

JAN BOCZEK, EWA SZLENDAK
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie

WPŁYW STRESÓW ROŚLINNYCH NA PORAŻENIE ROŚLIN PRZEZ SZKODNIKI

Szacuje się, że w roku 2000 prawie połowa ludności świata będzie żyć w miastach. Przyrost populacji ludzkiej o każdy milion pociąga za sobą utratę ok. 50 000 ha ziem uprawnych, przeznaczonych na rozwój infrastruktury miejskiej. Ziemi uprawnej ubywa z roku na rok, pogłębia się bowiem proces zakwaszania, zasalania gleb, zanieczyszczania ich chemikaliami pochodzącymi z rozrastającego się przemysłu i rozbudowanej komunikacji. Takie czynniki, jak gwałtowny przyrost demograficzny, spadek poziomu opadów atmosferycznych, pustynnienie wielu regionów, kumulują się, co grozi w niedalekiej przyszłości deficytem żywności. Rocznie wycinane są także lasy o powierzchni równej powierzchni Polski, co również niekorzystnie wpływa na klimat. Pustynnienie sięga 6 milionów hektarów w skali roku, a jak ostatnio szacuje się, ok. 350 milionów hektarów gleb jest zasolonych i nieprzydatnych w rolnictwie.

Produkty roślinne stanowią około 80% pożywienia ludzi i procent ten wzrasta z roku na rok. Rośliny rosnące w stresowych warunkach podlegają wielu modyfikacjom. Mają zmieniony wygląd i skład chemiczny, a tym samym stają się mniej lub bardziej atrakcyjnym pokarmem dla roślinożernych owadów i innych fitofagów. Rola nauk rolniczych polega na hodowli odmian tolerujących warunki stresowe i opracowywaniu zaleceń, które pozwolą zachować w tych warunkach dużą produktywność roślin. Opracowuje się także zalecenia ograniczające stresy roślin w środowisku ich uprawy [9]*.

Stresy pochodzenia glebowo-mineralnego

Gleba dostarcza roślinom składników mineralnych. Aby rośliny w pełni wykorzystywały energię słoneczną, wodę i CO₂ muszą mieć dostęp do składników pokarmowych znajdujących się w optymalnych proporcjach. Zarówno niedobór jak i nadmiar któregośkolwiek składnika wywołuje stres rośliny, a pośrednio wpływa na fitofagi, a nawet ich pasożyty i drapieżce. Wszystkie wymienione wyżej grupy organizmów reagują nawet na bardzo małe zmiany w wyglądzie i składzie biochemicznym rośliny.

Spośród 17 pierwiastków istotnych dla roślin, szczególnie ważny wydaje się być

* Artykuł opracowano opierając się głównie na informacjach zawartych w cytowanym tekście.

azot. Rośliny zawierają ok. 2% azotu, jedynie w roślinach motylkowatych jest go więcej, bo ok. 5%. Jego niedobór powoduje zahamowanie wzrostu rośliny i żółknięcie liści. Azot jest również bardzo ważny dla fitofagicznych owadów i roztoczy. W ciele tych zwierząt stwierdzono aż ok. 7% tego pierwiastka. Przypuszcza się, że stonogi pobierają wraz z pokarmem odpowiednie ilości azotu niezbędnego do ich prawidłowego funkcjonowania. Zawartość azotu w glebach przeznaczonych pod uprawę jest zwykle zbyt niska, co powoduje, że uzupełniamy ten niedobór stosując odpowiednie nawozy. Wpływ nawożenia azotowego na fitofagi zależy od gatunku owada, gatunku rośliny żywicielskiej, żyzności gleby i szeregu innych czynników. Wzrost poziomu azotu w roślinach zwykle sprzyja rozwojowi fitofagów, chociaż także może mieć ujemny wpływ na ich rozwój lub nie ujawnić się w ogóle. Rośliny silnie nawożone azotem są ciemnozielone i zawierają więcej wody w tkankach. Rozwój wegetatywny takich roślin zwykle przedłuża się, co także sprzyja namnażaniu fitofagów.

Fosfor jest również ważnym pierwiastkiem dla wszystkich organizmów, a jego brak lub niedobór uniemożliwia pobieranie innych składników pokarmowych. Fosfor jest konieczny dla prawidłowego przebiegu fotosyntezy. Rośliny rosnące w warunkach niedoboru fosforu są karłowate, ciemnozielone, dojrzewają z opóźnieniem. Następuje w nich zahamowanie metabolizmu białek i ograniczenie syntezy auksyn. Niedobór fosforu w roślinach nie wpływa znacząco na rozwój zasiedlających je owadów.

Potas reguluje w roślinach syntezę zarówno skrobi, białek, jak i chlorofilu. Wpływa na translokację cukrów, dzielenie się komórek i wzrost roślin. Gleby zakwaszone mają zwykle niedobór potasu, natomiast gleby o wysokim pH zawierają go zwykle dostatecznie dużo. Rośliny rosnące w warunkach niedoboru potasu mają dolne, starsze liście z nekrozami, chlorotyczne. W takich roślinach gromadzi się dużo rozpuszczalnych aminokwasów, węglowodanów i cukrów redukujących, a mało białek. Niedobór potasu zwykle sprzyja rozwojowi fitofagów, podczas gdy optimum i nadmiar tego składnika zwykle wpływa ujemnie na te organizmy.

Łączne nawożenie NPK wpływa zarówno na skład rośliny, jak i na fitofagi w wieloraki sposób. Zwykle wysoki poziom N i wysoki stosunek N/K stymulują rozwój owadów. Rośliny rosnące w warunkach zrównoważonego nawożenia lepiej znoszą uszkodzenia przez fitofagi, gdyż łatwiej regenerują zniszczone tkanki i organy.

Odczyn pH gleby zmienia rozpuszczalność niektórych pierwiastków w niej zawartych, np.: żelazo, cynk, miedź, mangan, przez co może być czynnikiem stresowym dla roślin uprawnych. Żelazo, cynk, miedź i mangan są mniej rozpuszczalne w glebach zasadowych niż w kwaśnych. Nieodpowiednie pH ogranicza rozwój i powoduje karłowatość roślin, a tym samym ogranicza żerowanie fitofagów. Zasolenie gleby ma także istotny i wieloraki wpływ na rośliny i na fitofagi. W roślinach rosnących na glebach zakwaszonych gromadzi się dużo wolnych aminokwasów, kwasów organicznych, alkaloidów i flawonów, a mało białek. Musi mieć to wpływ na fitofagi, gdyż zmienia się obronność i wartość pokarmowa takich roślin. Spośród specyficznych substancji roślinnych alkaloidy są jednymi z najważniejszych allelozwiązków, substancji obronnych roślin przed fitofagami.

Rośliny rosnące w stresie są albo przez owady unikane, albo odwrotnie, te ostatnie żerują na nich intensywniej, aby uzupełnić potrzebne im składniki. Owady mogą również włączać dodatkowe systemy enzymatyczne lub wykorzystywać goszczące w ich mycetomach symbiotyczne mikroorganizmy, aby transformować i przyswajać składniki pokarmowe z atakowanych roślin. Owady mogą także zmieniać swoje upodobania pokarmowe porzucając organy roślin, na których uprzednio żerowały, i przechodzić na organy bogatsze w niezbędne dla nich składniki. Niektóre z owadów okresowo mogą pobierać pokarm zwierzęcy, stając się drapieżcami lub wykazując kanibalizm. W warunkach stresowych roślin przedłuża się zwykle rozwój nowego pokolenia owadów, lęgą się mniejsze osobniki dorosłe, składają mniej jaj. Obserwuje się zwykle większą śmiertelność u osobników kolejnego pokolenia. Efektem tych zmian jest często wolniejszy rozwój populacji. Niekiedy jednak wzrost poziomu rozpuszczalnych związków azotowych w tkankach roślin, a co za tym idzie intensywniejsze żerowanie owadów prowadzi do szybszego wzrostu populacji na roślinach rosnących w warunkach stresowych. Takie skutki obserwowano często w przypadku mszyc, u których ponadto w tych warunkach pojawiało się więcej form uskrzydłych (tab. 1).

Z powyższego przeglądu widać, że zależności i powiązania między rośliną, glebą a fitofagiem są bardzo skomplikowane i złożone. Trudno jest także porównywać wyniki różnych badaczy, gdyż każdy prowadził doświadczenia w innych warunkach glebowych, a te warunki, jak wykazano wyżej, wpływają decydująco na morfologię, fenologię i fizjologię roślin i w dalszym efekcie na biologię fitofagów. Z tego powodu bardzo trudno jest zalecać określone nawożenie jako metodę ograniczenia populacji fitofaga, gdyż efekt nawożenia zależy od odmiany rośliny, rodzaju gleby i od pogody.

Tabela 1

Przykłady wpływu składu rośliny na owady i roztocze [9]

Roślina	fitofag	reakcja fitofaga
jabłoń	mszyce	populacja wzrastała, gdy spadał poziom K
	<i>T. urticae</i>	wzrost poziomu N w liściach = wzrost płodności i dł. życia
	<i>P. ulmi</i>	dodatnia korelacja pomiędzy poziomem N w liściach i wzrostu populacji
kapusta	<i>Pieris brassicae</i>	niedostatek N i Fe zwalniały rozwój
	<i>Br. brassicae</i>	ujemna korelacja między N w roślinach i tworzeniem skrzydeł
kukurydza	<i>Ost. nubilalis</i>	przeżywalność larw wzrastała na roślinach na polach nawożonych
ogórek	<i>Acyr. pisi</i>	K zwiększał populację, ale wysokie nawożenie K redukowało populację
ziemniak	<i>M. persicae</i>	wysokie nawożenie K redukowało populację, N zwiększało populację
	<i>L. decemlineata</i>	liczebność jaj większa przy niskim i wysokim poziomie N
truskawki	<i>T. urticae</i>	N w liściach wpływał na liczebność roztoczy, ale nie na czas rozwoju
pomidor	<i>T. vaporarorium</i>	rośliny optymalnie nawożone były najmniej atrakcyjne, brak P lub Mg zwiększała atrakcyjność
pszenica	mszyce	niska zawartość azotanów w soku liści sprzyjała większej populacji mszyc

Stres wodny

Życie roślin, podobnie jak i innych żywych organizmów, uzależnione jest w zasadniczym stopniu od wody. Zarówno deficyt jak i nadmiar tego komponentu stanowi dla rośliny poważny stres. Do trwającego dłużej stresu wodnego rośliny mogą się przystosować tylko w ograniczonym zakresie. W roślinach rosnących w stresie wodnym wzrasta poziom nieorganicznych jonów, kwasów organicznych, rozpuszczalnych węglowodanów i białek, różnych aminokwasów i innych związków azotowych. Te zmiany w fizjologii roślin wywierają znaczący wpływ na fitofagi. Na roślinach poddanych stresowi wodnemu obserwowano spadek liczebności w populacji mszyc i wzrost liczebności skoczków. Obniżenie turgoru w tkankach roślin limitowało rozwój mszyc, obserwowano zmiany płodności, długości życia i wzrost liczebności form uskrzydłych. Mszyce na takich roślinach inaczej się zachowywały, były podniecone i szukały roślin zawierających więcej wody. Wzrost poziomu waliny i proliny w liściach w stresie wodnym stymulował natomiast skoczki do żerowania.

Zawartość wody w pożywieniu wpływa na trawienie i stopień wykorzystania strawionego pokarmu przez owady. Stwierdzono na przykład negatywną korelację między zawartością wody w liściach soi a porażeniem tej rośliny przez miniarki. Pasikoniki żerowały z różną intensywnością na roślinach w zależności od ich uwodnienia, a płodność bielinka rzepnika była także w zasadniczym stopniu uzależniona od tego czynnika.

Zmiana w metabolizmie węglowodanów pod wpływem stresu wodnego prowadzi do wzrostu poziomu cukrów rozpuszczalnych i zmian proporcji cukrów prostych do skrobi, przez co zmienia się ciśnienie osmotyczne tkanek.

Rośliny w stresie wodnym mają także zmieniony poziom specyficznych substancji obronnych. Przy deficycie wody poziom jednych substancji może wzrastać, innych maleć. Na przykład poziom substancji zawierających N i S wzrastał we wszystkich typach roślin, podczas gdy poziom związków terpenoidowych wzrastał jedynie w roślinach zielnych i krzewach, a malał w drzewach. W tkankach roślin poddanych stresowi wodnemu nie zmieniał się natomiast poziom fenoli w porównaniu z grupą kontrolną. Substancje specyficzne decydują zwykle o atrakcyjności, akceptacji rośliny i wykorzystywaniu pokarmu przez fitofaga, determinują więc równocześnie rozwój populacji roślinożercy.

Wraz ze stresem wodnym następują w roślinach zmiany w poziomie regulatorów wzrostu. Szarańczaki i świerszcze, jak się okazało, silnie reagowały na poziom tych związków w roślinach zwiększoną lub zmniejszoną reprodukcją i odpowiednimi wahaniem dotyczącymi długości życia.

Stres wodny rośliny żywicielskiej oddziałuje także na mikrośrodowisko, w którym fitofag żyje. Wykazano, że długotrwały stres wodny modyfikuje strukturę roślin, np. zmieniona struktura listowia drzew oddziałuje na temperaturę i wilgotność w jego obrębie oraz w bezpośrednim otoczeniu fitofaga żyjącego na lub w liściu. Promieniowanie sięga głębiej w listowie, nawet do powierzchni gleby, a temperatura w dolnej części roślin znacząco się podnosi. Ciśnienie pary wodnej w listowiu może być nawet o 1 kilopascal wyższe niż poza roślinami, szczególnie jeśli wilgotność gle-

by jest wysoka, a powietrze jest suche. Liście roślin w stresie wodnym więdną i zwi-
wiają się; mają obniżoną transpirację, dlatego ich temperatura jest wyższa. Wszystkie
wymienione zmiany w środowisku fitofaga wpływają na jego zachowanie i rozmna-
żanie, a w końcowym efekcie na rozwój populacji.

Stres cieplny

Temperatura otoczenia określa przeżywalność, wzrost i rozmnażanie zarówno
roślin, jak i ich fitofagów. Każdy gatunek ma określone wymagania cieplne i dana
temperatura może stanowić optimum dla jednego, a być stresującą dla innego
gatunku fitofaga czy rośliny. Roślina w stresie cieplnym ma zmienioną fizjologię,
wygląd lub zawartość substancji obronnych, co może się wyrażać w zmienionej
odporności na fitofagi. Stres cieplny wpływa na wzrost i rozwój roślin, co powoduje
zmiany fenologiczne lub zmienia fizjologię czy zachowanie się owada, wyrażające
się w zmienionej bionomii i dynamice populacji.

Temperatura liści może się dość znacznie różnić w stosunku do temperatury
otoczenia; może być wyższa o 5 czy też niższa nawet o 10 stopni w stosunku do tem-
peratury otoczenia i jest funkcją wielkości listowia, rozkładu ciepła w koronie rośliny
i wilgotności gleby. Przy niższych temperaturach wzrasta w roślinie poziom
fenoli i gromadzą się cukry. Rośliny takie zwykle mają grubsze liście, o grubszej
warstwie wosków na powierzchni, co zmienia atrakcyjność rośliny i zachowanie
owada. Przy wyższych temperaturach następują zmiany w poziomie gromadzonych
substancji specyficznych, które to związki stanowią główną barierę ochronną dla
roślin, ale także niekiedy są atraktantem dla fitofagów. Przy wyższych temperatu-
rach następuje też gromadzenie skrobi i innych substancji zapasowych, zmiana w
poziomie kwasów tłuszczowych i wzrost stężenia aminokwasów. Może także nastę-
pować blokada ekspresji genów.

Jak więc wynika z powyższych danych temperatura może zmieniać odporność
roślin danej odmiany na porażenie. Ilustrują to dobrze następujące obserwacje.
Spadek temperatury z 16 do 7 °C likwidował odporność lucerny na mszycę grocho-
wą i mszycę lucernową. Pszenica odporna na pryszczarka heskiego traciła tę od-
porność przy wyższej temperaturze.

Owady wykazują stosunkowo mały zakres tolerancji na wahania temperatur
wokół temperatury optymalnej dla ich biologii. Przy zmiennych temperaturach
owady mogą łatwo podlegać aklimacji [4, 5]. Działanie temperatury jest ściśle
powiązane z działaniem światła i wilgotności. Niska temperatura i skracający lub
wydłużający się dzień indukują diapauzę i zimowanie owadów. Trudno jest często
oddzielić działanie temperatury bez uwzględnienia w rozważaniach – wilgotności.
Oba te czynniki współdziałają we wpływie na wzrost, odporność rośliny i jej atrak-
cyjność dla fitofaga i entomofaga. Susza wyraża się równoczesnymi zmianami tem-
peratury i wilgotności powietrza oraz wilgotności gleby i wpływa na fitofaga i
roślinę, zmieniając jej skład jako pokarmu dla fitofaga. Rośliny rosnące w warun-

kach łagodnej suszy są lepszym pokarmem dla szkodników, gdyż mają wyższy poziom rozpuszczalnych związków azotowych i cukrów. Rośliny cierpiące z powodu suszy mogą być natomiast niekorzystnym pokarmem, gdyż w czasie suszy spada wilgotność powietrza, a wzrasta temperatura roślin, nawet do poziomu letalnego dla fitofaga. Przy dłuższej suszy przerwany zostaje słupek wody w ksylemie liści i łodyg. Prąd soku płynącego przez takie naczynia wywołuje powstawanie ultradźwięków, które czasami wabią fitofagi [8]. Potencjał osmotyczny tkanek staje się ujemny wskutek nagromadzenia czynnych substancji osmotycznych (jony nieorganiczne, aminokwasy, cukry proste, kwasy organiczne). W roślinie gromadzą się: chlor, potas, wapń, magnez, azot, sód. Kumulują się także inozytol i prolina, związki atrakcyjne dla owadów, pomagające im w odszukiwaniu rośliny żywicielskiej. Analogiczną rolę mogą również odgrywać wydzielane w nadmiarze etylen, etan i etanol. Z drugiej jednak strony należy pamiętać, że susza obniża względne stężenie większości terpenów, przez co te związki z atraktantów stają się repelentami. W okresach suszy obserwuje się zwykle nasilone występowanie skoczków, miodówek i wciornastków. Mszyce natomiast reprezentują grupę szkodników, których liczebność populacji może być wysoka zarówno w okresie suszy, jak i w sezonach wegetacji o chłodnej, wilgotnej pogodzie. Są lata, które określamy jako „mszycowe”, i inne, kiedy mszyc jest mniej i trudno jednoznacznie określić, który z wymienionych wyżej czynników odegrał decydującą rolę w rozwoju danego gatunku mszycy [8].

Temperatura wpływa także na rozwój i wirulencję patogenów atakujących rośliny i fitofagi. Obronność zarówno roślin, jak i owadów przed patogenami w zmieniających warunkach temperatury może spadać lub rosnać. Rośliny chore stanowią zwykle gorszy pokarm dla owadów, gdyż zawierają większe ilości substancji obronnych, które utrudniają lub uniemożliwiają ich trawienie. Tylko niekiedy rośliny chore są lepszym pokarmem np. rośliny porażone przez wirusy są liczniej porażane przez niektóre gatunki mszyc. Obniżona temperatura może zwiększać patogeniczność wirusów, bakterii i pomnażać śmiertelność zaatakowanych owadów. W wyższej temperaturze występuje zmienna aktywność enzymów, co u owadów potraktowanych pestycydem powoduje wyższą śmiertelność. Toksyczność większości insektycydów z grupy karbaminianów wzrasta wraz ze wzrostem temperatury, a toksyczność wielu pyretroidów – maleje.

Znając dokładnie wpływ temperatury na rośliny i fitofagi można będzie w przyszłości drogą hodowli i rozstawy roślin na polu regulować ich wygląd (omszenie, kształt liści i całej korony rośliny), i w ten sposób wpływać na jej atrakcyjność dla fitofaga.

Stres wywołany zmianami stopnia ekspozycji na światło

Rośliny podlegają działaniu widzialnego światła słonecznego, ultrafioletu i podczerwieni. Ich chloroplasty absorbują światło i wykorzystują je w procesie fotosyntezy. Także fitofagi reagują na światło, przynajmniej w zakresie długości fal

350–600 nm. Poziom fotosyntezy pośrednio wpływa na odporność rośliny na fitofaga. Zacienianie roślin kukurydzy obniża jej odporność na omacnicę prosowiankę, a pszenicy – na ździeblarza północnego. Wiąże się to z obniżoną zawartością allelozwiązków (np. fenoli) i wzrostem rozpuszczalnych węglowodanów w roślinach zacienianych. Światło ultrafioletu może być czynnikiem stresującym rośliny, hamuje fotosyntezę, zaburza przemieszczanie asymilatów. Rośliny poddane działaniu UV mogą mieć więcej substancji specyficznych, np. kwercytyny, i stają się mniej atrakcyjne dla fitofagów. W wyniku zaniku warstwy ozonowej nad naszym globem mamy do czynienia z tzw. efektem szklarniowym. Wzrasta ilość światła w zakresie ultrafioletu osiągającego Ziemię i urealnia się niebezpieczeństwo negatywnego oddziaływania tego czynnika na rośliny uprawne i często korzystnego oddziaływania na fitofagi.

Stres wywołany oddziaływaniem zoocydów

Niektóre zoocydy i ich metabolity mogą hamować lub stymulować podział komórek i ich wydłużanie się. Zoocydy wpływają w ten sposób na wzrost roślin, na zawartość ich suchej masy i aktywność enzymów roślinnych [7]. Subletalne dawki insektycydów wpływają na bionomię szkodników i ich wrogów naturalnych [6]. W warunkach intensywnej ochrony chemicznej następuje również wyniszczenie wrogów naturalnych. Zoocyd nigdy nie likwiduje 100% populacji szkodnika, a osobniki pozostałe przy życiu mogą być stymulowane do intensywnego żerowania. Składają wówczas więcej jaj, a ich populacja szybko osiąga poziom sprzed zabiegu. Takie zjawisko obserwowano u kilku gatunków skoczaków traktowanych różnymi insektycydami. W traktowanych roślinach ryżu stwierdzono wyższy poziom związków azotowych i spadek zawartości wapnia. Rośliny te miały cieńsze ściany komórkowe i łatwiej były uszkodzane przez skoczki. Traktowanie bawełny i orzeszków ziemnych środkami ochrony powodowało stymulację żerowania przedziorków oraz niszczenie ich wrażliwych wrogów naturalnych, co w efekcie prowadziło do masowego pojawu przedziorków. Gąsienice niektórych gatunków przeżywające zabieg przeobrażały się w motyle składające mniej jaj. Jaja te charakteryzowała również niska żywotność. Zauważono ponadto, że rośliny znajdujące się w stresie cieplnym lub wodnym absorbowały mniej karbofuranu niż rośliny rosnące w warunkach korzystnych i były mniej toksyczne dla chrząszczy i dla populacji przedziorków, których liczebność po zabiegu szybko wzrastała [7].

Rośliny bawełny traktowane chlordimeformem miały krótsze ogonki liściowe, a większe liście, później kwitły, zawierały więcej składników pokarmowych i chętniej były atakowane przez szkodniki o kłującym aparacie gębowym. W roślinach traktowanych zoocydami może wzrastać lub maleć poziom związków azotowych, węglowodanów oraz takich pierwiastków jak: P, K, Zn, Fe, Cu i Mn. W roślinach motylkowatych traktowanych karbofuranem wzrasta wiązanie azotu i rośliny takie lepiej tolerują szkodniki.

Stres wywołany oddziaływaniem herbicydów i regulatorów wzrostu na rośliny

Stwierdzono, że liczebność niektórych gatunków owadów żerujących na roślinach traktowanych herbicydami była wyższa niż na nie traktowanych. Próbowano ponadto regulować poziom populacji szkodników przez stosowanie systemicznych substancji o charakterze regulatorów wzrostu roślin i hormonów roślinnych. W przypadku obu grup tych substancji stwierdzono zarówno przykłady działania bezpośredniego na owady, jak i pośredniego poprzez roślinę żywicielską, w wyniku zmienionej fizjologii rośliny.

Niektóre herbicydy są toksyczne dla owadów. Liczne parazytoidy i niektóre roślinożerne błonkówki są wrażliwe na 2,4-D. Środki te działały toksycznie albo jako repelenty lub owicydy. Brak drapieżców i pasożytów prowadził do wzrostu liczebności mszyc zbożowych i innych szkodników. Znane są jednak także przykłady odwrotnego działania tychże substancji. Herbicydy mogą stymulować rozwój wrogów naturalnych (np. Alachlor pobudzał rozwój biedronek i pasożytniczych błonkówek na bawelnie). Liczne inne herbicydy stosowane na tej roślinie nie miały wpływu na liczebność szkodników ani ich wrogów.

Stosowanie herbicydów prowadzi często do zaburzeń w fotosyntezie, redukcji translokacji składników pokarmowych we floemie traktowanych roślin, zmian fenologii i jej składu chemicznego. Kukurydza traktowana 2,4-D miała wyższy poziom białka, a groch – więcej aminokwasów, co stymulowało wzrost populacji omacnicy prosowianki i mszycy grochowej. Jęczmień traktowany niektórymi herbicydami karbaminowymi zawierał więcej cukrów, czym stymulował rozwój populacji mszyc. Niektóre inne gatunki roślin uprawnych (soja i inne strączkowe) potraktowane herbicydem były preferowane przez szereg owadów [7].

Hormony roślinne poprzez zmianę metabolizmu roślin oddziałują na ich wzrost, strukturę, starzenie się, owocowanie i odporność na szkodniki. Zwykle stosowanie tych środków daje w końcowym efekcie wzrost plonu lub poprawę jego jakości. Regulatory wzrostu mogą zmieniać wartość pokarmową rośliny żywicielskiej przez zmianę poziomu białka lub aminokwasów. Mogą także stymulować roślinę do produkcji substancji specyficznych (np. fenoli, garbników), ale przede wszystkim zmieniają poziom i jakość substancji wabiących szkodnika. Okazuje się, że rośliny zaatakowane przez szkodniki wytwarzają etylen, który informuje rośliny sąsiednie o zagrożeniu i pobudza je do tworzenia obronnych substancji specyficznych, dzięki którym rośliny te stają się mało atrakcyjne dla następnego pokolenia szkodnika.

Niektóre hormony roślinne mają bezpośredni wpływ na fizjologię rozrodu owadów. Szarańcza żywiona pokarmem zawierającym niewielkie ilości kwasu giberelinowego miała opóźnione dojrzewanie i zapadała w diapauzę. Związek ten redukował także populacje przedziorków na jabłoni i fasoli. Kwas abscysynowy dodany do liści stymulował płodność i rozwój mszycy burakowej. Hydrozyd kwasu maleinowego redukował płodność i zwiększał śmiertelność nimf mszycy grochowej. CCC nie był deterentem pokarmowym dla mszycy zbożowej, brzoskwińskiej i kapuścianej, ale skutecznie redukował wzrost larw i poczwerek rolnic, chociaż w roślinach traktowanych tym związkiem stwierdzano wyższy poziom wolnych ami-

nokwasów i rozpuszczalnych związków azotowych. Zwiększał on także odporność sorga na mszyce, ograniczając rozkład pektyn w roślinach zaatakowanych przez te szkodniki.

Ogólnie więc można powiedzieć, że substancje wzrostowe, które hamują wzrost roślin, zmniejszają także liczebność fitofagów, zwłaszcza mszyc. Stosowanie tych związków jest jedną z szybkich metod potęgowania odporności roślin na fitofagi [7]. Wpływa także korzystnie na zawiązywanie owoców, kwitnienie i plonowanie.

Stres wynikający z zanieczyszczenia powietrza

Rośliny reagują na zanieczyszczenie powietrza powodowane przez wzrost stężenia SO_2 , fluorków, tlenków, azotu i ozonu. Nadmierna koncentracja tych substancji powoduje zakwaszenie wody i gleby. Wskutek tego następują zmiany we wzroście korzeni, aktywności mikrobiologicznej gleby, odporności rośliny na szkodniki, kiełkowaniu nasion i wzroście rośliny. Mieszanki różnych zanieczyszczeń mogą działać synergistycznie, antagonistycznie lub addytywnie. Wrażliwość różnych gatunków roślin na poszczególne zanieczyszczenia jest bardzo zróżnicowana (tab. 2) i może zależeć od odmiany, stadium rozwojowego, warunków środowiska.

Informacje dotyczące zmian w populacjach owadów i roztoczy pod wpływem zanieczyszczeń powietrza zebrano dla ok. 50 gatunków stawonogów. Negatywne korelacje między zanieczyszczeniem a liczebnością populacji stwierdzano przy bardzo dużym stężeniu zanieczyszczeń, a pozytywne przy zanieczyszczeniu średnim lub niskim.

Tabela 2

Przykłady różnej wrażliwości roślin na najczęstsze zanieczyszczenia [9]

związek	wrażliwe	pośrednie	tolerujące
fluorki	jęczmień, pszenica, morela, śliwa, sosna, świerk	truskawka, róża, lipa, wiśnia, klon, orzech włoski	lucerna, kapusta, seler, ogórek, pomidor, wierzba, tytoń, jabłoń
NO_2	marchew, sałata, koniczyna, groch, róża	kukurydza, fasola, ziemniak, pomidor, żyto, pszenica	cebula, brzoza, dąb, burak
O_3	lucerna, fasola, kukurydza, cebula, ziemniak, soja	kapusta, marchew, ogórek	bawełna, sałata, ryż, truskawka
SO_2	lucerna, fasola, marchew, ogórek, koniczyna, jabłoń	groch, żyto, dąb, pomidor, tulipan, modrzew, sosna	lilak, klon, brzoza, morela, grusza

Wpływ zanieczyszczenia powietrza na owady może być różnorodny – bezpośredni lub pośredni, poprzez rośliny żywicielskie. Może on wynikać z trzech głównych przyczyn: 1 – kumulacji związków zanieczyszczających (np. fluorków) w roślinach, co je osłabia, przywabiając owady, 2 – niszczenia pasożytów i drapieżców, 3 – zmian w mikroklimacie okolicy w kierunku korzystnym dla rozwoju owada.

Doświadczenia wykazały, że liczebność populacji owadów może wzrastać w warunkach zanieczyszczeń powietrza. Na przykład soja uprawiana w warunkach powietrza zanieczyszczonego SO_2 była silniej atakowana przez *Epilachna varivestis*. Także liczebność mszycy burakowej na bobie wzrastała w pobliżu dróg. Podobne wyniki uzyskano w warunkach miejskich u mszyc żerujących na głogu, fasoli i różach. W warunkach podwyższonego stężenia CO_2 w powietrzu obniżała się liczebność gąsienic atakujących liście soi i fasoli. Łączyło się to ze spadkiem poziomu związków azotowych w liściach i ich wykorzystaniem przez te owady. Przy bardzo dużych stężeniach zanieczyszczeń, zarówno gazowych jak i stałych, owady zwykle giną. Natomiast przy stężeniach niskich lub umiarkowanych obserwuje się stymulację żerowania, zwiększoną płodność i wzrost populacji.

Zanieczyszczenia mogą także wpływać na owady pośrednio, poprzez roślinę żywicielską zmieniając jej fizjologię oraz oddziałując na liczebność ich wrogów naturalnych. Obserwowano na przykład melanizm (ciemnienie) u 70 gatunków motyli żyjących w strefach zanieczyszczeń. Motyle te były, ze względu na swoje zabarwienie, silniej przetrzebiane przez drapieżce. Liczebność parazytoidów jest zwykle także uzależniona od tego, czy gospodarzem są fitofagi żerujące na roślinach rosnących w rejonie zanieczyszczonym, czy nie. Rośliny rosnące w stresie zawierają więcej allelozwiązków, co zapewnia fitofagom żerującym na takich roślinach większą odporność na atak patogenicznych grzybów, wirusów i bakterii.

Zanieczyszczenia często zmieniają wygląd roślin; omszenie liści, grubość warstwy wosku, zagęszczenie szparek, kolor liści i ich odblask, a nawet ich temperaturę. Stopień czystości środowiska wpływa na atrakcyjność roślin i zachowanie fitofagów na roślinie. Zmieniona roślina może być łatwiej lub trudniej znajdowana przez fitofaga i jego wrogów naturalnych. Stwierdzono, że SO_2 obniżało ilość lotnych związków terpenowych świerka, związków, które są atraktantami dla wielu fitofagów tych drzew. Świerki i brzozy rosnące w takich warunkach emitowały natomiast etan, który z kolei odstraszał niektóre fitofagi. Zarówno obserwacje terenowe jak i doświadczenia ściśle wykazały, że rośliny rosnące w warunkach zanieczyszczonego przez SO_2 powietrza są z reguły zasiedlane przez większą populację owadów fitofagicznych. Owady takie charakteryzują większe rozmiary ciała, o ile stężenie SO_2 nie przekracza 780 g/m^3 . SO_2 , podobnie jak fluorki, ołów i arsen ograniczają loty pszczoł i innych owadów zapylających i są dla nich truciznami.

Kwaśne deszcze obniżają pH gleby, zmieniając ich aktywność mikrobiologiczną i wpływając na mikoryzę. Mikroorganizmy wiążące azot są wrażliwe na zanieczyszczenia, zwłaszcza na obecność SO_2 i NO . W roślinach rosnących w warunkach zanieczyszczonego powietrza jest zwykle wyższy poziom wolnych aminokwasów i kwasów organicznych oraz cukrów redukujących, które sprzyjają rozwojowi fitofagów [10, 11], ale także np. flawonoidów, które hamują wzrost liczebności populacji owadów. Zanieczyszczenia wpływają również na funkcjonowanie szparek w liściach, zmieniając równowagę wodną roślin.

Stres wynikający z uszkodzeń mechanicznych

Uszkodzenia mechaniczne roślin, niezależnie od tego, czy spowodowały je owady, czy inne czynniki, wpływają zarówno na wzrost rośliny, jak i rozwój owadów na niej żyjących. Rośliny w zasadzie reagują podobnie na stresse wywołane przez patogeny, szkodniki lub czynniki abiotyczne, takie jak pył, grad, uderzenia piorunów, wiatr itp. Rośliny bronią się zmieniając swój skład chemiczny, głównie zawartość lipidów, białek, fenoli oraz produkując „hormon przyranny”.

Obronę roślin przed żerującymi szkodnikami określa się jako odporność indukowaną. Szkodniki żerując na roślinach z indukowaną odpornością wykazują zahamowanie rozwoju, mają mniejszy ciężar ciała i zwiększoną śmiertelność. Już w ciągu kilkudziesięciu minut po porażeniu zdrowej rośliny staje się ona nieodpowiednim pokarmem, niechętnie zjadanym przez fitofagi [2, 3, 10, 11]. Zawiera ona duże ilości fenoli, które później zamieniają się w toksyczne chinony. Zazwyczaj polifenole poprzez inhibicję oksydaz kwasu indoliloctowego (IAA) synergizują z auksyną. Natomiast monofenole poprzez aktywację oksydazy IAA są antagonistami auksyn. Niektóre owady żerując na roślinie wprowadzają do niej wraz ze śliną specyficzne substancje, wskutek czego powstają na roślinie galasy i inne zniekształcenia. Śmietka ćwiklanka, żerując na buraku porażonym wcześniej przez inne szkodniki, wykazywała znacznie wyższą śmiertelność niż na roślinach kontrolnych. Mszyca grochowa żerując na grochu stymuluje biosyntezę kumestrolu, który czyni tę roślinę odporną na późniejsze porażenie przez tego samego szkodnika. Stonka żerując na ziemniaku indukuje akumulację inhibitorów, głównie proteinaz, wskutek czego ziemniak staje się odporny na stonkę i zachowuje długo tę właściwość. Podobną reakcję obserwuje się niekiedy na roślinach uszkodzonych mechanicznie, a odporność taka może być zachowana w drzewach nawet przez kilka lat. Szereg przykładów indukowanej odporności cytowanych w dostępnej literaturze dotyczy zarówno roślin jednorocznych, jak i krzewów, i drzew. Stopień indukowanej odporności zależy od gatunku rośliny, jej wieku, okresu porażenia, rodzaju szkodnika i zaatakowanego organu. Uszkodzenia części wegetatywnej, blaszki liściowej rośliny starszej może mieć mniejszy wpływ na indukcję odporności niż uszkodzenia części generatywnych, żyłek czy też młodej rośliny. Niekiedy może być jednak odwrotnie – roślina mechanicznie uszkodzona może się stawać bardziej atrakcyjna, jeśli obniża się w niej poziom substancji repelentnych lub deterentnych.

Silny wiatr wpływa ujemnie na wzrost i rozwój roślin, a rośliny rosnące w stresie silnych wiatrów wykazują zmienny stopień porażenia przez szkodniki. Liście takich roślin mają zmienną temperaturę i wilgotność, często uszkodzoną warstwę wosku.

Uderzenia piorunów powodują w drzewach spadek zawartości wody, żywic, niektórych cukrów, co sprzyja porażeniu ich przez korniki. Pyły, w zależności od ich rodzaju, mogą wpływać różnorodnie na rośliny i ich fitofagi. Pył uliczny sprzyja występowaniu niektórych szkodników (mszyce, przedziorki), ale hamuje rozwój np. gąsienic i entomofagów [10, 11].

Stresy roślinne a entomofagi

Działanie entomofagów i patogenów atakujących szkodniki jest w dużym stopniu uzależnione od rośliny, na której żyje ich ofiara czy gospodarz. Ta zależność może być bezpośrednia, związana ze strukturą lub ze związkami chemicznymi zawartymi w roślinie, na której żyje ich ofiara czy gospodarz, lub pośrednia dzięki związkom chemicznym i pożywieniu, jakie ich gospodarz czy ofiara pobiera żerując na roślinie [3]. Jakość i ilość pożywienia fitofaga wpływa na jego parazytoidy i drapieżce. Rośliny znajdujące się w stresie wpływają na liczebność populacji obu tych grup. Procent samic parazytoida *Comperiella bifasciata* wahał się między 45 a 84 w zależności od jakości rośliny żywicielskiej i liczebności jego gospodarza – czerwca *Aonidiella aurantii*. Liczebność parazytoida *Pediobius faveolatus* była ograniczana, gdy jego gospodarz *Epilachna varivestis* żerował na liściach soi odpornej odmiany. Dodanie 0,1% nikotyny do diety gąsienic *Manduca sexta* powodowało wysoką śmiertelność parazytoida *Apanteles congregatus*.

Istotny wpływ ma także wygląd rośliny, na której fitofag żeruje. Jaja słonecznicy żerującej na odmianie bawełny o silnie omszonych liściach były nieliczne i silnie porażane przez kruszynki. Spasożytowanie przez kruszynka jaj motyli było wyższe, gdy fitofag żerował na soi uprawianej współrzędnie z innymi roślinami, niż gdy rosła w monokulturze.

Stopień spasożytowania może być uzależniony od związków lotnych rośliny, które ograniczają lub stymulują aktywność, a więc przyczyniają się do wzmożonego poszukiwania gospodarza. Spasożytowanie jaj słonecznicy przez kruszynka było niskie na liściach odmian bawełny bez gruczołów nektarowych i wysokie na odmianach z gruczołami.

Podobne obserwacje przeprowadzono z drapieżcami. Stresy roślinne mogą wpływać na nie bezpośrednio lub pośrednio. Młode larwy złotooka intensywniej poszukiwały ofiar na bawełnie niż na tytoniu z silnie owłosionymi liśćmi. Śmiertelność nimf i stopień rozwoju drapieżnego pluskwiaka *Perillus bioculatus* zależał od gatunku ofiary i typu rośliny, na której występował.

Drapieżce żerujące na owadach porażonych przez patogeny wykazują gorszy rozwój. Żerowanie na określonym materiale roślinnym niekiedy bezpośrednio chroni fitofaga przed porażeniem przez takie patogeny jak wirusy lub bakterie. Może być jednak i tak, że substancje specyficzne rośliny mogą uwrażliwiać fitofaga. Wrażliwość stonki ziemniaczanej na patogena grzybowego *Beauveria bassiana* była wyższa, gdy jej larwy żerowały na określonych gatunkach *Solanum*. Sugeruje to możliwość hodowli roślin w takim kierunku, aby stymulowały aktywność entomofagów lub były atrakcyjne dla nich jako miejsca żerowania.

Stres wynikający z porażenia rośliny przez patogeny

Owady żerują często na roślinach chorych, porażonych przez wirusy, mikoplazmy, bakterie czy grzyby. Taki pokarm może być dla fitofaga korzystny lub niekorzystny, a konsekwencje żerowania na tego typu pokarmie mogą być różne. Owady fakultatywnie mikofagiczne znajdują dodatkowy pokarm na roślinie porażonej przez grzyba. Zwykle jednak roślina porażona przez patogen jest pokarmem nietypowym, o innej wartości i atrakcyjności. Może nawet tak być zmieniona, że nie jest w ogóle porażana przez fitofagi. Liczne gatunki mszyc preferują rośliny porażone przez wirusy i rodzą na nich więcej larw. Również czarna porzeczką porażona przez mikoplazmę, rewersję liści, jest szczególnie silnie atakowana przez szpeciela wielkopąkowca porzeczkowca. Natomiast w przypadku grochu i mszycy grochowej nie stwierdzono żadnej różnicy w stopniu porażenia chorych i zdrowych roślin. Mszyca *Sitobion avenae* miała dwukrotnie wyższą liczebność form bezskrzydłych, gdy żerowała na jęczmieniu porażonym przez żółtaczkę karłowatości. Rośliny zawirusowane charakteryzuje wyższy poziom aminokwasów, przy czym poziom ten waha się w zależności od wieku rośliny, gatunku wirusa i okresu porażenia przez wirusy. Stonka żerująca na ziemniakach porażonych przez wirus mozaiki tytoniowej miała zwiększoną przeżywalność w porównaniu z przeżywalnością populacji na roślinach nieporażonych. Natomiast mszyca brzoskwińowa żerując na tytoniu porażonym przez ten sam wirus rozmnażała się wolniej. Rośliny porażone przez wirusy mają zwykle wyższy poziom związków azotowych i zmienione rozmieszczenie substancji specyficznych, np. nikotyny.

Rośliny porażone przez choroby mikoplazmatyczne są z reguły gorszym pokarmem dla fitofagów niż rośliny zdrowe. Może być jednak także odwrotnie, jak to zaobserwowano na czarnej porzecze.

Podobnie jak wirusy i mikoplazmy chorobotwórcze, tak i liczne gatunki bakterii są roznoszone przez owady. Niektóre bakterie jak np. bakterie *Erwinia carotovora* są stałym symbiontem przewodu pokarmowego larw śmietek. Inne jak *Pseudomonas melophthora* rozwija się prawidłowo tylko w ciele *Rhagoletis pomonella*.

Owady mogą być zarówno obligatoryjnie, jak i fakultatywnie związane z grzybami jako pokarmem. Rośliny porażone grzybowymi czynnikami chorobotwórczymi stają się lepszym lub gorszym pokarmem dla owadów. Drzewa porażone chorobami grzybowymi stają się często gorszym środowiskiem życia larw korników, gdyż w ich tkankach zmienia się poziom cukrów i aminokwasów. Grzyb holenderskiej choroby wiązów, blokującej transport wody w drewnie, żyje w symbiozie z ogłodkiem wielorzędowym. Także powiązania grzybów z roślinami jednorocznymi i krzewami wpływają na owady żerujące na nich. Wciornastek tytoniowy preferuje winorośl porażoną przez mączniaka i żeruje wówczas na tkance grzyba. Pszenica opanowana przez rdzę jest silniej porażana przez pasikoniki. Omacnica prosowianka również miała rozwój przyspieszony o 20% na kukurydzy zaatakowanej przez *Colletotrichum graminicola*. Rośliny bawełny porażone przez *Verticillium dahliae* były gorszym pokarmem i były słabiej porażane przez *Tetranychus urticae* niż rośliny zdrowe. Mogły tutaj funkcjonować różne mechanizmy, zwykle było to jednak związane ze

zmianami składników pokarmowych – ich ilości i proporcji oraz w poziomie substancji specyficznych. Rośliny chore, porażane przez grzyby, mają także inną strukturę – mają zgrubienia, galasy i nekrozy, szybko żółkną i więdną. Rośliny z nekrozami i pożółkłe wabią niektóre gatunki mszyc. Wirusy i grzyby powodują zaburzenia w fotosyntezie roślin, a wskutek tego następują zmiany proporcji związków, akumulację jednych, a zanikanie innych związków. Wszelkie patogeny zaburzają gospodarkę wodną rośliny i często powodują jej więdnienie, a wtedy następuje modyfikacja w translokacji metabolitów.

Z powyższych danych wynika, że przynajmniej niektóre patogeny roślin, zwłaszcza wirusy i mikoplazmy, są bezpośrednio odpowiedzialne za przeżywalność, długość życia, płodność i rozwój populacji fitofagów. Inne oddziałują pośrednio, poprzez roślinę. Działanie to może być bardzo różne, od bardzo korzystnego do skrajnie niekorzystnego.

Stresy wynikające z zachwaszczenia upraw

Występujące zarówno w obrębie, jak i wokół upraw chwasty wpływają na rozwój roślin uprawnych i zespoły organizmów żyjących na polu. Liczne dane wskazują, że regulując zachwaszczenie przez stosowanie herbicydów lub drogą zabiegów uprawowych można istotnie wpływać na ekologię fitofagów i ich wrogów naturalnych. Obecność chwastów oddziałuje niekorzystnie na rośliny uprawne, powodując stres, w wyniku konkurencji o światło, wilgoć, składniki pokarmowe i przestrzeń.

Występując nielicznie w uprawie chwast może nie wpływać ujemnie na plon, a nawet stymulować rozwój rośliny uprawnej. Niektóre chwasty jednak wydzielają substancje hamujące wzrost sąsiadujących z nimi roślin (allelopatia).

Chwasty są powszechnie zasiedlane przez szkodniki i patogeny roślin i z nich mogą się przemieszczać na uprawy. Pokrzywy rosnące wokół pól marchwi wabią szkodniki marchwi i sprzyjają porażeniu jej przez polyśnicę marchwiankę. Liczne gatunki mszyc z chwastów, gdzie zimują lub żerują, przelatują w sezonie wegetacji na uprawy. Z drugiej jednak strony chwasty wabią liczne entomofagi, które także przelatują na rośliny uprawne i atakują zasiedlające je fitofagi. Entomofagi wabi często nektar i pyłek. Liczne gąsieniczniki znajdują pokarm na roślinach z rodziny baldaszkowatych, gdzie wabią je cukry nektaru, niezbędne do utrzymania znacznej płodności i odpowiedniej długości życia owadów. Podobnie chwasty z rodziny krzyżowych wabią barylkarze – parazytoidy bielinków. W Rosji zalecano podsiewanie w sadzie facelii, rośliny atrakcyjnej dla parazytoidów, co bardzo zwiększało procent spasożytowania szkodników sadu. Pyłek wabi drapieżne bzygi i biedronki. Spasożytowanie *Myzus persicae* przez *Diaeretiella rapae* było znacznie wyższe, jeśli żerowała ona na roślinach krzyżowych, które wabiły parazytoida. Musimy jednak pamiętać, że producent określonych roślin może tolerować tylko niski poziom populacji chwastów. Wynika z tego, że nie przemyślane stosowanie herbicydu dla uzyskania upra-

wy w czystej monokulturze nie jest najlepszą strategią w intensywnej produkcji roślinnej.

LITERATURA

- [1] Boczek J.: *Ochrona Roślin*, (6): 19–20, 1984.
- [2] Boczek J.: *Ochrona Roślin*, (9): 15–17, 1984.
- [3] Boczek J.: *Ochrona Roślin*, (7): 11–12, 1984.
- [4] Boczek J., Davis R.: *Exp. appl. Acarol.*, 1:213–217, 1985.
- [5] Boczek J., Davis R., Pankiewicz D., Kruk M.: *Wiad. Entomol.*, 5 (3–4): 127–134, 1985.
- [6] Boczek J.: *Wiad. Entomol.*, 7 (1–2): 39–44, 1987.
- [7] Boczek J., Kiełkiewicz M.: *Ochrona Roślin*, (1): 10–11, 1989.
- [8] Boczek J., Kiełkiewicz M.: *Ochrona Roślin*, (3): 10–11, 1989.
- [9] Heindrichs E. A. (ed.): *Plant stress – insect interaction*, J. Wiley & Sons, 492 pp., 1988.
- [10] Kropczyńska D.: *Treatises and Monographs, Scientific Publications*, Warsaw Agricultural University, 68 pp., 1984.
- [11] Kropczyńska D.: *Symp. Biol. Hung.*, 39: 495–496, 1990.