

MONIKA M. ANTKIEWICZ¹, ANNA DZIURDZIA¹, ALICJA SOCHAJ¹, MARIA MIKA²

¹*Biotechnologia – Studia Międzywydziałowe
Uniwersytet Rolniczy im. Hugona Kołłątaja w Krakowie
Al. 29 Listopada 54, 31-425 Kraków*

²*Katedra Fizjologii Zwierząt
Uniwersytet Rolniczy im. Hugona Kołłątaja w Krakowie
Al. Mickiewicza 24/28, 30-059 Kraków
E-mail: anna.dziurdzia@tlen.pl*

FEROMONY – UNIKALNY JĘZYK ŚWIATA PRZYRODY

Język wzajemnego komunikowania się zwierząt przez wiele lat stanowił temat badań i dyskusji. Podejrzewano, że oprócz sygnałów wizualnych, dotykowych czy dźwiękowych istnieje jeszcze niewidzialna dla oka komunikacja chemiczna, wywierająca znaczący wpływ na życie zwierząt, w szczególności na procesy reprodukcji, zdobywanie pożywienia oraz reakcje obrony i ucieczki. Związki sygnałowe biorące udział w regulacji behawioru różnych organizmów zostały nazwane substancjami semiochemicznymi (grec. *semio*, sygnał) (LANGLOIS 1987). Wśród nich na szczególną uwagę z całą pewnością zasługują związki infochemiczne, do których zalicza się feromony. W odróżnieniu od hormonów, które oddziałują na inne komórki i tkanki tego samego organizmu, feromony to chemiczne sygnały komunikacji pomiędzy różnymi organizmami. Nazwa „feromon” wywodzi się z języka greckiego, w którym *pherein* oznacza przekazywać, a *hormao* – pobudzać. Określenie to zostało po raz pierwszy użyte w 1959 r., kiedy to KARLSON i LÜSCHER zdefiniowali feromony jako substancje wydzielane przez osobniki tego samego gatunku, powodujące specyficzne reakcje fizjologiczne oraz behawioralne. Definicja ta wymaga jednak pewnego uaktualnienia, ponieważ znane są przykłady międzygatunkowych kontaktów pod wpływem identycznego feromonu, na przykład płciowego. Związki o charakterze feromonów zostały odkryte niespełna pół wieku temu. Obok tych niewątpliwie najbardziej znanych substancji semiochemicznych jakimi

są feromony, do tej samej grupy związków zalicza się również:

- autotoksyny – odchody i metabolity toksyczne zarówno dla wytwarzającego je organizmu, jak i dla innych osobników (WHITTAKER i FENNY 1971);
- autoinhibitory populacji ograniczające jej nadmierny rozrost powyżej poziomu zakłócającego równowagę ekologiczną (WHITTAKER i FENNY 1971);
- nekromony – substancje rozpoznawania śmierci, które wydzielane przez ciała martwych zwierząt odstraszały osobniki tego samego lub innego gatunku (ROLLO i współaut. 1994).

Istnienie feromonów potwierdzały już obserwacje sprzed wielu stuleci. W XVII w. zauważono, iż pojedyncza pszczoła w czasie ukłucia wydziela substancję zachęcającą inne owady do ataku na uprzednio użądłonego osobnika (LANGLOIS 1987). Jak się później okazało, najważniejszym składnikiem tej mieszaniny był octan 3-metylobutyłu, opisany w 1962 r. (BOCH i współaut. 1962). Badania profesora Adolfa Butenandta przyczyniły się do zidentyfikowania w 1959 r. pierwszego feromonu – bombykolu (BUTENANDT i współaut. 1959). Związek ten, wydzielany z gruczołów samic jedwabnika morwowego (*Bombyx mori*), potrafi zwabić samce z odległości przekraczającej 11 km. Samiec może wyczuć ten zapach w minimalnym jego stężeniu, nawet przy bardzo dużym rozcieńczeniu (LANGLOIS 1987). Jak dotąd, potwierdzono obecność feromonów u ponad 1500 gatunków

zwierząt, z czego zdecydowaną większość stanowią owady.

Odkrycie bombykolu rozpoczęło badania nad budową feromonów. Przez wiele lat twierdzono, że są to substancje jednoskładnikowe. Ostatnie eksperymenty wskazują jednak na fakt, iż feromony to związki wieloskładnikowe, z zazwyczaj jednym dominującym składnikiem. Pod względem stanu skupienia mogą to być substancje lotne lub nielotne. Skład chemiczny związków infochemicznych jest zmienny i zależy od funkcji przekazywanego sygnału, osobnika będącego źródłem feromonu, pory roku czy dnia. Ten sam sygnał, może mieć bardzo wiele odmiennych znaczeń w zależności od warunków środowiskowych (SMITH i współaut. 1976, EPPLE i współaut. 1993). Znaczna część feromonów zawiera w swojej budowie centra chiralne, generujące dużą grupę stereoizomerów, z których zazwyczaj tylko jeden jest biologicznie czynny. Badania chemików pozwoliły na określenie aktywności biologicznej ponad 200 chiralnych feromonów oraz podzielenia tych związków na grupy, w zależności od ich działania oraz przestrzennej konformacji. Do I grupy, najliczniej reprezentowanej, należą związki, spośród których tylko jeden z enancjomerów jest biologicznie czynny. W II grupie spotykamy zależność inhibicji funkcjonowania jednego ze stereoizomerów przez drugi, a III grupa reprezentuje synergistyczne działanie enancjomerów, w którym to nieaktywny lub mało aktywny stereoizomer działa synergistycznie na czynny biologicznie składnik feromonu. W związku z tym, ich wspólne działanie przewyższa sumę aktywności pojedynczych enancjomerów (KOŁODZIEJCZYK 2006).

Feromony wytwarzane są głównie w narządach wydzielania zewnętrznego. Mogą je stanowić gruczoły o prostej budowie, utworzone z komórek nabłonkowych, czy też wysoce wyspecjalizowane gruczoły, zbudowane z komórek wydzielniczych i kanałowych. Emisja feromonów odbywa się również dwiema drogami. Mogą być one bezpośrednio uwalniane na zewnątrz lub uprzednio gromadzone w specjalnie wytworzonych do tego celu zbiorniczkach, które w zależności od gatunku, feromonu czy pory roku osiągają rozmaite rozmiary (KARLSON i LÜSCHER 1959).

Po wydzieleniu do środowiska zewnętrznego, feromony, zależnie od struktury chemicznej, docierają do odbiorcy wraz z powietrzem, wodą lub w wyniku bezpośredniego kontaktu. Zasięg oraz szybkość rozprzestrzeniania się tych związków semiochemicznych

są zróżnicowane i uzależnione od pełnionych funkcji. Dlatego też promień działania niektórych feromonów ścieżkowych jest bardzo mały, natomiast feromony płciowe mogą być rozpoznawane z dużej odległości. Różny jest także czas trwania ich aktywności. Przykładem mogą być feromony alarmowe, które, jak sama nazwa wskazuje, cechuje krótkotrwałe, lecz szybkie działanie (MARCHLEWSKA-KOJ 1988).

Aby mogło dojść do „semiochemicznej komunikacji” pomiędzy organizmami, feromony muszą dotrzeć do swoistych receptorów na powierzchni komórek odbiorcy. U owadów odbywa się to za pośrednictwem włosków olfaktorycznych (właściwych narządów węchu) występujących na powierzchni anten (czułek) (WELLER 1998). Feromony zaadsorbowane na ich powierzchni dyfundują do wnętrza, ulegają rozpuszczeniu w znajdującym się tam płynie i docierają do receptorów (LAURENT 1999). Receptory takie tworzą siedem domen transbłonowych, które na skutek związania z feromonami aktywują, za pośrednictwem białka G, szlaki sygnalizacji wewnątrzkomórkowej (KRIEGER i BREER 1999). Komórki receptorowe przekształcają w ten sposób sygnał chemiczny w elektryczne impulsy, które następnie przekazywane są neuronami do płata antenowego (centrum nerwowego owada) (LAURENT 1999).

U kręgowców za odbiór feromonów odpowiedzialny jest głównie narząd lemieszowo-nosowy (ang. vomeronasal organ, VNO), zwany również narządem Jacobsona, gdyż to on opisał go po raz pierwszy w 1813 r. (patrz DOVING i TROTIER 1998). VNO to parzysty organ, który jest umiejscowiony po obu stronach przegrody nosowej (KOSTOV 2007). Łącząc się w ten sposób z jamą nosową, odbiera informacje niesione w postaci lotnych związków chemicznych. U wielu zwierząt narząd przylemieszowy może być także połączony z jamą gębową, dzięki czemu służy również jako detektor substancji nielotnych (MARCHLEWSKA-KOJ 1988).

VNO to podwójny kanalik chrząstkowy o długości od 2 do 20 cm. W narządzie Jacobsona można wyróżnić trzy części: ślepo zakończoną część ogonową, część pośrednią i głowową, która otwiera się do kanału łączącego jamę nosową z ustną (przewodu siekaczowego). Taka morfologia cechuje VNO większości zwierząt gospodarskich, chociaż istnieją pewne różnice gatunkowe dotyczące szczegółowej budowy. Wyjątkiem są konie, u których odcinkiem ślepo zakończonym jest

część głowowa (KOSTOV 2007). Jama omawianego narządu wyścielona jest nabłonkiem zmysłowym zbudowanym z komórek receptorowych, podporowych i podstawnych oraz drugim typem nabłonka, utworzonym wyłącznie z komórek podporowych i podstawnych (KOSTOV 2007). Pod warstwą nabłonka występuje silnie unaczyniona tkanka jamista. Natomiast grzbietowo i brzusznie w stosunku do jamy VNO znajdują się liczne gruczoły egzokrynne (gruczoły lemieszowe) z niewielkimi kanałami wydzielniczymi uchodzącymi do jamy VNO. Narząd przylemieszowy jest bardzo dobrze unaczyniony. Krew dostarczana jest tętnicą, a odprowadzana jedną lub dwoma żyłami biegnącymi wzdłuż organu w tkance jamistej. VNO jest także silnie unerwiony, zarówno włóknami nerwów współczulnych, jak i przywspółczulnych (DOVING i TROTIER 1998).

Zwierzęta badają pyskiem określone wydzieliny i wydaliny przez bezpośredni kontakt. Dlatego też, substancje aktywujące VNO są zazwyczaj przenoszone do jamy tego narządu w formie ciekłej (MIYAWAKI i współaut. 1994). Odbywa się to poprzez tzw. mechanizm pompujący, związany ze zmianami stopnia ukrwienia. Tkanka jamista po napełnieniu krwią powoduje wypływ płynu z jamy VNO. Natomiast zwężenie ścian naczyń żylnych prowadzi do wzrostu objętości jamy i wytworzenia podciśnienia, które umożliwia zasysanie płynu do wnętrza jamy narządu. Istotną rolę spełniają tutaj unerwienie oraz obecność komórek mięśni gładkich ułożonych promieniście wokół ściany zatoki żylny w tkance jamistej (DOVING i TROTIER 1998). W przenoszeniu feromonów w narządzie przylemieszowym uczestniczą proteiny lipokalinowe. Lipokaliny mają zdolność wiązania feromonów w fazie ciekłej i transportowania ich do swoistych receptorów obecnych na powierzchni neuronów VNO (MIYAWAKI i współaut. 1994).

Komórki receptorowe stanowią dwubiegunowe neurony. Dendryty tych komórek zakończone są pęcherzykami pokrytymi mikrokosmkami, które wystają nad powierzchnią nabłonka. Natomiast ich aksony przewodzą impulsy od perikarionów do dodatkowej opuszki węchowej (opuszki lemieszowo-nosowej) (DOVING i TROTIER 1998).

Związki semiochemiczne są ligandami dla receptorów, wśród których można wyodrębnić dwie grupy (V1R i V2R). Receptory V1R ulegają ekspresji w komórkach o krótkich dendrytach, które wysyłają projekcje do gło-

wowej części dodatkowej opuszki węchowej. Drugą grupę stanowią receptory V2R, obecne w neuronach z długimi dendrytami, przekazującymi impulsy do ogonowej części opuszki lemieszowo-nosowej. Obie subpopulacje (V1R i V2R), podobnie jak receptory węchowe u owadów, należą do receptorów związanych z białkami G (HALPERN i MARTINEZ-MARCOS 2003). Przyłączenie liganda (cząsteczki feromonu) do receptorów V1R lub V2R powoduje aktywację błonowego enzymu, fosfolipazy C, która katalizuje powstawanie trifosforanu inozytolu (IP₃), co doprowadza do podwyższenia stężenia jonów Ca²⁺ w komórce. Skutkuje to uruchomieniem wielu szlaków wewnątrzkomórkowych prowadzących m.in. do zmian właściwości błony komórkowej generując potencjały czynnościowe (DOVING i TROTIER 1998, HALPERN i MARTINEZ-MARCOS 2003,).

Powstałe w ten sposób impulsy nerwowe są przesyłane do dodatkowej opuszki węchowej poprzez tzw. nerwy lemieszowe, utworzone z aksonów komórek receptorowych (ZHAO i współaut. 1998). Informacja zostaje przekazana do struktur układu limbicznego z pominięciem ośrodków kory odpowiedzialnych za świadomą percepcję węchową (KRIEGER i BREER 1999). Układ limbiczny jest najstarszą ewolucyjnie częścią mózgu, która kieruje emocjonalnymi reakcjami oraz wrodzonymi, instynktownymi zachowaniami (SOTOWSKA-BROCHOCKA 2001). Feromony są przekazywane zatem w sposób podświadomy za pośrednictwem VNO, dlatego narząd ten zwany jest często „szóstym zmysłem”.

Narząd lemieszowo-nosowy jest dobrze rozwinięty u większości ssaków, a szczególnie u zwierząt drapieżnych i przeżuwaczy. Ponadto, w przeciwieństwie do ptaków i ryb, organ ten posiadają płazy oraz niektóre gady (DOVING i TROTIER 1998). VNO wykryto także u człowieka, lecz początkowo uważany był jedynie za cechę atawistyczną. W 1991 r. wykazano jednak, iż określone związki semiochemiczne aktywują ludzki VNO w sposób zależny od płci i odmienny niż główny narząd węchowy. Dowiedziono, że poprzez organ Jacobsona możliwa jest stymulacja pracy gruczołów wydzielania wewnętrznego oraz autonomicznego układu nerwowego (MONTI-BLOCH i GROSSER 1991). Wynika z tego, iż narząd lemieszowo-nosowy u człowieka jest funkcjonalnym organem o cechach dymorfizmu płciowego. W porównaniu do zwierząt cechuje go jednak szcążkowa budowa. Długość tego narządu wynosi zaledwie 2 do

8 mm, natomiast średnica nie przekracza 1 mm (STENSAAS i współaut. 1991). Brak tkanki jamistej (DOVING i TROTIER 1998) oraz dużych naczyń krwionośnych (KOSTOV 2007) sugeruje, iż związki semiochemiczne przedostają się do jamy narządu na zasadzie dyfuzji i stymulują go jako substancje lotne (DOVING i TROTIER 1998).

Obecność VNO wykazano u 46,3% badanych osób dorosłych i stwierdzono, iż narząd ten występuje częściej u mężczyzn niż u kobiet (RAPIEJKO 2006). Wynikałoby z tego, że tylko część populacji ludzkiej potrafi reagować na feromony. Okazało się jednak, iż sygnały semiochemiczne mogą być także odbierane przez nabłonek węchowy zarówno u ludzi (MONTI-BLOCH i współaut. 1994), jak i zwierząt (GELEZ i FABRE-NYS 2004), a VNO posiada dodatkowo zdolność percepcji związków nie będących feromonami (BAXI i współaut. 2006). U ssaków za odbiór feromonów odpowiedzialny jest zatem cały narząd węchu, a jego składowe, czyli okolica węchowa i narząd lemieszowo-nosowy wzajemnie się dopełniają.

Badacze sklasyfikowali związki o charakterze feromonów biorąc pod uwagę rozmaite cechy tych substancji. Najpopularniejszą klasyfikacją feromonów jest podział ze względu na pełnione funkcje. Biorąc pod uwagę to kryterium, wyróżnia się feromony alarmujące, płciowe, zniechęcające, znaczące, ścieżkowe, agregacyjne, zwiększające sprawność fizyczną zwierzęcia czy redukujące stopień wsobności (BRENNAN i KENDRICK 2006). W świecie przyrody obserwować można również wielofunkcyjne działanie pewnych związków o charakterze infochemicznym. Substancje o właściwościach feromonów odgrywają szeregi istotnych ról zarówno w świecie organizmów prostych, prokariotycznych, jak i eukariotycznych, łącznie z człowiekiem.

Wiele wiadomo o feromonach zwierzęcych, znacznie mniej o feromonach bakteryjnych, grzybowych czy roślinnych, które są niezbędne do przetrwania tych organizmów. W latach 70. XX w. A. S. Khokhlov odkrył czynnik A (lakton butyrylu), substancję chemiczną warunkującą produkcję streptomycyny i sporulację u *Streptomyces griseus*. Badania te zaowocowały identyfikacją kolejnych cząstek sygnalizacji między komórkami bakteryjnymi. Obecnie badacze podkreślają bardzo istotną rolę komunikacji chemicznej w adaptacji bakterii do warunków środowiska oraz zasiedlaniu nowych nisz. Bakteryjne feromony kontrolują najważniejsze procesy życiowe

mikroorganizmów, takie jak: sporulacja, koniugacja, bioluminescencja, podział komórki i wirulencja (VOLOSHIN i KAPRELYANTS 2004). Związki semiochemiczne są także obecne w świecie grzybów. Gametangia grzybów z rodzaju *Allomyces* produkują syreninę, która jest silnym atraktantem płciowym gamet męskich. Jest ona również pierwszym opisanym feromonem płciowym roślin (MACHLIS i współaut. 1966). Ciekawym przykładem feromonów roślinnych są związki wydzielane przez liczne gatunki storczyków zapylanych przez osy i pszczoły. Rośliny te produkują substancje identyczne z atraktantami seksualnymi wytwarzanymi przez samice owadów w celu zwabienia samca (WATERMAN i BIDARTONDO 2008). W ten sposób kwiat zostaje zapylony pyłkiem przenoszonym przez przywabionego samca. Takie „oszukiwanie” jest powszechne wśród storczyków - ponad 30% opisanych gatunków to „oszuści”.

Komunikacja chemiczna jest niezwykle ważna u owadów, szczególnie gatunków społecznych (REGNIER i LAW 1968). Feromony ścieżkowe, tj. sygnały mające na celu wyznaczenie „ścieżki” wędrówki dla zwierząt tworzących wspólnoty, najpowszechniej spotykane są w świecie owadów, takich jak mrówki czy pszczoły. Droga wyznaczana za pomocą feromonów często prowadzi do źródła pożywienia czy też schronienia. Niezwykle interesującą grupę feromonów stanowią związki dyskryminujące. Feromony dyskryminujące są szczególnie istotne dla funkcjonowania owadzich społeczności, ponieważ zapewniają odpowiednią hierarchię (BARBIER i LEDERER 1960). Pod względem chemicznym są to głównie kwasy karboksylowe. Należy do nich między innymi kwas 9-oksodec-2-enowy – lotny kwas tłuszczowy produkowany przez królową pszczół. Feromon ten hamuje rozwój jajników u pszczół robotnic, a tym samym uniemożliwia rekrutację nowej królowej spośród nich (RYBA i TIRINDELLI 1998). Związek ten jest także wykorzystywany przez niezapłodnioną królową jako atraktant seksualny.

Feromony płciowe to z pewnością najbardziej znane substancje semiochemiczne. Do tej grupy zalicza się różne związki chemiczne. Mogą to być aldehydy, ketokwasy, węglowodory, kwasy karboksylowe, związki alifatyczne czy aromatyczne. Główną ich funkcją jest udział w procesie reprodukcji. Pomagają one zwierzętom zarówno w wyborze partnera seksualnego (SMITH i ABBOTT 1997), synchronizacji rui (GELEZ i FABRE-NYS 2006),

jak i opiece nad potomstwem (SNOWDON i współaut. 2006). Niestety wiedza o nich jest wciąż znikoma.

Ssaki pozostawiają w środowisku ogromną ilość śladów „zapachowych”. Razem z moczem, odchodami, wydzielinami skóry, układu rozrodczego czy specjalnych gruczołów uwalniane są cząsteczki, od prostych pod względem budowy, lotnych związków, po duże białka, które stanowią informację o płci, wieku, stanie zdrowotnym, statusie reprodukcyjnym zwierzęcia. Pozwala to na identyfikację konkretnego osobnika przez inne oraz na zaznaczenie zajmowanego przez zwierzę terytorium. Przykładowo, psy, lisy i wilki za pomocą moczu znaczą obszar przebywania i polowania. Jednak w pewnych sytuacjach ślady te mogą wprowadzić w błąd odbiorcę, ponieważ na ich charakter istotny wpływ może mieć na przykład dieta lub naturalna mikroflora zwierzęcia, które to parametry mogą zafalszować pozostawioną przez osobnika „wizytówkę” (BRENNAN i KENDRICK 2006).

W przypadku wielu gatunków zwierząt przebywających w ogrodach zoologicznych rozmnażanie stanowi poważny problem. Tego rodzaju trudności spowodowane są w dużej mierze zanikiem zdolności reagowania lub nieprawidłową reakcją na atraktanty płciowe (SCHILLING i współaut. 1984). Natomiast gryzoni i zwierzęta udomowione z reguły nie mają kłopotu z rozrodem w niewoli.

O tym jak istotną rolę w reprodukcji ssaków pełnią lotne feromony świadczy przykład słonia azjatyckiego. Za kojarzenie par u tego gatunku odpowiedzialny jest octan Z-7-dodecen-1-ylu. Substancja ta jest wydzielana wraz z moczem, na kilka dni przed osiągnięciem przez samicę okresu płodnego. Gdy taki sygnał dotrze do samca, często bardzo oddalonego od samicy (źródła feromonu), można zaobserwować charakterystyczne jego zachowanie polegające na specyficznych ruchach trąby oraz wywijaniu warg czyli flehmenu (MARCHLEWSKA-KOJ 1988). Słoń w ten sposób zapewnia efektywniejsze docieranie atraktanta do VNO. Następnie samiec rozpoczyna podróż w celu odnalezienia partnerki, oczywiście kierując się drogowskazem jakim jest jej feromon (RASMUSSEN 2001). Prace badawcze skupione nad wyjaśnieniem mechanizmów kontrolujących przebieg godów tych zwierząt, w tym zjawiska komunikacji chemicznej między osobnikami, mają ogromne znaczenie ze względu na ochronę gatunku i zwiększenie jego populacji. W przypadku słoni afry-

kańskich, nadal trwają badania nad identyfikacją związków sygnałnych związanych z rozrodem (GANSWINDT i współaut. 2005).

Nie można zapomnieć o feromonach zaangażowanych w rozmnażanie ryb oraz innych zwierząt wodnych. Środowisko wodne nie sprzyja wymianie większości sygnałów ze względu na znaczną gęstość, zanieczyszczenia oraz objętość. Sygnalizacja chemiczna umożliwia zwierzętom wodnym pokonanie tych ograniczeń. Feromony wydzielane przez ryby synchronizują tarło, co zapewnia skuteczne zapłodnienie ikry, a także regulują migrację i zachowania społeczne (STACEY i SORENSEN 2006). Interesujące jest również, że w przypadku niektórych gatunków feromony kontrolują ustalanie hierarchii samców, co jest bardzo ważne podczas godów (BARATA i współaut. 2007).

Kolejnej klasyfikacji feromonów na dwie grupy dokonano na podstawie rodzaju efektu jaki wywołują oraz czasu niezbędnego do rozpoczęcia reakcji fizjologicznej. Feromony sygnalizujące (wywoływacze), to substancje powodujące u odbiorcy natychmiastową, łatwo i szybko dostrzegalną reakcję behawioralną. W ten właśnie sposób działają między innymi feromony agregacyjne czy ścieżkowe (BUTENANDT i współaut. 1959). Do drugiej grupy zalicza się feromony modyfikujące (inicjujące), które wywołują zmiany fizjologiczne po dłuższym czasie (BARBIER i LEDERER 1960). Obecnie trwają intensywne prace nad wyjaśnieniem mechanizmów ich działania.

Wiele efektów działania feromonów ma swoje nazwy od nazwiska ich odkrywców.

Efekt Whitten'a polega na stymulującym działaniu substancji zapachowej zawartej w moczu samca na cykl rujowy samicy. Wesley Kingston Whitten wykazał, że odizolowane od samców samice myszy i świnki morskiej wchodzi w okres estrus w krótkim czasie po pojawieniu się samca zdolnego do rozrodu. Związek chemiczny zawarty w moczu samca wywołuje i przyspiesza ruję samicy, a w grupie samic przebywających razem doprowadza do synchronizacji rui (WHITTEN 1956).

Efekt Vandenberg'a powoduje przyspieszenie dojrzewania samic hodowanych we wspólnej klatce (VANDENBERGH 1969).

Efekt Bruce'a związany jest bezpośrednio z zaburzeniami ciąży u gryzoni. W okresie tuż po zapłodnieniu, samica, która wyczuła woń samca różniącą się od zapachu jej partnera, wraca do stanu rui, a tym samym nie dochodzi do implantacji zarodka. Dzieje się tak na skutek zaburzeń neuroendo-

krynych oraz zaniku produkcji hormonów jajnikowych niezbędnych do wytworzenia odpowiedniego endometrium (BRUCE 1959). Przypuszcza się, iż jest to cecha adaptatywna samców, gdyż dzięki efektowi Bruce'a samica po 1 do 4 dni jest znowu gotowa do zapłodnienia. Korzyści samicy są niejasne. Prawdopodobnie wynikają z potrzeby zabezpieczenia swojego przyszłego potomstwa na wypadek, gdyby obcy samiec chciał je zabić po porodzie. Ponadto samica zmniejsza wydatki energetyczne na reprodukcję. Feromon ten zwiększa też szanse na przekazanie swoich genów przez określonego osobnika, zwłaszcza dominującego samca (MARCHLEWSKA-KOJ 1988). Na efekt Bruce'a wpływa czas trwania ekspozycji, doświadczenie seksualne i zachowanie obcego samca. Znane są sposoby przeciwdziałania efektowi Bruce'a, którymi są eksperymentalne podawanie egzogennej prolaktyny, progesteronu czy też blokowanie podwzgórza za pomocą rezerpiny (MARCHLEWSKA-KOJ 1988).

Efekt Lee-Boota z kolei, dotyczy zahamowania rui u samic przebywających razem, przy braku samca. Ruja jest ograniczona, często występuje ciąża rzekoma lub okresy spokoju płciowego. Zjawisko to nie zostało jeszcze dokładnie opisane. Przypuszcza się, że może on mieć wpływ na redukcję liczebności populacji o nadmiernym zagęszczeniu (CAVAGGIONI i współaut. 1995, MA i współaut. 1998)

Efekt Ropartza został odkryty u gryzoni. Polega on na tym, że zapach innych osobników powoduje nadmierną produkcję kortykosteroidów, co zmniejsza zdolności reprodukcyjne zwierzęcia (ROPARTZ 1966).

Oddziaływania o charakterze feromonalnym pełnią niezwykle istotną rolę również u człowieka. Do określenia oddziaływań feromonów w świecie ludzi przyczyniły się badania prowadzone przez Marthę McClintock, która stwierdziła synchronizację cykli menstruacyjnych u kobiet mieszkających razem. Zjawisko to, znane jako efekt McClintock, jest niezwykle podobne do obserwowanego u zwierząt efektu Whitten'a (MCCLINTOCK 1971). Ta sama badaczka prowadząc eksperyment w jednym z klasztorów zaobserwowała efekt podobny do efektu Lee-Boota u myszy. W sytuacji, gdy bielizna pościelowa zakonnicy została skropiona męskim moczem, ich cykle miesięczne zostały zakłócone oraz zanikła obserwowana wcześniej synchronizacja menstruacji (MCCLINTOCK 1983).

U ludzi istotne wydaje się być także występowanie specyficznej, chemicznej komunikacji pomiędzy matką a jej nowo narodzonym dzieckiem. Model McFarlana zakłada, iż noworodek podczas pierwszego karmienia wytwarza feromon markujący, którym oznacza pierś matki i w kolejnych dniach wykrywa ją po zapachu. Natomiast po ok. 6-ciu tygodniach, dodatkową rolę zaczyna odgrywać substancja infochemiczna wydzielana na piersiach matki, która modyfikuje zachowanie noworodka, co określone zostało jako model Russella (RUSSELL i współaut. 1980).

Wreszcie, feromony można również podzielić ze względu na ich właściwości i sposób działania na: lotne, przenoszone na duże odległości, oraz kontaktowe, których aktywność jest dostrzegana tylko z odległości milimetrów czy centymetrów. Wśród tak dużej grupy substancji infochemicznych występują także feromony w postaci związanej z białkiem, niektóre w formie stałej lub półstałej. Ponadto, związki semiochemiczne obserwuje się, jak już wspomniano, w świecie organizmów wodnych, co wskazuje na ich występowanie również w formie płynnej.

Badania nad feromonami zwierzęcymi przyczyniły się do zrozumienia mechanizmów sterujących zachowaniem zwierząt. Zdobytą wiedzę można wykorzystać na przykład w celu ochrony lub przywrócenia biosferze konkretnego gatunku. Feromony znalazły zastosowanie także w wielu działach przemysłu.

Klasycznym przykładem są perfumy, w skład których dawniej wchodziły feromony zwierzęce (na przykład piżmo, wydzielina gruczołów okołodbytniczych piżmaka, woła piżmowego, kaczki piżmowej i wielu innych zwierząt), które obecnie zastępuje się syntetycznymi odpowiednikami oraz feromonami roślinnymi (takimi jak olejek jaśminowy).

Od kilkadziesiąt lat trwają próby wykorzystania feromonów w walce z owadami (KNIPLING 1976). Zastąpienie insektycydów feromonami pozwala uniknąć szeregu zagrożeń, które niesie ze sobą stosowanie chemicznych środków owadobójczych (EL-SAYED i współaut. 2006). Przede wszystkim działanie feromonu ogranicza się zazwyczaj do jednego konkretnego gatunku, nie wywołuje reakcji u pozostałych owadów, a zwierzęta nie uodparniają się na feromony. Poza tym, stosowanie feromonów jest tańsze niż wykorzystanie insektycydów i nie powoduje zanieczyszczenia środowiska. Do odłowu owadów służą tzw. pułapki feromonowe. Jako wabiki

stosuje się w nich przeważnie syntetyczne feromony płciowe bądź agregacyjne, w stężeniach większych niż te spotykane w naturze. Owady podążając w kierunku źródła feromonu, wpadają w pułapkę, którą może być taśma posmarowana substancją klejącą i feromonem lub puszka zaopatrzona w wejście uniemożliwiające ponowne wydostanie się na zewnątrz, wypełniona wodą lub środkiem owadobójczym.

Sygnalizacja chemiczna jest jedną z najstarszych form komunikowania się między istotami żywymi. Świat feromonów jest bardzo różnorodny i wciąż kryje mnóstwo tajemnic. Wiele odkryć w tej dziedzinie jest jeszcze przed nami. Badania skoncentrowane na tych związkach zapewne pomogą nam lepiej zrozumieć nasze zachowania i odczucia oraz otaczającą nas przyrodę.

PHEROMONES – AN UNIQUE LANGUAGE IN THE NATURAL WORLD

Summary

Chemical signaling is probably one of the oldest forms of communication between living species. The substances known as pheromones are chemicals evoking a natural behavioral response in another member of the same species. They can be divided into few groups depending on their function such as: alarm, sex, epideictic, releaser, primer, territorial, aggregation or trail pheromones. Their presence among insects has been well described, although many vertebrates and plants also communicate this way. To make the chemical communication happen between organisms, pheromones have to reach proper receptors located on the surface of the recipient cells. In vertebrates chemosensory organ for pheromones is called vomeronasal organ (VNO). It is located ventrolaterally to the nasal septum. VNO is a tube-like structure lined with a sensory epithelium. The primary receptor neurons of the organ are bipolar with axons that terminate in the accessory olfactory bulb. Semiochemical sig-

nals are then transmitted to the emotional centre of the brain. Because of the fact that pheromones are detected subconsciously, VNO is often called “the sixth sense”. VNO is well developed in most mammals. The presence of this organ has also been confirmed in about 50% people. Research conducted on animal pheromones was essential to give a better understanding of the mechanisms underlying animal behaviour. This knowledge can be used in order to for example protect endangered species. Pheromones can be also used commercially. The classical example are perfumes, where natural animal pheromones are now replaced by synthetic ones. In addition, for the last decades there have also been attempts to use pheromones in flight against insect.

To sum up, the world of the pheromones is very diversified and still posses a lot of secrets. Surely, a lot of discoveries in this discipline is still ahead of us.

LITERATURA

- BARATA E. N., HUBBARD P. C., ALMEIDA O. G., MIRANDA A., CANÁRIO A. V., 2007. *Male urine signals social rank in the Mozambique tilapia (Oreochromis mossambicus)*. BMC Biol. 5, 54.
- BARBIER M., LEDERER E., 1960. *Study of the secretion of the mandibular glands of the queens and workers of bees (Apis mellifica) by gas phase chromatography*. C R Hebd. Seances Acad. Sci. 250, 4467.
- BAXI K. N., DORRIES K. M., EISTHEN H. L., 2006. *Is the vomeronasal system really specialized for detecting pheromones?* Trends Neurosci. 29, 1–7.
- BOCH R., SHEARER D. A., STONE B. C., 1962. *Identification of isoamyl acetate as an active component in the sting pheromone of the honey bee*. Nature 195, 1018–20.
- BRENNAN P. A., KENDRICK K. M., 2006. *Mammalian social odours: attraction and individual recognition*. Phil. Trans. Soc. 361, 2061–2078.
- BRUCE H. M., 1959. *An exteroceptive block to pregnancy in the mouse*. Nature 184, 105.
- BUTENANDT A., BECKMANN R., STAMM D., HECKER E., 1959. *Zeitschrift fur Naturforschung* 14, 283.
- CAVAGGIONI A., MUCIGNAT-CARETTA C., CARETTA A., 1995. *Acceleration of puberty onset in female mice by male urinary proteins*. J. Physiol. 486, 517–522.
- DOVING K. B., TROTIER D., 1998. *Structure and function of the vomeronasal organ*. J. Exp. Biol. 201, 2913–2925.
- EL-SAYED A. M., SUCKLING D. M., WEARING C. H., BYERS J. A., 2006. *Potential of mass trapping for long-term pest management and eradication of invasive species*. J. Econ. Entomol. 99, 1550–1564.
- EPPLE G., BELCHER A. M., KUDERLING I., SELLER U., SCOLNICK L., GREENFIELD K. L., SMITH A. B., 1993. *Making the sense out of scents: species differences in scent glands, scent marking behaviour, and scent mark composition in the Callitrichidae*. [W:] *Marmosets and tamarins: systematics, behaviour and ecology*. RYLANDS A. B. (red.). Oxford University Press, 123–151.
- GANSWINDT A., RASMUSSEN H. B., HEISTEMANN M., HODGES J. K., 2005. *The sexually active states of free-ranging male African elephants (Loxodonta africana): defining musth and non-musth using endocrinology, physical signals, and behavior*. Horm. Behav. 47, 83–91.
- GELEZ H., FABRE-NYS C., 2004. *The “male effect” in sheep and goats: a review of the respective roles of the two olfactory systems*. Horm. Behav. 46, 257–271.
- GELEZ H., FABRE-NYS C., 2006. *Role of the olfactory systems and importance of learning in the ewes’*

- response to rams of their odors. *Reprod. Nutr. Dev.* 46, 401-415
- HALPERN M., MARTINEZ-MARCOS A., 2003. *Structure and function of the vomeronasal system: an update.* *Prog. Neurobiol.* 70, 245-318.
- KARLSON P., LUSCHER M., 1959. *Pheromones: a new term for a class of biologically active substances.* *Nature.* 183, 55-56.
- KNIPLING E. F., 1976. *Role of pheromones and kairomones for insect suppression systems and their possible health and environmental impacts.* *Environ. Health Perspect.* 14, 145-52.
- KOŁODZIEJCZYK A., 2006. *Naturalne związki organiczne.* PWN, Warszawa.
- KOSTOV D. L., 2007. *Vomeronasal organ in domestic animals.* *Bulgarian J. Vet. Med.* 10, 53-57.
- KRIEGER J., BREER H., 1999. *Olfactory reception in invertebrates.* *Science* 286, 720-723.
- LANGLOIS Y., 1987. *La vie de Sciences.* *Compt. Rend. sene Gener.* 4, 39.
- LAURENT G., 1999. *A systems perspective on early olfactory coding.* *Science* 286, 723-728.
- MA W., MIAO Z., NOVOTNY M. V., 1998. *Role of the adrenal gland and adrenal-mediated chemosignals in suppression of estrus in the house mouse: the lee-boot effect revisited.* *Biol. Reprod.* 59, 1317-1320.
- MACHLIS L., NUTTING W. H., WILLIAMS M. W., RAPOPORT H., 1966. *Production, isolation, and characterization of sirenin.* *Biochemistry* 5, 2147.
- MARCHLEWSKA-KOJ A., 1988. *W świecie ssaków – komunikacja węchowa.* Zakład Narodowy im. Ossolińskich, Wrocław.
- MCCLINTOCK M. K., 1971. *Menstrual synchrony and suppression.* *Nature.* 229, 244-245.
- MCCLINTOCK M. K., 1983. *Modulation of the estrous cycle by pheromones.* *Biol. Reprod.* 28, 823-829.
- MIYAWAKI A., MATSUSHITA F., RYO Y., MIKOSHIBA K., 1994. *Possible pheromone-carrier function of two lipocalin proteins in the vomeronasal organ.* *EMBO J.* 13, 5835-5842.
- MONTI-BLOCH L., GROSSER B. I., 1991. *Effect of putative pheromones on the electrical activity of the human vomeronasal organ and olfactory epithelium.* *J. Steroid Biochem. Mol. Biol.* 39, 573-582.
- MONTI-BLOCH L., JENNINGS-WHITE C., DOLBERG D. S., BERLINER D. L., 1994. *The human vomeronasal system.* *Psychoneuroendocrinology* 19, 673-686.
- RAPIEJKO P., 2006. *Zmysł węchu.* *Alergoprofil* 4, 4-10.
- RASMUSSEN L. E., 2001. *Source and cyclic release pattern of (Z)-7-dodecenyl acetate, the pre-ovulatory pheromone of the female Asian elephant.* *Chem. Senses* 26, 611-623.
- REGNIER F. E., LAW J. H., 1968. *Insect pheromones.* *J. Lipid Res.* 9, 541-551.
- ROLLO C. D., CZYZEWSKA E., BORDEN J. H., 1994. *Fatt acid necromones for cockroaches.* *Naturwissenschaften* 81, 409-410.
- ROPARTZ P., 1966. *Contribution to the study of the determinism of a group effect in mice.* *CR Acad. Sci. Hebd. Seances Acad. Sci. D* 262, 2070-2072.
- RUSSELL M. J., SWITZ G. M., THOMPSON K., 1980. *Olfactory influences on the human menstrual cycle.* *Pharmacol. Biochem. Behav.* 13, 737-738.
- RYBA N., TIRINDELLI R., 1998. *Mammalian pheromone reception: of mice and men?* *Modern Drug Discov.* 9/10, 55.
- SCHILLING A., PERRET M., PREDINE J., 1984. *Sexual inhibition in a prosimian primate: a pheromone-like effect.* *J. Endocrinol.* 102, 143-151.
- SMITH A. B., YARGER R. G., EPPLE G., 1976. *The major volatile constituents of the marmoset (Saguinus fuscicollis) scent mark.* *Tetrahedron Lett.* 17, 983-986.
- SMITH T. E., ABBOTT D. H., 1997. *Differential display of investigative behaviour permits discrimination of scent signatures from familiar and unfamiliar socially dominant female marmoset monkeys (Callithrix jacchus).* *J. Chem. Ecol.* 23, 2523-2546.
- SNOWDON C. T., ZIEGLER T. E., SCHULTZ-DARKEN N. J., FERRIS C. F., 2006. *Social odours: attraction and individual recognition.* *Phil. Trans. R. Soc.* 361, 2079-2089.
- SOTOWSKA-BROCHOCKA J., 2001. *Fizjologia zwierząt, zagadnienia wybrane.* Wydawnictwa Uniwersyteku Warszawskiego, Warszawa.
- STACEY N., SORENSEN P., 2006. *Reproductive pheromones.* *In Behaviour and physiology of fish.* Academic Press, 359-412.
- STENSAAS L. J., LAVKER R. M., MONTI-BLOCH L., GROSSER B. I., BERLINER D. L., 1991. *Ultrastructure of the human vomeronasal organ.* *J. Steroid Biochem. Mol. Biol.* 39, 553-560.
- VANDENBERGH J. G., 1969. *Male odor accelerates female sexual maturation in mice.* *Endocrinology.* 84, 658-660.
- VOLOSHIN S. A., KAPRELYANTS A. S., 2004. *Cell-cell Interactions in bacterial populations.* *Biochemistry (Mosc)* 69, 1268-1275.
- WATERMAN R. J., BIDARTONDO M. I., 2008. *Deception above, deception below: linking pollination and mycorrhizal biology of orchids.* *J. Exp. Bot.* 59, 1085-1096.
- WELLER A., 1998. *Human pheromones. Communication through body odour.* *Nature* 392, 126-127.
- WHITTAKER R. H., FEENY P. P., 1971. *Allelochemicals: chemical interactions between species.* *Science* 171, 757-70.
- WHITTEN W. K., 1956. *Modification of the oestrous cycle of the mouse by external stimuli associated with the male.* *J. Endocrinol.* 13, 399-404
- ZHAO H., IVIC L., OTAKI J. M., HASHIMOTO M., MIKOSHIBA K., FIRESTEIN S., 1998. *Functional expression of a mammalian odorant receptor.* *Science* 279, 237-242.