

CEZARY SEMPRUCH

*Katedra Biochemii i Biologii Molekularnej
Wydział Przyrodniczy
Akademia Podlaska
Prusa 12, 08-110 Siedlce
E-mail: cezar@uph.edu.pl*

INTERAKCJE MIĘDZY MSZYCAMI A ROŚLINAMI WE WSTĘPNYCH ETAPACH WYBORU ŻYWICIELA

WPROWADZENIE

Wybór roślin żywicielskich przez mszyce jest procesem złożonym, uzależnionym od wielu czynników, spośród których ważną rolę odgrywają biomolekuły roślinne, mogące wpływać na behavior i/lub fizjologię owadów. Ze względu na brak możliwości ucieczki przed atakiem roślinożerców, rośliny w toku ewolucji rozwinęły zróżnicowane mechanizmy chemicznej obrony, rezultatem których jest obecność w ich tkankach zdecydowanie większej liczby biomolekuł niż ma to miejsce u zwierząt. Szacuje się, że w tkankach roślin występuje ponad 200 000 metabolitów, a ich liczba w poszczególnych gatunkach oscyluje na poziomie ok. 15 000 (FERNIE 2007). Wiele z nich uczestniczy w konstytucyjnych mechanizmach obronnych roślin i/lub w reakcjach indukowanych atakiem roślinożernych owadów.

Biomolekuły roślinne, oddziałujące na owady w okresie wyboru i akceptacji żywiciela, warunkują behavioralną stronę powiązań między tymi dwiema grupami organizmów i stanowią podłoże mechanizmu

antyksenozy. Przed zasiedleniem uskrzydłone dzieworódki zataczają ruchem spiralnym kręgi wokół rośliny, a o lokalizacji żywiciela decydują bodźce wzrokowe i zapachowe, jako efekt oddziaływania barwników roślinnych i związków lotnych. W momencie kontaktu z powierzchnią roślin ważną rolę odgrywają z kolei włoski powierzchniowe, kutikula i woski epikutikularne, które mogą być źródłem bodźców dotykowych, stanowić barierę ograniczającą dostępność tkanek roślinnych dla owadów roślinożernych, lub wytwarzać specyficzne allelozwiązki. Z drugiej strony, roślinne związki lotne, wydzieliny włosków gruczołowych oraz skład i mikrostruktura kutikuli i wosków epikutikularnych oddziałują na zachowanie się parazytoidów i drapieżców mszyc, co stanowi podstawę tzw. obrony pośredniej.

Niniejsza praca ma na celu przegląd informacji na temat interakcji zachodzących między mszycami a zasiedlanymi przez nie roślinami we wczesnych etapach wyboru żywiciela.

BARWA ROŚLIN

Wrażliwość na barwę jest wynikiem specyficznych adaptacji mszyc do odnajdywania żywiciela w oparciu o bodźce wzrokowe. Od dawna wiadomo, że mszyce wykazują preferencję w stosunku do barwy żółtej, która

pozytywnie wpływa nie tylko na behavior, ale także na fizjologię owadów. Podświetlenie sztucznych diet światłem o barwie żółtej, zwiększało bowiem przeżywalność i reprodukcję mszyc (DÖRING i CHITTKA 2007). Ist-

nieje jednak w tym względzie pewna zmienność między- i wewnątrzgatunkowa. Osobniki mszycy zbożowej (*Sitobion avenae* F.), mszycy kukurydzianej (*Rhopalosiphum maidis* Fitch.) i *Shizaphis graminum* (Rond.) preferowały w teście wyboru kolor żółty, natomiast dwudomna mszyca czeremchowo-zbożowa (*Rhopalosiphum padi* L.) wykazywała większe preferencje w stosunku do zieleni. W przypadku mszycy burakowej (*Aphis fabae* Scop.) oraz *R. padi* stwierdzono zmiany w preferencji barwy żółtej i zielonej w ciągu roku, natomiast dla mszycy wierzbowo-marchwiowej (*Cavariella aegopodii* Scop.), mszycy kapustnicy wielożernej (*Lipaphis erysimi* Kalt.) i *S. avenae*, zmienność taka nie występowała. LESZCZYŃSKI (1987) wykazał, że w okresie migracji wiosennych uskrzydłone dzieworódki mszycy zbożowej chętniej zasiedlały liście odmian pszenicy o barwie żółto-zielonej niż niebiesko-zielonej. W przypadku zbóż barwa jest wynikiem proporcji w zawartości takich barwników roślinnych jak: zielone chlorofile, żółte flawonole i ksantofile oraz pomarańczowe karoteny.

Zdaniem PROKOPY (1972) liście zawierające wysokie stężenia żółtych barwników emitują fale świetlne o podobnej długości, co liście ciemnozielone, lecz o większej energii. Dzięki temu, stanowią one silniejsze „super bodźce” dla nalatujących migrantek (PROKOPY i OWENS 1983). DÖRING i CHITTKA (2007), opierając się na wynikach badań nad oddziaływaniem podłoża o barwie pomarańczowej, żółtej, zielonej, czerwonej i niebieskiej na osobniki mszycy brzoskwiniowej (*Myzus persicae* Sulz.) i *A. fabae* stwierdzili najwyższą wrażliwość mszyc na barwę żółtą. Ponieważ wiele gatunków owadów (w tym mszyce) posiada receptory wzrokowe wrażliwe na barwę zieloną, niebieską oraz na promieniowanie ultrafioletowe (UV), autorzy ci doszli do wniosku, iż promieniowanie pobudzające receptory zakresu światła zielonego stanowi bodziec stymulujący, natomiast zakres niebieski i UV, bodźce o charakterze odstrasżającym. Względne pobudzenie owada w wyniku takiego mechanizmu przeciwnego oddziaływania barw wyraża równanie:

$$E_{opp} = -aE_U - E_B + cE_G$$

gdzie: E_{opp} – pobudzenie owada; E_U , E_B i E_G – pobudzenie receptorów wrażliwych odpowiednio na promieniowanie UV, światło niebieskie i zielone; a , b i c – współczynniki przeliczeniowe.

Zgodnie z wyżej przedstawioną zasadą, zabarwienie żółte odbierane jest przez receptory światła zielonego, słabo pobudzając receptory barwy niebieskiej i promieniowania UV, natomiast zabarwienie niebieskie wpływa silniej na receptory odbierające światło niebieskie i UV niż na receptory barwy żółtej. Stąd, w ostatecznym rezultacie, barwy te odbierane są przez mszyce jako bodźce wzrokowe o przeciwnym charakterze. Stwierdzono, że *M. persicae* posiada trzy rodzaje receptorów: wrażliwe na promieniowanie o długości fali 530 nm (zielone) i 490 nm (niebieskie) oraz w zakresie 330–340 nm (UV) (KIRCHNER i współaut. 2005). Podobna sytuacja ma miejsce u wielu innych gatunków owadów, chociaż znane są także przypadki występowania czterech i większej liczby receptorów wrażliwych na różne zakresy promieniowania, w tym także na barwę czerwoną, co stwierdzono u niektórych gatunków z rzędów Odonata, Hymenoptera, Lepidoptera i Coleoptera (SCHAEFER i WILKINSON 2004, DÖRING i CHITTKA 2007).

Pomimo braku receptorów światła czerwonego wiele mszyc odznacza się wrażliwością na promieniowanie o takiej barwie, co uwidacznia się głównie u gatunków dwudomnych podczas migracji jesiennych. Mechanizm negatywnego oddziaływania tego koloru na wybór drzew przez mszyce powracające jesienią na żywicieli pierwotnych można również wyjaśniać w oparciu o zjawisko opisane przez DÖRING i CHITTKA (2007) z założeniem, że światło czerwone słabo stymuluje owadzie receptory barwy zielonej, przy zbliżonym do zieleni oddziaływaniu na receptory barwy niebieskiej i promieniowania UV. Jednak zdaniem ARCHETTI (2000) większą rolę odgrywać tu może względna intensywność zabarwienia postrzegana przez owady bardziej kontrastowo w stosunku do tła, które stanowią słabiej zabarwione (zielone) drzewa w danym zbiorowisku. Podobny efekt wywoływało umieszczenie białej, aluminiowej lub czarnej otoczki wokół pułapek, prowadząc do redukcji liczby odławianych mszyc. Aluminiowa otoczka obniżała także porażenie roślin przez wirusy przenoszone przez te owady (DÖRING i CHITTKA 2007). ARCHETTI i współaut. (2009) podają, że czerwone zabarwienie liści wpływało negatywnie na jesienne zasiedlanie klonu palmowego (*Acer platanum* Thunb.), brzozy omszonej (*Betula pubescens* Ehrh.), czeremchy zwyczajnej (*Prunus padus* L.), nibybuka Alessandriego (*Nothofagus alessandrii* Espinosa), jarząbu



Ryc. 1. Zgodność barwy ciała z zabarwieniem roślin żywicielskich na przykładzie trzech gatunków mszyc: grochowiec (a), zbożowiec (b) i czeremchowo-zbożowiec (c) (fot. G. Chrzanowski).

pospolitego (*Sorbus aucuparia* L.) oraz dębu skalnego (*Quercus coccifera* L.) przez mszyce, a wiosną redukowało uszkodzenia powodowane przez wykluwające się z jaj larwy. Mając na uwadze wrażliwość owadów roślinożernych na czerwoną barwę liści, dotyczącą zwłaszcza mszyc dwudomnych, dla których migracje jesienne są ważnym elementem cykli życiowych, Hamilton na początku poprzedniej dekady sformułował hipotezę, iż zmiana zabarwienia liści drzew jesienią jest wynikiem procesu koewolucji (ARCHETTI 2000). Zakłada ona, że zabarwienie intensywne (zwłaszcza czerwone) jest dla owadów sygnałem ostrzegawczym o zdolności żywiciela do uruchomienia skutecznych reakcji obronnych, natomiast mniej kontrastowe (zielone) świadczy raczej o słabszym potencjale obronnym. Czerwona barwa uzależniona jest m.in. od zawartości antocyjanów, których przemiany są bezpośrednio związane z metabolizmem związków fenolowych, należących do znanych biomolekuł obronnych roślin. Na podstawie wieloletnich badań z wykorzystaniem wielu różnych roślin drzewiastych, KARAGEORGOU i współaut. (2008) wykazali, że intensywność czerwonego zabarwienia starzejących się liści była dodatnio skorelowana z zawartością fenoli ogólnych w przeważającej większości badanych gatunków. Czerwona lub żółta barwa liści może ponadto sygnalizować ich niską wartość pokarmową, związaną z niedostateczną zawartością substancji odżywczych. Wykazano, że mszyce lepiej rozwijały się wiosną na drzewach, które później zrzucały liście jesienią (były to przeważnie rośliny utrzymujące w tym okresie zieloną barwę), a tym samym dłużej zachowywały zdolność fotosyntezy (ARCHETTI i współaut. 2009). Ponadto karotenidy i antocyjany, nagromadzane jesienią w liściach drzew zabarwionych na żółto lub czerwono, mogą pozytywnie wpływać na przebieg fotosynte-

zy. Przechwytyują bowiem nadmiar kwantów promieniowania absorbowanego przez cząsteczki chlorofilu *b* w procesie fotoinhibicji oraz zmiatają wolne rodniki, zapobiegając uszkodzeniom tkanek roślinnych biorących udział w fotosyntezie (SCHAEFER i WILKINSON 2004).

Jesienne zabarwienie liści może także oddziaływać pośrednio, zakłócając mimikrę na skutek kontrastu między barwą rośliny i ciałem mszyc, co w konsekwencji ułatwia wrogom naturalnym ich odnalezienie (LEV-YADUN i GOULD 2007). Zielona barwa ciała wielu mszyc, gąsienic motyli i innych owadów roślinożernych stanowi optymalny kamuflaż przystosowujący je do bytowania na roślinach żywicielskich, które stanowią nie tylko źródło pokarmu, lecz także środowisko życia tych niewielkich roślinożerców (Ryc. 1). Tego typu adaptacje mają miejsce w przypadku roślin o zróżnicowanym zabarwieniu (np. górna powierzchnia liści zielona, a dolna niebieska, brązowa, czerwona lub jakakolwiek inna; miąższ zielony, a ogonki, nerwy, łodygi, gałęzie, kwiaty, owoce o innej kolorystyce), na których barwa ciała przystosowuje owady do występowania na określonym organie rośliny, a nawet jedynie na pewnej jego części.

Ponieważ jednym z częstych objawów żerowania mszyc jest chloroza związana z obniżeniem poziomu chlorofilu, zmiany w zawartości zielonych barwników, stanowią użyteczny wskaźnik tolerancji roślin na żerowanie tych owadów. Ni i współaut. (2002) podają, że żerowanie *Diuraphis noxia* (Kord.) na pszenicy powodowało początkowo spadek zawartości chlorofilu *a* i *b* oraz karotenoidów w miejscu ataku oraz wzrost aktywności Mg-chelatazy, a po pewnym czasie spadek wartości proporcji chlorofil *a/b*. *R. padi* również przyczyniała się do zmniejszenia zawartości karotenoidów, przy równoczesnym braku zmian w zawartości chlo-

rofilii. Straty te były jednak kompensowane poprzez zwiększanie zawartości barwników w nieuszkodzonych bezpośrednio regionach zaatakowanych organów, co było m. in. wynikiem tolerancji pszenicy na żerowanie tych dwóch gatunków mszyc. Innym przykładem oddziaływania mszyc na zawartość barwników w zaatakowanych tkankach może być powstawanie czerwonych plam na dojrz-

łych liściach *Sorghum halefense* (L.) zaatakowanych przez *Sipha flava* (Forb.), związane z lokalnym nagromadzeniem antocyjanów (COSTA-ARBULÚ i współaut. 2001, GONZÁLES i współaut. 2002). Jednak udział tego procesu w mechanizmach odporności indukowanej żerowaniem mszyc nie został dotychczas wyjaśniony.

ROŚLINNE ZWIĄZKI LOTNE

Kolejną grupą biomolekuł, które mogą wpływać na kierunek przemieszczania się mszyc przed bezpośrednim kontaktem z żywicielem są niskocząsteczkowe związki lotne (ang. volatile organic compounds, VOCs) (PICKET i współaut. 1992). CIEPIELA i współaut. (1990) stwierdzili, że VOCs z liści względnie odpornej odmiany pszenicy były repelentami dla *S. avenae*, podczas gdy w przypadku odmiany podatnej substancje te wykazywały właściwości atraktantów. Według BERNASCONI i współaut. (1998) jednoczesne zranienie roślin kukurydzy i potraktowanie wymiocinami gąsienic w miejscach zranień, wywoływało emisję VOCs, które odstraszały uskrzydłone samice *R. maidis*. Autorzy sugerują, że powstający w ten sposób zapach mógł być odbierany przez mszyce jako informacja o (i) produkcji związków toksycznych, (ii) obecności na roślinie potencjalnych konkurentów lub o (iii) wabieniu przez roślinę pasożytów i drapieżców. Nowsze prace dowodzą jednak, iż udział VOCs w biochemicznych interakcjach środowiskowych jest zdecydowanie bardziej złożony, dotyczyć może bowiem komunikacji roślin nie tylko z roślinożercami i ich wrogami naturalnymi, ale także innymi elementami ekosystemu. Według UNSICKER i współaut. (2009), roślinne VOCs mogą przekazywać sygnały pomiędzy poszczególnymi częściami tej samej rośliny (komunikacja wewnątrzgatunkowa) oraz między różnymi roślinami, a także uczestniczyć w oddziaływaniach allelopatycznych i w obronie roślin przed stresem termicznym i oksydacyjnym oraz atakiem patogenów i roślinożerców. KELLNER i współaut. (2010) podają, iż VOCs emitowane przez jęczmień (*Hordeum vulgare* L.), redukowały jego akceptację przez *R. padi*, a siła tego oddziaływania uzależniona była od wieku roślin. Ponadto mszyce były wrażliwe na zmiany zachodzące w tkankach jęczmienia, indukowane przez VOCs pochodzące z innych roślin, zaatakowanych wcze-

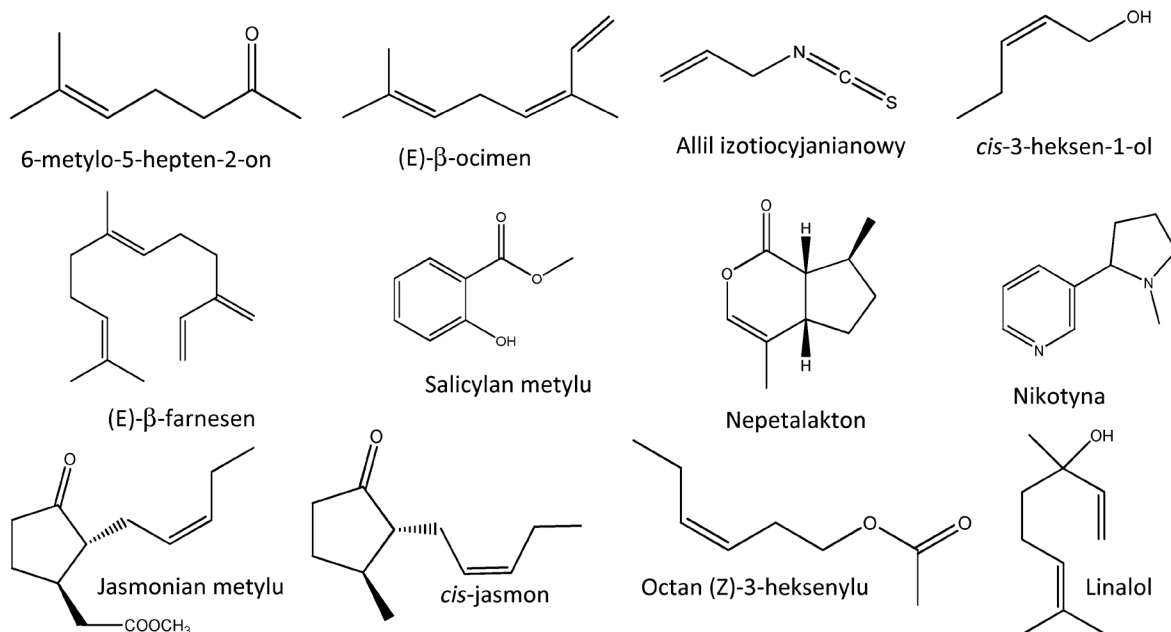
śniej przez te owady (NINKOVIC i ÅHMAN 2009). Dotychczasowe badania wskazują, że udział VOCs w tych procesach rozpoczynać się może już na poziomie transkrypcyjnym, w powiązaniu ze szlakiem sygnalizacyjnym lotnego fitohormonu etylenu (ET). VOCs, a zwłaszcza tzw. związki lotne zielonych liści (ang. green leaf volatiles, GLVs) emitowane w następstwie żerowania roślinożerców indukowały w tkankach niezaatakowanych roślin transkrypcję genów kodujących niektóre białka PR (ang. pathogenesis related): β -1,3-glukanaza (PR-2) i chitynaza (PR-3), białka enzymatyczne biorące udział w reakcjach obronnych roślin: np. amoniakolizaza L-fenylalaniny (PAL), lipoksygenaza (LOX) i syntetaza fernazylopirofosforanowa (FPS) oraz enzymy biosyntezy ET: syntaza S-adenozylometioniny (SAM), oksydaza kwasu 1-aminocyklopropano-1-karboksylowego (ACO) oraz dekarboksylaza SAM (SAMDC) (BALDWIN i współaut. 2002). Ponadto, związki lotne generowane w uszkodzonych przez roślinożerców tkankach roślinnych mogą nie wywoływać bezpośrednich odpowiedzi obronnych u innych roślin, ale przygotować ich metabolizm do późniejszych reakcji, uruchamianych dopiero w następstwie ataku kolejnych roślinożerców (ang. priming) (UNSICKER i współaut. 2009).

Roślinne VOCs stanowią grupę ponad 20 000 niskocząsteczkowych związków, przy czym jednorazowo emitowane mogą być mieszaniny nawet ponad 100 różnych składników, spośród których większość występuje w śladowych ilościach (ARIMURA i współaut. 2005). Badania nad jakościowym i ilościowym składem mieszanin VOCs, uczestniczących w interakcjach rośliny-owady dowiodły, że główne ich składniki to monoterpeny, o strukturze opartej na łańcuchach dziesięciowęglowych (C_{10}), seskwiterpeny (C_{15}) oraz GLVs, takie jak: aldehydy (C_6) oraz alkohole i estry pochodzące z przemian kwasów tłuszcz-

czowych, przebiegających z udziałem lipoksygenazy (Ryc. 2). Przykładowo, (*E*)- β -farnazen (EBF), emitowany przez transgeniczne rośliny rzodkiewnika (*Arabidopsis thaliana* L.) był repelentem *M. persicae* (UNSICKER i współaut. 2009). Seskwiterpen ten, jako feromon alarmowy, wytwarzany jest przez wiele gatunków mszyc i stanowi dla osobników znajdujących się w pobliżu sygnał do zaprzestania żerowania i ucieczki. Według VANDERMOTEN i współaut. (2012), EBF może indukować także długoterminowe procesy zmierzające do zmian w strukturze populacji mszyc, jak np. tworzenie morf uskrzydłych (uskrzydlenie się). Przykładem repelentu zapobiegającego składaniu jaj przez kłująco-ssącego wciornastka zachodniego (*Frankliniella occidentalis* Pergande) jest nikotyna (UNSICKER i współaut. 2009). Z kolei GLINWOOD i PETTERSON (2000) podają, że czeremcha zwyczajna emitowała lotny ester metylowy kwasu salicylowego (Me-SA) o właściwościach repelentnych w stosunku do lotnych migrantek *R. padi*, którego efektywność zależała jednak od wieku mszyc. Me-SA był także repelentem dla innych gatunków mszyc zbożowych i dla *A. fabae* (CHAMBERLEIN i współaut. 2001). Ponadto, rośliny czarnej porzeczki (*Ribes nigrum* L.), jako pierwotnego żywiciela mszycy sałatowej (*Nasonovia ribisnigri* Mosley), intensywnie emitowały lotny *cis*-jasmon w okresie migracji wiosennych (Ryc. 2). Związek ten był repelentem dla migrantek tego

gatunku oraz dla mszyc zbożowych i mszycy śliwowo-chmielowej (*Phorodon humuli* Schr.), co wskazuje na możliwość udziału roślinnych VOCs w biochemicznych uwarunkowaniach zmiany żywiciela przez mszyce dwudomne.

Emisja roślinnych związków lotnych stanowi ważny mechanizm odporności indukowanej roślin przeciwko owadom roślinożernym. W niektórych przypadkach występuje ona lokalnie, w wyniku uszkodzeń kompartmentów komórek roślinnych, w których nagromadzane są VOCs, jak wakuola czy włoski wydzielnicze (BALDWIN i współaut. 2002). Inne spośród tych związków syntetyzowane są *de novo*, zarówno w reakcjach lokalnych, jak i systemicznych, a ich poziom i emisja są ściśle kontrolowane. Skład mieszaniny VOCs zależy od sposobu uszkodzenia (np. pojedyncze bądź powtarzające się zranienia), charakteru bodźca (żerowanie lub składanie jaj przez owady) i ulega modyfikacji pod wpływem takich czynników abiotycznych, jak: dostępność azotu i fosforu, wilgotność gleby i powietrza, nasłonecznienie i temperatura (MAFFEI i współaut. 2007). Przykładowo, zranienie liści bylicy trójzębnej (*Artemisia tridentata* Nutt.) wywoływało emisję znacznych ilości niestabilnego termodynamicznie i aktywnego biologicznie enancjomeru estru metylowego kwasu jasmonowego (Me-JA) (Ryc. 2). Żerowanie zdobniczki orzechowej większej (*Panaphis juglandis* Goetze)



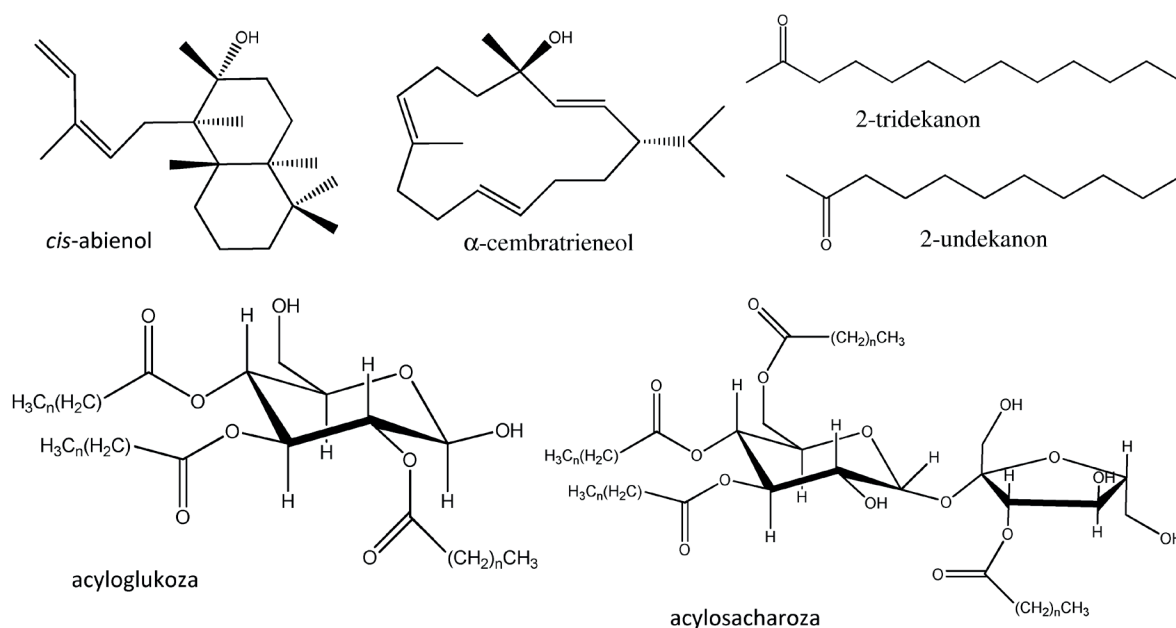
Ryc. 2. Przykłady roślinnych związków lotnych.

powodowało zmiany w składzie związków lotnych emitowanych przez liście orzecha włoskiego (*Juglans regia* L.), obejmujące syntezę *de novo* czterech składników, wzrost zawartości siedmiu i spadek dwóch (KRZYŻANOWSKI i LESZCZYŃSKI 2011). Wśród VOCs emitowanych przez liście orzecha w następstwie żerowania mszyc, występowały monoterpeny (α - i β -pinen, β -myrcen, limonen, trien santoliny), seskwiterpeny (β -farnasen, (Z,E)- α -farnasen, naftalen), alkohole ((E)- β -terpineol, farnesol) oraz węglowodory alifatyczne (octan (Z)-3-heksenyłu). Badania z wykorzystaniem modelowej rośliny *A. thaliana* dowiodły, że emisja VOCs należy do reakcji obronnych powiązanych ze szlakiem sygnalizacyjnym kwasu jasmonowego (JA). Według DEGENHARDT i współaut. (2010) egzogeny JA wywoływał emisję VOCs u pomidora oraz podtrzymywał wydzielanie tych związków, zapoczątkowane zranieniami tkanek przez gąsienice zawisaka tytoniowego (*Manduca sexta* L.). Z kolei MAFFEI i współaut. (2007) wykazali że skład mieszaniny VOCs może być efektem oddziaływań krzyżowych między jonami Ca^{2+} , reaktywnymi formami tlenu (ROS), JA, kwasem 12-oksofitodienowym, salicylanem (SA) i ET. O złożonym charakterze przedstawionych interakcji na poziomie molekularnym oraz pod względem efektu biologicznego, świadczyć może indukcja biosyn-tezy (E)- β -ocimenu w fasoli limnijskiej pod wpływem żerowania mączlika ostroskrzydłego (*Bemisia tabaci* Genn.), powiązana ze wzrostem odporności na przedziorka chmielowca (*Tetranychus urticae* Koch.) (DE VOS i JANDER 2010).

Znaczenie VOCs w mechanizmach odporności indukowanej wiąże się także z ich udziałem w pośrednich mechanizmach obronnych roślin, przebiegających na trzech poziomach troficznych. Udowodniono bowiem, że związki te wpływały na orientację drapieżnych biedronek i pasożytniczych błonkówek z rodzin Chrysopidae i Syrphidae, przy czym w niektórych specyficznych interakcjach pełniły one dwojakie funkcje, jednocześnie odstrasżając roślinożerców i wabiąc ich wrogów naturalnych (DE VOS i JANDER 2010). Przykładowo, VOCs emitowane przez *A. thaliana* w następstwie spryskania roztworem JA odstraszały *M. persicae* i wabiły ośca mszycowego (*Aphidius ervi* Haliday). Z kolei *cis*-jasmon, obok odstrasżania mszycy sałatowej, wykazywał aktywność atraktantną w stosunku do biedronki siedmiokropki (*Coccinella septempunctata* L.) i

A. ervi (CHAMBERLAIN i współaut. 2001). Jednak udział jasmonidów w opisywanych oddziaływaniach może być w rzeczywistości bardziej złożony, gdyż oprócz bezpośredniego oddziaływania na zachowanie się mszyc i ich wrogów naturalnych, substancje te pełnią funkcje biomolekuł sygnalizacyjnych w mechanizmach systemicznej odporności indukowanej (ang. Induced Systemic Resistance, ISR). Według GIRLING i współaut. (2008) wabienie pasożytniczej błonkówki *Diaeretiella rapae* (McIntosh) przez mszycę *M. persicae*, indukowane przez VOCs emitowane przez *A. thaliana*, powiązane było z syntezą JA poprzez szlak oktodekanowy, podczas gdy sygnalizacja zależna od salicylanu negatywnie wpływała na orientację parazytoidea. Ponadto żerowanie mszycy śliwowo-chmielowej na chmielu zwyczajnym (*Humulus lupulus* L.) indukowało emisję Me-SA, który wykazywał właściwości repelentne w stosunku do *P. humuli* i *R. padi*, będąc równocześnie atraktantem dla złotoooków i biedronek.

POWELL i współaut. (1998) zasugerowali jednak, że profil związków lotnych emitowanych przez rośliny bobu (*Vicia faba* L.), w odpowiedzi na żerowanie *A. fabae*, różni się od tych, które wykorzystywane są przez mszycę do lokalizacji żywiciela. Osobniki *A. ervi* wykazywały zdolność rozróżniania VOCs bobu indukowanych przez *A. pisum* od tych, które wydzielane były w efekcie żerowania nieżywicielskiego gatunku *A. fabae*. Dodatkowo zaobserwowano tu swoiste „uczenie się” parazytoidea, polegające na kształtowaniu wrażliwości na inne związki lotne, w następstwie wcześniejszego kontaktu z VOCs emitowanymi przez rośliny w następstwie ataku żywicielskiego gatunku mszycy. Pod wpływem żerowania *A. fabae* na bobie wzrastała zawartość takich związków lotnych, jak: octan (Z)-3-heksenyłu, (Z)-3-heksen-1-ol, linalol i EBF, oraz syntetyzowany był *de novo* 6-metylo-5-hepten-2-on. Związek ten wywoływał reakcje elektrofizjologiczne u samic *A. ervi*, umożliwiając im lokalizację żywicielskich mszyc (DU i współaut. 1998). W odnajdowaniu żerujących na kapuście mszyc z polifagicznych i wyspecjalizowanych gatunków *Brevicoryne brassicae* (L.), *M. persicae* i *L. erysimi* przez *D. rapae*, ważną rolę odgrywają VOCs uwalniane w następstwie przemian glukozynolatów z udziałem mirozynazy, jak np. allil izotiocyjanianowy (POPE i współaut. 2008). Według VANDERMOTEN i współaut. (2012), w przypadku mszyc żerujących na kapuście, izotiocyjaniany wykazywały efekt



Ryc. 3. Przykłady związków wydzielanych przez włoski gruczołowe roślin.

synergistyczny w stosunku do EBF, a ponadto mogły być toksyczne dla ich wrogów naturalnych.

Niektóre owady drapieżne lokalizują żywicielskie mszyce z wykorzystaniem feromonów ich komunikacji wewnątrzgatunkowej. Wykazano, że samice *A. ervi* i *Aphidius eadyi* (Stary, Gonzales & Hall) oraz osobniki złotooków *Chrysopa cognata* (McLachlan) i *Chrysopa oculata* (Say) wabione były przez nepetalakton, który jest naturalnym feromonem płciowym u wielu gatunków mszyc (DE VOS i JANDER 2010). Feromony płciowe wytwarzane są jednak tylko w okresie reprodukcji płciowej mszyc, który jest stosunkowo krótki w całym ich cyklu rozwojowym. Stąd możliwość ich wykorzystania, jako atraktantów drapieżców i parazytoidów jest ograniczona. Zdecydowanie efektywniejsze są feromony alarmowe, które obok odstraszania mszyc, są często atraktantami ich wrogów naturalnych. Składnikiem feromonu alarmowego wielu gatunków mszyc, w tym *M. persicae* i *A. pisum*, jest EBF (VANDERMOTEN i współaut. 2012). Składnik ten wykazywał właściwości atraktantne w sto-

sunku do parazytoidów z gatunków *Aphidius uzbenistanicus* (Luz.), *A. ervi*, *D. rapae* oraz drapieżnych biedronek, bzygowatych i biegaczowatych. W przypadku *Therioaphis riehmi* (Börn.) składnikiem feromonu alarmowego jest inny seskwiterpeny, germakren A, natomiast dla mszycy wykowej (*Megoura viciae* Buck.) funkcję tę spełniają takie monoterpény jak: α - i β -pinen oraz β -limonen.

Innym ciekawym przykładem udziału VOCs w wielopoziomowych interakcjach środowiskowych może być manipulowanie ich emisją przez roślinne wirusy, których wektorami są mszyce. Wykazano, że VOCs, emitowane przez rośliny porażone wirusami liściozwoju ziemniaka, żółtej karłowatości jęczmienia oraz mozaiki grochu i ogórka, były atraktantami dla *M. persicae*, *R. padi*, *A. pisum* i mszycy ogórkowej (*Aphis gossypii* Glov.), wpływając jednak negatywnie na ich żerowanie, wzrost i rozwój (DE VOS i JANDER 2010). Takie oddziaływanie sprzyjało częstym zmianom rośliny żywicielskiej przez mszyce, w następstwie których następowało szybsze rozprzestrzenianie się wirusów.

WŁOSKI GRUCZOŁOWE I OKRYWOWE

Włoski (trychomy) są niewielkimi wytworami pochodzenia epidermalnego. Różnią się rozmiarami, liczbą komórek oraz morfologią

i składem chemicznym. Ze względu na pełnione funkcje dzielone są na niewydzielnicze (okrywowe) lub wydzielnicze (gruczołowe).

W interakcjach rośliny-owady włoski okrywowe oddziałują w sposób mechaniczny, utrudniając poruszanie się roślinożerców i zapobiegając dostępowi do odżywczych tkanek roślinnych. Włoski gruczołowe wydzielają natomiast różne składniki chemiczne, m.in. wysoce toksyczne wtórne metabolity jak: terpeny, związki fenylopropenowe, acylosacharydy, długołańcuchowe ketony metylowe i flawonoidy (Ryc. 3), które negatywnie wpływają na żerowanie, wzrost i rozwój roślinożernych owadów (SCHILMILLER i współaut. 2008).

Przykładem roślin o stosunkowo dobrze udokumentowanej budowie i funkcjach trychomów jest rodzaj *Lycopersicon*, gdzie dzieli się je na siedem klas (I-VII), wśród których typy I, IV, VI i VII pełnią funkcje wydzielnicze (SIMMONS i współaut. 2005). Odporność dzikich gatunków pomidora na roślinożerne stawonogi wynikała m.in. z obecności związków lotnych, takie jak 2-tridekanon i 2-undekanon w wydzielinie włosków typu VI (Ryc. 3). Według MUSETTI i NEAL (1997) wysoka odporność *Lyocopersicon hirsutum* f. *glabratum* (Mull.) na mszycę różano-szczeciową (*Macrosiphum euphorbiae* Thom.) wiązała się z podwyższonym zagęszczeniem włosków I, IV i VI typu. W wydzielinach tych trychomów występowały lepkie acylosacharydy, utrudniające poruszanie się roślinożernym owadom oraz długołańcuchowe ketony metylowe o właściwościach toksycznych. SIMMONS i współaut. (2005) podają, że skrzyżowanie pomidora zwyczajnego (*Lycopersicon esculentum* Mill.) z dzikimi gatunkami prowadziło do wzrostu liczby włosków, a w efekcie do zwiększenia odporności na owady roślinożerne. Przykładowo, hybryda *L. pennelli* × *L. esculentum*, dzięki wyższemu zagęszczeniu włosków gruczołowych IV typu (wydzielających arestanty o strukturze acylosacharydów), była odporniejsza na *M. euphorbiae* i *M. persicae* od roślin z rodzicielskiego gatunku *L. esculentum*. Ponadto wysoka śmiertelność mszycy brzoskwiniowej na hybrydach *L. pennelli* × *L. esculentum* i *L. cheesmanii* f. *minor* × *L. esculentum* wiązała się z zagęszczeniem włosków wydzielniczych typów I i VII oraz niewydzielniczego typu III.

Według WANG i współaut. (2004) w wydzielinach włosków tytoniu szlachetnego (*Nicotiana tabacum* L.) występowały toksyczne dla mszyc diterpeny z grupy cembranoidów (α - i β -cembratrienediole i ich prekursory) i labdanoidów (*cis*-abienol i labdenediol) oraz

ich estry cukrowcowe (Ryc. 3). Wzrost stężenia α -cembratrieneolu (CBTolu), na skutek wyciszenia genu *CYP71D16* kodującego hydroksylazę cytochromu P450, transformującą CBTol do α -cembratrienediolu (CBTdiol) w tkankach roślin transgenicznych, negatywnie korelował z zagęszczeniem populacji *Myzus nicotiana* (Black.). Liście opornych na mszycę złocieniową (*Macrosiphoniella sanbourni* Gill.) odmian chryzantemy (*Chrysanthemum grandiflorum* Ramat.), pokryte były długimi i gęstymi włoskami wydzielniczymi oraz zawierały duże, wypełnione komórki gruczołowe (HE i współaut. 2011). Z kolei, XUE i współaut. (2008) podają, że na żerowanie *A. gossypii* na roślinach bawełny wpływała głównie bariera fizyczna tworzona przez wszystkie rodzaje włosków powierzchniowych, spośród których najefektywniej oddziaływały typy silnie rozgałęzione. Według autorów, wyższa podatność transgenicznych roślin tego gatunku na *A. gossypii* wynikała z insercji genu *bt* i jego oddziaływania na ekspresję innych genów, w tym na gen kodujący białko MYB, kontrolujące rozwój trychomów.

W wydzielinach włosków gruczołowych mogą także występować białka obronne. W przypadku roślin z gatunku *Solanum berthaultii* (Hawk.) była to oksydaza polifenolowa, która może uczestniczyć w regulacji przebiegu interakcji z fitofagami (SHEPHARD i WAGNER 2007). W tkankach włosków *N. tabacum* występowała chitynaza i dysmutaza ponadtlenkowa (SOD). Także włoski lucerny odznaczały się wysoką zawartością białek obronnych, a inhibitory proteaz z rodziny PJN2 ulegały konstytutywnej ekspresji w gruczołach włosków psianki czarnej (*Solanum americanum* Mill.). Brak jest jednak informacji na temat udziału białek trychomów w interakcjach rośliny-mszyce.

W przypadku niektórych roślin, atak roślinożercy indukuje wytwarzanie większej liczby włosków na młodych liściach, a mechanizm ten kontrolowany jest przez szlak sygnalizacyjny JA lub jego estru metylowego, co sugeruje powiązanie z systemicznymi mechanizmami ISR (PFEIFFER i współaut. 2009). Ponadto VOCs wydzielane przez włoski gruczołowe mogą wabić wrogów naturalnych roślinożerców. Z drugiej jednak strony występowanie włosków na powierzchni roślin może ograniczać efektywność drapieżców i parazytoidów. Wykazano bowiem, że samice bzyga prądkowanego (*Episyrphus balteatus* De Geer) częściej zasiedlały i lepiej się rozmnażały na osobnikach mszycy brzoskwini-

wej, żerujących na grochu niż na pomidorze i ziemniaku. Według VERHEGGEN i współaut. (2009) różnice te związane były z wyższym zagęszczeniem włosków powierzchniowych na roślinach psiankowatych. Trychomy pomi-

dora w znacznym stopniu ograniczały przemieszczanie się larw drapieżcy, które często opuszczały powierzchnię roślin przed zaatakowaniem mszyc.

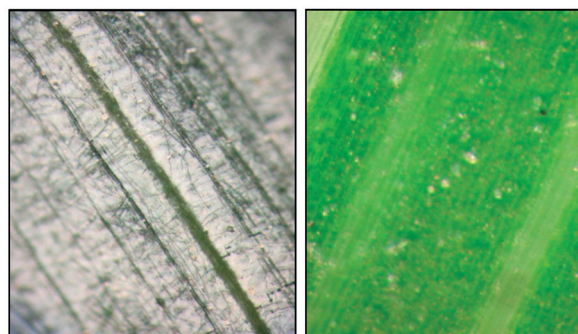
KUTIKULA I WOSKI KUTIKULARNE

Kutikula głównych organów roślin wyższych składa się z kutyny (rzadziej z kutanu) i wosków kutikularnych. Kutyna pod względem chemicznym jest polimerem, zbudowanym z łańcucha w- i środkowego, z hydroksy- i epoksy- pochodnych kwasów tłuszczowych C_{16} i C_{18} oraz niewielkich ilości glicerolu, natomiast woski są mieszaniną długołańcuchowych związków alifatycznych, niekiedy z rozgałęzionymi łańcuchami węglowymi (EIGENBRODE i JETTER 2002, REINA-PINTO i YEPHREMOV 2009). Rzadziej w ich strukturach występują triterpeny (C_{30}) z grupy oleananów i ursanów, poliprenoidy, flawonoidy oraz fitosterole. Przykładowo, woski kutikularne ziemniaka (*Solanum tuberosum* L.) zawierały długołańcuchowe n-alkany, 2- i 3-metyloalkany, pierwszorzędowe alkohole, kwasy tłuszczowe, ketony metylowe, sterole, β -amirynę, estry kwasów tłuszczowych, 2-alkanole oraz metylowe, etylowe, izopropylowe i fenyloetylowe estry kwasów tłuszczowych (SZAFRANEK i SYNAK 2006). Część wosków może być zlokalizowana poza kutikulą stanowiąc tzw. woski epikutikularne (ang. epicuticular waxes, EW), podczas gdy pozostające w obrębie matrix kutikularnej, nazywane są woskami intrakutikularnymi. EW mogą tworzyć gęsty cienki film, lub grubsze warstwy urozmaicone przez mikroskopijne kryształy o zróżnicowanych kształtach i wielkości, a ich obecność nadaje powierzchni roślin białawy odcień (BARTHLOTT i współaut. 1998) (Ryc. 4). Według SHEPHERD i współaut. (1999) w składzie EW maliny właściwej (*Rubus idaeus* L.) dominowały długołańcuchowe estry kwasów tłuszczowych i alkoholi o liczbie atomów węgla wahającej się w granicach C_{38} - C_{52} oraz estry terpenylowe złożone z α - i β -amiryny i cykloartenolu oraz kwasów C_{16} , C_{18} i C_{20} .

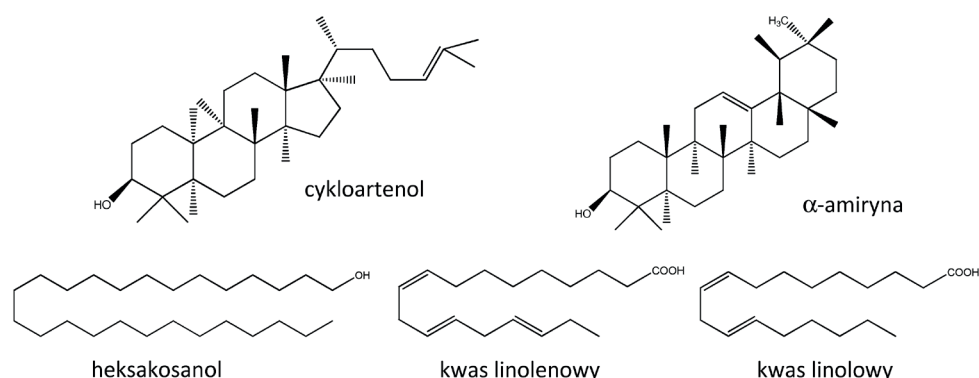
Dotychczasowe badania wskazują, że udział wosków powierzchniowych w interakcjach rośliny-mszyce ma raczej specyficzny charakter. Według NI i współaut. (1998) woski powierzchniowe pszenicy, owsa i jęczmienia, różniące się ultrastrukturą i składem chemicznym, w zróżnicowany sposób wpływały na zachowanie się podczas zero-

wania *D. noxia*, nie oddziałując jednak na płodność tego gatunku. Rośliny z rodzaju *Brassica* ze słabo rozwiniętą pokrywą woskową były podatniejsze na *M. persicae* i odporniejsze na *B. brassicae*. EW liści kapusty nie miały natomiast wpływu na płodność i przyrost masy ciała *L. erysimi*. *Bemisia argentifolii* (Bel. & Perr.) preferowała *B. oleracea* z dobrze rozwiniętą pokrywą woskową, natomiast *B. tabaci* składała na takich roślinach mniej jaj. Niebieskawe, wysokowoskowe odmiany pszenicy były podatniejsze na *S. avenae* niż ciemnozielone rośliny ze słabo rozwiniętą pokrywą woskową. W przypadku *S. graminum*, woski występujące na powierzchni roślin sorgo stanowiły źródło bodźców wzrokowych i dotykowych, które oddziaływały antyksenotycznie. Tak zróżnicowane, a czasami wręcz przeciwstawne dane sugerują funkcjonowanie różnych mechanizmów oddziaływania wosków kutikularnych na owady kłująco-ssące.

Według EIGENBRODE (2004) preferencje niektórych gatunków mszyc w stosunku do roślin z lepiej rozwiniętą pokrywą woskową wynikać mogą z zapobiegania nadmiernym stratom wody. Redukcja pokrywy woskowej na powierzchni roślin kapusty i grochu zwiększała ich podatność na stres wodny i suszy, co wiązało się także ze wzrostem odporności na *B. brassicae*



Ryc. 4. Struktura powierzchni liści pszenżyta o wysokiej (po lewej) i niskiej (po prawej) zawartości wosków epikutikularnych (fot. A. Wójcicka).



Ryc. 5. Przykłady związków występujących w składzie wosków powierzchniowych.

i *A. pisum*. Z drugiej jednak strony woski powierzchniowe mogą być źródłem allelozwiązków, negatywnie oddziałujących na stawonogi. EW odpornych na mszycę lucernianą (*Therioaphis maculata* Buck.) odmian lucerny (*Medicago sativa* L.) odznaczały się o 50% wyższą zawartością estrów niż podatne (CASTILLO i współaut. 2010). Mieszanina czterech pospolitych kwasów tłuszczowych występujących w ekstraktach wosków powierzchniowych liści *Clytostoma callistegioides* (Cham.) wpływała odstraszaście na mszycę, przy czym aktywnymi składnikami były nienasycone kwasy linolowy i linolenowy (Ryc. 5). Testowane niezależnie składniki nasycone, tj. kwas palmitynowy i stearynowy, stymulowały zasiedlanie roślin przez *M. persicae*, nie wykazując jednocześnie wpływu na *R. padi*. Rośliny maliny zwyczajnej z niższą zawartością estrów cykloartenylowych i α-amirylowych (Ryc. 5) oraz z wyższym poziomem estrów długołańcuchowych kwasów tłuszczowych i krótkołańcuchowych alkoholi były chętniej akceptowane przez mszycę malinową (*Amphorophora idaei* Börn.) (SHEPHEARD i współaut. 1999). Zwiększona zawartość alkoholi, aldehydów i kwasów tłuszczowych w woskach powierzchniowych liści pszenicy wpływała negatywnie na mszycę (WANG i współaut. 2008). Silnie rozwinięte pokrywy woskowe na roślinach pszenżyta zakłócały żerowanie i rozwój mszyc zbożowych z gatunków *S. avenae*, *R. padi* i *Metopolophium dirhodum* (Walk.), a o chemicznym podłożu tych oddziaływań świadczyć mogą zmiany w liczebności oraz przebiegu żerowania i rozwoju mszyc, obserwowane po usunięciu EW z roślin wysokowoskowych rodów pszenżyta oraz po ich naniesieniu na rośliny ze słabo rozwiniętą pokrywą

woskową (WÓJCICKA 2003, 2011; WÓJCICKA i współaut. 2009, 2010a, b). EW z wysokowoskowych rodów pszenżyta odznaczały się niższą zawartością węglowodorów oktakożanu i tiakontanu, natomiast takie składniki, jak: 14,16-hentriakontanedion i ester propylowy kwasu 2-(heksadocyloksy)-3-(oktadocyloksy) laurynowego występowały tylko w ekstraktach z dobrze rozwiniętych pokryw woskowych (WÓJCICKA i LESZCZYŃSKI 2004, WÓJCICKA i współaut. 2004). W składzie wosków powierzchniowych fasoli, będącej rośliną żywicielską dla *A. fabae*, występowały węglowodory C_{23} , octany i aldehydy, podczas gdy 1-heksakosanol i 1-heksakosanal obecne były tylko w ekstraktach woskowych z roślin owsa, nie będących roślinami żywicielskimi (POWELL i współaut. 1999). Usunięcie wosków powierzchniowych zwiększyło liczbę mszyc akceptujących rośliny owsa, przy czym allelozwiązkiem odpowiedzialnym za te oddziaływania był 1-heksakosanol (Ryc. 5). Według REINA-PINTO i YEPHREMOV (2009) istotną rolę w ochronie roślin przed stresem abiotycznym i biotycznym odgrywać mogły niskocząsteczkowe (7–9 kDa), zasadowe (pI ok. 9) białka przenoszące lipidy (ang. lipid transfer proteins, LTPs), zdolne do wiązania i transferu kwasów tłuszczowych, estrów acylo-CoA, fosfolipidów i ich pochodnych. Stanowią one jedną z grup obronnych białek PR (PR-14). Wiele LTPs zlokalizowanych jest w epidermie w powiązaniu z kutikulą, gdzie prawdopodobnie mogą transportować molekuly wosków i monomery kutyny z zewnętrznych błon plazmatycznych do miejsc formowania kutikuli.

Inny mechanizm oddziaływania wosków powierzchniowych na owady związany jest

z utrudnianiem utrzymywania i poruszania się na powierzchni roślin. Oddziaływanie takie opisano dla roślin kapustnych, grochu i eukaliptusa oraz do różnych gatunków roślinożernych chrząszczy (EIGENBRODE i JETTER 2002). Mechanizm ten wydaje się być także istotny w przypadku mszyc. Przykładowo, zróżnicowanie geometrii odnóży *B. brassicae* i *L. erysimi* może być wyrazem adaptacji tych gatunków do żerowania na roślinach z różną strukturą powierzchni, spowodowaną obecnością różnych pokryw woskowych (EIGENBRODE 2004). Ponadto w interakcjach rośliny-mszyce ważny jest wpływ EW na ześlizgiwanie się z powierzchni roślin naturalnych wrogów tych owadów, przy czym silniej oddziałują tu struktury mikrokryształiczne niż gładki film. Na roślinach kapustnych ze zredukowanymi EW obserwowano więcej drapieżców i parazytoidów z rodzin Syrphidae, Anthoridae, Staphylinidae i Dermaptera. Utrzymywanie się na powierzchni roślin przez drapieżną biedronkę azjatycką (*Hippodamia convergens* Guer. & Men.) i *Chrysoperla plorabunda* (Fitch) skorelowane było z efektywnością ograniczania liczebności fitofagów. Drapieżne biedronki i pasożytnicze błonkówki efektywniej ograniczały liczebność populacji *A. pisum* na roślinach grochu ze zredukowaną pokrywą woskową. Pasożytnicza *Encarsia pergandiella* (Howard) wydawała 2-4-krotnie więcej potomstwa oraz zwiększała śmiertelność *B. tabaci* na roślinach niskowoskowych. Także pasożytnictwo *A. ervi* wzrastało na *A. pisum* na roślinach ze zredukowanymi woskami powierzchniowymi, a osobniki *D. rapae* skuteczniej ograniczały liczebność fitofa-

gów po usunięciu pokrywy EW. Według EIGENBRODE (2004), kryształy EW silniej oddziałują na przytwierdzanie się owadów do powierzchni roślin niż gładki film, co może mieć cztery przyczyny: (i) krystaliczne agregaty EW ograniczają powierzchnię przytwierdzania się owada do powierzchni roślin, (ii) odczepiające się kryształy zanieczyszczają organy owadów odpowiadające za przytwierdzanie się do powierzchni roślin, (iii) EW zakłócają wilgotną adhezję poprzez adsorbowanie lipofilowych wydzielin tarsalnych owadów i (iv) wydzieliny tarsalne rozpuszczają kryształy EW, co w konsekwencji powoduje powstawanie na powierzchni roślin warstw cieczy lub koloidu. Ponadto pewną rolę mogą tu także odgrywać różnice w składzie chemicznym. Wykazano bowiem, że kwas C_{22} n-alkanowy efektywniej ograniczał przytwierdzanie się *H. convergens* niż n-alkan-1-ol o analogicznej długości łańcucha węglowego, co może być związane z różnicami w oddziaływaniu tych związków na wilgotną adhezję owadów na powierzchni roślin (EIGENBRODE i JETTER 2002).

Obok oddziaływania na wrogów naturalnych, woski powierzchniowe mają także wpływ na porażenie mszyc przez chorobotwórcze grzyby. Większa liczba mumii *A. fabae* z objawami porażenia przez *Pandora neoaphidis* (Rem. & Hen.) występowała na grochu ze zredukowanymi woskami powierzchniowymi (DUETTING i współaut. 2003). Miało to związek z ułatwioną adhezją i kiełkowaniem konidiów grzyba na roślinach z gorzej rozwiniętymi pokrywami woskowymi, co z kolei zwiększało tempo i stopień infekcji.

PODSUMOWANIE

Dynamiczny rozwój warsztatu badawczego w ostatnich dekadach umożliwił uzyskanie wielu nowych informacji na temat znaczenia barwy roślin, roślinnych VOCs, włosków powierzchniowych oraz kutikuli i wosków epikutikularnych w interakcjach rośliny-mszyce, co zweryfikowało dotychczasowe poglądy na ten temat. Przedstawione w pracy dane świadczą, iż udział ww. czynników we wczesnych eta-

pach wyboru żywiciela ma często charakter wielopłaszczyznowy, obejmujący różne poziomy troficzne. Zależności te rozpatruje się zarówno w sferze mechanizmów konstytucyjnych, jak i indukowanych żerowaniem mszyc, a ich dokładne poznanie jest obecnie przedmiotem intensywnych badań, prowadzonych często z wykorzystaniem najnowszych technik badawczych.

INTERAKCJE MIĘDZY MSZYCAMI A ROŚLINAMI WE WSTĘPNYCH ETAPACH WYBORU ŻYWICIELA

Streszczenie

Praca stanowi przegląd informacji na temat biochemicznych i morfologicznych interakcji między mszycami i roślinami podczas wczesnych etapów selekcji żywiciela. Na lądowanie migrujących morf mszyc na żywicielu wpływają najpierw bodźce wzrokowe i węchowe. Żółte i zielone barwniki stymulują zasiedlanie roślin, natomiast niebieskie i czerwone hamują. Ponadto, lotne związki organiczne (VOCs) mogą wpływać na mszyc na początku kolonizacji jako atraktanty lub repelenty. Z drugiej strony mszyce, uszkodzając liście lub inne tkanki roślinne, stymulują emisję VOCs, które zapoczątkowują obronę pośrednią, wabiąc biedronki, pasożytnicze błonkówki i inne parazytoidy lub drapieżców. Związki lotne

emitowane w odpowiedzi na żerowanie mszyc mogą partycypować w komunikacji między różnymi roślinami oraz w interakcjach trójtroficznych rośliny-wirusy-mszyce.

Po wylądowaniu na powierzchni rośliny mszyce narażone są na oddziaływanie barier mechanicznych, wytwarzanych przez włoski powierzchniowe i kutikulę. W tym etapie interakcji ważną rolę mogą odgrywać toksyny i aresanty wydzielane przez włoski wydzielnicze oraz niektóre związki zlokalizowane na powierzchni rośliny. Jednak struktura i skład chemiczny powierzchni rośliny może także zakłócać behawior naturalnych wrogów mszyc.

INTERACTIONS BETWEEN APHIDS AND PLANTS DURING EARLY STEPS OF THE HOST SELECTION

Summary

Data on biochemical and morphological interactions between aphids and plants during early steps of the host selection were reviewed. Landing of migratory aphid morphs on the hosts is affected by visual and aromatic stimuli at the first step of the colonization. Plant settling is stimulated by yellow and green pigments and depressed by blue and red ones. Moreover, volatile organic compounds (VOCs) may influence the aphids as attractants or repellents at the beginning of colonization. On the other hand, aphid damage to leaves and other plant tissues stimulates release of VOCs that initiate indirect defence through attracting of ladybugs, parasitic wasps and

other parasitoids, and predators. In addition, volatile compounds emitted as a result of aphid feeding may participate in plant-plant communication and plant-virus-aphid interactions.

After landing aphids are subjected to mechanical barriers formed by trichomes and/or cuticle. Toxins and arrestants secreted by glandular trichomes as well as some compounds localized on plant surface may play important role during this step of the interactions. However, structural and chemical properties of plant surface may also disturb aphids predation by their natural enemies.

LITERATURA

- ARCHETTI M., 2000. *The origin of autumn colours by coevolution*. J. Theor. Biol. 205, 625–630.
- ARCHETTI M., DÖRING T. F., HAGEN S. B., HUGHES N. M., LEATHER S. R., LEE D. W., LEV-YADUN S., MANETAS Y., OUGHAM H. J., SCHABERGAND P. G., THOMAS H., 2009. *Unravelling the evolution of autumn colours: an interdisciplinary approach*. Trends Ecol. Evol. 24, 166–173.
- ARIMURA G., KOST C., BOLAND W., 2005. *Herbivore-induced, indirect plant defences*. Bioch. Bioph. Acta 1734, 91–111.
- BALDWIN I. T., KESSLER A., HALITSCHKE R., 2002. *Volatile signalling in plant-plant-herbivore interactions: what is real?* Cur. Opin. Plant Biol. 5, 1–4.
- BARTHBOTT W., NEINHUIS C., CUTLER D., DITSCH F., MEUSEL I., THEISEN I., WILHELM H., 1998. *Classification and terminology of epicuticular waxes*. Bot. J. Linnean Soc. 126, 237–260.
- BERNASCONI M. L., TURLINGS T. C. J., AMBROSETTI L., BASSETTI P., DORN S., 1998. *Herbivore-induced emission of maize volatiles repel the corn leaf aphid *Rhopalosiphum maidis**. Ent. Exp. Appl. 87, 133–142.
- CASTILLO L., DIAZ M., GONZÁLEZ-COLOMA A., GONZÁLEZ A., ALONSO-PAZ E., BASSAGODA M. J. ROSSINI C., 2010. *Clytostoma callistegioides (Bignoniaceae) wax extract with activity on aphid settling*. Phytochemistry 71, 2052–2057.
- CHAMBERLEIN K., GUERRIERI E., PENNACCHIO F., PETERSSON J., PICKETT J.A., POPPY G. M., POWELL W., WADHAMS L. J., WOODCOCK C. M., 2001. *Can aphid-induced plant signals be transmitted aerially and through the rhizosphere*. Bioch. Syst. Ecol. 29, 1063–1074.
- CIEPIELA A., SEMPRUCH C., NIRAZ S., 1990. *The influence of steam distilled chemical compounds from winter wheat on the biology of the grain aphid, *Sitobion avenae**. Proc. Conf. Insect Chem. Ecol. Tabor 1990, 307–312.
- COSTA-ARBULU C., GIANOLI E., GONZÁLES W. L., NIEMEYER H. M., 2001. *Feeding by the aphid *Sipha flava* produces a reddish spot on leaves of *Sorghum halepense*: an induced defense?* J. Chem. Ecol. 27, 273–283.
- DEGENHARDT D. C., REFI-HIND S., STRATMANN J. W., LINCOLN D. E., 2010. *Systemin and jasmonic acid regulate constitutive and herbivore-induced systemic volatile emission in tomato, *Solanum lycopersicum**. Phytochemistry 71, 2024–2037.
- DE VOS M., JANDER G., 2010. *Volatile communication in plant-aphid interactions*. Cur. Opin. Plant Biol. 13, 366–371.
- DÖRING T. F., CHITTKA L., 2007. *Visual ecology of aphids – a critical review on the role of colours in host finding*. Arth. Plant Interact. 1, 3–16.

- DU Y., POPPY G. M., POWELL W., PICKET J. A., WADHAMS L. J., WOODCOCK C. M., 1998. *Identification of semiochemicals released during aphid feeding that attract parasitoid Aphidius ervi*. J. Chem. Ecol. 24, 1355–1368.
- DUETTING P. S., DING H., NEUFELD J., EIGENBRODE S. D., 2003. *Plant waxy bloom on peas affects infection of pea aphids by Pandora neoaphidis*. J. Invert. Path. 84, 149–158.
- EIGENBRODE S. D., 2004. *The effect of plant epicuticular waxy blooms on attachment and effectiveness of predatory insects*. Arthrop. Struct. Develop. 33, 91–102.
- EIGENBRODE S. D., JETTER R., 2002. *Attachment of plant surface waxes by an insect predator*. Integr. Comp. Biol. 42, 1091–1099.
- FERNIE A. R., 2007. *The future of metabolic phytochemistry: larger number of metabolites, higher resolution, greater understanding*. Phytochemistry 68, 2861–2880.
- GIRLING R. D., MADISON R., HASSALL M., POPPY G. M., TURNER J. G., 2008. *Investigations into plant biochemical wound-response pathways involved in the production of aphid-induced plant volatiles*. J. Exp. Bot. 59, 3077–3085.
- GLINWOOD R. T., PETERSON J., 2000. *Change in response of Rhopalosiphum padi spring migrants to the repellent winter host component methyl salicylate*. Ent. Exp. Appl. 94, 325–330.
- GONZÁLES W. L., RAMÍREZ C. C., OLEA N., NIEMEYER H. M., 2002. *Host plant changes produced by the aphid Sipha flava: consequences for aphid feeding behaviour and growth*. Ent. Exp. Appl. 103, 107–113.
- HE J., CHEN F., CHEN S., LV G., DENG Y., FANG W., LIU Z., GUAN Z., HE C., 2011. *Chrysanthemum leaf epidermal surface morphology and antioxidant and defense enzyme activity in response to aphid infestation*. J. Plant Physiol. 168, 687–693.
- KARAGEORGOU P., BUSCHMANN C., MANETAS Y., 2008. *Red leaf colour as a warning signal against insect herbivory: honest or mimetic?* Flora 203, 648–652.
- KELLNER M., KOŁODINSKA BRANTESTAM A., ÅHMAN I., NINKOVIC V., 2010. *Plant-volatile induced aphid resistance in barley cultivars is related to cultivar age*. Theor. Appl. Genet. 121, 1133–1139.
- KIRCHNER S. M., DÖRING T. F., SAUCKE H., 2005. *Evidence for trichromacy in the green peach aphid, Myzus persicae (Sulz.) (Hemiptera: Aphididae)*. J. Insect Physiol. 51, 1255–1260.
- KRZYŻANOWSKI R., LESZCZYŃSKI B., 2010. *The impact of aphid Panaphis juglandis feeding on the emission of volatile compounds*. Abstr. 6th World Congr. Allelopathy, 136.
- LESZCZYŃSKI B., 1987. *Mechanizmy odporności pszenicy ozimej na mszycę zbożową*. WSRP, Siedlce.
- LEV-YADUN S., GOULD K. S., 2007. *What do red and yellow autumn leaves signal?* Bot. Rev. 73, 279–289.
- MAFFEI M. E., MITCHÖFER A., BOLAND W., 2007. *Insect feeding on plants: rapid signals and responses preceding the induction of phytochemical release*. Phytochemistry 68, 2946–2959.
- MUSETTI L., NEAL J. J., 1997. *Resistance to the pink potato aphid, Macrosiphum euphorbiae, in two accessions of Lycopersicon hirsutum f. glabratum*. Ent. Exp. Appl. 84, 137–146.
- NI X., QUISENBERRY S. S., SIEGFRIED B. D., LEE K. W., 1998. *Influence of cereal leaf epicuticular wax on Diuraphis noxia probing behavior and nymphoposition*. Ent. Exp. Appl. 89, 111–118.
- NI X., QUISENBERRY S. S., HENG-MOSS T., MARKWELL J., HIGLEY L., BAXENDALE F., SARATH G., KLUCAS R., 2002. *Dynamic change in photosynthetic pigments and chlorophyll degradation elicited by cereal aphid feeding*. Ent. Exp. Appl. 105, 43–53.
- NINKOVIC V., ÅHMAN I. M., 2009. *Aphid acceptance of Hordeum genotypes is affected by plant volatile exposure and is correlated with aphid growth*. Euphytia 169, 177–185.
- PFEIFFER M., TOOKER J. F., LUTHE D. S., FELTON G. W., 2009. *Plants on early alert: glandular trichomes as sensors for insect herbivores*. New Phytol. 184, 644–656.
- PICKETT J. A., WADHAMS L. J., WOODCOCK C. M., HARDIE J., 1992. *The chemical ecology of aphids*. Ann. Rev. Ent. 37, 67–90.
- POPE T. W., KISSEN R., GRANT M., PICKETT J. A., ROSSITER J. T., POWELL G., 2008. *Comparative innate responses of the aphid parasitoid Diaeretiella rapae to alkenyl glucosinolate derived isothiocyanates, nitriles, and aphithionitriles*. J. Chem. Ecol. 34, 1302–1310.
- POWELL G., MANIAR S. P., PICKETT J. A., HARDIE J., 1999. *Aphid responses to non-host epicuticular lipids*. Ent. Exp. Appl. 91, 115–123.
- POWELL W., PENNACCHIO F., POPPY G. M., TREMBLAY E., 1998. *Strategies involved in the location of hosts by the parasitoid Aphidius ervi Haliday (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae)*. Biol. Control 11, 104–112.
- PROKOPY R. J., 1972. *Response of apple maggot flies to rectangles of different colors and shades*. Environ. Ent. 1, 720–726.
- PROKOPY R. J., OWENS E. D., 1983. *Visual detection of plants by herbivorous insects*. Ann. Rev. Ent. 28, 337–364.
- REINA-PINTO J. J., JEPHREMOV A., 2009. *Surface lipids and plant defences*. Plant Physiol. Bioch. 47, 540–549.
- SCHAEFFER H. M., WILKINSON D. M., 2004. *Red leaves, insects and coevolution: a red herring?* Trends Ecol. Evol. 19, 616–618.
- SCHILLMILLER A. L., LAST R. L., PICHESKY E., 2008. *Harnessing plant trichome biochemistry for the production of useful compound*. Plant J. 54, 702–711.
- SHEPARD R. W., WAGNER G. J., 2007. *Phylloplane proteins: emerging defenses at the aerial frontlines?* Trends Plant Sci. 12, 51–56.
- SHEPARD T., ROBERTSON G. W., GRIFFITHS D. W., BIRCH A. N. E., 1999. *Epicuticular wax ester and triacylglycerol composition in relation to aphid infestation and resistance in red raspberry (Rubus idaeus L.)*. Phytochemistry 52, 1255–1267.
- SIMMONS A. T., MCGRATH D., GURR G. M., 2005. *Trichome characteristics of F1 Lycopersicon esculentum × L. cheesmanii f. minor and L. esculentum × L. pennellii hybrids and effects on Myzus persicae*. Euphytica 144, 313–320.
- SZAFRANEK B. M., SYNAK E. E., 2006. *Cuticular waxes from potato (Solanum tuberosum) leaves*. Phytochemistry 67, 80–90.
- UNSICKER S. B., KUNERT G., GERSHENZON J., 2009. *Protective perfumes: the role of vegetative volatiles in plant defense against herbivores*. Cur. Op. Plant Biol. 12, 479–485.
- VANDERMOTEN S., MESCHER M. C., FRANCIS F., HAUBRUGE E., VERHEGGEN F. J., 2012. *Aphid alarm pheromone: An overview of current knowledge on biosynthesis and functions*. Insect Bioch. Mol. Biol. 42, 155–163.
- VERHEGGEN F. J., CAPELLA Q., SCHWARTZBERG E. G., VOIGT D., HAUMBRUGE E., 2009. *Tomato-aphid-hoversfly: a tritrophic interaction incompatible for pest management*. Artrop. Plant Inter. 3, 141–149.
- WANG E., HALL J. T., WAGNER G. J., 2004. *Transgenic Nicotiana tabacum L. with enhanced trichome*

- exudate cembratrieneols has reduced aphid infestation in the field*. Mol. Breed. 13, 49-57.
- WANG E., HALL J. T., WAGNER G. J., 2008. *Transgenic Nicotiana Tabacum L. with enhanced trichome exudate cembratrieneols has reduced aphid infestation in the field*. Mol. Breed. 13, 49-57.
- WÓJCICKA A., 2003. *Effect of tritcale surface compounds on growth and development of cereal aphids*. Aphids Other Hemipter. Insects 13, 191-197.
- WÓJCICKA A., 2011. *Wpływ wosków powierzchniowych pszenżyta ozimego na elementy biologii mszycy czeremchowo-zbożowej Rhopalosiphum padi*. Post. Ochr. Rośl. 51, 1590-1594.
- WÓJCICKA A., LESZCZYŃSKI B., 2004. *Effect of tritcale waxes on host selection by aphids*. Harba Pol., 50, 116-120.
- WÓJCICKA A., SALAK-WARZECHA K., LESZCZYŃSKI B., 2004. *Surface waxes – possible tritcale resistance factor to grain aphid*. IOBC Bull. 27, 23-27.
- WÓJCICKA A., LESZCZYŃSKI B., WARZECHA R., 2009. *An influence of epicuticular waxes on feeding behaviour of grain aphid*. Acta Bioch. Pol. 56 (Sup. 2), 33-34.
- WÓJCICKA A., SEMPRUCH C., ŁUKASIK I., WARZECHA R., 2010a. *Wpływ wosków powierzchniowych pszenżyta ozimego na zachowanie mszycy różano-trawowej Metopolophium dirhodum (Walker)*. Zesz. Prob. PNR 556, 503-509.
- WÓJCICKA A., SEMPRUCH C., WARZECHA R., 2010b. *Wpływ wosków powierzchniowych pszenżyta ozimego na wybór rośliny żywicielskiej przez mszycę zbożową*. Post. Ochr. Rośl. 50, 609-612.
- XUE K., DENG S., WANG R. J., YAN F. M., XU C. R., 2008. *Leaf surface factors of transgenic Bt cotton associated with the feeding behaviors of cotton aphids: a case study on non-target effects*. Sci. China Ser. C-Life Sci. 51, 145-156.