

## ROLA KAIROMONÓW W KSZTAŁTOWANIU SEKWENCJI ZACHOWANIA PARAZYTOIDÓW

Jacek Dmoch, Zuzanna Rutkowska

Instytut Ochrony Roślin — SGGW-AR, Warszawa  
Zakład Parazytologii PAN, Warszawa

W takich grupach zwierząt jak *Cestoda* czy *Nematoda*, prowadzących pasożytniczy tryb życia, ewolucja doprowadziła do pojawienia się bardzo wysokiej płodności, warunkującej możliwość rozwoju populacji pasożytów. Wśród pasożytów i parazytoidów z gromady owadów atakujących szkodniki owadzie roślin płodność samic nie odbiega w sposób istotny od poziomu płodności innych owadów. Strategia ewolucyjna parazytoidów doprowadziła do wytworzenia się takich mechanizmów i wzorów zachowania samic, aby były one zdolne zabezpieczyć odpowiednie warunki dla swego potomstwa w okresie rozwoju embrionalnego i larwalnego. Innymi słowy, samice parazytoidów powinny umieć odnajdywać zarówno środowisko życiowe żywiciela, precyzyjnie go lokalizować, jak i oceniać jego przydatność dla potomstwa.

Doutt [3] podsumowując wcześniejsze obserwacje Salta [14] i Flandersa [5] uważa, że w okresie życia parazytoidów można wyróżnić cztery etapy kolejno po sobie następujące, które warunkują odnajdywanie i pomyślne wykorzystanie żywiciela. Etapy te są następujące:

- 1) odnajdywanie środowiska bytowania żywiciela,
- 2) odnajdywanie żywiciela,
- 3) akceptacja żywiciela,
- 4) ocena przydatności żywiciela jako środowiska.

Vinson [16] proponuje wyróżnienie piątego etapu — żywiciela.

Pierwsze dwa z wyżej przytoczonych etapów zachowania dotyczą postaci dorosłych, etap trzeci może być realizowany zarówno przez stadia imaginalne jak i larwalne, etap czwarty i piąty w okresie rozwoju jaja i larwy.

Godny przyjęcia jest schemat etapów zachowania się (zapropozowany przez Vinsona [16]) parazytoida *Cardiochiles nigriceps* Viereck, atakują-

cego larwy *Heliothis virescens* (F.). Model ten uwzględniający różnorodność sytuacji ekologicznych, w jakich może się znaleźć parazytoid, stanowi dobry wzór dla innych poszukiwań tego rodzaju. Ostatnie badania, dotyczące zachowania się parazytoidów, łączą się z wieloma nazwiskami, z których na wymienienie szczególnie zasługują Lewis [9, 11, 12, 13] i Vinson [16, 17, 18]. W Polsce zagadnieniami tymi zajmowali się Koehler [8] oraz Dmoch i Rutkowska [2]. Badania wspomnianych autorów dotyczyły przede wszystkim drugiego i trzeciego etapu zachowania się parazytoidów. Badania te prowadzone były w pracowniach, zajmujących się biologicznymi metodami ochrony roślin. Jest to zresztą oczywiste, gdyż znajomość zachowania się parazytoidów, atakujących owady będące szkodnikami roślin, może stanowić istotny wkład do praktycznej ochrony roślin.

Obserwacje nad zachowaniem się parazytoidów wykazują, że na etapie odnajdywania i akceptacji żywiciela samice parazytoidów wykonują szereg niezmiennie po sobie następujących czynności, których ostatnią fazą jest złożenie jaja. Czynności te mogą być powtarzane w tej samej kolejności wielokrotnie. Zespół tych czynności Lewis [12] proponuje nazwać sekwencją zachowania. Autor ten podaje model takiej sekwencji dla układu żywiciel—parazytoid. Model Lewisa zakłada, że w okresie trwania etapów odnajdywania, lokalizacji i akceptacji żywiciela zachowanie się parazytoidów może być uwarunkowane występowaniem bodźców chemicznych, wzrokowych, dotykowych i fizycznych, które pozwalają samicy przejść od fazy przypadkowych przemieszczeń w środowisku bytowania żywiciela do coraz to bardziej celowych i ukierunkowanych poszukiwań oraz czynności związanych z akceptacją żywiciela. Bodźce te pochodzą bądź to od środowiska żywiciela (eksploracja środowiska), bądź od samego żywiciela (lokalizacja i akceptacja).

Powstaje zatem pytanie, jakie bodźce odgrywają decydującą rolę w kształtowaniu się sekwencji zachowania parazytoidów. Już Thorpe i Jones [15] wykazali, że obok możliwości występowania innych czynników decydującą rolę odgrywają związki chemiczne, emitowane przez organizm żywiciela. Związki te zwane kairomonami należą do grupy chemicznych mediatorów reakcji międzygatunkowych i wywołują reakcję fizjologiczną lub behawiorystyczną, korzystną dla organizmu odbiorcy, a niekorzystną dla organizmu emitującego. Definicję tę podają Nordlund i Lewis [13]. Wiele prac wskazuje na fakt, że kairomony są czynnikiem warunkującym pojawianie się najważniejszych faz sekwencji i umożliwiają dokładne zlokalizowanie i akceptację żywiciela przez samice parazytoida. Zdaniem Vinsona [16] kairomony odegrały decydującą rolę w koewolucji układów żywiciel—parazytoid oraz umożliwiają realizację strategii rozwoju osobniczego parazytoidów. Szczególnie w ostatnich kil-

ku latach ukazało się sporo prac wykazujących mediacyjną rolę kairomonów w kształtowaniu zachowania się parazytoidów. Co więcej, kairomony wykorzystuje się celem wywołania korzystnych dla potrzeb ochrony roślin zachowań parazytoidów i drapieżców. Hendry i inni [6] stwierdzili w kale larw skośnika ziemniaczaka (*Phthorimaea operculella* Zell.) obecność kwasu heptanowego. Lotny ten związek wzmacnia aktywność poszukiwań, przejawiających się uderzeniami czułek pasożyta *Orgilus lepidus*. Uderzenia czułkami po powierzchni roślin umożliwiają odnalezienie kału żywiciela. W chwili odnalezienia i zetknięcia się z kałem na samice zaczyna oddziaływać inny kairomon o działaniu kontaktowym, który wywołuje ruchy nakłuwające pokładelką. Kulminacja tych ruchów ma miejsce w momencie natrafienia pokładelką na larwę żywiciela. Podobne przykłady pojawiania się ruchów nakłuwających pokładelką podają Quednau i Hubsch [20]. Opisywali oni zachowanie się niektórych gatunków z rodzaju *Aphytis* (*Hymenoptera*, *Aphelinidae*).

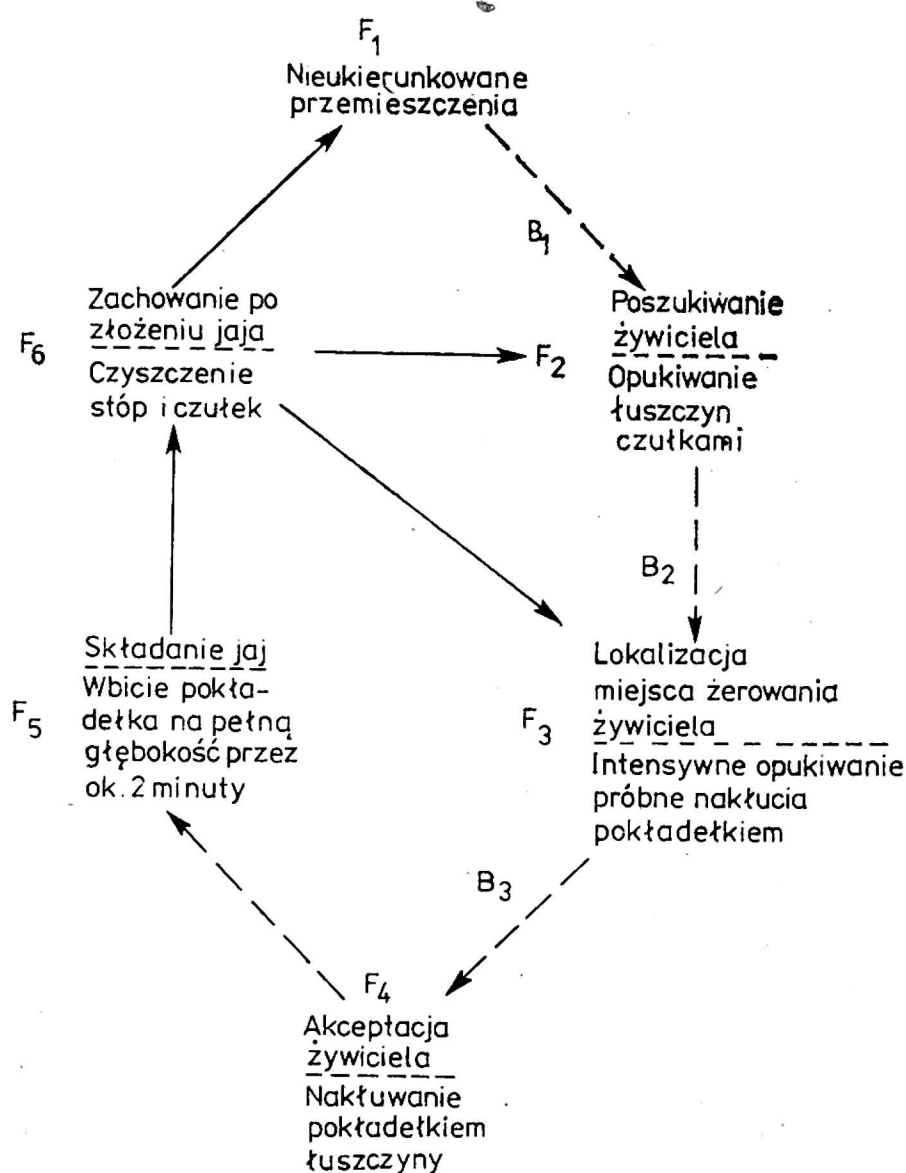
Fisher [4] opisał takie zachowanie u *Horagenes chrysostictos* (*Hymenoptera*, *Ichneumonidae*), atakującego larwy *Ephestia sericarium* Scott. Corbet [1] wykazał obecność kairomonu w gruczołach żuchwowych młnika *Anagasta kuehniella* (Zeller). Kairomon wydalaný jest w czasie żerowania larw i wywołuje u samic *Venturia canescens* (Gravenhorst) ruchy związane ze składaniem jaj. Jones i inni [7] stwierdzili w kale, hemolimfie i kutikuli larw słonecznicy (*Heliothis zea*) kairomon wywołujący reakcję poszukiwawczą (uderzanie czułkami) u samic *Microplitis croceipes*. Dmoch i Rutkowska [2] wykazali, że kairomony znajdujące się w kale larw chowacza podobnika (*Ceuthorrhynchus assimilis* Payk.) pozwalają samicom *Trichomalus perfectus* Walker na zlokalizowanie miejsca żerowania żywiciela, a ponadto prowokują je do składania jaj. Weseloh [19] stwierdził oddziaływanie kairomonu wydzielanego przez gruczoły przedne larw *Lymantria dispar* (L.) na samice *Apanteles melanoscelus* (Ratzeberg). Samice baryłkarza natrafiwszy na liście pokryte przedzą larw przeszukują bardzo dokładnie całą powierzchnię liścia i najbliższe sąsiedztwo. Nordlund i inni [13] wykazali, że w obecności kairomonów znalezionych w łuskach samic *H. zea* zwiększa się stopień spasożytowania jaj przez kruszynka. Podobnie kairomon uzyskany z łusek motyli oddziaływał na złotooka (*Chrysopa carnea* (Boddie)). Efektywność drapieżcy wyraźnie wzrastała, a kairomon w obu wypadkach ułatwiał odszukanie ofiary przez drapieżcę i żywiciela przez pasożyta.

Obecność kairomonów stwierdzono dotychczas w wydzielinach gruczołów żuchwowych, gruczołów przednych, w hemolimfie, kutikuli, łuskach motyli oraz w kale żywicieli.

Natura chemiczna kairomonów jest bardzo różnorodna. Lewis [9] podaje zestawienie zidentyfikowanych związków, odgrywających rolę

kairomonów. Zestawienie to zawiera takie związki, jak: kwas heptanowy, tricosan, aminokwasy, białka oraz szereg związków należących do nasyconych węglowodorów. Do zestawienia tego należy dodać estry kwasów tłuszczowych, wyekstrahowane z kału *Anthonomus grandis* Boheman, będące kairomonem oddziałującym na *Bracon mellitor* [18] oraz najprawdopodobniej grupę cukrów prostych, stwierdzonych w kale larw chowacza podobnika, które oddziałują na samice *Trichomalus perfectus* (dane niepublikowane).

Niezwykle ciekawe spojrzenie na pochodzenie kairomonów prezentuje praca Hendrego i in. [6]. Wykazali oni, że związki odgrywające rolę kairomonów w układach: *Heliothis zea* — *Trichogramma evanescens* i *Phthorimea operculella* — *Orgilus lepidus* znajdują się w roślinach stanowiących pokarm żywicieli. Badania z zastosowaniem związków znakowanych wykazały, że znajdujące się w roślinach kairomony były kon-



Rys. 1. Schemat sekwencji zachowania się samic *Trichomalus perfectus* Walker na etapie odnajdowania (lokalizacji) i akceptacji żywiciela: F<sub>1</sub>-F<sub>6</sub> — fazy sekwencji, B<sub>1</sub>-B<sub>3</sub> — bodźce. Linia przerywana oznacza możliwość powrotu do poprzedniej fazy sekwencji



centrowane w ciele larw słonecznicy i skośnika ziemniaczaka. W tej samej pracy autorzy przypominają wcześniejsze stwierdzenia, że również seksferomony, allomony oraz niektóre hormony zostały stwierdzone w roślinach stanowiących pokarm owadów, u których te biologicznie aktywne związki wywołują określone reakcje.

W zakończeniu tego opracowania chcielibyśmy, opierając się na obserwacjach zachowania samic *Trichomalus perfectus* Walker, zastanowić się, jaką rolę odgrywają kairomony w kształtowaniu sekwencji zachowania się parazytoidea na etapie lokalizacji i akceptacji żywiciela, którym są larwy chowacza podobnika, żerujące wewnątrz łuszczyn rzepaku. Model tej sekwencji, który należy traktować jako hipotezę roboczą, przedstawiony jest na rysunku 1. Kolejne fazy sekwencji  $F_1$  —  $F_6$  pojawiają się w stałej, powtarzającej się kolejności. Samice parazytoidea, przebywające w łanie rzepaku będącym siedliskiem życiowym żywiciela, wykonują nieukierunkowane przemieszczenia (przeloty, przeskoki) z jednej części roślin na inne (faza  $F_1$ ). W chwili natrafienia na łuszczynę samice *T. perfectus* rozpoczynają badanie czułkami powierzchni łuszczyny. Faza ta, ze względu na sposób badania czułkami, nazywana jest fazą bębnienia lub opukiwania (faza  $F_2$ ). Pojawienie się charakterystycznego bębnienia związane jest z odebraniem bodźca  $B_1$ , który umożliwia samicy rozpoznanie kształtu wieku i struktury łuszczyny. W przypadku gdy w łuszczynie nie przebywa żywiciel, samica opuszcza łuszczynę i przenosi się na sąsiednią, kontynuując fazę  $F_2$  lub przenosi się na inne części łuszczyny i powraca do fazy  $F_1$ . W przypadku natomiast, gdy znajdzie się na łuszczynie, gdzie żeruje larwa chowacza podobnika, zaczyna się oddziaływanie kairomonów zawartych w kale żywiciela — bodziec  $B_2$ . Oddziaływanie tego bodźca rozpoczyna fazę  $F_3$ . W fazie tej intensywność bębnienia nasila się. Samica powoli przesuwa się w tę i z powrotem wokół miejsca, gdzie żeruje larwa, lokalizując coraz bardziej dokładnie miejsce jej pobytu, by po jego dokładnym umiejscowieniu rozpocząć nakłuwanie łuszczyny pokładelkiem. Bodziec  $B_2$  oddziałuje kontaktowo i odbierany jest przez receptory zlokalizowane na czułkach. Nakłucia pokładelkiem, które kończą fazę  $F_3$ , są krótkotrwałe i płytkie, jakby próbne. Nigdy nie następuje przy tych nakłuciach rozsunięcie sternitów odwłoka i wbicie pokładelka na całą głębokość, co zawsze ma miejsce w chwili składania jaj. Również czas tych próbnych nakłuc jest wielokrotnie krótszy niż czas składania jaja. Należy przypuszczać, że próbne nakłucia pokładelkiem stanowią poszukiwanie dalszych bodźców o charakterze kairomonów. Kairomony te zawarte są również w kale larw żywiciela i stanowią bodziec  $B_3$ .

Bodziec  $B_3$  odbierany jest najprawdopodobniej przez receptory znajdujące się na pokładelku samicy. Bodziec ten prowokowałby występo-

wanie wszystkich czynności związanych ze składaniem jaja i złożenie jaja, a więc zachowanie charakterystyczne dla fazy  $F_4$  i  $F_5$ . Na receptory pokładełka prawdopodobnie oddziałują te same związki co w fazie  $F_3$ , odebrane jednak tą drogą wywołują inną reakcję, a mianowicie składanie jaj. Nie można też wykluczyć hipotezy, że jedne ze związków zawartych w kale żywiciela są kairomonami lokalizacji, a inne kairomonami akceptacji żywiciela.

Po złożeniu jaj samice rozpoczynają czynności charakterystyczne dla fazy  $F_6$ , tj. czyszczą czułki i stopy, a następnie rozpoczynają ponownie przypadkowe i nieukierunkowane przemieszczenia charakterystyczne dla fazy  $F_1$ .

Przedstawiony wyżej model zachowania się samic *T. perfectus* Walker stanowi hipotezę roboczą. Pozostało wiele do wyjaśnienia z zakresu chemizmu informatorów chemicznych, biorących udział w kształtowaniu sekwencji. Nie ulega jednak wątpliwości, że kairomony odgrywają dominującą rolę w procesie lokalizacji i akceptacji żywiciela u parazytoidów. Zastosowanie kairomonów uzyskanych na drodze ekstrakcji jak również syntetyków tych związków, które to doświadczenia już rozpoczęto, świadczy o możliwości sztucznego wywoływania takiego zachowania się parazytoidów, który byłby korzystny dla potrzeb integrowanej i biologicznej walki ze szkodnikami.

#### LITERATURA

1. Corbet S. A.: Mandibular gland secretion of larvae of flour moth, *Anagasta kuehniella* contains an epideictic pheromone and elicits oviposition movements in a hymenopteran parasite. *Nature Lond.* 232, 1971, 481-484.
2. Dmoch J., Rutkowska-Ostrowska Z.: Host-finding and host-acceptance mechanism in *Trichomalus perfectus* Walker (*Hymenoptera, Pteromalidae*). *Bulletin de L'Académie Polonaise des Sciences. Série des sciences biologiques. Cl. II* 25(5), 1978, 317-323.
3. Doutt R. L.: The biology of parasitic *Hymenoptera*. *Ann. Rev. Entomol.* 4, 1959, 161-182.
4. Fisher R. C.: Life history and ecology of *Horagenes chrysostictos* (*Hym. Ichneumonidae*), a parasite of *Ephestia seriocarum* Scott (*Lep. Phycitidae*). *Can. J. Zool.* 37, 1959, 429-446.
5. Flanders S. E.: Variations in susceptibility of citrus infesting coccids to parasitization. *J. Econ. Entomol.* 46, 1953, 266-269.
6. Hendry L. B., Wichmann J. K., Mindenlang D. M., Weaver K. M., Korzeniowski S. H.: Plants, the origin of kairomones utilized by parasitoids of phytophagous insects. *J. Chem. Ecol.* 2(3), 1976, 271-283.
7. Jones R. L., Lewis W. J., Bowman M. C., Beroza M., Bierl B.: Host-seeking stimulant for parasite of corn earworm: isolation, identification, and synthesis. *Science* 173, 1971, 842-843.

8. Koehler W., Kolk A.: Badania nad zjawiskiem kleptopasożytnictwa. Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa. Zesz., 1972, 407-412.
9. Lewis W. J., Jones R. L., Gross Jr. H. R., Nordlund D. A.: The role of kairomones and other behavioral chemicals in host finding by parasitic insects. *Ann. Behav. Biol.* 16(3), 1976, 267-289.
10. Nordlund D. A., Lewis W. J., Jones R. L., Gross H. R. Jr.: Kairomones and their use for management of entomophagous insects. IV. Effect of kairomones on productivity and longevity of *Trichogramma pretiosum* Rielay (*Hymenoptera, Trichogrammatidae*). *J. Chem. Ecol.* 2, 67-72.
11. Lewis W. J., Sparks A. N., Redlinger L. M.: Moth odor: a method of host finding by *Trichogramma evanescens*. *J. Econ. Ent.* 64, 1971, 557-558.
12. Lewis W. J., Jones R. L., Sparks A. N.: A host-seeking stimulant for the egg parasite, *Trichogramma evanescens*. Its source and demonstration of its laboratory and field activity. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 65, 1972, 1087-1089.
13. Lewis W. J., Jones R. L., Nordlund D. A., Gross H. R. Jr.: Kairomones and their use for management of entomophagous insects: II. Mechanisms causing increase in rate of parasitization by *Trichogramma* spp. *J. Chem. Ecol.* 1, 1975, 349-360.
14. Salt G.: Experimental studies in insects' parasitism III. Host selection. *Proc. R. Soc. London. ser. B.* 117, 1935, 413-435.
15. Thorpe W. H., Jones G. W.: Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host selection. *Proc. Roy. Soc. ser. B.* 124, 1937, 56-81.
16. Vinson S. B.: Biochemical coevolution between parasitoid and their host. Peter W. Price (Ed.). *Evolutionary strategies of parasitic Insects and mites*, 1975.
17. Vinson S. B.: Source of material in the tobacco budworm involved in host recognition by the egg-larval parasitoid *Chelonus texana*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 2, 1975, 381-384.
18. Vinson S. B., Henson R. D., Barfield C. S.: Ovipositional behaviour of *Bracon mellitor* Say. (*Hymenoptera, Braconidae*) parasitoid of Boll. weevil (*Anthonomus grandis* Boh.): I Isolation and identification of synthetic releaser of ovipositor probing. *J. Chem. Ecol.* 2(4), 1976, 431-440.
19. Weseloh R. M.: Effects on behaviour of *Apanteles melanoscelus* females caused by modification in extraction, storage and presentation of gypsy moth silk kairomone. *J. Chem. Ecol.* 3(6), 1977, 723-735.
20. Quednau F. W., Hubsch H. M.: Factors in influencing the host finding and host-acceptance pattern in some *Aphytis* species. III. Isolation and identification of natural releasers of ovipositor probing. *J. Chem. Ecol.* 32, 1964, 151-158.

— Я. Дмох, З. Рутковска

## РОЛЬ КАИРОМОНОВ В ФОРМИРОВАНИИ СЕКВЕНЦИЙ ПОВЕДЕНИЯ ПАРАЗИТОВ

### Резюме

Проведенные в последних годах наблюдения, главным образом в США показали, что кайромоны являются основными информаторами разрешающими паразитом поиски и акцептацию хозяина. Кайромоны вероятно сыграли решающую роль в эволюции системы па-

разит-хазяин, а кроме того обеспечивают антогеноз паразитов. Эти связи имеют решающее влияние на способ поведения самок во время определения места и акцептации хозяина. Экстракта кайромонов с тела или экскрементов хозяина, а также их синтетические химические соединения удалось с хорошим результатом принять для медиации и провокации определенного поведения самок паразитов. Эти открытия являются основой в поисках новых возможностей экологического метода защиты растений.

*J. Dmoch, Z. Rutkowska*

## THE EFFECT OF KAIROMONES ON THE PATTERNS OF PARASITOID BEHAVIOUR

### Summary

The results of the research carried out during last few years have proved that kairomones are one of the most important semiochemicals responsible for successful parasitism for the parasitoids. These chemicals play probably a major role in coevolution of the parasitoid-host relationship. Studies of kairomones have helped in a better interpretation of the overall host-finding sequence of the behaviour of the parasites in general. Kairomones as stimuli — emanating from the host are responsible for host-finding and host-selection strategy for many of the parasitoids. Kairomones extracted from the body, frass and/or silk of the host have been used for chemical mediation of host-finding activity in parasitoids. These experiments are bringing for us a new hope in practical management of entomophagous insects — as a new tool in biological control of the pests.