

MATERIAŁY Z KONFERENCJI*

JAN BOCZEK

Instytut Ochrony Roślin A R

Warszawa

Atraktanty płciowe i inne feromony
owadów i roztoczy
Sex attractants and other pheromones
of insects and mites

1. Wstęp

Pojęcie feromonów zostało wprowadzone przez Karlsona i Butenandta w 1956 roku (Shorey i Gaston 1967). Za feromony uważa się substancje wydzielane przez zwierzęta do środowiska, na które inne osobniki tego samego gatunku reagują charakterystycznym zachowaniem się lub rozwojem. Wcześniej nazywano je, a przynajmniej niektóre z nich, ektohormonami. Chociaż termin „feromony” ze względów etymologicznych był krytykowany (ferein — nieść, hormon — podniecać, gr.) nazwa ta się ogólnie przyjęła i jest powszechnie stosowana w zoologii. Hormony te, ze względu na możliwość wykorzystywania ich w walce z owadami i roztoczami szkodliwymi, są ostatnio bardzo szczegółowo badane.

Feromony nie obejmują oczywiście wszystkich bodźców chemicznych, na które owady reagują określonym zachowaniem. Na przykład nie należą do feromonów substancje ulatniające się z roślin i produktów, które wabią owady i wtedy żerują one lub składają jaja na tych roślinach czy produktach. Oprócz bodźców chemicznych owady i roztocze reagują w środowisku na bodźce wzrokowe, czuciowe i słuchowe. Feromony stanowią więc tylko małą, ale charakterystyczną i do niedawna słabo poznaną grupę bodźców.

Feromony dzieli się na lotne, rozchodzące się w powietrzu i bardziej trwałe, pozostawiane na ziemi i przedmiotach. W niniejszym przeglądzie przyjęto podział podany przez Butlera (1967).

2. Feromony płciowe (atraktanty płciowe)

Są to lotne substancje produkowane przez gruczoły jednej płci, które wabią osobniki płci przeciwnej dla kopulacji. Gruczoły te znajdują się zwykle u samic i wtedy wabią samce. Występują u różnych grup owa-

* Referaty wygłoszone na sympozjum poświęconym feromonom owadów i roztoczy, zorganizowanym przez Polskie Towarzystwo Entomologiczne (Warszawa, 21 III 1972 r.)

dów, o różnym sposobie życia i biologii. Stwierdzono je u wielu szkodników roślin i u ich pasożytów. Występują np. u szkodników produktów przechowywanych (Burkholder i Dick e 1966), u form bardzo ruchliwych i bardzo mało ruchliwych, np. u *Psudococcus citri* (R.) (Gravitz i Willson 1968). U roztoczy stwierdzono feromony dotychczas jedynie u przędziorka chmielowca (*Tetranychus urticae* Koch). Samce tego gatunku lęgą się zwykle wcześniej i oczekują przy znieruchomiałych deutonimfach samic do ich wylęgu, a następnie kopulują z nimi (Cone, Prędk i, Klostermeyer 1971).

Lista gatunków owadów, u których stwierdzono wydzielanie przez samice feromonu płciowego, powiększa się w miarę prowadzenia badań. Ostatnio (1970, 1971) opisywano rocznie ponad 100 gatunków owadów z różnych grup produkujących feromony płciowe. Listy wcześniejsze podają Jacobson 1966 i Butler 1967.

U niektórych gatunków samiec produkuje feromon wabiący samicę — na przykład u: *Acherontia atropos* L., *Ephestia elutella* (H.) *Galleria mellonella* (L.) *Pieris rapae* (L.), *Sphinx ligustri* L. *Tineola biselliella* (Hum.), *Bombus terrestris* L., *Ceratitis capitata* (Wied.), *Drosophila melanogaster* (Meig.) (Jacobson 1965). U innych gatunków feromon jest produkowany przez jedną płć, a wabi obie płci. U *Lycus loripes* produkują feromon samce, a wabi on osobniki obu płci. U biedronki *Semiadalia undecimnotata* (Schn.) feromon sprawia, że tworzą się zgrupowania obu płci, następnie kopulują ze sobą. Samce kornika *Dendroctonus pseudotsugae* Hop. produkują feromon wabiący obie płci do chodnika. Samce *Anthonomus grandis* Boh. produkują feromon, na który reagują obie płci (Bradley, Clower, Graves 1968).

Bardzo charakterystyczne zjawisko stwierdzono u *Schistocerca gregaria* Fors. Dojrzałe samice tej szarańczy gromadzą się w miejscach, gdzie wcześniej zostały złożone jaja przez inne samice (Butler 1967). Podobnie samice *Culex tarsalis* Coq. gromadzą się w miejscach, gdzie złożone są już jaja tego gatunku (Osgood 1971).

Różne gruczoły rozmieszczone na ciele, o bardzo różnej budowie produkują feromony płciowe. Np. u karaczanów znaleziono 3 typy gruczołów: analne, tergalne i sternalne. Poszczególne gatunki mogą mieć jeden lub więcej takich gruczołów. U motyli często gruczoł produkujący feromony płciowe występuje w membranie między 8 a 9 segmentem, blisko otworu genitalnego (Jefferson, Sower, Rubin 1971). U korników i muchówek z rodzaju *Dacus* (Schultz i Boush 1971) feromon jest produkowany przez komórki nabłonka rektum lub przez cewki Malpighiego (Zethner-Møller i Rudinsky 1967).

Intensywność produkcji feromonu zależy od wieku owada i ma charakter cykliczny w ciągu doby. U *Anthonomus grandis* Boh. największa produkcja feromonu zachodzi u chrząszczy mających 4—6 dni. Gdy osobniki jednej płci tego gatunku miały 4—6 dni, a drugiej mniej niż 2 dni, samce były najmniej atrakcyjne, a samice najsłabiej reagowały (Hardee, Mitchell, Huddleston 1967). U *Euxoa ochrogaster* (Gue.) (*Noctuidae*) feromon produkują samice w wieku 7—20 dni. Samce reagowały na ten feromon dopiero w wieku co najmniej 7 dni (Struble i Jacobson 1970). U *Platynota stultana* (*Tortricidae*) najbardziej atrakcyjne dla samców były samice 2-dniowe, a starsze niż 5 dni prawie nie były atrakcyjne (Aliniazee i Stafford 1971). Jednodniowe samice owocówki jabłkówki (*Carpocapsa pomonella* L.) miały 0,03 μg wolnego i 0,22 związanego feromonu, a trzydniowe — odpowiednio 0,30 i 0,25 μg (McDonough

et al. 1969). U *Tenebrio molitor* L. samice produkowały najwięcej feromonu płciowego w 4 dni po wylęgu (H a p p i W h e e l e r 1969). Samice *Plodia* wydzielały feromon przez całe życie (B r a d y i S m i t h w i c k 1968).

Produkcja feromonu zmniejsza się zwykle po kopulacji, zwłaszcza u tych gatunków, u których jedna kopulacja wystarcza do złożenia całego zapasu jaj. Tam, gdzie kopulacja się powtarza, nie powoduje ona zwykle zaniku produkcji feromonu (S h o r e y, M c F a r l a n d, G a s t o n 1968). Maksymalne wydzielanie feromonu i silna reakcja drugiej płci na niego poprzedza lub zbiega się w czasie z kopulacją.

Produkcja feromonu i reakcja na niego jest ograniczona zwykle do określonej pory dnia lub nocy. Np. u *Trichoplusia ni* (Hüb.) w godzinach 0—4, u *Portheria monacha* (L.) od godziny 18 do 1, u korników od 8 do 10 i 14—18, a u niektórych gatunków całą dobę (*Plodia interpunctella* (Hüb.), *Ephestia kühniella* Zell. *Galleria melonella* L.) (J a c o b s o n 1965). Samice *Sanninoidea exitiosa* (Say) najsilniej wabiły samce o godzinie 12.05 w dniu wylotu i o 13.15 dnia następnego. Aktywność oddziaływania samców była największa między godziną 11 a 13. Stwierdzono pewne zróżnicowanie w reakcji poszczególnych osobników (J a c k l i n, Y o n c e, H o l l o n 1967) u *Trichoplusia ni* 50% badanych osobników wydalało feromon tylko 2 razy w ciągu doby, łącznie przez 40 minut (S o w e r, S h o r e y i G a s t o n 1971).

Różne czynniki zewnętrzne, głównie zaś temperatura i pokarm, mają wpływ na wydzielanie feromonu. Atrakcyjność deutonimf przedziorka chmielowca (*Tetranychus urticae*) wzrastała przy wyższych temperaturach i mniejszej wilgotności powietrza. Optymalne warunki istniały przy 30°C i 20—30% wilgotności względnej powietrza (C o n e, P r e d k i, K l o s t e r m e y e r 1971). U *Trichoplusia ni* przy wyższych temperaturach w nocy wcześniej następowała produkcja feromonu (S o w e r, S h o r e y, G a s t o n 1971). U korników produkcja feromonu następuje po wylęgu, po kilku godzinach żeru i napełnieniu jelita. Atrakcyjność samców *Anthonomus grandis* Boh. w dużym stopniu zależała od pokarmu, na którym hodowano chrząszcze (H a r d e e, M i t c h e l l, H u d d l e s t o n 1967). Owady hodowane w sztucznych warunkach produkują niekiedy mniejszą ilość feromonu. Uzależnione jest to w większym stopniu od pokarmu niż od tego, czy hodowla odbywała się w warunkach naturalnych czy laboratoryjnych. Samice *Cochliomyia hominivorax* (Coq.) rasy Florida hodowane od 11 lat w laboratorium ciągle reagowały na męski feromon, a samice rasy Mexico nie reagowały (F l e t c h e r et al. 1968).

Feromony płciowe są zwykle związkami bardzo lotnymi, działającymi nawet w niskich stężeniach. Samce *Spodoptera frugiperda* (Sm.) reagowały już przy stężeniach 3×10^{-12} g (S e k u l i S p a r k s 1967). Samce *Limoniuss canus* LeC. reagowały na 0.005 ekwiwalentu jednej samicy (D u s a g e, M c D o n o u g h, G e o r g e 1968). Progowe stężenie ustalone w laboratorium dla *Trichoplusia ni* wynosiło 2×10^{-14} g/l = około 60 cząstek związku w 1 mm³ powietrza. Karaczany reagowały przy 10^{-14} µg, czyli ok. 30 cząstkach związku w 1 mm³, jedwabnik morwowy (*Bombyx mori* L.) reagował przy stężeniach 10^{-12} µg. Duże dawki nie zawsze dawały najlepsze wyniki. W niektórych doświadczeniach ustalono stężenia optymalne, wabiące największą liczbę płci przeciwnej. S h o r e y, G a s t o n, S a a r i o (1967) obliczyli, że stężenia 1×10^{-10} g/l feromonu w warunkach polowych wystarczało, aby dezorientować samce *Trichoplusia ni*. W tym celu należało rozsiewać 0,5 g feromonu/ha/noc.

Feromony działają niekiedy z dużych odległości. J a c o b s o n (1965) podaje, że samica motyla *Actias selene* reagowała na feromon samca z odległości 13 km. *Euproctis chrysorrhoea* L. z odległości 3 km, *Philosamia cynthia* (Dr.) z odległości 2—4 km. Te odległości są niewiarygodnie duże. Z pewnością jednak wabienie często zachodzi z odległości kilkudziesięciu metrów. D a t e r m a n i Mc Comb (1970) podają, że samice *Ryacionia buoliana* S. (*Olethreutidae*) wabia samce z odległości 86—90 m. Truteń pszczoły widzi matkę dopiero z odległości 1m, która wabi go z odległości 60 m. Interesujące jest, że ten sam truteń nie zwraca na matkę uwagi w ulu ani poza nim, jeśli nie wyleci na wysokość 4—25 m (w zależności od szybkości wiatru). Dopiero wtedy reaguje na feromon matki. Samice pasożyta *Cardiochiles nigripes* v. (*Braconidae*) umieszczone w pułapkach na wysokości 30 cm nad ziemią wabiły głównie samce, a umieszczone na wysokości 90—180 cm wabiły głównie samice. Samce umieszczone nisko nad ziemią wabiły samce (L e w i s, S n o w, J o n e s 1971). Wysokość, na jakiej umieszcza się pułapkę, wydaje się mieć znaczenie dla wielu gatunków owadów. Samce *Pseudococcus citri* (R.) reagowały na obecność samic z odległości 5 mm (G r a v i t z, W i l l s o n 1968).

Feromony płciowe były wielokrotnie wykorzystywane dla wyłapywania jednej płci. Po umieszczeniu w pułapce samicy produkującej feromon już niekiedy w kilka sekund obserwuje się zwabione samce. U *Popillia japonica* New. np. jedna samica zwabiła w warunkach polowych w ciągu godziny 380 samców, 9 samic w jednej pułapce w tym samym czasie przywabiło 2975 samców, w trzech pułapkach po 9 samic złapano 19 248 samców. Pułapka, z której usunięto samice, jeszcze przez 30 minut wabiła samce (L a d d 1970). J a c o b s o n (1966) opisuje fakt złapania w pułapkę z 1 samicą *Diprion similis* H. w ciągu 5 dni 11 000 samców. C a s i d a, C o p p e l, W a t a n a b e (1963) podają, że 0,004 μ g feromonu wabiło 500 do 1000 samców tego gatunku z odległości 30—60 m w ciągu 5 minut.

Dotychczas zidentyfikowano kilkanaście feromonów płciowych. Okazało się, że są to związki nie spokrewnione z sobą chemicznie. Znane są np. feromony płciowe *Bombyx mori* (bombykol), *Apis mellifera* L., *Trichoplusia ni*, *Portheria dispar* (L.) (gyptol a syntetyczny odpowiednik — gyplure lub dispalure), *Anthonomus grandis* (grandlure), *Carpocapsa pomonella*, *Bombus terrestris* (farnesol). Farnesol występuje powszechnie w olejkach różnych kwiatów. Nie wiadomo więc, czy trzmielce pobierają go z roślin i następnie wykorzystują, czy też produkują same.

Ponieważ feromony są zwykle związkami bardzo lotnymi, więc doбира się materiały (np. polyamidy, żywice), które nasycą się feromonami (M c K i b b e n et al. 1971). B u t l e r (1969) podaje jednak, że np. feromon płciowy matki pszczoły miodnej (kwas 9-oxodecenoic) jest związkiem bardzo trwałym. Bagietka szklana zanurzona w roztworze tego związku jeszcze po 7 latach, na wysokości 5 m, wykazywała własności wabiające trutnie. Aktywność niektórych feromonów płciowych udało się zwiększyć dodając odpowiednie synergetyki. Ekstrakt samic *Portheria dispar* potraktowany kwasem m-chlorobenzoesowym zwiększył swą aktywność 11 razy (B i e r l et al. 1971).

Feromony płciowe są w zasadzie specyficzne dla poszczególnych gatunków, ale znamy także sporo przykładów równoczesnego działania wabiającego na przeciwną lub tę samą płć innego gatunku, niekiedy należącego do innego rodzaju lub nawet rodziny. Wydaje się dlatego mało prawdopodobne, aby feromony mogły wyjaśnić jakieś pokrewieństwa gatunków. Feromony samicy *Ephestia elutella* wabia samce swojego gatunku jak rów-

niez *E. kühniella* Zell. i *Plodia interpunctella* (Butler 1967). Roelofs i Comeau (1970) porównywali feromony płciowe 37 gatunków motyli. Stwierdzili 26 związków. Wszystkie gatunki należące do jednej podrodziny reagowały na podobne atraktanty. Trzy pary spokrewnionych gatunków reagowały, każdy na inny izomer tego smego związku. Podobnie Roelofs i Feng (1968) zbadali 11 gatunków motyli z rodziny *Olethreutidae* i *Tortricidae*. Samce słabo reagowały na ekstrakty samic poszczególnych gatunków, co wskazuje na podobną, ale nie identyczną budowę ich feromonów płciowych. Vick, Burkholder, Gorman (1970) stwierdzili międzygatunkowe oddziaływanie samców 5 gatunków z rodzaju *Trogoderma* na ekstrakty samic 7 gatunków. Feromony *Trogoderma glabrum* (H.) i *T. sternale* Jay. różniły się znacznie. W pojedynczych przypadkach udaje się przekształcić chemicznie syntetyczny atraktant płciowy jednego gatunku w atraktant innego gatunku. Na przykład feromon *Trichoplusia ni* przekształcili Jacobson i Harding (1968) w feromon płciowy *Spodoptera frugiperda* (S).

Obecnie feromony płciowe wykorzystuje się najczęściej w połączeniu z lampami dającymi światło ultrafioletu lub przynętami pokarmowymi. Wtedy wabi się owady obu płci. Takie pułapki świetlno-feromonowe opisuje dla *Pectinophora gossypiella* S. Guerra i Ouyé (1967), a pułapki z cukrem i feromonem płciowym dla *Argyrotaenia velutinana* (W.) — Dean i Roelofs (1970). Do wabienia tego ostatniego szkodnika stosowano także feromon z synergantem i łowiono wtedy dziesięciokrotnie większą ilość samców. Uzyskano nawet częściowe zniszczenie szkodnika w 8 ha sadzie (Glass et al. 1970). W sadzie o niskim porażeniu uzyskiwano całkowitą eliminację szkodnika (Roelofs et al. 1970).

Praktyczne wykorzystanie feromonów płciowych, jak wynika z dotychczasowych doświadczeń, a wbrew pierwotnym przewidywaniom, nie wydaje się metodą bardzo obiecującą, w każdym razie wymaga wielu dalszych badań. Podstawowym warunkiem skuteczności tego rodzaju zabiegów jest znajomość takich faktów jak: np. intensywność wydzielania feromonu w czasie w zależności od czynników środowiska, w zależności od wysokości nad ziemią, jak również znajomości wpływu kopulacji, pokarmu na produkcję feromonu itp. Feromon wabiący przeciwną płćć to zwykle wiele związków chemicznych, z których jeden może uaktywniać drugi lub może zmieniać reakcję na niego. Związki te, podobnie jak i inne liczne feromony, zmieszane są często z innymi substancjami, naturalnymi produktami, dlatego powoli się ulatniają. Ich działanie ujawnia się często właśnie w pewnym zestawie. Poszczególne składniki rozdzielone chromatograficznie nie wykazywały silnego działania. U pszczoły, którą zbadano pod tym względem, wyróżniono ponad 20 różnych związków chemicznych (Pain et al. 1967).

Wiele prób z wykorzystywaniem syntetycznych feromonów zawiodło, zanotować jednak można także pewne sukcesy. Na przykład syntetyczny feromon płciowy *Portheria dispar*, dispalure okazał się bardzo trwały (3 miesiące) i wabił lepiej niż feromon naturalny (Beróza et al. 1971).

Samce lub samice wabione przez atraktant płciowy zachowują się w sposób charakterystyczny (Boczek i Dąbrowski 1972). Najpierw obserwuje się wzmożone poruszanie czułkami, ruchy skrzydeł, lot w kierunku źródła feromonu, siadanie w pobliżu samicy wydzielającej feromon, charakterystyczne ruchy odwłoka, rozstawianie odnóży i dopiero po dłuższej chwili następuje zwykle kopulacja. Przed kopulacją działają dodatkowo często inne feromony tak zwane afrodizjaki.

3. Afrodzizjaki

Są to feromony produkowane zwykle przez samce, przygotowujące samice do kopulacji. Związki tego typu opisano u *Neuroptera*, *Trichoptera*, *Diptera*, *Hymenoptera*. Wchodzą tu w grę zarówno związki lotne, węchowe jak i bardziej trwałe, smakowe. U karaczanów samice wabią samce. Z kolei samiec, znajdując się w pobliżu samicy unosi szereg razy skrzydła powodując ułatwienie się wydzieliny gruczołów znajdujących się na dorsalnej stronie odwłoka. Wydzielina ta zachęca samice do kopulacji. Feromon matki pszczoły miodnej produkowany w gruczole żuwaczkowym ma wielorakie funkcje: hamuje rozwój jajników robotnic, jest atraktantem dla trutni i afrodizjakiem (Butler 1969, Jaycox 1970). Kiedy truteń widzi matkę z odległości 1 m, ten sam związek chemiczny (kwas 9-oxodecenoic), który go wabił, działa teraz jako afrodizjak. Możliwe, że działa wtedy także wydzielina gruczołów znajdujących się na 2—4 segmente matki i że działanie to ujawnia się, gdy truteń dotyka matki czułkami lub przednimi nogami (Butler 1969). Także u *Pectinophora gossypiella* (Sau.) gruczoły na końcu odwłoka samicy produkują związki chemiczne, które równocześnie, ale niezależnie od siebie, działają jako atraktant płciowy i afrodizjak (Guerra 1968). Redfern et al. (1971) stwierdzili, że atraktant płciowy *Prodenia eridania* (Cr.) (*Noctuidae*) składa się z 2 związków, z których jeden wabi z większych odległości, a drugi działa jako afrodizjak z bliska.

4. Inne feromony wabiące i śladowe (znaczniki)

Zachowanie się pszczół w czasie rójki jest koordynowane wydzielanymi przez matkę i robotnice feromonami. Wydzieliny gruczołów żuwaczkowych matki (ten sam kwas 9-oxodecenoic, który wabi trutnie w czasie lotu godowego) i wydzieliny gruczołu Nassanoffa u robotnic oddziałują na inne osobniki. Robotnice, które straciły matkę, reagują na feromon matki, ale umieszczony na wysokości 1—3 m nad ziemią, z odległości 100 m. Rój stabilizuje inny pokrewny związek chemiczny produkowany przez gruczoły żuwaczkowe matki (kwas 9-hydroxydecenoic). Dzięki tym feromonom robotnice trzymają się matki (Butler 1969, Morse i Bosch 1971).

Mrówki i termity, które znalazły pokarm, wracając zostawiają na ziemi feromon, który informuje inne osobniki o tym znalezieniu. Gruczoł produkujący te feromony znajduje się na błonie między 6 a 7 segmentem odwłoka. Substancje te są prawdopodobnie specyficzne dla gatunku.

Osobniki danej kolonii pszczół, os, termitów czy mrówek mają zapach charakterystyczny dla całej kolonii. Jest to tak zwany zapach „powierzchniowy”, gdyż jest rozpuszczony w woskach epikutikuli i stąd się powoli ulatnia. Specyficzne zapachy pozwalają odróżnić np. pszczołom robotnicom matkę dziewiczą i zapłodnioną, larwy trutni i robotnic. Dzięki feromonom robotnice odróżniają w ulu larwy trutni pochodzących z jaj diploidalnych od haploidalnych, pochodzących z jaj niezapłodnionych. Robotnice zjadają w ciągu pierwszych 6 godzin ich życia (do 2 dni) larwy trutni diploidalnych (Woyke 1967). Feromony te można więc nazwać feromonami kanibalizmu.

Robotnice pszczoły, po znalezieniu w polu pokarmu, odsłaniają grzbietowe gruczoły Nassanoffa i wydzielają feromon, którego głównym składnikiem jest citral. Wabi on inne robotnice, przynajmniej z odległości 1 m. Robotnice wydzielają jeszcze inny feromon, który pozostawiają odnajdując wejście do ula (np. gdy ul został przesunięty w czasie ich nieobecności o 90°). Feromon ten można by nazwać śladowym („footprint”) (Butler 1969), gdyż robotnice pozostawiają go na mostku wylotkowym, po którym wychodzą, dotykając stopami i końcem odwłoka.

5. Feromony powodujące grupowanie się owadów

Liczne owady grupują się dla wzajemnej ochrony, kopulacji. Zgrupowania te bywają czasowe (np. u zimujących biedronek czy przedziorków (roztoczy) lub kopulujących jętek) lub trwałe. Zgrupowania trwałe to kolonie owadów socjalnych. W zgrupowaniach spotykamy 1 lub obie płci, jeden lub więcej gatunków. Zarówno tworzenie się zgrupowań jak i utrzymanie ich trwałości zachodzi dzięki wzajemnemu oddziaływaniu osobników tworzących zgrupowanie. Feromony stanowią tutaj główny mechanizm.

Przykładem czasowych zgrupowań w celu ochrony może być skorek *Forficula auricularia* L. Nimfy tego skoraka trzymają się matki do pewnego wieku jak kurczęta kwoki. Podobne zjawisko występuje u pluskwiaka *Elasmotherus interstinctus*. Prawdopodobnie feromon gra rolę w grupowaniu się do pewnego wieku gąsienic pochodzących z jednego złoża jajowego np. u *Pieris brassicae* L., *Aporia crataegi* L., *Diprion pini* L. W takich czasowych zgrupowaniach w celu ochrony, wspólnego zimowania, kopulacji i składania jaj, feromony z pewnością odgrywają ważną rolę, chociaż dotychczas nie zidentyfikowano tych związków. Na tworzenie i utrzymanie się tych zgrupowań oprócz feromonów mogą oczywiście wpływać także inne mechanizmy: określone ruchy, głosy, zabarwienie, efekty świetlne.

U owadów socjalnych (mrówki, osy, pszczoły, termity) powstają trwałe zgrupowania, kolonie, w których życie poszczególnego osobnika jest od innych uzależnione. Powiązania w kolonii i jej organizacja zależą od jednego, a najczęściej wielu feromonów produkowanych przez matkę (królową), robotnice lub samce (żołnierze, trutnie, król). Feromon gruczołów żuwaczkowych matki pszczoły miodnej utrzymuje w całości kolonię. Tę samą rolę pełni w mrowisku feromon królowej. Jeśli matka zginie, robotnice hodują matkę z larwy, karmiąc ją odpowiednio. Feromony robotnic stabilizują i organizują pracę innych robotnic.

6. Feromony ostrzegające (alertu, alarmu)

Owady atakowane broniąc się wydają specyficzne odgłosy, wydzielają także specyficzne substancje drażniące, parzące, odurzające lub klejące, które nie są feromonami, gdyż nie zmieniają zachowania osobników tego samego gatunku. Ale np. kwas mrówkowy wydzielany w określonych sytuacjach przez *Formica rufa* L. nie tylko chroni przed wrogiem, ale także ostrzega inne osobniki tego gatunku przed niebezpieczeństwem. U mrówek z rodzaju *Lasius* zidentyfikowano związek (hendecane) wydzielany

przez gruczoły głowowe i odwłokowe, który jest feromonem alarmującym inne osobniki (B e r g s t r ö m i L ö f q v i s t 1970).

Feromony ostrzegawcze występują głównie, choć nie wyłącznie, u owadów socjalnych. Np. u *Dysdercus intermedius* (Pyrrocoridae) larwy produkują wydzielinę powodującą rozpraszanie się innych larw. Feromony ostrzegawcze spotyka się powszechnie u *Apidae*, *Vespidae* i *Formicidae*. U pszczół i os feromon ostrzegawczy produkują robotnice, a nie produkują samce i matki. Wyjątkiem jest tutaj matka pszczoły miodnej. Jej ostrzegawczy feromon jest także repelentem dla drugiej matki. Wśród termitów jedynie u 2 gatunków, u żołnierzy stwierdzono podobne feromony (B l u m 1969). U pszczoły *Lestremelitta limao* citral jest feromonem ostrzegawczym, wydzielanym w czasie, gdy atakują one gniazda innych gatunków pszczół.

Gruczoły produkujące te feromony znajdują się u mrówek na końcu odwłoka (gruczoły analne) lub na głowie. U os występują gruczoły jadowe około żądła, a u pszczoły miodnej także w gruczołach żuwaczkowych. Same feromony są różnymi związkami chemicznymi, o ciężarze cząsteczkowym 100—200. Są to związki o bardzo silnym zapachu, ale krótkotrwałe. Zaalarmowana mrówka *Pogonomyrmex badius* wyrzuca z gruczołów żuwaczkowych chmurę lotnego feromonu, który w ciągu 15 sekund tworzy przestrzeń o średnicy 6 cm. Małe stężenie feromonu na brzegu tej chmury wabi inne mrówki, które postępują podobnie. Tworzy się w ten sposób zasłona dymna, sfera ochronna. Podobnie postępują inne mrówki, termity i pszczoły (B u t l e r 1967).

Feromony ostrzegające są stosunkowo najmniej specyficzne. Ten sam feromon produkują gatunki jednego rodzaju lub nawet rodziny, ale np. u *Apis indica* F. nie stwierdzono feromonu ostrzegającego, produkowanego przez gruczoł żuwaczkowy, który występuje u *A. mellifera*. Feromon ten może ostrzegać pszczoły napadające na rój lub być sygnałem dla pszczół strażniczek ula. Nie stwierdzono feromonów ostrzegawczych u 3 gatunków *Bombus* i u niektórych gatunków mrówek tworzących małe kolonie. Feromony te są więc prawdopodobnie uzupełniającym sygnałem (oprócz sygnałów świetlnych i dotykowych) w dużych koloniach.

Reakcją na wydzielany feromon ostrzegawczy jest ucieczka, odlot a często także wyrzucanie drażniących czy klejących substancji obronnych. Osobniki zaalarmowane stają się agresywne. Ten sam feromon pełni często dwie różne funkcje np. w małym stężeniu wabi robotnice do miejsca ataku, na codzień do pokarmu lub do gniazda, natomiast przy wyższych stężeniach wywołuje charakterystyczne zachowanie obronne.

7. Feromony kontrolujące rozwój dojrzałości płciowej

U niektórych owadów socjalnych rozwój dojrzałości płciowej, przynajmniej niektórych osobników, jest uzależniony od feromonów produkowanych przez inne osobniki w kolonii. Dojrzewanie może być hamowane (np. robotnic pszczoły) lub przyspieszane (u szarańczy). Niekiedy u tego samego gatunku występują feromony hamujące i przyspieszające dojrzewanie płciowe. Dojrzałe płciowo samice i samce *Schistocerca gregaria* Fors. przyspieszają dojrzewanie płciowe innych samic i samców, natomiast samica młodsza niż 8 dni, niezdolna do kopulacji, hamuje dojrzewanie samca. Możliwa jest więc synchronizacja w obu kierunkach. Takie feromony synchronizujące rozwój występują prawdopodobnie także u biedro-

nek, które gromadzą się, dojrzewają, kopulują i rozlatują. U socjalnych błonkówek matka składająca jaja hamuje rozwój narządów rozrodczych robotnic. Jeśli zabraknie matki, następuje dojrzewanie jajników robotnic i zaczynają, przynajmniej niektóre, składać jaja. Tak jest np. u *Formica rufa pratensis* Reh., *Apis mellifera* i u innych gatunków.

Feromon taki został dotychczas zidentyfikowany tylko u pszczoły miodnej. Wydaje się, że jest on niespecyficzny. Podobny feromon termita *Odontotermes* sp. powodował ten sam efekt u pszczoły miodnej.

Feromon ten produkowany jest u pszczoły miodnej w gruczole zuwaczkowym, a prawdopodobnie także w gruczole dermalnym i stąd ich nazwa — „feromony powierzchniowe”. Składa się on co najmniej z trzech związków chemicznych. Robotnice liżąc matkę, zlizują ten feromon. Robotnice hodowane bez matki, przynajmniej niektóre, miały rozwinięte jajniki. Inny przykład działania feromonu rozwojowego uzyskano hodując świerszcze domowe. Owady te hodowane grupowo szybciej się rozwijają niż wtedy, gdy są hodowane pojedynczo.

U termitów, gdzie jest para królewska, oboje produkują specyficzne feromony, które hamują dojrzewanie larw samiczych i samczych (larwy są robotnikami). W braku królowej król produkuje inny feromon przyspieszający rozwój larwy, z której rozwija się królowa.

8. Podsumowanie

Podsumowując ten przegląd feromonów należy stwierdzić, że z pewnością wiele procesów i przejawów zachowania się owadów i roztoczy jest efektem działania feromonów, których jeszcze nie znamy. Z posiadanych informacji wynika jednak, że feromony w znacznym stopniu zwiększają możliwość porozumiewania się i oddziaływania na siebie zwierząt w obrębie gatunku lub nawet między gatunkami.

Trudno jeszcze w tej chwili przewidzieć wszystkie możliwości wykorzystania feromonów do ograniczania liczebności owadów. Z pewnością jednak problem ten zasługuje na uwagę i powinien być wszechstronnie badany. W tej chwili już wykorzystanie feromonów dla celów sygnalizacji jest szeroko stosowane.

Ponieważ, jak wykazały badania na pszczole, ten sam gruczoł może wydzielać szereg związków chemicznych i dany feromon może pełnić wiele różnych funkcji w zależności od sytuacji, gdyż poszczególne jego komponenty mogą działać synergistycznie i wykazywać różną trwałość, należy oczekiwać wielu dalszych komplikacji przy badaniu i wykorzystywaniu praktycznym feromonów.

Pierwsze próby wykorzystywania syntetycznych feromonów są obiecujące.

Piśmiennictwo

- Alinia zee M. T., Stafford E. M. 1971 — Evidence of a sex pheromone in the omnivorous leaf roller *Platynota stultana* (Lepidoptera: Tortricidae). Laboratory and field testing of mate attraction to virgin females — Ann. ent. Soc. Amer. 64:1330—1335.
- Bergström G., Löfqvist J. 1970 — Chemical basis for odour communication in four species of *Lasius* ants — J. Insect Physiol. 16:2353—2375.

- Beroza M., Bierl B. A., Tardif J. G. R., Cook D. A., Paszek E. C. 1971 — Activity and persistence of synthetic and natural sex attractants of the gypsy moth in laboratory and field trials — *J. econ. Ent.* 64:1499—1508.
- Bierl B. A., Beroza M., Cook D. A., Tardif J. G. R., Paszek E. C. 1971 — Enhancement of the activity of extracts containing the gypsy moth sex attractants — *J. econ. Ent.*, 64:297—300.
- Blum M. C. 1969 — Alarm pheromones — *Ann. Rev. Ent.* 14:57—80.
- Boczek J., Dąbrowski Z. T. 1971 — Wartość w entomologii stosowanej i metodyka badań nad zachowaniem się roztoczy i owadów — *Biul. IOR.* 52: 289—317.
- Bradley J. R., Clower D. F., Graves J. B. 1968 — Field studies of sex attraction in the boll weevil — *J. econ. Ent.* 61:1457—1458.
- Brady U. E., Smithwick E. B. 1968 — Production and release of sex attractant by the female Indian meal moth *Plodia interpunctella* — *Ann. ent. Soc. Amer.* 61:1260—1265.
- Burkholder W. E., Dicke R. J. 1966 — Evidence of sex pheromones in females of several species of *Dermestidae* — *J. econ. Ent.* 59: 540—543.
- Butler C. G. 1967 — Insect pheromones — *Biol. Rev.* 42:42—87.
- Butler C. G. 1969 — Some pheromones controlling honeybee behavior — *Proc. VI Congr. int. Union Study Soc. Ins.* 19—32.
- Casida J. E., Coppel H. C., Watanabe T. 1963 — Purification and potency of the sex attractant from the introduced pine sawfly *Diprion similis* — *J. econ. Ent.* 56:18—20.
- Cone W. W., Prędkowski S., Klostermeyer E. C. 1971 — Pheromone studies of the two spotted spider mite. II. Behavioral response of males to quiescent deutonymphs — *J. econ. Ent.* 64:379—382.
- Daterman G. E., McComb D. 1970 — Female sex attractant for survey trapping European pine shoot moth — *J. econ. Ent.* 63:1406—1409.
- Dean R. W., Roelofs W. L. 1970 — Synthetic sex pheromone of the red banded leaf roller moth as a survey tool — *J. econ. Ent.* 63:684—6.
- Dusage J. A., McDonough L. M., George D. A. 1968 — A sex pheromone in the Pacific Coast wireworm — *J. econ. Ent.* 61:691—693.
- Fletcher L. W., Claborn H. V., Turner J. P., Lopez E. 1968 — Difference in response of two strains of screw worm flies to the male pheromone — *J. econ. Ent.* 61:1386—1388.
- Glass E. H., Roelofs W. L., Arn H., Comeau A. 1970 — Sex pheromone trapping red-banded leaf roller moth and development of a long-lasting polyethylene wick — *J. econ. Ent.* 63:370—373.
- Gravitz N., Willson C. 1968 — A sex pheromone from the citrus mealybug — *J. econ. Ent.* 61:1458—1459.
- Guerra A. 1968 — New technique to bioassay the sex attractant of pink bollworm with olfactometers — *J. econ. Ent.* 61:1252—1254.
- Guerra A. A., Ouye M. T. 1967 — Catch of male pink bollworms in traps baited with sex attractant — *J. econ. Ent.* 60:1046—1048.
- Happ G. M., Wheeler J. 1969 — Bioassay, preliminary purification and effect of age crowding and mating on the release of sex pheromone by female *Tenebrio molitor* — *Ann. ent. Soc. Amer.* 62:846—851.
- Hardee D. D., Mitchell E. B., Huddleston P. M. 1967 — Laboratory studies of sex attractant in the boll weevil — *J. econ. Ent.* 60:1221—1224.
- Jacklin S. W., Yonce C. E., Hollon J. P. 1967 — The attractiveness of female to male peach tree borers — *J. econ. Ent.* 60:1291—1293.
- Jacobson M. 1965 — Insect sex attractants — *Intersci. Publ.*

- Jacobson M. 1966 — Chemical insect attractants and repellents — *Ann. rev. Ent.* 11:403—422.
- Jacobson M., Harding C. 1968 — Insect sex attractants. IX. Chemical conversion of the sex attractant of the cabbage looper (*Trichoplusia ni* H.) to the sex pheromone of the fall armyworm (*Spodoptera fungiperda* S.) — *J. econ. Ent.* 61:394—398.
- Jaycox E. R. 1970 — Honey bee queen pheromones and worker foraging behaviour — *Ann. ent. Soc. Amer.* 63:222—228.
- Jefferson R. N., Sower L. L., Rubin R. E. 1971 — The female sex pheromone gland of the pink bollworm *Pectinophora gossypiella* (Lep.: *Gelechiidae*) — *Ann. ent. Soc. Amer.* 64:311—312.
- Ladd T. L., Jr. 1970 — Sex attraction in the Japanese beetle — *J. econ. Ent.* 63:905—908.
- Lewis W. J., Snow J. W., Jones R. L. 1971 — A pheromone trap for studying populations of *Cardiochiles nigriceps* a parasite of *Heliothis virescens* — *J. econ. Ent.* 64:1417—1421.
- McDonough L. M., George D. A., Butt B. A., Jacobson M., Johnson G. R. 1969 — Isolation of a sex pheromone of the codling moth — *J. econ. Ent.* 62:62—65.
- McKibben G. H., Hardee D. D., Davith T. B., Gueldner R. C., Hedin P. A. 1971 — Slow release formulations of grandlure, the synthetic pheromone of the boll weevil — *J. econ. Ent.* 64:317—319.
- Morse R. A., Bosch R. 1971 — Pheromone concert in swarming honey bees (Hym., *Apidae*) — *Ann. ent. Soc. Amer.* 64:1414—1417.
- Osgood C. E. 1971 — An oviposition pheromone associated with the egg rafts of *Culex tarsalis* — *J. econ. Ent.* 64:1038—1041.
- Pain J., Barbier M., Bogdanovsky D., Lederer E. 1967 — Chemistry and biological activity of the secretions of queen and worker honeybees (*Apis mellifera*) — *Comp. Bioch. Physiol.* 6:133—141.
- Redfern R. E., Cantu E., Jones W. A., Jacobson M. 1971 — Response of the male southern armyworm in a field cage to prodeniclure A and prodeniclure B — *J. econ. Ent.* 64:1570—1571.
- Roelofs W. L., Comeau A. 1970 — Lepidopterous sex attractants discovered by field screening tests — *J. econ. Ent.* 63:969—973.
- Roelofs W. L., Feng K. C. 1968 — Sex pheromone specificity tests in the *Tortricidae*. An introductory report — *Ann. ent. Soc. Amer.* 61:312—316.
- Roelofs W. L., Glass E. H., Tette J., Comeau A. 1970 — Sex pheromone trapping for red banded leaf roller control: theoretical and actual — *J. econ. Ent.* 63:1162—1167.
- Schultz G. A., Boush G. M. 1971 — Suspected sex pheromone glands in three economically important species of *Dacus* — *J. econ. Ent.* 64:347—349.
- Sekul A. A., Sparks A. N. 1967 — Sex pheromone of the fall armyworm moth: isolation, identification and synthesis — *J. econ. Ent.* 60:1270—1272.
- Shorey H. H., Gaston L. K. 1967 — Pheromones, (Pest control — Eds. W. W. Kilgore, R. L. Doutt) — Oxford, N. York, 141—165.
- Shorey H. H., Gaston L. K., Saario C. A. 1967 — Sex pheromones of noctuid moths. XIV. Feasibility of behavioral control by disrupting pheromone communication in cabbage looppers — *J. econ. Ent.* 60:1541—1545.
- Shorey H. H., McFarland S. U., Gaston L. K. 1968 — Sex pheromones of noctuid moths. XIII. Changes in pheromone quantity as related to reproductive age and mating history in females of seven species of *Noctuidae* (Lepid.) — *Ann. ent. Soc. Amer.* 61:372—376.

- Sower L. L., Shorey H. H., Gaston L. K. 1971 — Sex pheromones of noctuid moths. XXV. Effects of temperature and photoperiod on circadian rhythms of sex pheromone release by females of *Trichoplusia ni* — Ann. ent. Soc. Amer. 64:488—492.
- Sower L. L., Gaston L. K., Shorey H. H. 1971 — Sex pheromones of noctuid moths. XXVI. Female release rate, male response, threshold and communication distance for *Trichoplusia ni* — Ann. ent. Soc. Amer. 64:1448—1456.
- Struble D. L., Jacobson L. A. 1970 — A sex pheromone in the red backed cutworm — J. econ. Ent. 63:841—844.
- Vick K. W., Burkholder W. E., Gorman J. E. 1970 — Interspecific response to sex pheromones of *Trogoderma* species (Coleoptera: Dermestidae) — Ann. ent. Soc. Amer. 63:379—381.
- Woyke J. 1967 — Diploid drone substance — XXI int. Apic. Congress, 471—472.
- Zethner-Moller O., Rudinsky J. A. 1967 — Studies on the site of sex pheromone production in *Dendroctonus pseudotsugae* (Coleoptera: Scolytidae) — Ann. ent. Soc. Amer. 60:575—582.

Summary

This review is based on world literature. Sex pheromones were found in many of the insect species studied, and are usually produced by females to attract males, although they occasionally occur in males. The substances are produced by various glands

Intensity of pheromone production depends on insect's age and the time of day. Production diminishes after mating, especially in species mating once only, and varies depending on different conditions primarily temperature and food.

Pheromones are very volatile compounds acting at dilutions of 10^{-10} g/l of air, often at considerable distances, of as much as several kilometers. From the chemical aspect they are not related compounds.

The first trials made of the use of sex pheromones gave greatly differing effects, decrease in numbers of pests being obtained in certain cases. Black-light and pheromone baits were used to catch both sexes, or synergic substances were added. Both synthetic and natural extracts were used and their particular value is revealed by records of pest occurrence.

The following pheromones are known, in addition to sex pheromones: aphrodisiacs — stimulating females to mating, footprint pheromones and those controlling sex maturity, well known in social insects. A cannibalistic pheromone, causing diploid drone larvae to be killed by workers, was found in the honey bee.

Aggregation pheromones have been described in many insects, either one sex or both sexes of one or related species being found in such aggregations. The role of these pheromones is particularly important in social insects.

Alerting pheromones, which are the least specific, are used chiefly by social insects.