

ROBERT KRZYŻANOWSKI

Katedra Biochemii i Biologii Molekularnej
Wydział Przyrodniczy
Uniwersytet Przyrodniczo-Humanistyczny w Siedlcach
Prusa 12, 08-110 Siedlce
E-mail: robert.krzyzanowski@uph.edu.pl

WPLYW LOTNYCH ZWIĄZKÓW NA ZACHOWANIE MSZYC ZWIĄZANE Z ŻEROWANIEM

WSTĘP

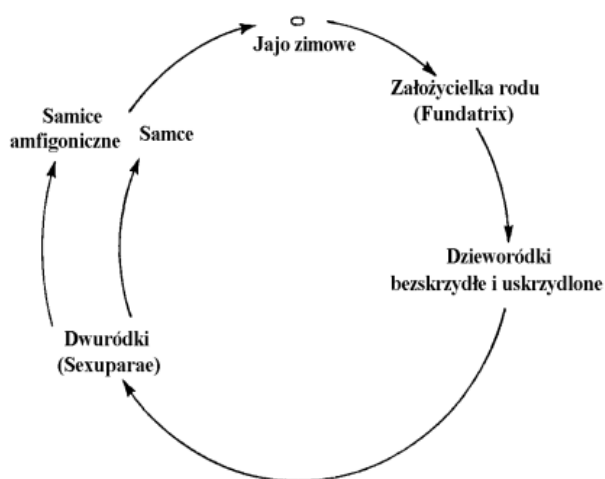
Populacje mszyc są bardzo zróżnicowane, a polimorfizm u tych owadów wyraża się w postaci różnych morf, ras, klonów, biotypów czy też form barwnych (CICHOCKA 1980; LOWE 1981, 1984). W przyrodzie spotykamy jednodomne gatunki mszyc, tzn. nie zmieniające rośliny żywicielskiej w trakcie sezonu wegetacyjnego, a także gatunki różnodomne (KRZYWIEC 1968, DIXON 1971, VICKERMAN i WRATTEN 1979). Każda z wymienionych grup mszyc posiada swoją odrębną biologię. Przykładem mszyc jednodomnych są mszyce zasiedlające drzewa orzecha włoskiego w Polsce: zdobniczka orzechowa *Panaphis juglandis* (Goeze, 1778) (Ryc. 1a) i zdobniczka podliściowa *Chromaphis juglandicola* (Kaltenbach, 1843) (Hemiptera: Aphididae) (JAŚKIEWICZ i KMIEĆ 2007, KRZYŻANOWSKI 2016). U gatunków jednodomnych, z zapłodnionych jaj po okresie diapauzy zimowej, wczesną wiosną, wylęgają się założycielki rodów (fundatrices), które po osiągnięciu dojrzałości rodzą larwy następnego pokolenia (fundatrigeniae). Wszystkie pokolenia wiosenne rozmnażają się partenogenetycznie. Jesienią pojawiają się dwuródki (sexuparae), rodzące samice amfigoniczne lub samce. Po zapłodnieniu, samice składają jaja, które umożliwiają gatunkom holocyklicznym przetrwanie zimy (Ryc. 2). Płodność założycielek rodów z reguły jest znacznie wyższa niż uskrzydłych i bezskrzydłych samic w następnych pokoleniach partenogenetycznych, a czas rozwoju pokolenia wynosi przeciętnie 1-2 tygodnie, w zależności od gatunku oraz



Ryc. 1. Gatunki mszyc, groźnych szkodników roślin uprawnych, w tym ogrodniczych, różnią się rozwojem. Zdobniczka orzechowa *Panaphis juglandis* (Goeze, 1778), to mszyca monofagiczna, jednodomna, która nie zmienia rośliny żywicielskiej (A), podczas, gdy mszyca czeremchowo-zbożowa *Rhopalosiphum padi* (L.) to gatunek polifagiczny, dwudomny (B) dokonujący w okresie wiosny zmiany żywiciela pierwotnego czeremchy zwyczajnej *Prunus padus* L. na trawy (*Poaceae*), aby w okresie jesieni reemigrować na czeremchę w celu przetrzymywania (fotografie własne autora).

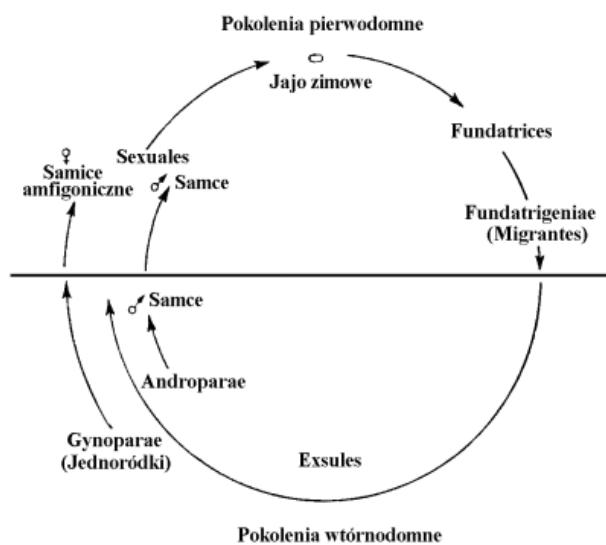
wplywu czynników biotycznych i abiotycznych (CICHOCKA 1984, LESZCZYŃSKI 1987).

Mszyca czeremchowo-zbożowa, *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae) (Ryc. 1b), należy do gatunków różnodomnych o pełnym rozwoju holocyklicznym (Ryc. 3), u



Ryc. 2. Schemat cyklu życiowego mszycy jednodomnej (wg CICHOCKA 1980).

których po wielu pokoleniach partenogenetycznych występuje pokolenie dwupłciowe, a po kopulacji składane są jaja zimowe (DIXON 1987, VICKERMAN i WRATTEN 1979). W cyklu rocznym mszycy czeremchowo-zbożowej wyróżnia się osiem morf: 1) założycielka rodu (fundatrix, ang. apterous viviparous female), 2) bezskrzydła dzieworódka (fundatrigeniae, ang. apterous viviparous female), 3) uskrzydłona dzieworódka (migrantes, ang. alate viviparous female), 4) bezskrzydła wtórdomna dzieworódka (exules, alienicolae, ang. apterous viviparous female), 5) uskrzydłona wtórdomna dzieworódka (exules, alienicolae, ang. alate viviparous female), 6) jednoródka uskrzydłona (gynopara, ang. alate viviparous female), 7) uskrzydłony samiec (ang. alate



Ryc. 3. Schemat cyklu życiowego mszycy dwudomnej (wg CICHOCKA 1980).

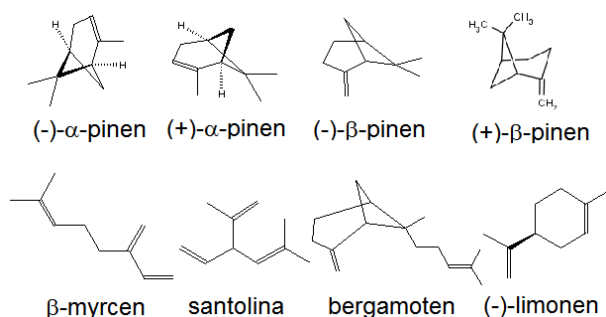
male) oraz 8) samica amfigoniczna (ang. apterous oviparous female) (ROGERSON 1974).

Mszycy *R. padi* jest gatunkiem dwudomnym, tzn. że do pełnego rozwoju, kończącego się pojawieniem samic jajorodnych i samców, czyli morf seksualnych, konieczne są dwie różne rośliny żywicielskie. W przypadku *R. padi* żywicielem pierwotnym jest czeremcha zwyczajna (*Prunus padus* L.), a wtórnym (gospodarzem letnim) rośliny z rodziny traw. U gatunków dwudomnych pokolenia wiązane z żywicielem pierwotnym składać się mogą z dzieworódek uskrzydłonych lub bezskrzydłych. Uskrzydłone dzieworódki, zwane migrantkami, przelatują z żywiciela pierwotnego na żywiciela wtórnego. Żywiciel pierwotny i żywiciel wtórny mszyc należą zawsze do odległych systematycznie grup roślin. Mszycy czeremchowo-zbożowa występuje na 21 gatunkach traw, w tym na wszystkich gatunkach zbóż (KALIŃSKA 1980, SZYŃKARCZYK 1997).

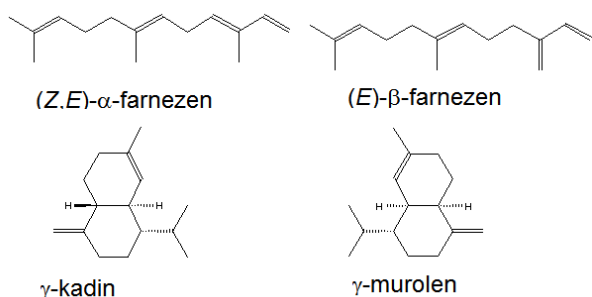
W początkowym etapie interakcji pomiędzy rośliną a owadem niezmiernie ważne są lotne związki organiczne (ang. volatile organic compounds, VOCs), które są wykrywane przez owady i mogą stanowić istotne biologicznie wskaźniki zapachowe służące do lokalizacji rośliny żywicielskiej oraz specjalizacji owadów do określonych gatunków roślin żywicielskich (MESSCHENDORP 1998). Lotne związki organiczne mogą pełnić rolę atraktantów, repelentów bądź innych komunikatorów chemicznych dla roślinożernych owadów. Niektóre emitowane VOCs działają odstraszaająco lub są indukowanymi sygnałami przyciągającymi drapieżniki lub pasożytniki (CHAMBERLAIN i współaut. 2000, PARIS i współaut. 2010).

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. Badania nad jakościowym i ilościowym składem mieszanin VOCs, uczestniczących w interakcjach rośliny-owady dowiodły, że główne ich składniki to monoterpény (Ryc. 4), seskwiterpény (Ryc. 5) i lotne związki organiczne z zielonego liścia (ang. green leaf volatiles, GLVs), takie jak: aldehydy (C_6) oraz alkohole i estry pochodzące z przemian kwasów tłuszczowych. Biomolekuły roślinne, oddziałujące na owady w okresie wyboru i akceptacji żywiciela, warunkują behawioralną stronę powiązań między tymi dwiema grupami organizmów (SEM-PRUCH 2012).

Opracowanie tego zagadnienia możliwe jest tylko wtedy, gdy zostanie stworzony układ badawczy umożliwiający skoncentrowanie się na konkretnych substancjach



Ryc. 4. Przykłady roślinnych związków lotnych należących do monoterenów.



Ryc. 5. Przykłady roślinnych związków lotnych należących do seskwiterpenów.

lotnych. Dzięki takiemu podejściu możliwe jest wskazanie kluczowych związków emitowanych przez rośliny z liści złożonych niesiedlonych i profilu związków uwalnianych w wyniku żerowania mszyc na roślinie żywicielskiej. Pozwala to na określenie, w jaki sposób poszczególne komponenty modyfikują zachowanie roślinożernych owadów. W badaniach tych bardzo pomocne są laboratoryjne testy olfaktometryczne, pozwalające na potwierdzenie wyników obserwacji poczynionych w warunkach terenowych (KRZYŻANOWSKI 2016).

Niniejsza praca ma na celu przegląd informacji na temat badań nad zachowaniem mszyc pod wpływem emisji lotnych związków oraz wpływu tych związków na zachowania związane z żerowaniem na roślinie żywicielskiej. Stosowane techniki umożliwiły dokonanie znacznego postępu w zakresie wyjaśnienia podłoża chemicznego wyboru roślinnych żywicieli przez fitofagi.

ELEKTROANTENOGRAMIA

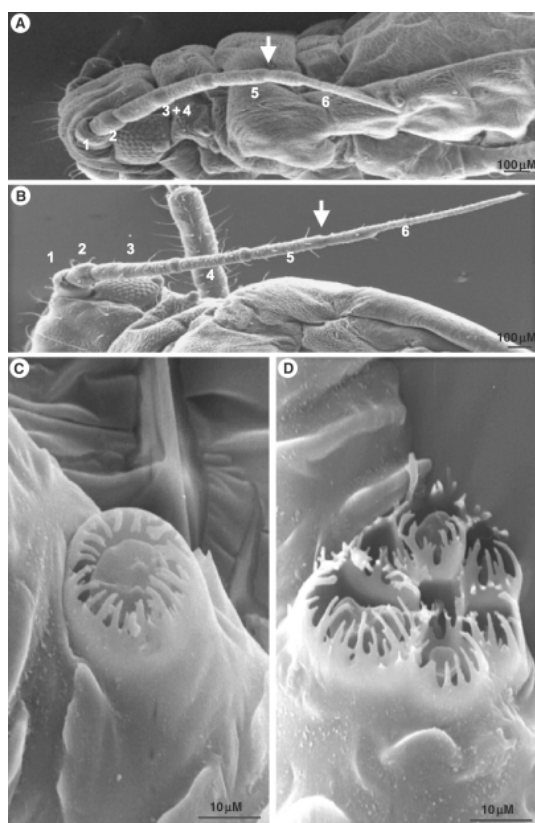
Ochrona środowiska naturalnego zmusza do poszukiwania skutecznych, bezpiecznych i ekonomicznie akceptowanych metod alternatywnych, jak również otrzymywania odmian odpornych na szkodniki. Wielką szansę stwarzają substancje wytwarzane przez rośliny, a poznanie dróg ich syntezy i roli

jaką odgrywają w przypadku uszkodzeń roślin przez szkodniki, jest elementem kluczowym (NORIN 2001, DUDA i DUBERT 2006).

Rozwój nowych strategii kontroli mszyc bazował na badaniach wpływu semiozwiązków na zachowanie owadów. Prowadzone obserwacje dotyczyły badania metodą elektroantenografii (ang. electroantennogram, EAG) odpowiedzi receptorów węchowych umożliwiających odbieranie informacji z otoczenia, np. związków lotnych uwalnianych przez rośliny (VISSER i THIERY 1985, VISER i PIRON 1998, WADHAMS 1990). Szczególnie istotne są takie receptory węchowe jak: proksymalny, na piątym członie (ang. proximal primary rhinarium, PPP), i dystalny, na członie szóstym (ang. distal primary rhinarium, DPR) podstawowych ryngarii występujących u larw. BROMLEY i współaut. (1979) wskazali, że oprócz PPP i DPR larw, u form dorosłych występują również wtórne ryngaria (ang. secondary rhinaria, SR). Liczba i rozmieszczenie SR są zróżnicowane u poszczególnych morf; samce mają największą liczbę SR, natomiast mniej gynopara i uskrzydłone virginopara (PICKETT i współaut. 1992, PARK i HARDIE 2002). Wykazano, że podstawową rolą PPR jest wykrywanie związków uwalnianych z roślin, a DPR – feromonów alarmowych¹ (PETTERSSON 1971, PICKETT i współaut. 1992, PARK i HARDIE 2004, KRZYŻANOWSKI 2016). CAMPBELL i współaut. (2003) zaobserwowali, że morfy uskrzydłone seksualne samic jajorodnych i samców *Phorodon humuli* (Schrank), używając zlokalizowanych w trzecim segmencie SR, wykrywały feromony płciowe (Ryc. 6).

EAG odzwierciedla zsumowanie potencjałów receptorowych, które są generowane w populacji neuronów węchowych w odpowiedzi na stymulację zapachową. Ten test biologiczny uwidacznia zmysłowe możliwości owadów, a tym samym, wrażliwość na potencjalne substancje semiochemiczne, które są zaangażowane w doborze roślin żywicielskich (VISSER 1979). Znajomość receptorów owadów pozwoliła na stwierdzenie, które związki będą odgrywały dominującą rolę w mieszaninach zapachowych uwalnianych przez rośliny podczas zmiany roślin żywicielskich, np. podczas orientacji i lądowania (VISSER i współaut. 1996). EAGs zostały zarejestrowane m.in. u mszycy zbożowej, *Sitobion avenae* (Fabr.) i różano-trawowej, *Metopolophium dirhodum* (Walk.) (YAN i VISSER 1982, VISSER i YAN 1995), *Aphis fabae* Scop. (HARDIE i współaut. 1995) oraz *Megoura viciae* Buckton (VISSER i PIRON 1994, 1995).

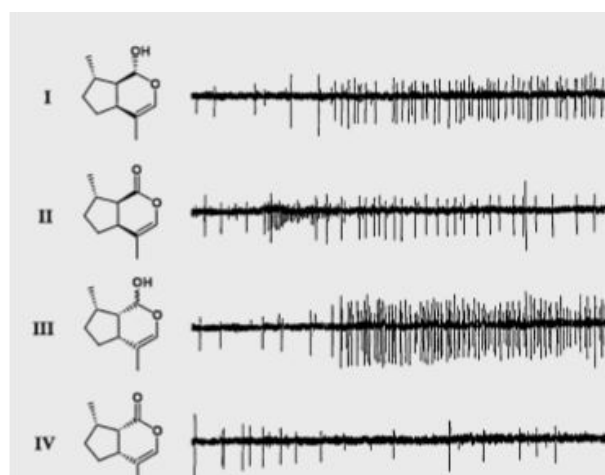
¹Feromony alarmowe są często atraktantami dla wrogów naturalnych roślinożerców, np. (*E*)- β -farnezen (Ryc. 5) jest składnikiem feromonu alarmowego wielu gatunków mszyc, w tym *Myzus persicae* (Sulz.) i *Acyrtosiphon pisum* (Harris, 1776) (VANDERMOTEN i współaut. 2012).



Ryc. 6. Mikrofotografie skaningowego mikroskopu elektronowego czułków trzeciego (A) i czwartego stadium (B) larw *Aphis fabae*. Cyfry wskazują segmenty czułków. Segment trzeci i czwarty nie są rozdzielone w trzecim stadium larwalnym, (3+4) (A), podczas gdy są całkowicie oddzielone w czwartym stadium (B). Strzałki wskazują pozycje, w których elektroda została wprowadzona do przeprowadzenia badania EAG. Narządy węchowe umieszczone są bliżej (C) oraz w położeniu dalszym (D) podstawowych rynarii (oba dla larw w czwartym stadium) położone odpowiednio na piątym i szóstym segmencie (wg PARK i HARDIE 2003).

Wykazano również, że kilka gatunków mszyc było przyciągane przez rośliny żywicielskie, natomiast związki lotne uwalniane przez rośliny nie-żywiciele nie były atrakcyjne (PICKETT i współaut. 1992).

Niektóre owady drapieżne lokalizują żywicielskie mszyce z wykorzystaniem feromonów. Feromony płciowe wytwarzane są jednak tylko w okresie reprodukcji płciowej mszyc, który w całym ich cyklu rozwojowym jest stosunkowo krótki. Stąd możliwość wykorzystania ich jako atraktantów drapieżców i parazytoidów jest ograniczona. Wykazano, że samice *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Aphidiidae) i *Aphidius eadyi* (Stary, Gonzales & Hall) oraz osobniki złotooków *Chrysopa cognata* (McLachlan) i *Chrysopa oculata* (Say) wabione były przez nepetalak-



Ryc. 7. Odpowiedź wtórnych rynarii (SR) umiejscowionych na trzecim segmencie czułków samca *Phorodon humuli* na (1R,4aS,7S,7aR)-nepetalaktol (I), (4aS,7S,7aR)-nepetalaktol (II), (1RS,4aR,7S,7aS)-nepetalaktol (III) oraz (4aR,7S,7aS)-nepetalaktol (IV) (wg CAMPBELL i współaut. 2003).

ton (Ryc. 7), który jest naturalnym feromonem płciowym u wielu gatunków mszyc (DE VOS i JANDER 2010, SEMPRUCH 2012). Reakcje EAG składników feromonów płciowych zostały zarejestrowane u *A. fabae* (HARDIE i współaut. 1994).

OLFAKTOMETRIA

Większość roślinożernych owadów wykazuje specjalistyczne nawyki żywieniowe. Żywią się w ograniczonym zakresie taksonomicznie spokrewnionymi gatunkami roślin, a nawet są wyspecjalizowane do żerowania na różnych organach roślin (liście, łodygi, kwiaty, owoce lub korzenie). Adaptacje owadów obejmują wyspecjalizowanie aparatu gębowego, a także zmiany zachowania owadów pod wpływem żerowania (VISSER 1983).

Liczne badania wykazały rolę zapachu, w wyborze roślin żywicielskich przez mszyce (QUIROZ i NIEMEYER 1998). Początkowo, testy behawioralne VOCs na mszycach prowadzone były metodą olfaktometryczną, m.in. z użyciem olfaktometru czterokomorowego (ang. four-armed olfactometer) (PETTERSSON 1970), olfaktometru toru liniowego (ang. linear-track olfactometer) (ISAACS i współaut. 1993) lub przy pomocy kompensatora chodu owadów² (ang. locomotion compensator) (VISSER i TAANMAN 1987).

W celu przetestowania VOCs roślin na behawioralne odpowiedzi mszyc, VISSER i Pi-

²Kompensator chodu owadów (tłumaczenie własne autora) (ang. locomotion compensator), to oznaczenie urządzenia opisanego przez VISSER i TAANMAN (1987), dzięki któremu powstała sfera TSLC [ang. track sphere locomotion compensator (LC-100)], produkowana przez SYNTECH (Netherlands).

RON (1998) zaproponowali używanie w tych badaniach prętu mosiężnego olfaktometru Y-torowego (ang. Y-track olfactometer), rozwidlającego się na dwa ramiona, na których umieszczono po jednej z fiolek szklanych. Skrzydlate morfy *A. fabae* dokonywały wyboru do prawego lub lewego ramienia, z doprowadzeniem czystego powietrza (10, 15 lub 20 cm/s) lub powietrza obciążonego zapachem bobu. Cały zestaw umieszczono w czarnej skrzynce z jedną lampą halogenową (4-12 V DC, 10 VA) w środku. Badane morfy mszyce preferowały zapach roślinny w 65%. Dalsze modyfikacje metody olfaktometrycznej oparte były na użyciu szklanych elementów i zmniejszeniu średnicy rurki szklanej do 0,5 cm o długości 5 cm. Ruchu powietrza wywoływano pompą membranową 5 cm/s w ramionach i 10 cm/s w rurce bazowej. Szklane elementy połączono elementami silikonowymi (DE KOGEL i współaut. 1999, KOSCHIER i współaut. 2000). Badania prowadzone przez DE KOGEL i współaut. (2000) olfaktometrem Y-torowym wykazały, że niektóre związki działają odstraszająco na trzy gatunki mszyc: *A. fabae*, *M. persicae* i *Brevicoryne brassicae* (L.).

Obserwacje olfaktometryczne VOCs zachowania mszyce czeremchowo-zbożowej *Rhopalosiphum padi* (L.) (Hemiptera: Aphididae) wykazały wysoki poziom atrakcyjności octanu (*E*)-2-heksenyli, (*Z*)-3-heksenol, octanu (*E*)-2-heksenyli, (*E*)-2-heksenol, (*Z*)-2-heksenol, *n*-heptanal, *n*-octanal, *n*-nonanal, *n*-decanal, benzaldehydu i linalolu. Wyniki wyraźnie wskazały na znaczne zaawansowanie VOCs w lokalizacji gospodarza (NIEMEYER 1990, TJALLINGII 1995, QUIROZ i NIEMEYER 1998). Badania KRZYŻANOWSKIEGO (2016) dowiodły, że lotne związki organiczne mają kluczowe znaczenie we wzajemnych interakcjach owad-roślina. Badaniu poddano mszyce żerujące na orzechu włoskim *Juglans regia* L. (Ryc. 1). W wyniku żerowania mszyc *Panaphis juglandis* (Goeze, 1778) i *Chromaphis juglandicola* (Kaltenbach, 1843), w liściach złożonych zidentyfikowano 13 różnych VOCs: (+)- α -pinen, (+)- β -pinen, (-)- β -pinen, β -myrcen, octan (*Z*)-3-heksen-1-olu, limonen, (*Z*)- β -terpineol, santolina, farnezoł, (*E*)- β -farnezen, γ -kadin i (*Z,E*)- α -farnezen. Pod wpływem żerowania mszyc, w stosunku do kontroli, wzrastał poziom (+)- α -pinenu, (+)- β -pinenu, (-)- β -pinenu, β -myrcenu, limonenu, santoliny, farnezołu, (*Z*)- β -terpineolu i (*Z,E*)- α -farnezen, podczas gdy zmniejszał się poziom (*E*)- β -farnezen, γ -kadinu i octanu (*Z*)-3-heksen-1-olu, a zawartość seskwiterpenów oraz GLV zmniejszyła się w badanym profilu. Największy procent przyrostu emisji odnotowano dla VOCs z gru-

py monoterpenów (β -myrcen, limonen, santolina, (+)- α -pinen, (-)- β -pinen) (Ryc. 2), a najmniejszy dla alkoholi takich jak (*Z*)- β -terpineol i farnezoł. Największy ubytek dotyczył natomiast węglowodorów alifatycznych (octan (*Z*)-3-heksen-1-olu). Seskwiterpeny, takie jak (*E*)- β -farnezen i γ -kadin, również zmniejszyły obecność w profilu, a w emisji z zaatakowanych liści nie stwierdzono γ -muroleń, α -(*E*)-bergamotenu i eucalyptolu. Testy olfaktometryczne autor określał z wykorzystaniem mikroskopu stereoskopowego, wyposażonego w kamerę cyfrową Moticom 2300, z oprogramowaniem MotiCam Images Plus 2.0 ML (MOTIC). Na podstawie uzyskanych wyników określono wpływ badanych VOCs na czas przebywania w obrębie bodźca, zachowanie mszyc oraz długość drogi przebytej przez te mszyce. Obserwacje zachowania owadów przeprowadzono na płaskiej arenie (szalce). Szalka podzielona była na cztery równe części (sektory), którym nadano oznaczenia literowe A, B, C i D. Nad sektorem A zawsze umieszczane było źródło stymulacji badanych VOCs. Obecność mszyce w sektorze A i/lub C oznaczała reakcję akceptacji związku. Pod sektorem C umieszczone było odprowadzenie badanych VOCs do obiegu zamkniętego pompy podającej powietrze wraz z badanym VOCs. Obecność owada z dala od źródła stymulacji, to jest w sektorach B i/lub D, oznaczała brak akceptacji badanego lotnego związku. W opisywanych testach olfaktometrycznych wykazano, że larwy IV stadium i samice uskrzydłone *P. juglandis* i *Ch. juglandicola* akceptowały wszystkie formy (-) i (+)- α -pinenu i (-) i (+)- β -pinenu, podczas gdy larwy I-III stadium wykazywały niską akceptację związków. W przypadku zastosowania (-)-limonenu stwierdzono brak akceptacji przez wszystkie morfy *P. juglandis* i *Ch. juglandicola*. W przypadku (+)-limonenu nie stwierdzono akceptacji tego związku lotnego przez larwy I-III stadium. Ważnym parametrem okazała się przebyta przez obserwowane morfy droga; pod wpływem (-) i (+)-limonenu najdłuższą drogę pokonały morfy uskrzydłone, a larwy I-III stadium pokonały drogę najkrótszą, co wskazuje na „reakcję ucieczki”, a więc działanie repelentne wobec badanych mszyc. Seskwiterpeny były akceptowane przez larwy IV stadium i samice uskrzydłone, podczas gdy larwy I-III stadiów w przypadku (*E*)- β -farnezen i (*Z,E*)- α -farnezen nie wykazywały akceptacji tych związków (Ryc. 5). Badania behawioralne octanu (*Z*)-3-heksen-1-olu wykazały, że związek ten bardziej akceptowany był przez samice uskrzydłone, natomiast larwy akceptowały ten związek w mniejszym stopniu.

PODSUMOWANIE

Dynamiczny rozwój warsztatu badawczego w ostatnich dekadach umożliwił uzyskanie wielu nowych informacji na temat znaczenia lotnych związków w interakcjach rośliny-mszyce, co zweryfikowało dotychczasowe poglądy na ten temat. Przedstawione w pracy dane świadczą, iż wybór żywiciela w przypadku mszyc dokonujących takiego wyboru lub wybór miejsca żerowania w przypadku mszyc monofagicznych ma charakter wielopłaszczyznowy. Badania potwierdzają, że nowotworzone metody badawcze wzbogacające warsztat naukowy, biorące pod uwagę dużą liczbę parametrów wyznaczających atrakcyjność lub repelentność poszczególnych lotnych komponentów (długość ścieżki, czas przebywania w obrębie bodźca, analiza wpływu enancjomerów na mszyce) wskazują, że nawet stosunkowo niewielka procentowa zmiana w stężeniu VOCs, jest zauważalna. Ponadto, nawet przy niskich stężeniach możliwe jest jasne wskazanie wpływu VOCs na poszczególne morfy mszyc.

Streszczenie

Lotne związki organiczne syntetyzowane przez rośliny, oddziałujące na owady w okresie wyboru i akceptacji żywiciela, warunkują behawioralną stronę powiązań między tymi dwiema grupami organizmów. Układ badawczy biorący pod uwagę dużą liczbę parametrów wyznaczających atrakcyjność lub repelentność poszczególnych lotnych komponentów (długość ścieżki, czas przebywania owadów w obrębie bodźca, analiza wpływu enancjomerów na mszyce) pozwala na skoncentrowanie się na wpływie związków lotnych na zachowanie mszyc. W badaniach tych bardzo pomocne są laboratoryjne testy olfaktometryczne.

LITERATURA

- BROMLEY A. K., DUNN J. A., ANDERSON M., 1979. *Ultrastructure of the antennal sensilla of aphids. I. Placoid and celconic sensilla*. Cell Tissue Res. 203, 427-442.
- CAMPBELL C. A. M., COOK F. J., PICKETT J. A., POPE T. W., WADHAMS L. J., WOODCOCK CH. M., 2003. *Responses of the aphids Phorodon humuli and Rhopalosiphum padi to sex pheromone stereochemistry in the field*. J. Chem. Ecol. 29, 2225-2234.
- CHAMBERLAIN K., PICKETT J. A., WOODCOCK CH. M., 2000. *Plant signaling and induced defence in insect attack*. Molec. Plant Pathol. 1, 67-72.
- CICHOCA E., 1980. *Mszyce roślin sadowniczych*. Polski. PWN, Warszawa.
- CICHOCA E., 1984. *Cykle roczne i wpływ mszyc na rośliny żywicielskie*. Wyd. SGGW-AR, 87.
- DE KOGEL W. J., KOSCHIER E. H., VISSER J. H., 1999. *Y-tube olfactometer to determine the attractiveness of plant volatiles to western flower thrips*. Proc. Exp. Appl. Entomol., N.E.V. Amsterdam 10, 131-135.
- DE VOS M., JANDER G., 2010. *Volatile communication in plant-aphid interactions*. Cur. Opin. Plant Biol. 13, 366-371.
- DIXON A. F. G., 1971. *The life-cycle and host preferences of the bird cherry-oat, Rhopalosiphum padi L., and their bearing on the theories of host alternation in aphids*. Ann. appl. Biol. 68, 135-147.
- DIXON A. F. G., 1987. *The way of life of aphids: host specificity, speciation and distribution*. [W:] *Aphids, their biology, natural enemies and control*. 2A. MINKS A. K., HARREWLIJN P. (red). Elsevier Science Publishers, Amsterdam, Netherlands, 197-207.
- DUDA M., DUBERT F., 2006. *Alternatywne metody kontroli liczebności szkodników i patogenów*. Zesz. Probl. Post. Nauk Rol. 509, 413-430.
- HARDIE J., VISSER J. H., PIRON P. G. M., 1994. *Perception of volatiles associated with sex and food by different adult forms of the black bean aphid, Aphis fabae*. Phys. Entom. 19, 278-284.
- HARDIE J., VISSER J. H., PIRON P. G. M., 1995. *Peripheral odour perception by adult aphid form with the same genotype but different host-plant preferences*. J. Ins. Physiol. 41, 91-97.
- ISAACS R. J., HARDIE A. J., HICK B. J., PYE L. E., SMART L. J., WADHAMS L. J., WOODCOCK C. M., 1993. *Behavioural responses of Aphis fabae to isothiocyanates in the laboratory and field*. Pest. Sci. 39, 349-355.
- JAŚKIEWICZ B., KMIEC K., 2007. *The occurrence of Panaphis juglandis (Goetze) and Chromaphis juglandicola (Kalt.) on walnut under the urban condition of Lublin*. Acta Sci. Pol. Hortum Cultus 6, 15-26.
- KALIŃSKA B., 1980. *Mszyce zbożowe. Biologia i ekologia*. Post. Nauk. Roln. 3, 89-96.
- KOSCHIER E. H., DE KOGEL W. J., VISSER J. H., 2000. *Assessing the attractiveness of volatile plant compounds to western flower thrips Frankliniella occidentalis*. J. Chem. Ecol. 26, 2643-2655.
- KRZYWIEC D., 1968. *Biologia mszyc*. [W:] *Kurs afidologii ogólnej*. ACHREMOWICZ J. (red.). Zakład Narodowy Imienia Ossolińskich, Wydawnictwo PAN, Wrocław, 53-93.
- KRZYŻANOWSKI R., 2016. *Wpływ lotnych związków orzecha włoskiego Juglans regia L. na zachowanie mszyc Panaphis juglandis (Goeze, 1778) i Chromaphis juglandicola (Kaltenbach, 1843)*. Wyd. UPH, Siedlce.
- LESZCZYŃSKI B., 1987. *Winter wheat resistance to the grain aphid Sitobion avenae (Fabr.) (Homoptera, Aphididae)*. Insect Sci. App. 8, 251-254.
- LOWE H. J. B., 1981. *Resistance and susceptibility to colour forms of the aphid Sitobion avenae in spring and winter wheats (Triticum aestivum)*. Ann. Appl. Biol. 99, 87-98.
- LOWE H. J. B., 1984. *A behavioural difference amongst clones of the grain aphid Sitobion avenae*. Ecol. Entomol. 9, 119-122.
- MESSCHENDORP L., 1998. *Terpenoid antifeedants against insects: a behavioural and sensory study*. PhD thesis. Agricultural University Wageningen, Netherlands, 1-135.
- NIEMEYER H. M., 1990. *The role of secondary plant compounds in aphid-host interactions*, [W:] *Aphid-plant genotype interactions*. CAMPBELL R. K., EIKENBARY R. D. (red.). Elsevier, Amsterdam, 187-205.
- NORIN T., 2001. *Pheromones and kairomones for control of pest insects. Some current results from Swedish research program*. Pure Appl. Chem. 73, 607-612.
- PARIS C. I., LLUSIA J., PEÑUELAS J., 2010. *Changes in monoterpene emission rates of Quercus*

- ilex infested by aphids tended by native or invasive Lasius ans species.* J. Chem. Ecol. 36, 689-698.
- PARK K. C., HARDIE J., 2002. *Functional specialization and polyphenism in aphid olfactory sensilla.* J. Ins. Physiol. 48, 527-535.
- PARK K. C., HARDIE J., 2003. *Electroantennogram responses of aphid nymphs to plant volatiles.* Phys. Entom. 28, 215-220.
- PARK K. C., HARDIE J., 2004. *Electrophysiological characterization of olfactory sensilla in the black bean aphid, Aphis fabae.* J. Ins. Physiol. 50, 647-655.
- PETTERSSON J., 1970. *An aphid sex attractant. I. Biological studies.* Ent. Scandinavica 1, 63-73.
- PETTERSSON J., 1971. *An aphid sex attractant. II. Histological, ethological and comparative studies.* Ent. Scandinavica 2, 81-93.
- PICKETT J. A., WADHAMS L. J., WOODCOCK C. M., HARDIE J., 1992. *The chemical ecology of aphids.* Ann. Rev. Ent. 37, 67-90.
- QUIROZ A., NIEMEYER H. M., 1998. *Olfactometer-assessed responses of aphid Rhopalosiphum padi to wheat and oat volatiles.* J. Chem. Ecol. 24, 113-124.
- ROGERSON J. P., 1974. *The oat bird-cherry aphid, R. padi L., and comparison with R. crataegellum, Theo. (Hemiptera: Aphididae).* Bull. Ent. Res. 38, 157-176.
- SEMPRUCH C., 2012. *Interakcje między mszycami a roślinami we wstępnych etapach wyboru żywiciela.* Kosmos 61, 573-586.
- SZYKARCZYK S., 1997. *Porównanie zachowania się mszycy czeremchowo-zbożowej podczas żerowania na pierwotnych i wtórnych żywicielach.* WSRP, Siedlce, 2-9.
- TJALLINGH W. F., 1995. *Aphid-plant interactions: What goes on in the depth of the tissue?* Proc. Exp. Appl. Entomol. 6, 163-169.
- 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.
- VICKERMAN G. P., WRATTEN S. D., 1979. *The biology and pest status of cereal aphids (Hemiptera: Aphididae) in Europe: a review.* Bull. Ent. Res. 69, 1-32.
- VISSER J. H., 1979. *Electroantennogram responses of the Colorado beetle, Leptinotarsa decemlineata, to plant volatiles.* Entom. Exp. Appl. 25, 86-97.
- VISSER J. H., 1983. *Differential sensory perceptions of plant compounds by insects.* [W:] *Plant resistance to insect.* HEIDIN P. A. (red.). ACS Symp. Series, 208, 215-230.
- VISSER J. H., THIERY D., 1985. *Behavioral responses of the Colorado potato beetle to stimulation by wind and plant odors.* Proc. Symp. Colorado Potato Beetle, 17th Int. Congr. Entom., Hamburg, 117-125.
- VISSER J. H., TAANMAN J. W., 1987. *Odour-conditioned anemotaxis of apterous aphids (Cryptomyzus korschelti) in response to host plants.* Phys. Entom. 12, 473-479.
- VISSER, J. H., PIRON P. G. M., 1994. *Perception of plant odour components by the vetch aphid Megoura viciae: shape characteristics of electroantennogram responses.* Proc. Exper. App. Entomol. 5, 85-90.
- VISSER J. H., PIRON P. G. M., 1995. *Olfactory antennal responses to plant volatiles in apterous virginoparae of the vetch aphid Megoura viciae.* Ent. Exp. App. 77, 37-46.
- VISSER J. H., YAN F. S., 1995. *Electroantennogram responses of the grain aphids Sitobion avenae (F.) and Metopolophium dirhodum (Walk.) (Hom., Aphididae) to plant odour components.* J. Appl. Entom. 119, 539-542.
- VISSER J. H., PIRON P. G. M., 1998. *An open Y-track olfactometer for recording of aphid behavioural responses to plant odours.* Proc. Exper. App. Entomol. 9, 41-46.
- VISSER J. H., PIRON P. G. M., HARDIE J., 1996. *The aphids' peripheral perception of plant volatiles.* Ent. Exp. App. 80, 35-38.
- WADHAMS L. J., 1990. *The use of coupled gas chromatography: electrophysiological techniques in the identification of insect pheromones.* [W:] *Chromatography and isolation of insect hormones and pheromones.* MCCAFFERY A. R., WILSON I. D. (red.). Plenum Press, New York, 289-298.
- YAN F. S., VISSER J. H., 1982. *Electroantennogram responses of the cereal aphid Sitobion avenae to plant volatile components.* [W:] *Proc. 5th Int. Symp. Insect-Plant Relationships.* VISSER J. H., MINKS A. K. (red.). Wageningen, Pudoc, 387-388.

KOSMOS Vol. 66, 3, 413–420, 2017

ROBERT KRZYŻANOWSKI

Department of Biochemistry and Molecular Biology, Faculty of Natural Sciences, Siedlce University of Natural Sciences and Humanities, Prusa 12 Str., 08-110 Siedlce, e-mail: robert.krzyzanowski@uph.edu.pl

EFFECT OF VOLATILE ORGANIC COMPOUNDS ON FEEDING BEHAVIOR OF APHIDS

Summary

Volatile organic compounds (VOCs) produced by plants, acting on the aphid insects during the selection and acceptance of the host, determine behavioral links between the two groups of organisms. Experimental test systems taking into account a large number of parameters defining the attractiveness or repellent properties of individual volatile components (path length, residence time of insects within a stimulus, analysis of the impact of enantiomers), allow to focus attention of researches on the impact of VOCs on the behavior of aphids. Olfactory laboratory tests are particularly very helpful in these studies.

Key words: electroantennography, olfactory tests, aphids, volatile organic compounds (VOCs)