ważne. Stosunkowo dobrze zostało to opracowane przez Mazohina-Porsznjakova (1956 i 1969), Dethiera (1963) i przez kilku autorów w zbiorowej pracy pod redakcją Rocksteina (1964).

W opracowaniu tym starano się przedstawić istotę odporności roślin uprawnych na szkodniki w dwóch aspektach: poszukiwaniu rośliny i jej akceptacji ze względu na składanie jaj i na żerowanie. W kolejnej pracy autora o biochemicznych podstawach antybiotyczności roślin zostaną podkreślone wpływy pokarmu roślinnego na biologię szkodników.

W tym miejscu autor chciałby serdecznie podziękować Panu prof. dr J. Boczkowi, Kierownikowi Katedry Entomologii Stosowanej SGGW za cenne uwagi krytyczne w czasie przygotowania pracy do druku; a Panu dr S. Nirazowi z Katedry Biochemii WSR w Szczecinie za przedyskutowanie zagadnień związanych z biochemiczną charakterystyką rozpatrywanych tu roślin.

### *Mechanizmy warunkujące wybór rośliny żywicielskiej*

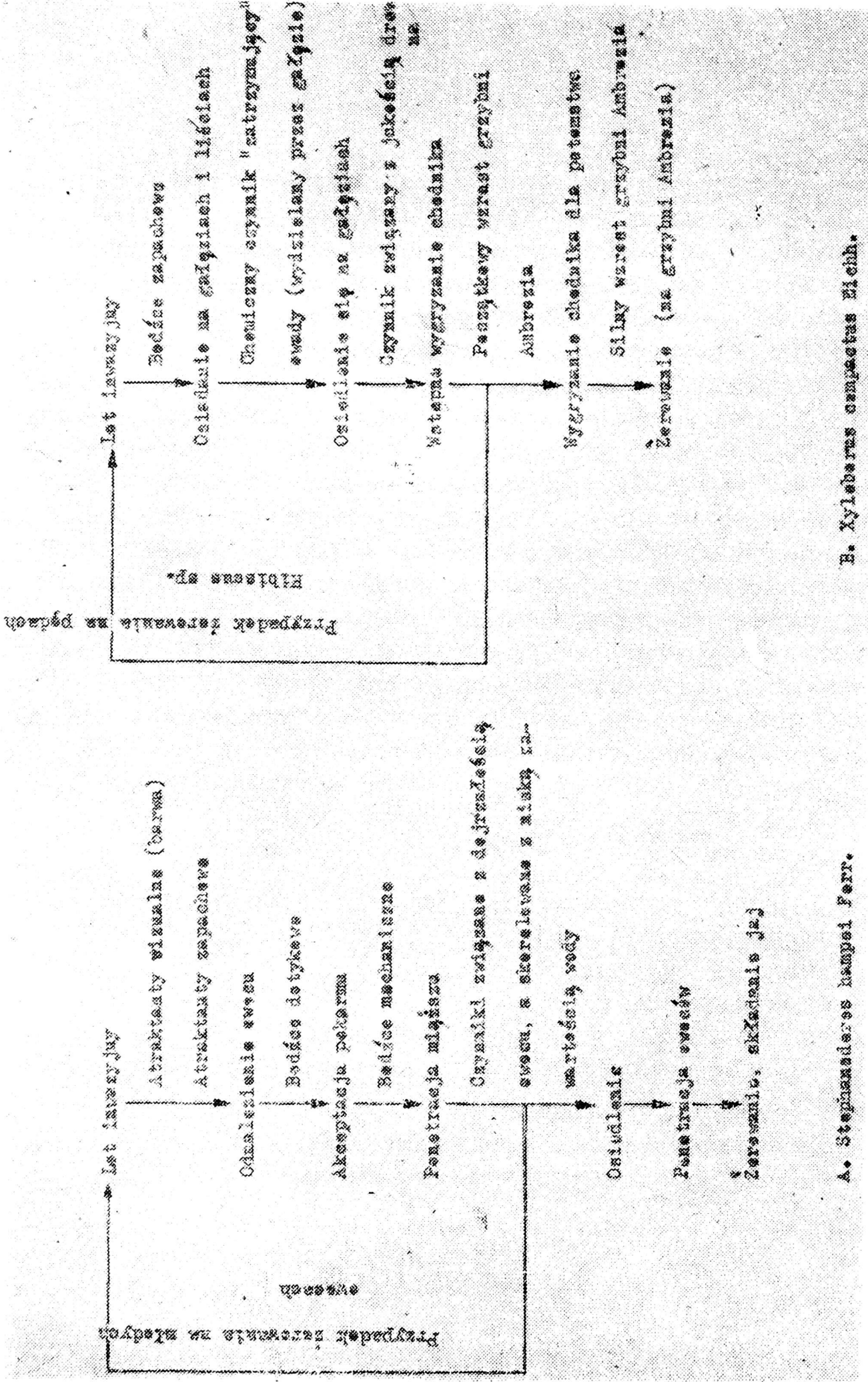
Rozpatrując każdy przypadek wrażliwości czy odporności roślin uprawnych na owady musimy sięgnąć do podstawowej zasady rządzącej wzajemnym oddziaływaniem na siebie roślinożernych owadów i ich roślin żywicielskich. Obserwowana obecnie w warunkach polowych zależność, pomiędzy owadami a roślinami została ukształtowana w wyniku długiego i ciągle trwającego procesu ewolucyjnego. Ewolucyjny rozwój mechanizmów obronnych w roślinach przeciwko porażeniu przez owady wywoływał przeciwdziałającą adaptację danego gatunku owada do wybranych roślin (Dethier 1954; Beck 1956 i Fraenkel 1959). Opierając się na tych założeniach możemy wydzielić dwa główne aspekty wzajemnego powiązania pomiędzy owadami a ich roślinami żywicielskimi: (1) wybór rośliny żywicielskiej przez owady i (2) odporność roślin na owady. Jednak te dwa

zjawiska nie działają oddzielnie. Dlatego też analiza przyczyn odporności roślin rozpatrywana z punktu widzenia rośliny musi obejmować właściwości behawiorystyczne i fizjologiczne owadów (Painter 1936). Z kolei badania nad wyborem rośliny przez owada muszą obejmować koniecznie analizę charakterystycznych cech roślin, które prowadzą do spadku wykorzystywania danej odmiany lub gatunku rośliny jako żywiciela dla właściwego gatunku szkodnika lub jego biotypu (Beck 1965).

Wybór rośliny żywicielskiej dokonywany przez owady z pewnej odległości następuje w wyniku „prób i błędów” lub też w wyniku przyciągającego działania pokarmu. W tym drugim przypadku roślina żywicielska działa na owada poprzez bodźce wizualne (zabarwienie czy intensywność odbitego światła), dotykowe przy zetknięciu się ciała owadów z powierzchnią rośliny i chemiczne (zapachowe i smakowe) (Brnes 1920). Podniety takie nie działają zwykle pojedynczo, ale tworzą łańcuchowe bodźce warunkowe, z których każde ogniwo odnosi się do poszczególnych podniet wydzielanych przez roślinę lub część rośliny (Kennedy 1927; Richardson 1925; Uvarov 1933). Wyraźnie ilustrują to schematy 1 i 2, przedstawiające mechanizmy warunkujące wybór rośliny żywicielskiej przez larwę i owady dojrzałe. Analizując je można stwierdzić, że jakakolwiek przerwa w tym łańcuchu powoduje utratę szansy odnalezienia właściwego pokarmu. Brak działania tych charakterystycznych bodźców lub obecność w roślinie odpychających repelentów stanowią fazę odporności, którą Painter (1951) określił jako „preferencję i niepreferencję”.

Owad poszukuje rośliny żywicielskiej w celu złożenia jaj, odżywiania i ukrycia. Przyczyny te mogą działać pojedynczo w przypadku gatunków, u których osobnik dojrzały pobiera inny pokarm niż formy młodociane (motyle, *Lepidoptera*; dwuskrzydłe, *Diptera*) lub też mogą one działać w kombinacjach pomiędzy sobą, między innymi u pluskwiaków (*Homoptera* i *Heteroptera*) i chrząszczy (*Coleoptera*) Richardson 1916; Cripps 1947; Murphey i Burbutis 1967. I tak na przykład szereg chrząszczy kieruje się do rośliny żywicielskiej w celu złożenia jaj, jak i pobrania pokarmu. Szereg właściwości roślin pozwala owadom na zlokalizowanie właściwej rośliny żywicielskiej.

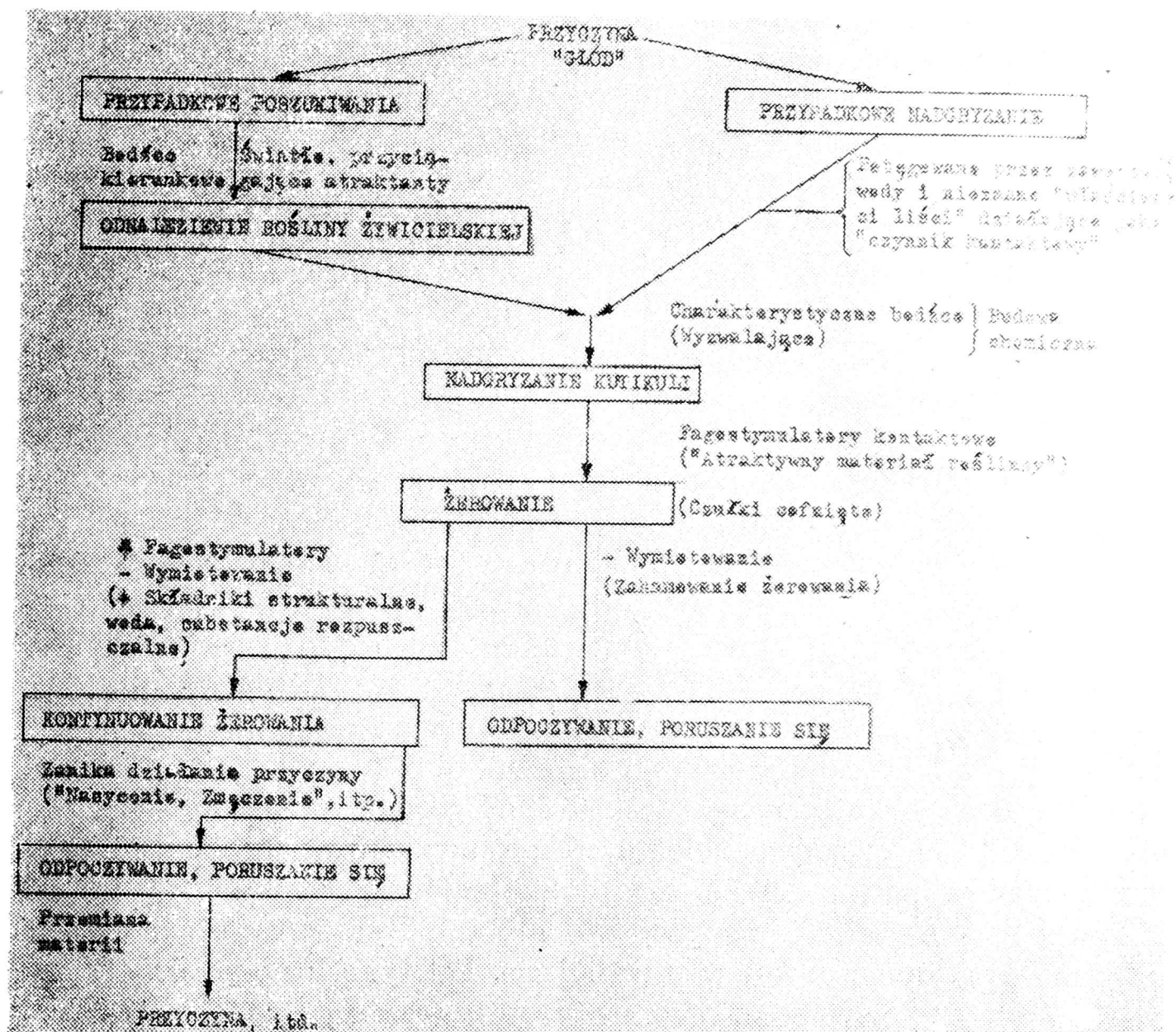
Mechanizmy pozwalające owadom na znalezienie rośliny żywicielskiej w celu żerowania i składania jaj mogą być reakcją na takie same lub różne podniety wydzielane przez rośliny. I tak na przykład ta sama roślina służy jako pokarm zarówno stadiom larwalnym, jak i osobnikom dojrzałym w przypadku większości owadów o rozwoju niepełnym i u wielu gatunków chrząszczy. A więc przyciąganie dojrzałych owadów do pokarmu lub składania jaj może być wynikiem przynajmniej części tych samych bodźców. Zjawisko takie jest natomiast rzadziej spotykane u ga-



A. *Stephanoderes hampei* Ferr.

B. *Xyleborus compactus* Eichh.

1. Wstępny schemat łańcucha czynności behawiorystycznych związanych z wyborem właściwej rośliny żywicielskiej przez: (A) *Stephanoderes hampei* Ferr., szkodnika owoców krzewów kawowych (opracowany przez Wilde (1964) na podstawie opisów Tischlera (1961)); (B) *Xyleborus compactus* Eichh., szkodnika pędów krzewów kawowych lub *Hibiscus rosa-sinensis*; szkodnik żeruje na grzybnia Ambrosia, którego przynosi do wyryzowanych w gałęziach korytarzy (opracowany przez Wilde (1964) na podstawie opisów Bradera (1964)).



Schemat 2. Schemat łańcucha czynności behawiorystycznych związanych z żerowaniem larw stonki ziemniaczanej (według Wilde, 1958).

tunków należących do motyli, dwuskrzydłych czy błonkówek (*Hymenoptera*). Owady dojrzałe w przypadku gatunków z tych rzędów odżywiają się z reguły nektarem lub innymi wydzielinami roślin, znacznie różniących się od pokarmu larw. Wraz z dojrzewaniem gruczołów płciowych u postaci dojrzałych, szczególnie u samic, pojawia się zdolność ukierunkowanych reakcji na różne podniety wydzielane przez roślinę żywicielską larw, których wynikiem końcowym jest złożenie jaj w pobliżu lub na tych roślinach.

Wykorzystanie części roślin jako dogodnych miejsc żerowania, a jednocześnie kryjówek należy najczęściej do reakcji wywoływanych przez bodźce mechaniczne i mogą one zmieniać wynik działania innych podniet roślinnych. Wciornastek tytoniowiec, *Thrips tabaci* Lind. wykazywał preferencję w stosunku do odmian cebuli o płaskich liściach. Liście takie, gdy

są złożone, służą jako dobre miejsce dla rozwoju larw czy żerowania osobników dojrzałych (Jones et al. 1934). Odmiany cebuli o liściach okrągłych były stosunkowo nieznacznie uszkodzane przez tego szkodnika. Odmiany sorgo różnią się zawartością przylegania pochwy liściowej do łodygi. W badaniach nad zagęszczeniem groźnego szkodnika sorgo pluskwiaka *Blissus leucepterus* (Say) stwierdzono, że występował on znacznie liczniej za luźno przylegającą pochwą liściową. Cecha ta warunkowała odporność odmian sorgo na pluskwiaka (Snelling et al. 1937).

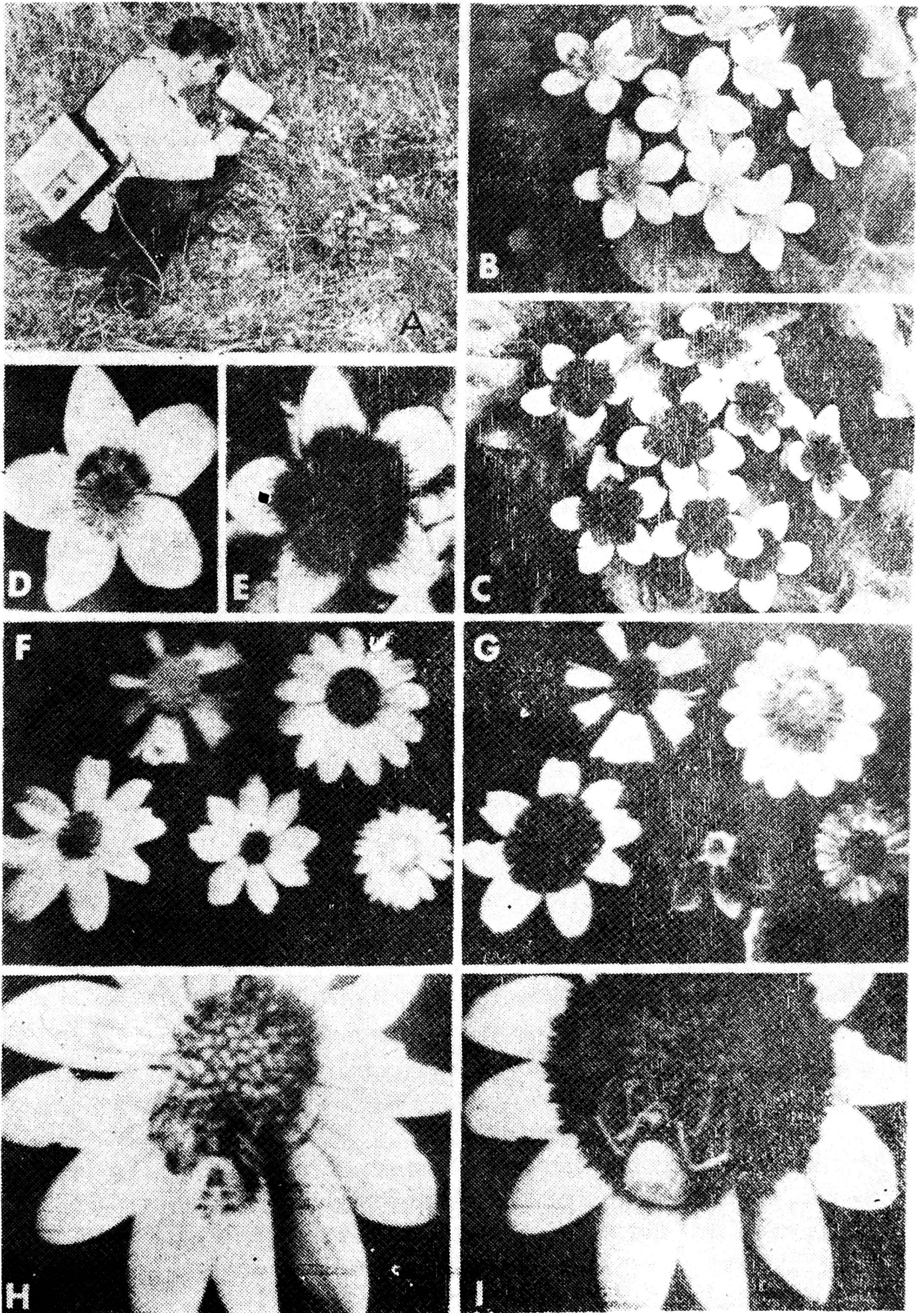
W pracy Fraenkela i Gunna (1940) można znaleźć szereg przykładów związanych z orientacją zwierząt, kinezjami i taksjami, w których kształt i formy roślin wpływały na behavior owadów.

Działanie dalszych czynników warunkujących właściwy wybór roślin żywicielskich przez owady, a więc zabarwienie, fizyczne struktury powierzchni i biochemiczne właściwości roślin zostały omówione w wydzielonych paragrafach.

Reakcje owadów na barwę roślin wiążą się z ich właściwościami odbioru różnych fal świetlnych odbitych od powierzchni roślin. Owady, jako grupa zwierząt, dodatnio reagują na fale świetlne w szerokim zakresie ich długości: od około 3 600 Å (ultrafiolet) do 7 200 Å (czerwien). Weiss i jego współpracownicy (Weiss et al. 1944) przebadali w laboratorium reakcje ponad 1 500 owadów, należących do ponad 50 różnych gatunków z kilku rzędów, na różne długości fali świetlnej. Stwierdzili oni, że na ogół maksymalną wrażliwość na fale świetlne, przy tej samej intensywności osiągnano przy długości fali w ultrafiolecie. Fal tych ludzkie oko nie odbiera. Owady reagowały również na fale o długości od 4 920 do 5 150 Å (niebieska do niebiesko-zielonej), chociaż istotnie słabiej. Żółta i czerwona część widma wywoływała z reguły najslabsze reakcje. Pewne gatunki nie odróżniały czerwieni od czerni. Dlatego też stwierdzono, że ważniejsza od wrażliwości organów wzroku owadów na różne typy promieniowania jest zdolność do rozróżniania pomiędzy różnymi promieniami (Mazohin-Porsznjakov 1956).

Niejednokrotnie stwierdzono, że zdolność rozdzielcza barw u owadów i ludzi jest odmienna. Wskazuje to na niezbędną ostrożność przy ocenie behavioru owadów, gdy odnosimy go do barwy rośliny lub jej części. Jak wyraźne są te różnice, można się przekonać przeglądając ilustracje zamieszczone w książce Mazohin-Porsznjakova (1969) i artykule Eisnera et al. (1969), które przedstawiają zdjęcia liści lub kwiatów wykonanych normalną techniką fotograficzną, a następnie po założeniu specjalnych filtrów pozwalających na odbiór widma, poprzednio niewidocznego dla oka ludzkiego (fotografia).

Poszczególne owady wykazały różnice w reagowaniu na barwy. Reakcja ta zmieniała się również wraz ze stanem fizjologicznym owada. Götz



Fot. Zdjęcia roślin wykonane klasyczną techniką fotograficzną (B, D, F, H), a następnie z wykorzystaniem filtru pozwalającego na „widzenie” barw dostrzegalnych przez owady (C, E, G, I). Dla oka ludzkiego kwiaty te są jednolicie żółte; dla owadów z kontrastowym, ciemnym wnętrzem o bardzo ważnym znaczeniu przy rozpoznaniu właściwej rośliny żywicielskiej (wg Eisnera et. al., 1969).

(1938) stwierdził, że ruch larwy motyli warunkowany jest raczej przez bodźce wizualne (barwa i kształt przedmiotów) niż za pomocą zapachu czy też drogą wypróbowywania smaku przypadkowo napotkanych roślin. Gąsienice motyli *Vanessa io* (L.), *Vanessa urticae* (L.) i bielinka kapustnika, *Pieris brassicae* (L.) były przyciągane podczas okresu żerowania do zielonego arkusza papieru. Reakcje te traciły jednak na krótko przed zapoczwarczeniem się. Ilse (1937) podał, że samice bielinka kapustnika w czasie okresu składania jaj leciały do różnych roślin i usiadłszy na nich wykazywały reakcję bębnienia pierwszą parą odnóży o podłoże. Tą samą reakcją wywoływały karty papieru o kilku barwach wahających się od szmaragdowej zieleni do zielonego błękitu, ale nie żółte karty. Samice zawisaków były przyciągane do zielonych kart, siadały również na żółtych, ale lekcewały niebiesko-zielone karty. Jednak i tu sama barwa roślin nie wystarczała do zainicjowania składania jaj. Do tego potrzebne były specyficzne bodźce zapachowe (Knoll 1921—1926). Prokopy (1968) stwierdził istotne różnicowanie reakcji samic owocnicy jabłkowej, *Rhagoletis pomonella* (Walsh) do przedmiotów o różnym zabarwieniu. Ponad 4-krotnie więcej samic było przyciąganych do czerwonych sztucznych owoców niż do żółtych. 3-4-krotnie więcej samic siadało na jasno- i ciemnopomarańczowych owocach niż na żółtych.

Odmiany pszenicy różniły się ilościami jaj składanych na nich przez muchówkę *Meromyza americana* Fitch. Wpływ reakcji wizualnych na behavior składania jaj tej muchówki przebadano w doświadczeniach szklarniowych, w których naturalne światło przepuszczano przez selektywne filtry (Horber 1955). W takich warunkach następowała względna zmiana atraktywności tych odmian, co utwierdziło Horbera w przekonaniu, że jakość światła odbitego od roślin wpływa istotnie na orientację much do danej rośliny. Orientacja samic sówki *Heliothis zea* (Boddie) do roślin kukurydzy była zmieniana przez fale świetlne i intensywność światła odbitego od liści rośliny żywicielskiej (Callahan 1957a i 1957b).

Owady mogą reagować nie tylko na barwę roślin, ale również na różnice w intensywności odbitego światła od zmieniającej się powierzchni liści (Shull 1929; Popp i Brown 1936). Włoski, woski, żywice, które pokrywają powierzchnię liści mogą zwiększać lub zmniejszać odbicie promieni świetlnych od takich liści. Wielokrotnie dowiedziono, że na owłosionych odmianach roślin motylkowych i bawełnie występuje mniej skoczków (*Heteroptera*) niż na odmianach o gładkich liściach (Painter 1951). To samo stwierdzono dla mszyc i odmian bawełny (Annand 1946).

Analizując schematy 1 i 2 można stwierdzić, że bodźce kontaktowe różnych struktur powierzchni roślin są ważnym elementem w wyborze rośliny żywicielskiej przez pewne owady. Działanie struktur fizycznych i powierzchni roślin nie ogranicza się do modyfikowania stopnia odbicia



promieni świetlnych. Struktury te wyzwalają również różne reakcje owadów poprzez mechaniczne podniety.

Mechaniczne podrażnienie następuje zwykle poprzez szczecinki i włoski pokrywające wiele części ciała owadów. Najbardziej pokryte nimi są czułki i pokładełko. Ciągły ruch czułek owadów, obserwowany u wielu gatunków, wydaje się sposobem, za pomocą którego owady poznają swoje otoczenie. Czynniki dotykowe stanowią jedno z ogniw behavioru składania jaj i żerowania wielu owadów. Analizując behavior składania jaj przez ploniarzę zbożówkę, *Oscinella frit* L. okazało się, że wymaga ona zarówno bodźców chemicznych, jak i dotykowych (Ibbotson 1960). Wybór odpowiedniej rośliny był determinowany w tym przypadku również przez wiek i morfologiczne właściwości rośliny.

Sówka *Heliothis zea* (Boddie) w swoim łańcuchu behaviorystycznym składania jaj wymaga podniet kontaktowych z kosmatym podłożem, na które może złożyć jaja (Callaham 1957a i 1957b). Motyle w czasie składania jaj mocno trzymają się tego podłoża. W warunkach polowych wymagania te są zaspokajane przez włoski kolb i przez liście licznych gatunków roślinnych. Gupta i Thorsteinson (1960) stwierdzili, że również w behaviorze składania jaj tantnisi krzyżowiaczka, *Plutella maculipennis* Curtis ważną rolę odgrywają właściwości powierzchni roślin.

W przypadku motyla *Grapholita glyciniverella* Mat. okazało się, że odporność odmian soi uwarunkowana była przez budowę powierzchni strąków (Nishijima 1960). Motyle składały więcej jaj na owłosionych strąkach w stosunku do strąków o gładkich łuszczynach. Gdy z poletek z roślinami o owłosionych i gładkich strąkach, usunięto wszystkie strąki, to okazało się, że na badanych odmianach były składane takie same ilości jaj.

### Biochemiczne podstawy preferencji i niepreferencji

Reakcje owadów na związki chemiczne występujące w roślinach określono jako główne mechanizmy warunkujące zlokalizowanie właściwej rośliny żywicielskiej przez owady. Mogą one działać jako specyficzne zapachy lub też charakterystyczny smak rośliny. Reakcje owadów na zapachy często nie obejmują szerokiej wrażliwości. Jednak stosunkowo czułe reakcje można zauważyć w tych przypadkach, w których organy zmysłu są dostosowane do danego związku chemicznego (Dethier 1947). Częściowo to samo można powiedzieć o reakcjach smakowych.

Do tej pory nie opracowano jednolitej teorii charakteryzującej jakie związki występujące w roślinach są głównymi czynnikami pozwalającymi owadom na zlokalizowanie i rozpoznanie właściwej rośliny żywicielskiej. Peach (1950) oświadczył, że „dodatkowe” lub „drugorzędowe” związki występujące we wszystkich grupach roślin, a które nie mają wyraź-

nego znaczenia dla samych roślin determinują wybór poszczególnych roślin przez danego owada. W okresie ostatnich dwudziestu lat szereg czołowych badaczy pracujących nad powiązaniem owadów z roślinami modyfikowało to pojęcie wprowadzone przez Paecha. Fraenkel (1953 i 1958) wykazał, że ponieważ zielone liście różnych gatunków roślinnych niewiele się różnią pod względem zawartości składników pokarmowych, to wymagania pokarmowe owadów nie mogą być czynnikiem determinującym specyficzność rośliny żywicielskiej. Jego zdaniem specyficzność i odporność roślin musi się opierać na występowaniu tych dodatkowych lub drugorzędnych składników biochemicznych w tkankach roślinnych. Takie związki chemiczne (olejki lotne, alkaloidy czy glikozydy) wywołują powstawanie podniet, na które owad reaguje i stąd można je nazwać „charakterystycznymi bodźcami” (token stimuli). Fraenkel (1959) oświadczył, że jedną z przyczyn istnienia w roślinach wszystkich tak zwanych dodatkowych związków chemicznych jest ich specyficzne działanie przeciwko porażeniu przez owady, mikroorganizmy i inne biologiczne organizmy, mogące niszczyć daną roślinę. Reakcje owadów wywołane przez te związki w preferencyjnej selekcji żywiciela zostały gruntownie scharakteryzowane przez Dethiera et al. (1960).

Zarówno Dethier (1954), jak i Fraenkel (1959) powracali w swych pracach poświęconych ewolucji preferencji roślin żywicielskich przez owady do teorii znaczenia dodatkowych substancji chemicznych w roślinach. Zaproponowana przez nich teoria ewolucji twierdziła, że rośliny pierwotnie wytworzyły te substancje jako ochronne repelenty przeciwko wzrastającej liczbie owadów w środowisku. W drodze ewolucji owady przystosowały się do tych podniet (najczęściej zapachowych) i dzięki selekcji genetycznej rozwinęła się preferencja w stosunku do poprzednich składników repelentnych. Jednak w okresie ewolucji szereg gatunków owadów nie zdołało rozwinąć mechanizmów do przewyciężenia odporności roślin wywołanej przez te drugorzędne substancje chemiczne i do wykorzystania ich jako specyficznych sensorycznych bodźców zapachowych identyfikujących ich roślinę żywicielską (Fraenkel 1959).

Przeciwny pogląd na proces selekcji rośliny żywicielskiej przez owady głosił, że specyficzność żywiciela jest zdeterminowana głównie przez wymagania pokarmowe owadów. Stwierdzono, że związki powszechnie występujące w roślinach, jak na przykład glukoza czy asparagina, przyciągały owady polifagiczne (Thorpe et al. 1947). Jednak i drugorzędowe, charakterystyczne związki chemiczne występujące w roślinach, możemy rozpatrywać z punktu widzenia ich znaczenia w odżywianiu owadów. Tego nie uwzględniały jednak teorie charakterystycznych bodźców wywoływanych przez drugorzędowe substancje roślinne (Fraenkel 1953 i 1959; Lipke i Fraenkel 1956). Zlokalizowanie rośliny i zapoczątkowanie żerowania czy

składania jaj może być istotnie wywołane przez te charakterystyczne substancje. Jednak nie można pominąć znaczenia stymulatorów żerowania działających na poziomie tkanki wykorzystywanej przez dany gatunek owadów, na behavior żerowania czy składania jaj tego gatunku. Stymulatory żerowania są często substancjami ważnymi pokarmowo. Liczne cukry, aminokwasy, sterole, fosfolipidy, kwas askorbinowy i kilka witamin B działają jako stymulatory żerowania na jeden lub kilka gatunków roślinożernych owadów (Thorpe et al. 1947; Nuerteva 1952 i 1962; Thersteinson 1958a i 1958b; Beck 1956a 1956 b; Beck, Hanec 1958; Ito 1961a i 1961b; Nayar, Fraenkel 1962; Nayar, Thorsteinson 1963).

Nie udało się jednak w pełni wyjaśnić, czy stymulatory żerowania i czynniki odstrasające wpływają na biologię owadów rozwijających się na danej roślinie żywicielskiej, włącznie z udowodnionymi przypadkami odporności (Beck 1957a, 1957b i 1960). Praca Waldbauera (1962) zasadniczo zdewaluowała pogląd, że każdy nietoksyczny liść może zapewnić wzrost i rozwój każdego roślinnego gatunku owada, jeżeli można by go zmusić do odpowiednio długiego żerowania na innej roślinie. Szereg badaczy stwierdziło, że występowanie pewnych składników pokarmowych w soku roślinnym w charakterystycznym stężeniu i mieszaninach, odgrywa częściową rolę w procesie wyboru danej rośliny jako żywiciela. Dobre przeglądy literatury w tym zakresie podali House (1962) i Auclair (1963).

Model selekcji rośliny żywicielskiej, który podali Kennedy i Booth (1951) i Kennedy (1958) unika pewnych braków, którymi charakteryzuje się teoria wyłącznego działania charakterystycznych bodźców w wyborze właściwego żywiciela. Model ten opiera się na dwóch powiązaniach obejmujących selekcję roślin przez owady: (a) działanie zapachowo-smakowych bodźców, które zostają wytworzone przez specyficzne składniki biochemiczne rośliny, a więc glikozydy, alkaloidy i inne związki; (b) pokarmowe bodźce, które są albo stymulatorami żerowania lub czynnikami hamującymi pobieranie pokarmu i mogą być one, ale nie muszą, wywołane przez wymagane przez danego owada składniki pokarmowe w soku roślinnym. Teoria ta posiada tą zaletę, że można ją dostosować do poszczególnych przypadków zmian fizjologicznych obserwowanych w organizmie badanego owada i rośliny. Ujmuje ona całościowo proces wyboru danego żywiciela przez owada, wraz ze znaczeniem zaspokojenia wymagań pokarmowych szkodnika przez dany gatunek żywiciela.

Jednak w podsumowaniu tego paragrafu należy przytoczyć opinię krążącą wśród badaczy, że posiadamy za dużo uogólniających teorii, które oparto na zbyt szczupłym materiale. Stąd postuluje się przede wszystkim zebranie bogatszych obserwacji związanych z odnajdywaniem i selekcją roślin żywicielskich. Przytoczona też opinia wskazuje, że w badaniach związanych z odmianowymi różnicami preferencji konieczna jest ostroż-

ność przy wyborze metodyki badań. Jednocześnie sugeruje ona znaczne różnice międzygatunkowe istniejące pomiędzy mechanizmami wyboru żywiciela właściwego dla danego gatunku. W czasie prowadzenia tych badań należy oddzielnie rozpatrywać każdy przypadek związku pomiędzy danym owadem a roślinami. Każdorazowo należy też uważnie opracować schemat czynności behaviorystycznych związanych z danym przypadkiem. Schematy dla wybranych trzech gatunków szkodników podano na schematach 1 i 2.

Analizując przedstawione na tych schematach bodźce wydzielane przez rośliny, łatwo jest się dopatrzeć bezpośredniego związku pomiędzy składem chemicznym rośliny a jej przyciągającymi lub odpychającymi właściwościami w stosunku do wybranych grup owadów. Właściwości te warunkują dwa zjawiska związane z niepreferencją roślin: (1) odporność roślin na składanie jaj i (2) odporność na żerowanie.

### *Preferencja związana ze składaniem jaj*

Zjawisko składania jaj, zgodnie z tym co przedstawiono na schemacie 2, nie jest pojedynczym prostym aktem. Obejmuje ono szereg czynności behaviorystycznych. Pierwszym ogniwem tego behaviorystycznego łańcucha jest rozpoznanie rośliny i skierowanie się do niej. Następnie samica zwraca się do różnych części rośliny lub też opuszcza daną roślinę. Różne cechy roślinne mogą wpływać na zapoczątkowanie i ukończenie każdej z tych czynności. Właściwości, które prowadzą do zapobiegania składaniu jaj mogą polegać na tym, że roślina: (a) nie wytwarza właściwego działania podniety w stosunku do jednego lub większej ilości ogniw łańcucha behaviorystycznego i (b) istnieją bodźce, które hamują wyzwolenie się behavioru związanego ze składaniem jaj.

Początkową orientację samicy w kierunku ewentualnej rośliny żywicielskiej wywołują chemoreceptory i w wielu przypadkach bodźce wizualne. Określono, że lotne związki chemiczne wydzielane przez liście kukurydzy odgrywają pewną rolę w odnalezieniu właściwych roślin przez omacnicę prosowiankę, *Pyrausta nubilalis* Hübner (Moore 1928). Na rośliny kukurydzy w różnym wieku i o różnym podłożu genetycznym były składane istotnie różne ilości jaj (Leomis et al. 1957).

Wśród roślin żywicielskich śmietki kapuścianej, *Hylemya brassicae* Bouche stwierdzono istnienie odporności na składanie jaj. Nie wyjaśniono jednak, czy znaczne różnice w ilości jaj składanych w glebie, w pobliżu szyjki korzeniowej różnych odmian i gatunków roślin, były wywołane przez atraktanty. W badaniach wykonanych przez Perrena i współpracowników nad odpornością odmian roślin żywicielskich na śmietkę cebulaną, *Hylemya antiqua* Meigen stwierdzono, że wyłącznym mechanizmem odporności jest preferencyjne składanie jaj (Perren et al. 1960, Per-

ren i Jasmin 1963). Poza tym nie stwierdzono żadnych istotnych różnic w wartości pokarmowej tych odmian dla larw śmietek, jak i nie uzyskano żadnych dowodów wskazujących na antybiotyczność odpornych odmian.

Behaviorystyczny łańcuch składania jaj powoduje, że samica po odnalezieniu rośliny żywicielskiej (albo w drodze przypadku lub reagowaniu na bodźce wizualne i zapachowe) jest przygotowana do reagowania na dalsze podniety roślinne. Owady najczęściej składają jaja na wybranych, charakterystycznych dla gatunku, częściach rośliny. Wybór miejsca zmieniać się może w pewnych przypadkach od stanu fizjologicznego rośliny (Jaynes, Speers 1949; Brazzel, Martin 1957; Byrne 1969). W wyborze tym biorą udział narządy dotyku, chemotaksje i czynniki wizualne. W przypadku ploniarki zbożówki, *Oscinella frit* L. stwierdzono, że samice wymagają działania odpowiednich bodźców chemicznych i dotykowych (Ibbotson 1960). Gupta i Thersteinson (1960) stwierdzili, że jaja tantnisia krzyżowiaczka, *Plutella maculipennis* Curtis były wybiórczo składane w małych zagłębieniach roślin, które zawierały izotiocyjanidynę. Motyle można było zwabiać do innych roślin, gdy traktowano je izotiocyjanem alilu lub sokiem z liści gorzycy. Stwierdzili oni również, że składanie jaj przez samice tantnisia jest warunkowane zarówno przez dodatnie, jak i ujemne bodźce chemiczne, w przypadkach gdy samica znajduje się na innych gatunkach roślinnych.

W badaniach nad ryjkowcem *Hypera postica* (Gyll) groźnego szkodnika lucerny i wielu roślin motylkowych, stwierdzono, że sok wyciśnięty z liści lucerny zawiera substancje chemiczne, które wywoływały składanie jaj przez samice (Byrne 1969). W przypadku braku tych związków następowało zahamowanie składania jaj. Sok wyciśnięty z liści koniczyny łąkowej, odmiany Chesapeake hamował składanie jaj, pomimo że samice równie chętnie na nim żerowały. Świadczy to o tym, że akceptacja danej rośliny jako miejsce składania jaj następuje w wyniku braku (lub redukcji zawartości) czynników odpychających w lucernie niż w wyniku występowania stymulatorów. Zdaniem Byrne'go (1969) czynniki biochemiczne hamujące składanie jaj na koniczynie łąkowej nie są związane z podnietami kontrolującymi żerowanie, ponieważ chrząszcze żerowały i chętnie przebywały na tej roślinie. Selektywne usunięcie stopy, czułków czy podstawy czułków pozwoliło stwierdzić, że narządy zmysłu na nich osadzone nie biorą udziału w reakcji owada na bodźce chemiczne stymulujące lub hamujące składanie jaj. To samo stwierdzono w reagowaniu na bodźce dotykowe. Dlatego też Byrne (1969) sądzi, że wywołanie składania jaj przez tego szkodnika jest uwarunkowane przez działanie bodźców chemicznych na narządy zmysłu, mieszczące się na częściach aparatu gębowego w czasie pobierania pokarmu lub też w czasie dotykania rośliny

tymi częściami.

Jeszcze ciekawszy przypadek związany z behaviorem składania jaj zaobserwowano u stonki ziemniaczanej, *Leptinotarsa decemlineata* Say. Okazało się, że zapach czy też inne właściwości soku rośliny, które przyciągały dojrzałe chrząszcze do składania jaj nie pokrywały się zawsze z przydatnością tego pokarmu dla larw. McIndoe (1935) wykazał, że zapach był głównym czynnikiem, który wywoływał różnice w atraktywności różnych roślin żywicielskich dla chrząszczy stonki. Gatunek ziemniaka *Solanum demissum* charakteryzował się silną atraktywnością, zbliżoną do ziemniaka jadalnego, *Solanum tuberosum*. Jednak *S. demissum* nie był odpowiednim pokarmem dla osobników dojrzałych, ani dla larw (Trouvelot 1939). Inne gatunki z rodzaju *Solanum* nie przyciągały osobników dojrzałych, ale były odpowiednim pokarmem dla larw. A więc samice nie zawsze bezbłędnie dokonują wyboru pokarmu roślinnego dla larw.

Strąkowiec fasolowy, *Acanthoscelides obtectus* Say i strąkowiec czteroplamy, *Callosobruchus maculatus* F. składały jaja na gatunkach i odmianach fasoli, na których larwy nie mogły zakończyć rozwoju. Jednocześnie strąkowce nie składały jaj na kilku innych odmianach, na których larwy mogły łatwo zakończyć rozwój (Larson i Fischer 1938).

#### *Preferencja związana z żerowaniem owadów*

Zjawisko żerowania obejmuje również łańcuch kolejno następujących po sobie czynności behaviorystycznych (Thorpe et al. 1947; Dethier 1953; Wilde 1958; Thorsteinson 1960). Kolejnymi stopniami w behaviorze żerowania są: (a) rozpoznanie i osiądnięcie na roślinie żywicielskiej; (b) wstępne żerowanie (nakłuwanie lub nadgryzanie); (c) utrzymanie żerowania i (d) zaprzestanie żerowania (schematy 1 i 2). Każdy z tych wrodzonych składników behavioru owada jest objawiany tylko w obecności działania właściwych bodźców roślinnych i wewnętrznych reakcji wywołanych przez pobrany pokarm.

Odporność rośliny może być wynikiem braku jednego lub kilku bodźców wymaganych do wzbudzenia jednej lub kilku reakcji w behaviorystycznym łańcuchu żerowania danego owada. Z drugiej strony mogą ją wywoływać właściwości roślin, które wywierają wrogie wpływy na aktywność żerowania.

Dethier et al. (1960), Thorsteinson (1958) i Beck (1965) zaproponowali terminologię reakcji behavioru żerowania i innych reakcji chemosensorycznych. Owad odnajduje roślinę w wyniku działania atraktantów (I stopień). „Atraktantem” określono bodźce fizyczne lub chemiczne wywołujące, że owad wyraźnie zmierza w kierunku źródła działania bodźców. „Repelenty” wywołują zorientowany ruch owadów, ale od źródła działania podniet. „Czynnikiem zatrzymującym” jest podnieta, która po-

woduje, że owad ogranicza swoje ruchy do powierzchni ściśle kontaktującej ze źródłem działania danego czynnika. W terminologii tej następną reakcją jest „wstępne nadgryzanie lub nakłuwanie” (II stopień). Reakcję tę wywołują stymulatory żerowania. Negatywną reakcję warunkują „czynniki odstraszające żerowanie”. Ponieważ zjawisko rozpoczęcia żerowania (II stopień) a utrzymanie żerowania (III stopień) są wyraźnie oddzielnymi od siebie zjawiskami, dlatego też Beck (1965) zaproponował dalsze podziały stymulatorów żerowania. Określił on, że „podniety żerowania” określają bodźce, które wywołują reakcje nakłuwania lub nadgryzania. Odwrotnie, podniety wrogie wyzwoleniu się tej reakcji określone jako „czynniki zapobiegające żerowaniu”. Bodźce warunkujące utrzymanie żerowania określone zostały jako „stymulatory żerowania”, a te, które zapobiegają kontynuowaniu żerowania, określone zostały jako „hamujące żerowanie” (Thorsteinson 1958 i Beck 1965). W celu wyraźniejszego wydzielenia tych bodźców przedstawiono je w tabeli 1.

W przypadku kwieciaka bawełnowca (*Anthonomus grandis* Boh.) stwierdzono, że istniała wyraźna różnica w atraktywności odmian bawełny dla tego szkodnika. Określono, że dwoma z przyciągających związków były: wodorotlenek amonu i trzymetyloamina, najbardziej atraktywne w stężeniu około I części na milion (Folsom 1931).

Tabela 1

Klasyfikacja bodźców wpływających na różne reakcje behavioru żerowania owadów (według Becka 1965)

Reakcja	Wywoławcze podniety	
	pozytywne	negatywne
Zlokalizowanie rośliny	Atraktanty	Repelenty
Osiągnięcie na roślinie	Związki zatrzymujące	Repelenty
Wstępne żerowanie (nakłuwanie, nadgryzanie)	Czynniki wywołujące wstępne żerowanie	Cz. zapobiegające żerowaniu
Kontynuowanie żerowania	Stymulatory żerowania	Cz. hamujące żerowanie

Behavior żerowania owadów polifagicznych można prześledzić na przykładzie omacnicy prosowianki. Larwy omacnicy były przyciągane w warunkach laboratoryjnych do pożywek zawierających wyciągi z liści kukurydzy. Jednak działały one z bardzo bliskiej odległości (Beck 1960). Larwy w warunkach podobnego doświadczenia nie były w stanie rozróżnić poszczególnych części roślin i były w równym stopniu przyciągane przez łodygę, liść, pochwę liściową i kwiatostan męski (Beck 1956a) Polifagicz-

ne właściwości tego szkodnika objawiały się w testach, w których larwy były równie dobrze przyciągane do diet zawierających wyciągi z tak różnych roślin jak jabłoni i miłorzębu (Beck 1963). Atraktantami wpływającymi na tą fazę behavioru żerowania larw omacnicy były związki powszechnie występujące w liściach roślin: alkohol  $\beta$ - $\gamma$ -hexanol i aldehyd  $\alpha$ - $\beta$ -hexanal (Maltais, Auclair 1962). W przypadku braku chemicznych atraktantów ruch larw był bezkierunkowy, a pokarm odnajdywały one tylko przypadkowo.

Następny stopień behavioru żerowania larw omacnicy, reakcja wstępnego żerowania, jest również niezależnym od występowania specyficznych związków w roślinach. Jednak stwierdzono, że może ją wywoływać wilgotne podłoże. Reakcja nadgryzania pojawiała się w każdym przypadku kontaktu larwy z dowolnym wilgotnym, szorstkim podłożem (Beck 1963). Kontynuowanie żerowania zależało od występowania w badanej diecie stymulatorów lub braku czynników hamujących żerowanie. Cukry (glukoza, fruktoza, sacharoza) działały jako stymulatory żerowania. Wykazano jednocześnie, że larwy wykazują tendencję do najintensywniejszego żerowania na częściach roślinnych zawierających wysokie stężenie cukrów (Beck 1956b). Pewne aminokwasy, jak L-alanina, L-seryna, L-treonina i L-metionina działały jako stymulatory żerowania, a inne aminokwasy jak  $\beta$ -alanina, L-tryptofan, L-fenylalanina i L-arginina jako czynniki hamujące żerowanie (Beck, Hanec 1958). Cukry i aminokwasy oddziaływały nie tylko na żerowanie larw omacnicy, ale również w przypadku pewnych gatunków szarańczaków (Thorsteinson 1958). W badaniach Thorsteinsona i Nayara (1963) stwierdzono, że pewne fosfolipidy (lecytyny i fosforan inozytolu) były stymulatorami żerowania dla dwóch gatunków szarańczy: *Melanoplus bivittatus* (Say) i *Camnula pellucida* (Scudde). Inny związek powszechnie występujący w roślinach, kwas askrobiny, wykazywał również działanie stymulacyjne na żerowanie licznych owadów polifagicznych (Ito 1961a i 1961b; Thorsteinson 1958).

W licznych badaniach stwierdzono, że 6-motoksybenzoksalinon, związek warunkujący biochemiczną odporność kukurydzy na omacnicę proso-wiankę, działał zarówno jako czynnik hamujący żerowanie, jak również jako inhibitor wzrostu (Beck 1960). Obserwacja żerowania larw na odpornych odmianach kukurydzy wykazała, że nie pozwalają one larwom na dłuższe kontynuowanie żerowania.

Behavior żerowania owadów oligofagicznych jest bardziej złożony i ściślej uzależniony od bodźców wydzielanych przez roślinę niż w omawianym wyżej przypadku owadów polifagicznych. Wynika z tego, że odporność rośliny może działać przeciwko żerowaniu owada w większej ilości punktów. Badając behavior żerowania oligofagicznych larw tantnisia krzyżowiaczka stwierdzono, że glikozydy olejku gorczycznego działały



zarówno jako atraktanty przyciągające owady do rośliny, jak i czynniki wywołujące rozpoczęcie żerowania. Były to następujące glikozydy: progoitryna, synigrina, synalbina, glukohirolina, glukokongringlina, glucoerucyna, glukotropeolina, glukonasturtyna i glukonapina (Thorsteinson 1958; Gupta i Thorsteinson 1960; Nayar i Thorsteinson 1963). Wystarczyło liście różnych roślin pokryć synigriną, aby wzbudzić reakcję nadgryzania, a nawet pewne kontynuowanie żerowania na tym pokarmie. Jednak w większości przypadków liście te były odporne na dłuższe żerowanie, pomimo atraktywnego działania zapachu synigriny. Wskazało to na fakt występowania w roślinach nieżywicielskich pewnych inhibitorów żerowania, prawdopodobnie czynników hamujących żerowanie (tabela). Stwierdzono również, że pomimo stymulacyjnego działania glukonasturtyny i glukonapiny, to oba te glikozydy były toksycznymi dla żerujących larw tantnisia.

W przypadku oprzędzika *Sitona cylindricollis* Fahr. okazało się, że kumaryna działała jako związek zatrzymujący uskrzydłone dojrzałe osobniki na powierzchni wydzielającej ten związek (Heidweg, Thorsteinson 1961). W behaviorze żerowania kwieciaka bawełnowca wyróżniono fazę wrażliwości na działanie atraktantów (Keller et al. 1963), związków zatrzymujących i stymulatorów żerowania (Keller et al. 1962 i Maxwell et al. 1963a). Dalsze badania biochemiczne wykazały, że poszczególne części rośliny bawełny różniły się istotnie zawartością tych substancji. Analizy wykazały, że w pewnych częściach występują również repelenty (Maxwell et al. 1963b).

Jednak najwyraźniejsze mechanizmy działania poszczególnych związków chemicznych na behavior pobierania pokarmu zaobserwowano w przypadku owadów monofagicznych. Wykazano, że żerowanie larw jedwabnika morwowego, *Bombyx mori* Linn. zależało od działania trzech bodźców chemicznych: (a) atraktantów określonych jako cytral, octan terpiyny, linalol,  $\beta$ - $\gamma$ -hexanol i  $\alpha$ - $\beta$ -hexanal; (b) czynników wywołujących rozpoczęcie żerowania:  $\beta$ -sitosterol i izokwercytyna i (c) stymulatorów żerowania: celuloza, sacharoza, inositol, kwas askrobinowy, fosforany i krzemiany (Hamamura 1959; Ito 1961; Hamamura et al. 1962; Herie 1962; Nayar, Fraenkel 1962).

Glikozydy antocyjanowe, jak faseolunina i lotaustyna — występujące w zielnych tkankach fasoli — działały jako czynniki inicjujące żerowanie i jako stymulatory żerowania dla chrząszcza *Epilachna varivestris* Mul. (Nayar, Fraenkel 1963). Glikozydy te okazały się toksycznymi przy wyższych zawartościach w tkankach, co sugeruje, że odmiany fasoli zawierające wysokie zawartości tych glikozydów mogą być odporne na porażenie przez tego szkodnika.

Wielokrotnie podano charakterystyczne działanie alkaloidów występujących w różnych gatunkach i odmianach ziemniaków, *Solanum* sp. na stonkę ziemniaczaną. Liczne alkaloidy nie dopuszczały do żerowania larw na pewnych gatunkach ziemniaków. Tomatyna działała jako repelent, a demisylna jako czynnik hamujący żerowanie. Solaniny, chakoniny i leptyniny również działały wrogo na behavior żerowania larw (Brnes 1920; Kuhn, Lew 1955; Schreiber 1958; Wilde 1958; Sturkow i Lew 1961). Schreiber (1958) opisał szereg dalszych alkaloidów wydzielonych z liści *Solanum dulcamara*, *S. nigrum* i *S. polyadenium*, a które odgrywają rolę w biochemicznej odporności ziemniaków na tego szkodnika.

Różnice w działaniu poszczególnych bodźców chemicznych na żerowanie owadów polifagicznych w stosunku do pozostałych grup owadów dobrze scharakteryzował Jermy (1965). Na podstawie wyników własnych doświadczeń i danych literatury związanych z behaviorem żerowania chrząszczy: *Tanymecus olilaticollis* Gyll., *Phyllobius oblongus* L., *Phytodecta formicata* Bruggm, tarczycza mgławego, *Cassida nebulosa* L. i larw bielinka kapustnika stwierdził on, że istnieją (1) czynniki hamujące żerowanie o ważnej roli w wyborze rośliny żywicielskiej przez owady; (2) ściśle uzależnienie stopnia specjalizacji owadów, a wrażliwością na związki o działaniu odpychającym; (3) zależność, że im dany owad jest wrażliwszy na stymulatory żerowania, tym wrażliwszy jest on również na inhibitory żerowania; (4) podczas gdy tylko ograniczona grupa substancji może działać jako stymulatory żerowania danych oligofagicznych owadów, to szereg substancji o różnorodnej budowie chemicznej, może działać jako inhibitory żerowania. Stwarza to więc istnienie „wąskiej” lub „ujemnej” specjalizacji w stosunku do bodźców chemicznych wydzielanych przez rośliny (Jermy 1965).

O specjalistycznym działaniu pewnych substancji mogą świadczyć dane uzyskane w badaniach nad behaviorem żerowania korników. Stwierdzono, że 5-hydroksy-1,4-naftochinon (występuje w korze pewnych drzew) dodany do diety nie działał zupełnie na behavior żerowania *Scotylus quadrispinosus* Say. Gdy związek ten dodano do pokarmu zjedanego przez *Scotylus multistriatus* Marsh., to działał on jako typowy czynnik hamujący żerowanie (Gilbert, Noris 1968). Stwierdzono jednocześnie, że chrząszcze nie były przyciągane do roślin w wyniku działania bodźców zapachowych. Na gałęzie drzew żywicielskich, jak i na inne drzewa nalatywały takie same ilości chrząszczy. Wybór rośliny żywicielskiej był uzależniony od występujących w korze czynników chemicznych, stymulujących lub hamujących to żerowanie (Goedon, Norris 1965).

Działanie adeniny i pokrewnych jej związków jako stymulatorów żerowania w stosunku do ryjkowca uszkadzającego lucernę, przedyskutował Hsiae (1969). Stwierdził on, że ryjkowiec *Hypera postica* Gyll. silnie

reagował na zawartość w diecie: adeniny, adenozyiny, różnych soli adeniny i pewnych nukleotydów. Związki te działały jako stymulatory żerowania. Działania takiego nie wykazały związki: purynowe i pirymidynowe. Chlorowodorek adeniny wykazał maksymalne działanie stymulujące żerowania tego szkodnika. W związku z tym, że adenina występuje w wielu roślinach zielonych, na których szkodnik ten nie żeruje, to nie może być ona wyłącznym charakterystycznym bodźcem wywołującym żerowanie *H. postica*. Adenina nie stymulowała żerowania w przypadku stonki ziemniaczanej. Dlatego też Hsiao (1969) dalej wnioskuje, że adenina i pokrewne jej związki są specyficznymi stymulatorami żerowania tylko dla pewnych gatunków owadów. Nie posiadają one natomiast tak powszechnego działania na behavior żerowania owadów jak to obserwujemy w przypadku sacharozy i wielu gatunków owadów.

Jeżeli chodzi o mszyce, to ustalono, że chemiczne atraktanty nie odgrywają większej roli w zlokalizowaniu ich rośliny żywicielskiej. Wysokość i kształt roślin, intensywność i jakość odbitego światła wpływały na reakcję osiadcza przelatujących mszyc (Kennedy, Strojan 1959; Auclair 1963). Następnie samice takie dokonywały próbnego żerowania. Wybór rośliny żywicielskiej był uzależniony od bodźców działających na mszyce w wyniku kontaktu z liśćmi i bodźców odbieranych przez części aparatu gębowego, w czasie próbnego żerowania (Ibbotson, Kennedy 1959). Jednak na fazę ciągłego żerowania działały już chemiczne związki występujące w soku komórkowym (Kennedy, Booth 1951; Kennedy 1953). Pewne aminokwasy i cukry działały w tym przypadku jako stymulatory żerowania. A więc składniki pokarmowe działają w przypadku mszyc jako substancje ważne w procesie odżywiania się, ale też jako bezpośrednie bodźce sensoryczne, warunkujące powstanie charakterystycznych podnieć do żerowania (Kennedy 1958; Mittler, Dadd 1965).

#### *Znaczenie analizy preferencji w badaniach nad odpornością roślin na szkodniki*

Stwierdzono, że odporność roślin na szkodniki jest to zjawisko związane z reakcją wzajemnego oddziaływania na siebie rośliny i owada. Reakcja ta jest uwarunkowana przez dziedziczne właściwości rośliny i owada, które wpływają ostatecznie na stopień uszkodzeń powodowanych przez dany gatunek szkodnika. W przypadku roślin są to jednocześnie właściwości, które możemy zmieniać drogą hodowli.

W praktyce rolniczej odporność roślin reprezentuje zdolność danej odmiany do wytworzenia większego, lepszego jakościowo plonu w stosunku do zwykłej odmiany, rozwijającej się przy tym samym poziomie populacji owada. W definicji tej podanej przez prof. Paintera (1951) uwzględniono względną ocenę odmiany jako odpornej. Odporność danej odmiany oce-

nia się najczęściej w stosunku do innych, z reguły wrażliwszych odmian.

Określenie zjawiska odporności, które obserwujemy w warunkach polowych nie jest trudne. Należy zebrać możliwie liczny i różnorodny materiał roślinny, jak i zabezpieczyć określony poziom występowania populacji gatunku szkodnika. Istnienia różnic odmianowych we wrażliwości na szkodniki możemy oczekiwać w przypadku każdego gatunku rośliny i owada.

Jednak o ile określenie odporności lub wrażliwości poszczególnych odmian na szkodniki jest stosunkowo proste, o tyle pełne wyjaśnienie przyczyn powodujących tą odporność wymaga z reguły wykorzystania skomplikowanej aparatury i dużego, zgranego zespołu badawczego. W nielicznych tylko przypadkach udało się wyjaśnić mechanizmy warunkujące obserwowaną w polu odporność roślin uprawnych na szkodniki. Odporność mogą warunkować trzy zasadnicze podstawy lub mechanizmy (Painter 1951). Mogą one występować pojedynczo lub w kombinacjach pomiędzy sobą:

(1) preferencja lub niepreferencja określa grupę cech rośliny i reakcji owada, które sprawiają, że owad odchodzi od części danej rośliny lub od odmiany bądź też kieruje się do niej w celu złożenia jaj, odżywiania się lub też ukrycia; było to przedmiotem tego przeglądu; następne dwie podstawy określono jako (2) antybiotyczność i (3) tolerancję.

Prace badawcze i hodowlane związane z odmianową odpornością roślin uprawnych na szkodniki należy rozpocząć od wstępnej analizy przyczyn wywołujących tą odporność. Zaliczenie danego przypadku bądź do niepreferencji, bądź do antybiozy czy tolerancji pozwoli nastawić hodowlę na połączenie różnych genów, warunkujących te różne mechanizmy.

Dalsze prace związane z określeniem czynników wywołujących badany przypadek niepreferencji są znacznie bardziej skomplikowane i trudniejsze. Konieczne jest opracowanie łańcucha reakcji behawiorystycznych związanych z odnalezieniem rośliny, składaniem jaj i żerowaniem. Część danych zamieszczonych w tym przeglądzie wskazuje na różnorodność czynników modyfikujących zachowanie się owadów.

Na wstępie podkreślono, że w przeszłości napotymano na trudne do pokonania bariery w hodowli odpornych odmian roślin uprawnych. Wywoływały ją zbyt szczupłe wiadomości związane z fizjologią i biochemią owadów i roślin, jak i z zachowaniem owadów. Intensywny wzrost badań w tych dziedzinach obserwuje się w szeregu placówkach naukowych, specjalizujących się w badaniach i hodowli odpornych odmian roślin na szkodniki. Dotyczy to zarówno badań podstawowych, jak i stosowanych. W przypadku badań nad odpornością roślin uprawnych na szkodniki nie można i nie wolno oddzielać tych dwóch pojęć. Praca hodowców roślin, fizjologów, biochemików, anatomów roślin i owadów, jak i entomologów

stosowanych jest równie niezbędną w każdym gruntownie prowadzonym temacie badawczym, dotyczącym zjawiska odporności roślin na owady. I tylko wspólnym wysiłkiem można wyjaśnić mechanizmy warunkujące odporność roślin i uzyskać praktyczny efekt tych prac — nowe odmiany, które poza posiadaniem dobrych cech agronomicznych będą się także charakteryzowały odpornością na szkodniki.

Podane w tym przeglądzie liczne pozycje literatury wyselekcjonowano również pod kątem metodyk prowadzonych doświadczeń wykorzystanych w danych badaniach. Sięgnięcie do tych prac pozwoli w wielu przypadkach zaczerpnąć gotowe wzory pracy nad behawiorem żerowania i składania jaj przez różne owady i zaoszczędzić czas na wstępną analizę badanego zagadnienia.

Zapoznanie się z tymi pracami pozwoli również wyłapać wszystkie ewentualne elementy związku pomiędzy rośliną a badanym owadem, a które mogą wpływać na ostateczną wrażliwość czy też odporność badanych roślin uprawnych na szkodniki. Dokładne metody pracy nad odpornością roślin uprawnych na szkodniki ukażą się w oddzielnym opracowaniu autora.

#### LITERATURA

1. Auclair J. L.: *Ann. Rev. Entomol.*, 8: 439—490 (1963).
2. Annand P. N.: *U. S. Dept. Agr. Bur. Pl. Quar. Ann Rpt.*, 1946: 24—25 (1946).
3. Beck S. D.: *Ann. Ent. Soc. Am.*, 49: 399—405 (1956a).
4. Beck S. D.: *Ann. Ent. Soc. Am.*, 49: 552—558 (1956b).
5. Beck S. D.: *Ann. Ent. Soc. Am.*, 49: 582—588 (1956c).
6. Beck S. D.: *Ann. Ent. Soc. Am.*, 50: 247—250 (1957a).
7. Beck S. D.: *J. Insect Physiol.*, 1: 158—177 (1957b).
8. Beck S. D., Hanec W.: *J. Insect Physiol.*, 2: 85—96 (1958).
9. Beck S. D.: *Ann. Ent. Soc. Am.*, 53: 206—212 (1960).
- 9a. Beck S. D.: *Proc. N. Central Br., Entomol. Soc. Am.*, 18: 26—27 (1963).
10. Beck S. D.: *Ann. Rev. Entomol.*, 10: 207—232 (1965).
11. Brader L.: *Meded. Land. Hogesch.*, 64: I—109 (1964).
12. Brazzel J. R., Martin D. F.: *J. Econ. Entomol.*, 50: 122—124 (1957).
13. Brnes C. F.: *Am. Naturalist.*, 54: 313—322 (1920).
14. Byrne H. D.: *Univ. Maryland Agric. Exp. Station Bull.*, A—106: i—41 (1969).
15. Callahan P. S.: *J. Kansas Entomol. Soc.*, 30: 59—63 (1957a).
16. Callahan P. S.: *Ann. Ent. Soc. Am.*, 50: 444—452 (1957b).
17. Cripps C.: *Proc. Roy. Entomol. Soc. London.*, A22: 42—43 (1947).
18. Dethier V. G.: *Chemical insect attractants and repellents*. Philadelphia. P. Blakiston's Son and Co., pp. 289 (1947).
19. Dethier V. G.: *Trans. Intern. Congr. Entomol.*, 9th, Amsterdam, 2: 81—83 (1953).
20. Dethier V. G.: *Evolution*, 8: 33—51 (1954).
21. Dethier V. G.: *The physiology of insect senses*, London, Mothuen & Co. Ltd., London, pp. 226 (1963).
22. Dethier V. G., Barton-Brown L., Smith C. N.: *J. Econ. Entomol.*, 53: 134—136 (1960).

23. Eisner T., SilberglieD R. E., Aneshansley D., Carrel J. E., Howland H. C.: *Science*, 166: 1172—1174 (1969).
24. Felson J. W.: *J. Econ. Entomol.*, 24: 827—833 (1931).
25. Fraenkel G.: *Trans. Intern. Congr. Entomol.*, 9th, Amsterdam, 2: 90—100 (1953).
26. Fraenkel G.: *Proc. 4th Int. Congr. Biochem.*, Vienna: 12—14 (1958).
27. Fraenkel G.: *Science*, 129: 1466—1470 (1959).
28. Fraenkel G., Gunn D. L.: *The orientation of animals, kinesis, taxes and compass reaction*. Oxford. Clarendon Press., pp. 352 (1940).
29. Gilbert B. L., Norris D. M.: *J. Insect Physiol.*, 14: 1063—1068 (1968).
30. Goedon R. D., Norris D. M.: *Ann. Ent. Soc. Am.*, 58: 249—252 (1965).
31. GötZ B.: *Ztschr. f. Vergleich. Physiol.*, 23: 429—503 (1936).
32. GötZ B.: *Anz. f. Schädlingsk.*, 14: 92—93 (1938).
33. Gupta P. D., Thorsteinson A. J.: *Entomol. Exptl. Appl.*, 3: 305—314 (1960).
34. Hamamura Y.: *Nature*, 183: 1746—1747 (1956).
35. Hamamura Y., Nayashiya K., Naite K., Matsuura K., Nishida J.: *Nature* 194: 745—755 (1962).
36. Heidweg H., Thorsteinson A. J.: *Entomol. Exptl. Appl.*, 4: 165—177 (1961).
37. Herber E.: *J. Econ. Entomol.*, 48: 426—430 (1955).
38. Horie Y.: *J. Sericult. Sci. Japan*, 31: 258—264 (1962).
39. House H. L.: *Ann. Rev. Biochem.*, 31: 653—672 (1962).
40. Hsiao T. H.: *J. Insect Physiol.*, 15: 1785—1790 (1969).
41. Ibbotson A.: *Entomol. Exptl. Appl.*, 3: 84—92 (1960).
42. Ibbotson I., Kennedy J. S.: *J. Exptl. Biol.*, 36: 377—390 (1959).
43. Ilse D.: *Nature*, 140: 544—545 (1937).
44. Ito T.: *Bull. Sericult. Exptl. Sta.*, 17: 91—117 (1961a).
45. Ito T.: *Bull. Sericult. Exptl. Sta.*, 17: 119—136 (1961b).
46. Jaynes H. A., Speers C. F.: *J. Econ. Entomol.* 42: 221—225 (1949).
47. Jones H. A., Bailey S. F., Emsweller S. L.: *Hilgardia*, 8: 215—232 (1934).
48. Jermy T.: *Proc. 12th Inter. Congr. Ent.*, London 1964: (Publ. 1965).
49. Keller J. C., Maxwell F. G., Jenkins J. N.: *J. Econ. Entomol.*, 55: 800—801 (1962).
50. Kennedy C. H.: *Ent. Soc. Amer. Ann.*, 20: 87—106 (1927).
51. Kennedy J. S.: *Trans. Intern. Congr. Entomol.*, 9th, Amsterdam, 2: 106—113 (1953).
52. Kennedy J. S.: *Entomol. Exptl., Appl.*, 1: 50—65 (1958).
53. Kennedy J. S., Booth C. O.: *Ann. Appl. Biol.*, 38: 25—64 (1951).
54. Keller J. C., Maxwell F. G., Jenkins J. N., Davich T. B.: *J. Econ. Entomol.*, 56: 110—111 (1963).
55. Kennedy J. S., Stroyan H. L. G.: *Ann. Rev. Entomol.*, 4: 139—160 (1959).
56. Knoll F.: *Zool. Bot. Gesell. Wien, Abhandl.* 12: 1—645 (1921—1926).
57. Kuhn R., Lew I.: in *Origins of Resistance to Toxic Agents*, Academic Press. New York, 122—132 (1955).
58. Larson A. O., Fisher C. K.: *U. S. Dept. Agr. Tech. Bull.*, 593: 1—70 (1938).
59. Lipke H., Fraenkel G.: *Ann. Rev. Entomol.*, 1: 17—44 (1956).

60. Leomis R. S., Beck S. D., Stauffer J. F.: *Plant Physiol.*, 32:379—385 (1957).
61. Maxwell F. G., Jenkins J. N., Keller J. C.: *J. Econ. Entomol.*, 56: 894—895 (1963b).
62. Maxwell F. G., Jenkins J. N., Keller J. C.: *J. Econ. Entomol.*, 56: 449—454 (1963a).
63. Mazohin-Porsznjakov G. A.: *Zrenie nasekomych*, Moskva, pp. 262 (1956).
64. Mazohin-Porsznjakov G. A.: *Insect vision.*, Plenum Press, New York, pp. 306 (1969).
65. Maltais J. B., Auclair J. L.: *J. Insect Physiol.*, 8:391—400 (1962).
66. McIndeo N. E.: *Proc. Ent. Soc. Wash.*, 37: 36—42 (1935).
67. Mittler T. E., Dadd R. H.: *J. Insect Physiol.*, 9: 623—645 (1963a).
68. Mittler T. E., Dadd R. H.: *J. Insect Physiol.*, 9: 741—757 (1963b).
69. Mittler T. E., Dadd R., H.:
70. Moore R. H.: *Proc. Oklahoma Acad. Sci.*, 8: 16—18 (1928).
71. Murphey F. J., Burbutis P. P.: *J. Econ. Entomol.*, 60: 156—161 (1967).
72. Nayar J. K., Thosteinson A. J.: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 56: 174—178 (1963).
73. Nayar J. K., Fraenkel G.: *J. Insect Physiol.*, 8:505—525 (1962).
74. Nishijima K.: *Entomol. Exptl., Appl.* 3:38—47 (1960).
75. Nuortova P.: *Ann. Acad. Sci. Fennicae, Ser. A IV*, 19: 1—109 (1952).
76. Nuortova P.: *Ann. Zool. Soc. Zool.-Botan. Fennicae Vanamo*, 23:1—58 (1962).
77. Paech K.: *Biochemie und Physiologie der secundären Pflanzenstoffe*. Springer—Verlag, Berlin, pp. 268 (1950).
78. Painter R. H.: *Amer. Nat.* 70: 547—566 (1936).
79. Painter R. H.: *Insect Resistance in Crop Plants.*, Mac Millan Comp., New York, pp. 520 (1951).
80. Perren J. P., Jasmin J. J.: *Can. Entomol.*, 95: 334—336 (1963).
81. Perren J. P., Jasmin J. J., Lafrance J.: *Can. Entomol.*, 92: 762—767 (1960).
82. Pepp H. W., Brown F.: in *Biological Effects of Radiation*. McGraw-Hill Book Co, New York, 2:763—790 (1936).
83. Prokopy R. J.: *Entomol. Exptl. Appl.*, 11: 403—422 (1968).
84. Richardson C. H.: *Science*, 33: 613—616 (1916).
85. Richardson C. H.: *U. S. Dept. Agr. Dept. Bul.*, 1324: 1—171 (1925).
86. Rockstein M.: *The Physiology of Insecta.*, Academic Press. New York and London., Vol. I, pp. 640 i Vol. II, pp. 905 (1965).
87. Schreiber K.: *Entomol. Exptl. Appl.*, I: 28—37 (1958).
88. Shull C. A.: *Bot. Gaz.*, 87: 583—607 (1929).
89. Snelling R. O., Painter R. H., Parker J. H., Osborn W. M.: *U. S. Dept. Agr. Tech. Bul.*, 585: 1—56 (1937).
90. Sturckow B., Lew I.: *Entomol. Exptl. Appl.*, 4: 133—142 (1961).
91. Therpe W. H., Crombie A. C., Hill R., Darragh J. H.: *J. Exptl. Biol.*, 23: 234—266 (1947).
92. Thorsteinson A. J.: *Proc. 10th Intern. Congr. Entomol.*, Montreal, 2:599—602 (1958a).
93. Thorsteinson A. J.: *Entomol. Exptl. Appl.*, 1:23—27 (1958b).

94. Thorsteinson A. J.: *Ann. Rev. Entomol.*, 5:193—218 (1960).
95. Thorsteinson A. J., Nayar J. K.: *Can. J. Zool.*, 41:931—935 (1963).
96. Tischler J.: *Meded. Land. b. Hogesch.*, 61:1—49 (1961).
97. Trouvelot B.: *7th Int. Congr. Entomol. Proc.*, 4: 2726—2730 (1939).
98. Uvarov B. P.: *5th Int. Congr. Entomol. Proc.*: 353—360 (1933).
99. Waldbauer G. P.: *Entomol. Exptl. Appl.*, 5: 147—158 (1962).
100. Weiss H. B., McCoy E. E., Jr., Boyd W. M.: *N. Y. Ent. Soc. Jour.*, 52: 27—43 (1944).
101. Wilde J. de: *Entomol. Exptl. Appl.*, 1: 14—22 (1958).
102. Wilde J., de, Brader L., Ticheler J.: *Proc. 10th Intern. Congr. Entomol.* :550—553 (1965).