

Beata Gabryś

Jak owady oligofagi odnajdują odpowiednie rośliny żywicielskie w zróżnicowanym biologicznie środowisku?

Wstęp

Zasiedlanie właściwych i odpowiednich roślin żywicielskich przez fitofagi jest konsekwencją wieloetapowego procesu. Rozpoczyna się on odszukaniem właściwego habitatu i odszukaniem tam roślin, selekcją roślin, polegającą na akceptacji (i ocenie wartości pokarmowej) lub odrzuceniu rośliny. Z poszczególnymi etapami związane są określone aktywności owadów: lot przypadkowy – lot ukierunkowany – osiadanie na roślinie – żerowanie wstępne – żerowanie właściwe (permanentne). Aktywności te są odpowiedzią na działanie wielu bardziej lub mniej intensywnych bodźców. Roślina bowiem działa na owada przez bodźce wizualne (zabarwienie lub intensywność odbitego światła), dotykowe, chemiczne, zapachowe i smakowe (Miller i Strickler 1984). Rozpoznawanie i preferencje względem roślin żywicielskich wymagają integracji całego kompleksu reakcji na bodźce na poziomie nerwowym i metabolicznym, którym odpowiadają określone progi wrażliwości owadów (Dethier 1982).

Wybór roślin przez mszyce (Homoptera, Aphididae) jest pod pewnymi względami wyjątkowym procesem wśród owadów. Mszyce mają skomplikowany cykl rozwojowy – z przemianą pokoleń i występowaniem różnych morf, przy czym formy uskrzydłone i bezskrzydłe współistnieją podczas sezonu wegetacyjnego. Większość gatunków wykazuje dużą specjalizację pokarmową, mimo że odżywiają się wyłącznie sokiem floemowym, a ich narządy głębowe pozbawione są zewnętrznych chemoreceptorów kontaktowych. Niniejszy artykuł stanowi próbę kompleksowego przedstawienia procesu wyboru roślin żywicielskich przez te owady na przykładzie jednodomnego¹ oligofagicznego gatunku – mszycy kapuścianej *Brevicoryne brassicae* (L.). Ponieważ *B. brassicae* jest fitofagiem o stale wzrastającym znaczeniu dla rolniczych i ogrodniczych upraw roślin krzyżowych w rejonach klimatu umiarkowanego całej kuli ziemskiej (Szelegiewicz 1978, Blackman i Eastop 1985), szeroko rozumiana ekologia tego gatunku stała się przedmiotem wielu badań i opracowań naukowych. W okresie maksimum liczebności populacji mszycy kapuścianej zasiedlenie roślin w uprawach rzepaku ozimego w Polsce sięga 96%, przy liczebności największych kolonii przekraczającej 10⁴ osobników; żerowanie mszyc powoduje

¹ Jednodomność – jednodomowość – monoecja: pełny cykl rozwojowy odbywa się na jednym gatunku rośliny.

u rzepaku istotne ograniczenie wzrostu, szerokości szyjki korzeniowej i liczby pędów bocznych (Kelm i Gadomski 1995). Szkody wyrządzone przez *B. brassicae* mają charakter zarówno bezpośredni (utrata plonu do 85%) (Kelm 1983), jak i pośredni, polegający na rozprzestrzenianiu około 20 chorób wirusowych roślin (Blackman i Eastop 1985), a zwłaszcza mozaiki krzyżowych (TuMV) i mozaiki kalafiora (CaMV) (Maisonneuve i wsp. 1995). Żerowanie mszyc wywołuje również wzrost zawartości glukozyolanów w nasionach rzepaku, a także spadek zawartości tłuszczu o ponad 10%, przez co obniża ich wartość odżywczą (Lammerink i wsp. 1984, Kelm i Gadomski 1995).

Rodzina krzyżowych (Brassicaceae = Cruciferae) liczy około 3000 gatunków (Hegi 1986), jednakże masowe występowanie mszycy kapuścianej w sezonie wegetacyjnym związane jest głównie z rodzajem *Brassica* i blisko spokrewnionymi taksonami (Markkula 1953). Składanie zimujących jaj odbywa się również w obrębie tej wąskiej grupy gatunków roślin (Gadomski 1992). Wydaje się, że bezpośredni wpływ na ten stan rzeczy ma skład chemiczny pokarmu, a zwłaszcza zawartość wtórnych produktów metabolizmu roślin krzyżowych. Specjalizacja pokarmowa mszycy kapuścianej wynika ze specyficznego metabolicznego lub fizjologicznego przystosowania – niewrażliwości na toksyny roślin krzyżowych, glukozyolany. Te allelozwiązki pełnią jednocześnie rolę silnych fagostymulantów² – dostarczają specyficznych bodźców chemicznych uruchamiających i podtrzymujących proces żerowania mszycy kapuścianej (Wensler 1962, Nault i Styer 1972).

Aktywność lokomotoryczna mszyc

Podjęcie aktywności prowadzącej do zmiany rośliny żywicielskiej przez mszycę jest uwarunkowane działaniem wielu czynników. Starsze stadia larwalne i dorosłe bezskrzydłe osobniki opuszczają roślinę przede wszystkim pod wpływem stresu spowodowanego nadmiernym zagęszczeniem populacji lub obniżającą się przydatnością rośliny. Mszyce bezskrzydłe mogą się przemieszczać w obrębie jednej rośliny, w poszukiwaniu odpowiedniego miejsca żerowania, lub między roślinami, korzystając z naturalnych pomostów tworzonych przez stykające się liście bądź pędy. Mogą również przemieszczać się po powierzchni gleby w następstwie odpadnięcia od rośliny. Osobniki uskrzydłone pojawiają się w wyniku działania czynników wewnątrzpopulacyjnych, jak przegęszczenie, lub w odpowiedzi na czynniki środowiskowe, na przykład obniżającą się jakością pokarmu lub sezonowe zmiany fotoperiodu i temperatury (Klingauf 1987a). W przypadku *B. brassicae* głównym czynnikiem powodującym wytwarzanie form uskrzydłych jest obniżona temperatura (10–15°C przez co najmniej 24 godziny) i/lub obniżona jakość pokarmu; samo przegęszczenie populacji nie wywołuje takiego efektu (Lamb i White 1966). Skłonność do podjęcia lotu jest cechą wrodzoną uskrzydłych mszyc – wraz z ostatnim linieniem przestają reagować na bodźce pochodzące od rośliny, na której się znajdują, i w zależności od sytuacji podejmują loty dalekie lub lokalne w poszukiwaniu nowych gospodarzy. Mszyce podejmują lot w sprzyjających warunkach środowiska, przy temperaturze około 16–17°C i prędkości wiatru nieprzekraczającej

² Fagostymulant – bodziec warunkujący kontynuowanie żerowania przez owady (Dąbrowski 1988).

ich samodzielnej zdolności lotu, tj. około 2,4 km/h. Prędkości wiatru większe niż 4,8 km/h zwykle opóźniają lot, ale mszyca kapuściana zdolna jest do samodzielnego lotu nawet przy prędkości wiatru 4,8–8 km/h. Uważa się, że wzlatywanie przy wyższych prędkościach wiatru jest zachowaniem adaptacyjnym, umożliwiającym wykorzystanie prądów powietrza do przemieszczania się na duże odległości. Uskrzydłone *B. brassicae* wykazują większą energię lotu wiosną i jesienią niż latem (Robert 1987).

Lot ukierunkowany

Obniżanie lotu przez mszyce jest konsekwencją wzrastającej wrażliwości na długie fale świetlne (>500 nm), czemu towarzyszy wzrost podatności na bodźce pochodzenia roślinnego, np. kształt, rozmiar, zagęszczenie roślin (Smith 1976, Åhman i wsp. 1985). Atrakcyjnie działa też światło o dużej intensywności, zwłaszcza odbite od podłoża: duży kontrast między światłem odbitym od odkrytej powierzchni gleby a światłem odbitym od roślin (zwłaszcza w zakresie fal długich 550–590 nm) zwiększa skalę wiosennych nalotów mszycy kapuścianej na warzywa kapustne (Costello 1995). Obniżanie lotu nie jest efektem „zmęczenia się” owadów, gdyż mszyce są zdolne do samodzielnego lotu nawet przez kilka godzin. Jednocześnie, zatrzymanie się na niewłaściwej roślinie ponownie motywuje mszyce do lotu, a autoliza mięśni poruszających skrzydłami następuje u *B. brassicae* dopiero kilka dni po zaakceptowaniu rośliny i rozpoczęciu reprodukcji. Zwiększoną aktywność lokomotoryczną po napotkaniu niewłaściwej rośliny obserwuje się również u osobników bezskrzydłych (Klingauf 1987a). Na lot ukierunkowany mszycy kapuścianej, a przynajmniej letnich migrantek tego gatunku, prawdopodobnie nie wpływają bodźce chemiczne – zapachy pochodzące od roślin. W warunkach doświadczalnych uskrzydłone morfy *B. brassicae* nie rezygnowały z lotu w kierunku atrapy rośliny wydzielającej zapach roślin nieżywielskich (wrotczyca i cząbr), a jednocześnie zapach roślin żywicielskich (kapusty) w tej samej sytuacji nie zwiększał częstości pozytywnych reakcji na cel wizualny (Nottingham i Hardie 1993). Obserwowano takie zachowanie mszyc, pomimo że *B. brassicae* jest w stanie rozróżniać te zapachy (Nottingham i wsp. 1991). Niemniej jednak, w warunkach naturalnych współrzędna uprawa koniczyzny i kapusty głowiastej istotnie zmniejsza stopień zasiedlania roślin przez *B. brassicae* (Finch i Kienegger 1997).

Osiadanie na roślinie

Jakkolwiek obniżanie lotu wydaje się procesem aktywnie kontrolowanym przez mszyce, to sam etap osiadania na roślinach uważany był za przypadkowy. Rola zapachów w odnajdywaniu i wyborze roślin przez mszyce długo była podawana w wątpliwość. Jednakże Pettersson (1973) wykazał, że mszyca kapuściana reaguje pozytywnie na zapach pąków i kwiatów rzepaku jeszcze przed wylądowaniem. W bezpośrednim otoczeniu roślin krzyżowych (tzw. *head space*) stwierdzono obecność izotiocyjanianów oraz nitryli, które są lotnymi produktami hydrolizy glukozynolanów (Tollsten i Bergström 1988). Dzienna ilość uwalnianych olejków gorczycznych odpowiada około 0,7% ogólnej zawartości glukozynolanów w roślinach (Finch 1978). Te lotne związki powstają przede wszystkim przy mechanicznym

uszkodzeniu komórek (Van Etten i Tookey 1979, Chew 1988). Mogą jednak tworzyć się również podczas procesów transformacji komórek związanych ze wzrostem roślin; procesy te są szczególnie intensywne u szybko rosnących gatunków, jak *Sinapis alba* L. i *Raphanus sativus* L. (Finch 1978). Nottingham i wsp. (1991) przeprowadzili doświadczenia laboratoryjne z użyciem olfaktometru i stwierdzili wyraźną pozytywną reakcję uskrzydłych migrantek *B. brassicae* na zapach izotiocyanianu 3-butenyłu, produktu hydrolizy glukozynolanu glukonapiny. Jednocześnie potwierdzili elektrofizjologicznym testem czułkowym istnienie receptorów węchowych wrażliwych na izotiocyaniany na czułkach mszycy kapuścianej. W trakcie tych samych badań wykazano również zdolność *B. brassicae* do rozpoznawania zapachów roślin nieżywielskich, cząbrku i wrotczyca, które wywoływały reakcję negatywną – odejścia od źródła zapachu (Nottingham i wsp. 1991). Visser i wsp. (1996) potwierdzili te dane, dodając, że mszyca kapuściana rozpoznaje jeszcze wiele innych zapachów wydzielanych przez rośliny, w tym typowe dla liści wszystkich roślin, m.in. heksenal, heksenol, heptanal. Prawdopodobnie wspomaga to orientację i umożliwia wstępną selekcję roślin jeszcze podczas lotu, ale przy bliskiej odległości, podobnie jak to jest w przypadku śmietki kapuścianej *Hylemyia brassicae* Bche. (Finch i Skinner 1982). Lokalne zapachy mogą również odgrywać znaczącą rolę po wylądowaniu na roślinie – przed nakłuciem rośliny mszyce intensywnie poruszają czułkami tuż nad podłożem. Podobne zachowanie wykazują również mszyce bezskrzydłe (Gabryś niepubl.).

Osiadanie na roślinie wiąże się z konfrontacją z właściwościami fizycznymi i chemicznymi jej powierzchni. Po wylądowaniu mszyce zachowują się w charakterystyczny sposób: wędrują po powierzchni rośliny i dokonują próbnych nakłuć. Z reguły po kilku nakłuciach lub nawet zaraz po wylądowaniu przechodzą na dolną powierzchnię liści i tam kontynuują penetrację (Kennedy i wsp. 1959). Przemieszczanie się na dolną stronę liści może być wywołane negatywną reakcją na bodźce świetlne lub/i silniejszym działaniem arestantów³ po spodniej stronie w porównaniu do górnej strony liści (Klingauf 1987a). Przed dokonaniem nakłucia mszyce badają rzeźbę powierzchni rośliny, przesuując końcem wargi dolnej po powierzchni lub dotykając ją, często kilkakrotnie i z regularną częstotliwością. Ponieważ zakończenie wargi dolnej zaopatrzone jest w mechanoreceptory (Tjallingii 1978a), takie zachowanie się może ułatwiać wybranie odpowiedniego miejsca żerowania. Mszyce wykazują wyraźne preferencje do wkłuwania się w pobliżu żyłek liściowych.

Mszyce unikają przeważnie roślin o liściach omszonych, pokrytych kolcami lub grubą warstwą wosku (Dixon 1987). Pokrycie liści włoskami może utrudniać zasiedlanie roślin, przeszkadzając mszycom w swobodnym poruszaniu się. Włoski roślin mogą zawierać również różne substancje drażniące o charakterze repelentnym⁴ (Duffey 1986, Boczek 1995). Mszyca kapuściana wydaje się być stosunkowo odporna na tego typu bariery mechaniczne. Zasiedla z powodzeniem zarówno gładkie pędy i łuszczyzny rzepaku, jak i pokrytą ostrymi włoskami gorczycę białą

³ Arestant = czynnik zatrzymujący – bodziec fizyczny lub chemiczny, który powoduje, że owad ogranicza swoje ruchy do powierzchni ściśle związanej ze źródłem działania danego czynnika (Dąbrowski 1988).

⁴ Repellent – bodziec fizyczny lub chemiczny, wywołujący ruch owada w kierunku przeciwnym do źródła działania tego czynnika (Dąbrowski 1988).

(Gabryś 1991). Niemniej jednak, wyjątkowo silne owłosienie w okolicach stożka wzrostu pędu może stanowić istotną przeszkodę w dostępie do powierzchni rośliny, co obserwowano w przypadku odpornej nowozelandzkiej odmiany rzepaku „Rangi” (Ellis 1994). Struktura wosków epikutikularnych może wpływać na sposób poruszania się po powierzchni rośliny – brak pokrywy woskowej typowej dla większości warzyw kapustnych może powodować odpadanie od roślin, gdyż stopy mszycy kapuścianej tracą przyczepność na gładkich powierzchniach (Ellis 1994). Odmiany kapusty głowiastej o zredukowanej warstwie woskowej były istotnie słabiej zasiedlane przez mszycę kapuścianą niż odmiany o pokrywie typowej (Karl i Eisbein 1987). Nie stwierdzono jednak, aby skład chemiczny wosków miał wpływ na rozpoznawanie i akceptację roślin, aczkolwiek wydaje się, że mszyce mogą rozpoznawać mieszaniny n-alkanów wchodzących w skład wosków epikutikularnych (Dillwith i Berberet 1990).

Skład chemiczny substancji powlekających powierzchnię roślin stanowi osobne zagadnienie. Chemoreceptory kontaktowe u owadów mogą występować na elementach aparatu gębowego, na czułkach oraz odnóżach. Aparat gębowy mszyc pozbawiony jest zewnętrznych chemoreceptorów kontaktowych – organ smaku znajduje się w ścianie nadgębia (Wensler 1977, Tjallingii 1978a) – stąd odczuwanie bodźców smakowych pochodzących z powierzchni roślin jest co najmniej utrudnione, jeśli nie niemożliwe. Miles (1972) sugeruje, że wykorzystanie tego organu smakowego jest jednak prawdopodobne: podczas badania powierzchni rośliny przez klujkę wydzielana jest, a następnie zasysana ślina, a z nią mogą być pobierane składniki powierzchniowe roślin. Postuluje się istnienie i funkcjonowanie chemoreceptorów kontaktowych w postaci 4–6 krótkich włosków w dystalnej części czułków na podstawie budowy tych struktur: szczeciny te posiadają pory w szczytowej części i są unerwione przez kilka neuronów, z których przynajmniej jeden dochodzi do końca szczeciny (Anderson i Bromley 1987), a także obserwacji behawioralnych: mszyce dotykają czułkami powierzchni rośliny przed rozpoczęciem penetracji; po wkłuciu się w roślinę ruchy czułków ustają (Powell i wsp. 1993, 1995). Badania nad mechanizmem działania antyfidantów ujawniły, że repelentne działanie polygodialu ujawnia się jeszcze przed wprowadzeniem klujki do tkanek rośliny. Amputacja zakończeń czułków powoduje zanik reakcji mszyc na polygodial; wyklucza się działanie bodźców zapachowych, ponieważ jest to związek mało lotny (Powell i wsp. 1995). Podobną strukturę do opisanych szczecin czułkowych mają sensille na gołeniach i stopach. Mogą one potencjalnie pełnić rolę chemoreceptorów kontaktowych, jednak brak na to jednoznacznych dowodów (Anderson i Bromley 1987).

W skład substancji powlekającej powierzchnię liści roślin krzyżowych wchodzi między innymi glukozynolany: na liściach kapusty występuje glukoiberyna, sinigryna, 4-hydroksyglukobrassicyna, glukobrassicyna i 4-metoksyglukobrassicyna. Glukozynolany te są silnie związane z powierzchnią rośliny – ekstrakcja tych związków wymaga uprzedniego usunięcia warstwy woskowej, co stanowi prawdopodobnie zabezpieczenie przed zmyciem przez deszcz (Renwick i wsp. 1992). Glukobrassicyna okazała się z jednej strony związkiem decydującym o rozpoznaniu rośliny przez dwa gatunki bielinków *Pieris brassicae* L. i *Pieris rapae* L., a z drugiej – silnym stymulatorem składania jaj dla samic obu tych gatunków (van Loon i wsp. 1992, Renwick i wsp. 1992). Znaczenie związanych z powierzchnią glukozynolanów

dla *B. brassicae* nie jest znane przede wszystkim ze względu na brak badań w zakresie zewnętrznych chemoreceptorów kontaktowych. Dominuje pogląd, że mszyce wykazują podobne tendencje do nakłuć próbnych, bez względu na rodzaj substancji pokrywającej powierzchnię rośliny (Woodhead i Chapman 1986). Kennedy (1986) uważa jednak, że za rozpoznawanie roślin przynajmniej częściowo są odpowiedzialne bodźce chemiczne z powierzchni rośliny: mszyce *Tuberculoides annulatus* (Htg.) częściej nakłuwały obojętny substrat powleczony ekstraktami z powierzchni roślin żywicielskich niż kontrolny oraz częściej rezygnowały z nakłuwania liści powleczonych plastikową taśmą niż liści odkrytych. Z kolei *Aphis fabae* Scop. reaguje pozytywnie na szereg związków fenolowych z powierzchni liści (Jördens-Röttger 1979).

Żerowanie wstępne

Chociaż bodźce zapachowe mogą do pewnego stopnia wpływać na proces odzukiwania i wstępnego rozpoznawania roślin przez mszyce, to zasadnicze znaczenie dla procesu selekcji ma smakowa ocena pokarmu. W związku z tym specyficzne cechy tkanek epidermy, mięksiszu i łyka uważane są za kluczowe wskaźniki wykorzystywane przez mszyce przy decyzji o akceptacji lub odrzuceniu rośliny (Harrewijn 1990, Pickett i wsp. 1992).

Kłująco-ssący aparat gębowy mszyc składa się z czterech delikatnych sztyletów powstałych z przekształcenia żuwaczek i szczęk oraz mięsistej wargi dolnej (Myiazaki 1987). W trakcie żerowania w sztyletach szczękowych tworzą się (z istniejących wyłobień) dwa kanały: ślinowy, którym ślina spływa do rośliny, oraz pokarmowy, którym pobierany jest pokarm (Goszczyński i Cichocka 1990). W ścianie nadgębia kanału pokarmowego zlokalizowany jest narząd smaku (Ponsen 1987), który u mszycy kapuścianej składa się z ośmiu brodawek smakowych (Wensler i Filshie 1969). Podczas nakłuwania tkanek roślinnych warga dolna mszyc kurczy się, dotykając podłoża (Tjallingii 1978b). Na powierzchnię rośliny wydzielana jest kropla śliny, przez którą sztylety rozpoczynają penetrację. W trakcie penetracji ślina nadal jest wydzielana, tworząc pochwę ślinową, wewnątrz której sztylety mszycy swobodnie przemieszczają się w głąb rośliny.

Penetracja kłujki przez tkanki roślinne jest konieczna nie tylko dla rozpoznania rośliny, ale również dla dotarcia do źródła pokarmu – wiązki przewodzącej, która jest zwykle ukryta pod wieloma warstwami komórek. Sztylety kłujki mszyc mogą osiągnąć tkanki łyka już po 10–15 minutach od wkłucia się, lecz zwykle trwa to znacznie dłużej, nawet kilka godzin. Ślady pozostawione przez kłujkę w tkankach roślinnych są przeważnie bardzo rozgałęzione, co znaczy, że długość sztyletów nie jest czynnikiem ograniczającym w dotarciu do tkanki przewodzącej, która, zwłaszcza u roślin zielnych, jest zwykle zlokalizowana blisko powierzchni (Tjallingii i Hogen Esch 1993). Może to świadczyć o pewnych trudnościach w znalezieniu tkanki floemowej. Przyczyny tych opóźnień nie są znane, ale można przypuszczać, że czynniki związane z tym zjawiskiem mają naturę fizykochemiczną. Sztylety kłujki penetrują tkanki roślinne międzykomórkowo, przesuując się między włóknami celulozy budującymi wtórne ściany komórkowe, a więc bez konieczności enzymatycznego rozkładu pektynowej blaszki środkowej (Tjallingii i Hogen Esch 1993). Najprawdopodobniej kierunek penetracji sztyletów zależy od gradientu stężeń pewnych składników

roślinnych oraz od gradientu pH: zmieniający się odczyn pH z kwaśnego na alkaliczny w kierunku floemu może podtrzymywać aktywność penetracji (Klingauf 1987a). Duże znaczenie przypisuje się obecnie tak zwanym substancjom znacznikowym („token stimuli”), do których zalicza się przede wszystkim specyficzne wtórne produkty metabolizmu – allelozwiązki roślinne – alkaloidy, związki fenolowe, kwasy hydroksyamowe, glukozynolany i inne (Pickett i wsp. 1992). Wszystkie wymienione związki są znanymi mediatorami zachowania się mszyc (Niemeyer 1990). Wiele z nich odgrywa rolę fagodeterentów⁵ lub fagostymulantów, a niektóre dają efekty antybiotyczne (Montllor 1991).

Przed dotarciem do floemu mszyce mogą natrafić na allelozwiązki tylko w przypadku, jeśli te występują w tkankach testowanych podczas penetracji. Epiderma liści i pędów oraz miękisz liściowy roślin krzyżowych zawierają glukozynolany (Gabryś i Tjallingii, niepubl.). Mszyce pobierają próbki zawartości komórek, prawdopodobnie z cytoplazmy i wakuoli, podczas krótkich (5–10 sek.) nakłuć większości komórek wzdłuż szlaku sztyletów mszyc w tkankach roślinnych (Powell 1991). Tak krótkie nakłucia są wystarczające do pobrania protoplazmy, czego dowodzą wyniki badań nad transmisją nietrwałych wirusów roślinnych (Martin i wsp. 1997). Mimo że podczas penetracji prawie wszystkie komórki będące na szlaku sztyletów kłujki są wielokrotnie nakłuwane, nie są one uszkodzane. Zniszczenie komórek obserwuje się sporadycznie (Tjallingii i Hogen Esch 1993), co można uważać za specyficzny mechanizm przystosowawczy, zapobiegający intoksykacji. Uszkodzenie komórek prowadziłoby do uaktywnienia zmagazynowanych allelozwiązków, jako że wiele z nich występuje w wakuolach komórek w formie nietoksycznej – na przykład jako glikozydy lub amidy (Matile 1984). Aktywne formy toksyczne allelozwiązków powstają w wyniku hydrolizy enzymatycznej. Glukozynolany, charakterystyczne allelozwiązki roślin krzyżowych (Feeny 1977), zlokalizowane są w wakuolach komórek, a przed spontanicznym rozpadem zabezpiecza je przestrzenno-funkcjonalna separacja specyficznych enzymów hydrolitycznych – mirozynaz (Chew 1988). Mirozynazy występują w cytoplazmie poza wakuolą lub w specjalnych komórkach – idioblastach. Możliwe jest też, że występują nawet w wakuolach obok glukozynolanów, ale są nieaktywne dzięki odpowiedniemu odczynowi pH (Bones i Rossiter 1996). Przy uszkodzeniu komórki, a zwłaszcza wakuoli, każdy z tych mechanizmów izolacji glukozynolanów i mirozynaz zostaje zniszczony, a w wyniku hydrolizy powstają silnie aktywne izotiocyjaniiny (Fenwick i wsp. 1983). Mszyce mogą unikać kontaktu z allelozwiązkami, zmniejszając liczbę nakłuć komórek tkanek pozafloemowych o wysokim stężeniu tych substancji. Takie zachowanie się obserwowano u *Rhopalosiphum maidis* żerującej na odpornych odmianach zbóż o dużej zawartości kwasów hydroksyamowych (Givovich i Niemeyer 1995) i *Myzus persicae* na odpornej odmianie sałaty (Montllor i Tjallingii 1989).

Podczas żerowania mszyca kapuściana jest poddana działaniu szeregu innych czynników. Jednym z nich może być stopień uwodnienia tkanek. Stres spowodowany suszą, wywołujący znaczne obniżenie turgoru komórek roślinnych, skorelowany jest z istotnym obniżeniem płodności u mszycy kapuścianej (Wearing 1967) i wpływa na sposób zasiedlania roślin (Wearing i Van Emden 1967). Inne są efekty

⁵ Fagodeterent – bodziec zapobiegający kontynuowaniu żerowania przez owady (Dąbrowski 1988).

przedłużonego i krótkotrwałego stresu wodnego: przedłużona susza istotnie redukuje płodność i przeżywalność mszycy kapuścianej, jeżeli owad nie ma możliwości zmiany rośliny, natomiast susza krótkotrwała daje efekty pozytywne (Wearing 1972). Miles i wsp. (1982) stwierdzili, że w okresie wędnięcia roślin zostaje przyspieszony rozwój mszycy kapuścianej, a przy przedłużającej się suszy mszyce wprawdzie stają się niespokojne, lecz nie obserwuje się zwiększonej śmiertelności, gdyż opuszczają roślinę. Susza powoduje wiele zmian w metabolizmie rośliny, mogących wpływać na fitofagi, na przykład zwiększoną produkcję allelozwiązków lub zwiększenie ilości aminokwasów w soku floemowym, co jest typowym efektem wędnięcia. Niemniej jednak, jeżeli niski turgor tkanek jest cechą naturalną rośliny, nie wpływa to na wartość parametrów życiowych mszycy kapuścianej: płodność, przeżywalność i względny przyrost populacji *B. brassicae* były podobne na odmianach kapusty o mięsistych i wiotkich liściach oraz kapustach o liściach niegiętkich, o małej sile ssącej komórek miękiszu (Cole 1997a).

Żerowanie właściwe

Pierwszy kontakt sztyletów aparatu gębowego z tkanką łyka przeważnie nie kończy się permanentnym żerowaniem. Akceptacja elementów sitowych następuje ze znacznym opóźnieniem, przy którymś z kolejnych nakłuć tych komórek lub nawet podczas osobnej penetracji (Tjallingii 1994). Takie zachowanie się mszyc podczas prób żerowania jest wypadkową oddziaływania czynników pochodzenia roślinnego: wartości odżywczej i energetycznej pokarmu oraz obecności fagostymulantów lub substancji toksycznych.

Nie ma wątpliwości, że azot jest kluczowym składnikiem pokarmu roślinnego, niezbędnym dla prawidłowego rozwoju i reprodukcji fitofagów (Strong i wsp. 1984). Uważa się nawet, że sezonowe wahania liczebności i migracje fitofagów, w tym mszyc, związane są przede wszystkim ze zmianami wartości odżywczej roślin, a zwłaszcza ze zmianami w ilości dostępnego azotu organicznego (Klingauf 1987b, Risebrow i Dixon 1987). Wykazano pozytywną korelację między ilością azotu w roślinie a płodnością mszyc (Harrewijn 1970). Wzbogacenie gleby w azot powoduje wzrost zawartości azotu organicznego w roślinach, a w konsekwencji wzrost płodności mszyc (Klingauf 1987b). Również stan fizjologiczny rośliny wpływa na dostępność wolnych aminokwasów. Szczególnie zasobne są młode, rosnące liście, co związane jest z intensywną syntezą białek w tych organach, oraz liście wędnące, gdzie z kolei aminokwasy uruchamiane są w wyniku fizjologicznego wędnięcia (Merritt 1996). W czasie suszy znacznie (ponaddziesięciokrotnie) wzrasta zawartość proliny zarówno w całych liściach, jak i w soku floemowym roślin, natomiast w wyniku żerowania mszycy kapuścianej zwiększa się ilość metioniny (Miles i wsp. 1982).

Mszyca kapuściana reaguje pozytywnie na wzrost ilości dostępnego azotu w roślinach i jest jednocześnie znacznie mniej wrażliwa na jej spadek niż mszyca brzoskwińczo-ziemniaczana *Myzus persicae* Sulz. również występująca na krzyżowych (Van Emden 1972). Wysokie nawożenie azotowe wyraźnie sprzyja rozwojowi populacji mszycy kapuścianej w uprawie rzepaku w warunkach polowych, zwłaszcza w okresach suszy (Kelm 1994).

Wprawdzie wymagania pokarmowe mszyc w odniesieniu do poszczególnych aminokwasów są w zasadzie podobne do wymagań innych owadów, stwierdzono jednak, że poszczególne gatunki, a nawet biotypy są bardzo specyficzne. Brak niektórych aminokwasów w pokarmie jest prawdopodobnie uzupełniany przez endosymbionty (Srivastava 1987). Weibull (1988) stwierdził pozytywną korelację ilości niektórych aminokwasów w soku floemowym zbóż z poziomem odporności na żerowanie mszycy czeremchowo-zbożowej *Rhopalosiphum padi* Straw. Podobnej korelacji nie stwierdzono natomiast u *Lipaphis erysimi* (Kalt.), żerującej na odmianach gorczycy modrej *Brassica juncea*, rzepaku *B. napus* i rzepiku *B. campestris* (Weibull i Melin 1990). Poziom płodności i innych parametrów życiowych *B. brassicae* również próbowano korelować z proporcją poszczególnych aminokwasów w roślinach. Van Emden i Bashford (1976) stwierdzili pozytywną korelację w przypadku treoniny. Z kolei wzrost zawartości fenyloalaniny powodował obniżenie płodności mszycy kapuścianej w badaniach Van Emdena i Bashford (1976), a proliny w badaniach Milesa i wsp. (1982). W badaniach nad podatnością na żerowanie mszycy kapuścianej dzikich i uprawnych odmian gatunków z rodzaju *Brassica* stwierdzono znaczne zróżnicowanie w składzie aminokwasów soku floemowego. Wzrost populacji *B. brassicae* skorelowany był nie z sumaryczną zawartością aminokwasów, ale ze zróżnicowaniem jakościowym. Pozytywną korelację wykazano dla tyrozyny, alaniny, leucyny i kwasu glutaminowego; zmniejszenie zawartości kwasu glutaminowego i tyrozyny w roślinach powoduje wzrost produkcji morf uskrzydłych (Cole 1997b). Zapotrzebowanie na aminokwasy aromatyczne, jak tyrozyna, wiąże się u owadów z syntezą kutykuli (Mollema i Cole 1995).

W skład soku floemowego wchodzi również lektyny – glikoproteiny o właściwościach bakteriobójczych, grzybobójczych i insektobójczych, zwłaszcza dla chrząszczy i motyli (Gatehouse i wsp. 1992). Działanie insektobójcze i grzybobójcze niektórych lektyn wynika z ich zdolności do wiązania chityny, przez co uniemożliwiają one prawidłowy wzrost owadów lub grzybów (Gatehouse i wsp. 1984). Insektobójczą aktywność lektyn wykazano dla mszycy grochowiarki *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Rahbe i Febway 1993). Żerowanie na roślinach z wysoką zawartością lektyn spowodowało również wysoką śmiertelność *B. brassicae* (Cole 1994). Wprawdzie mechanizm działania lektyn wiążących chitynę u owadów żywiących się sokiem floemowym nie jest znany, ale możliwe, że wiążąc się z chityną budującą sztylety aparatu gębowego zatykają kanały ssący i ślinowy oraz przewód pokarmowy aż do jelita środkowego (Cole 1994).

Głównym węglowodanem soku floemowego jest sacharoza, a jej zawartość może wahać się w granicach 5–25% (Klingauf 1987b). Sacharoza jest silnym fagostymulantem dla wielu gatunków mszyc; przy obniżeniu stężenia sacharozy w diecie do 5% ustaje żerowanie (Srivastava 1987). Dieta bogata w aminokwasy, ale pozbawiona sacharozy, nie jest konsumowana (Klingauf, 1987a). Dla mszycy kapuścianej sacharoza jest silnym stymulatorem żerowania od stężenia 15% (Moon 1967). Stwierdzono, że stężenie sacharozy jest równie wysokie w soku floemowym liści młodych, w pełni wykształconych, jak i więdnących liści roślin gorczycy czarnej i wynosi 19–26% (Merritt 1996).

Silnymi fagostymulantami dla mszycy kapuścianej są glukozynolany (Van Emden 1972, Fenwick i wsp. 1983). Nasączenie liści bobu, *Vicia faba* L., 2% roztworem

sinigryny spowodowało akceptację tych roślin przez *B. brassicae* (Wensler 1962). Zwiększenie stężenia sinigryny w roślinach nieżywielijskich do 10^4 ppm doprowadziło do wzrostu płodności mszycy kapuścianej do poziomu porównywalnego dla mszyc na roślinach żywicielskich (Nault i Styer 1972). Dodanie 0.5% roztworu sinigryny do 15% roztworu sacharozy znacznie zwiększyło konsumpcję tej diety (Moon 1967).

Zawartość glukozynolanów w soku floemowym podlega znacznym wahaniom: w młodych liściach gorczycy czarnej stężenie sinigryny przekracza 10 mM, natomiast w liściach w pełni wykształconych wynosi ok. 1,5 mM, a w liściach więdnących – ok. 3 mM. W przybliżeniu stężenia te odpowiadają wartościom podawanym dla totalnych ekstraktów liści (Merritt 1996). Znacznie wyższe stężenie glukozynolanów w młodych liściach brukselki w porównaniu do liści starszych wykazali również Van Emden i Bashford (1969), nie stwierdzając przy tym żadnych różnic w płodności mszycy kapuścianej na tych liściach. Z kolei Weber i wsp. (1986) nie wykazali korelacji między całkowitą zawartością glukozynolanów w różnych odmianach rzepaku a płodnością mszycy kapuścianej. Dodd i Van Emden (1979) zaobserwowali, że podatność odmian brukselki o wysokiej zawartości glukozynolanów malała wraz z wiekiem roślin, a to było skorelowane ze spadkiem całkowitej ilości glukozynolanów. Z kolei wzrost syntezy glukozynolanów w roślinach obserwuje się w wyniku wzbogacenia gleby w siarkę; na takich roślinach liczebność kolonii *B. brassicae* jest znacznie wyższa niż na roślinach nienawożonych (Yusuf i Collins 1998). Wspomniane wcześniej badania Cole (1997a) dowiodły znacznych różnic ilościowych i jakościowych zawartości glukozynolanów w dzikich i uprawnych odmianach gatunków *Brassica*. Wprawdzie profil glukozynolanów dziko rosnących i uprawnych roślin był podobny, to dzikie rośliny zawierały generalnie większą ilość glukozynolanów niż uprawne. Wartość parametrów życiowych *B. brassicae* skorelowana była z poziomem tylko niektórych glukozynolanów: pozytywnie – z poziomem glukozynolanów alkenylowych progoitryny (2-hydroksy-3-butenylo-NCS) i sinigryny (2-propenylo-NCS), a negatywnie – z ilością glukozynolanów indolowych neoglukobrassicyny (1-metoksy-3-indolylmetylo-NCS) i glukobrassikanapiny (4-pentenylo-NCS). Zawartość glukozynolanów indolowych w roślinach wzrasta w odpowiedzi na uszkodzenia przez żerowanie fitofagów, stres lub działanie abiotycznych elicytorów (Doughty i wsp. 1995). Mechaniczne uszkodzenia i żerowanie pchełki krzyżówki *Phyllotreta cruciferae* (Goeze) siewek rzepaku i gorczycy modrej *Brassica juncea* powodowały trzykrotny wzrost stężenia glukozynolanów indolowych (Bodnaryk 1992). Kiddle i wsp. (1994) stwierdzili wyraźną akumulację glukozynolanu 2-fenyletylu (glukonasturtyny) po zastosowaniu kwasu salicylowego, a Cole (1996) wykazała, że płodność i przeżywalność mszycy kapuścianej była znacznie obniżona na tak indukowanych roślinach rzepaku. Wzrost stężenia glukonasturtyny nie jest prawdopodobnie efektem wzmożonej syntezy tego glukozynolanu pod wpływem kwasu salicylowego: akumulacja glukonasturtyny w roślinie może być następstwem detoksykacji kwasu salicylowego do postaci glukonu (Cole 1996).

W warunkach naturalnych mszyca kapuściana wykazuje wyraźne preferencje do zasiedlania młodych i rosnących części roślin (Gabrys 1991). Biorąc pod uwagę działanie różnorodnych czynników, powszechnie uważa się, że wysoki turgor tkanek, wysoka zawartość aminokwasów i sacharozy oraz wysokie stężenie

glukozynolanów są odpowiedzialne za rozmieszczenie populacji *B. brassicae* na roślinach (Klingauf 1987a).

Glukozynolany, które są stymulatorami żerowania, występują we wszystkich roślinach krzyżowych (Fenwick i wsp. 1983). Jednakże nietypowe wtórne produkty metabolizmu tych roślin (np. kardenolidy i alkaloidy) mogą być odpowiedzialne za zróżnicowany poziom podatności pewnych gatunków na żerowanie nawet wyspecjalizowanych fitofagów (Usher i Feeny 1983). Takie zależności opisano u motyli *Pieris brassicae* i *P. rapae* (Lepidoptera, Pieridae), gdzie równowaga między związkami stymulującymi (glukozynolanami) a deterentnymi (kardenolidami) determinowała reakcję tych gatunków wobec *Erysimum cheiranthoides* (Huang i wsp. 1993). Wydaje się bardzo prawdopodobne, że podobne czynniki determinują zróżnicowaną podatność roślin krzyżowych na żerowanie mszycy kapuścianej. Czynniki te różnią się poziomem aktywności deterentnej i mogą oddziaływać na różnych poziomach tkankowych – epidermalnym, miękiszowym i floemowym – w zależności od gatunku rośliny. Na miesięcznicy rocznej *Lunaria annua* i pszonaku drobnokwiatowym *Erysimum cheiranthoides* czas penetracji sztyletów mszyc jest wyraźnie zredukowany w porównaniu z optymalnymi roślinami żywicielskimi już na etapie kontaktu z tkankami pozafloemowymi – epidermą i miękiszem liściowym. Natomiast na tobołkach polnych *Thlaspi arvense* i taszniku pospolitym *Capsella bursa-pastoris* penetracja tkanek powierzchniowych nie jest, co prawda, ograniczona, ale czas żerowania we floemie jest znacznie skrócony (Gabryś i Pawluk 1999).

Los allelozwiązków roślinnych w organizmie mszyc nie jest znany (Dixon 1985). Wiadomo jedynie, że związki te (na przykład glukozynolany) pobierane są z sokiem roślin, przedostają się do hemolimfy i są częściowo kumulowane w organizmie, a częściowo wydalane ze spadzią (Weber i wsp. 1986). Badania nad wpływem tego typu substancji na żerowanie mszyc powinny być obecnie skoncentrowane na mechanizmie percepcji allelozwiązków oraz problemie ich detoksykacji w organizmie mszyc.

Literatura

- Åhman I., Weibull J., Pettersson J., 1985, *The role of plant size and plant density for host finding in Rhopalosiphum padi (L.)*, Swedish Journal of Agricultural Research, 15, s. 19–24.
- Anderson M., Bromley A.K., 1987, *Sensory system*, [w:] A.K. Minks and P. Harrewijn (red.), *Aphids, Their Biology, Natural Enemies and Control*, Vol. 2B. Elsevier Sc. Publ. Amsterdam, s. 153–162.
- Blackman R. L., Eastop V.F., 1985, *Aphids on the World's Crops: An Identification Guide*, John Wiley & Sons, Chichester–New York–Brisbane–Toronto–Singapore, s. 467.
- Boczek J., 1995, *Nauka o szkodnikach roślin uprawnych*, Wydawnictwo SGGW, Warszawa, s. 432.
- Bodnaryk R.P., 1992, *Effect of wounding on glucosinolates in the cotyledons of oilseed rape and mustard*, Phytochemistry, 31, s. 2671–2677.
- Bones A.M., Rossiter J.T., 1996, *The myrosinase-glucosinolate system, its organisation and biochemistry*, Physiol. Plant, 97, s. 194–208.

- Chew F.S., 1988, *Biological effects of glucosinolates*, [w:] H.G. Cutler (red.), *Biologically active natural products. Potential use in agriculture*, American Chemical Society, Washington, DC, s. 155–181.
- Cole R.A., 1994, *Isolation of a chitin-binding lectin, with insecticidal activity in chemically-defined synthetic diets, from two wild Brassica species with resistance to cabbage aphid Brevicoryne brassicae*, Ent. exp. appl., 72, s. 181–187.
- Cole R.A., 1996, *Abiotic induction of changes in glucosinolate profiles in Brassica species and increased resistance to the specialist aphid Brevicoryne brassicae*, Ent. exp. appl., 80, s. 228–230.
- Cole R., 1997a, *Comparison of feeding behaviour of two Brassica pests Brevicoryne brassicae and Myzus persicae on wild and cultivated brassica species*, Ent. exp. appl., 85, s. 135–143.
- Cole R., 1997b, *The relative importance of glucosinolates and amino acids to the development of two aphid pests Brevicoryne brassicae and Myzus persicae on wild and cultivated Brassica species*, Ent. exp. appl., 85, s. 121–133.
- Costello M., 1995, *Spectral reflectance from a broccoli crop with vegetation or soil as background: influence on immigration by Brevicoryne brassicae and Myzus persicae*, Ent. exp. appl., 75, s. 109–118.
- Dąbrowski Z., 1988, *Podstawy odporności roślin na szkodniki*, PWRiL, Warszawa
- Dethier V.G., 1982, *Mechanism of host-plant recognition*, Ent. Exp. Appl., 31, s. 49–56.
- Dillwith J.W., Berberet, R.C., 1990, *Lipids at the aphid-plant interface*, [w:] R.K. Campbell, R.D. Eikenbary (red.), *Aphid-Plant Genotype Interactions*, Elsevier Science Publishers Amsterdam, s. 207–223.
- Dixon A.F.G., 1985, *Aphid Ecology*, Blackie & Son, Glasgow and London, s. 157.
- Dixon A.F.G., 1987, *Evolution and Adaptive Significance of Cyclical Parthenogenesis in Aphids*, [w:] A.K. Minks and P. Harrewijn (red.), *Aphids, Their Biology, Natural Enemies and Control*, Vol. 2B, Elsevier Science Publishers Amsterdam, s. 289–297.
- Dodd G.D., Van Emden, H.F., 1979, *Shifts in host plant resistance to the cabbage aphid (Brevicoryne brassicae) exhibited by Brussels sprout plants*, Ann. Appl. Biol., 91, s. 251–262.
- Doughty K.J., Kiddle G.A., Pye R.M., Wallsgrove R.M., Pickett J.A., 1995, *Selective induction of glucosinolates in oilseed rape leaves by methyl jasmonate*, Phytochemistry, 38, s. 347–350.
- Duffey S.S., 1986, *Plant glandular trichomes: their partial role in defence against insects*, [w:] B. Juniper, R. Southwood (red.), *Insects and the Plant Surface*, Edward Arnold Publ., s. 151–172.
- Ellis P.R., 1994, *Can factors which influence the relationship between Brevicoryne brassicae and its host plants be exploited in integrated pest management?*, Bull. IOBC/WPRS, 17(8), s. 90–95.
- Feeny P., 1977, *Defensive ecology of the Cruciferae*, Ann. Missouri Bot. Gard., 64, s. 221–234.
- Fenwick G.R., Heaney R.K. & Mullin W.J., 1978, *Glucosinolates and their breakdown products in food and food plants*, CRC Crit. Rev. Food Sci. Nutr., 18, s. 123–202.
- Finch S., 1978, *Volatile plant chemicals and their effect on host plant finding by the cabbage root fly (Delia brassicae)*, Ent. exp. appl., 24, s. 150–159.
- Finch S., Kienegger M., 1997, *A behavioural study to help clarify how undersowing with clover affects host-plant selection by pest insects of Brassica crops*, Ent. exp. appl., 84, s. 165–172.

- Finch S., Skinner G., 1982, *Trapping cabbage root flies in traps baited with plant extracts and with natural and synthetic isothiocyanates*, Ent. exp. appl., 31, s. 133–139.
- Gabryś B., 1991, *Distribution of Brevicoryne brassicae and Myzus persicae on yellow mustard plant*, Proceedings, Conference on Insect Chemical Ecology, Tabor, 1990, Academia, Prague and SPB Publishers, The Hague, s. 303–305.
- Gabryś B., Pawluk M., 1999, *Acceptability of different species of Brassicaceae as hosts for the cabbage aphid*, Ent. exp. appl., 91, s. 105–109
- Gadomski H., 1992, *Oviposition of Brevicoryne brassicae (L.) (Homoptera: Aphididae) on cruciferous plants*, Aphids and Other Homopterous Insects, PAS, Warsaw, 3, s. 33–38.
- Gatehouse A.M.R., Dewey F.M., Dove J., Fentom K.A., Pusztai A., 1984, *Effect of seed lectin from Phaseolus vulgaris on the development of larvae of Callosobruchus maculatus: mechanism of toxicity*, J. Sci. Food Agric., 47, s. 373–380.
- Gatehouse A.M.R., Hilder V.A., Powell K., Boulter D., Gatehouse J.A., 1992, *Potential of plant-derived genes in the genetic manipulation of crops for insect resistance*, [w:] S.B.J. Menken, J.H. Visser & P. Harrewijn (red.), Proc. 8th Int. Symp. Insect-Plant relationships, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, s. 221–234.
- Givovich A., Niemeyer H., 1995, *Comparison of the effect of hydroxamic acids from wheat on five species of cereal aphids*, Ent. exp. appl., 74, s. 115–119.
- Goszczyński W., Cichocka E., 1990, *Elektroniczny zapis żerowania mszyc*, Zesz. Probl. Post. Nauk Rol., 392, s. 9–19.
- Harrewijn P., 1970, *Reproduction of the aphid Myzus persicae related to the mineral nutrition of potato plants*, Ent. exp. appl., 13, s. 307–319.
- Harrewijn P., 1990, *Resistance mechanisms of plant genotypes to various aphid species*, [w:] R.K. Campbell i R.D. Eikenbary (red.), *Aphid – Plant Genotype Interactions*, Amsterdam, Elsevier, s. 117–130.
- Hegi G., 1986, *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, Berlin–Hamburg, Verlag Paul Parey.
- Huang H., Renwick J.A.A., Sadchew-Gupta K., 1993, *A chemical basis for differential acceptance of Erysimum cheiranthoides by two Pieris species*, J. Chem. Ecol., 19, s. 195–210.
- Jördens-Röttger D., 1979, *The role of phenolic substances for host-selection behaviour of the black bean aphid, Aphis fabae*, Entomol. exp. appl., 26, s. 49–54.
- Karl E., Eisbein K., 1987, *Anfälligkeit einiger Kopfkohlsorten und – zuchtstämme mit unterschiedlich ausgebildeten kutikularen Wachststrukturen für Brevicoryne brassicae (L.) und Myzus persicae (Sulz.)*, Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz., 23, s. 369–376.
- Kelm M., 1983, *O zagrożeniu plonów rzepaku ozimego i warzyw krzyżowych przez mszycę kapuścianą (Brevicoryne brassicae)*, Ochr. Rośl., 9, s. 16–18.
- Kelm M., 1994, *Effect of nitrogen fertilization on the cabbage aphid (Brevicoryne brassicae[L.]) in oilseed rape crop*, Aphids and Other Homopterous Insects, PAS, Skierniewice, 4, s. 27–32.
- Kelm M., Gadomski H., 1995, *Występowanie i szkodliwość mszycy kapuścianej Brevicoryne brassicae L. na rzepaku ozimym*, Mat. XXXV Sesji Nauk. IOR, II, s. 101–103.
- Kennedy C.E.J., 1986, *The role of leaf surfaces in oak aphid host selection*, [w:] B. Juniper, R. Southwood (red.), *Insects and the Plant Surface*, Edward Arnold Publ., s. 344–345.
- Kennedy J.S., Booth C.O., Kershaw W.J.S., 1959, *Host finding by aphids in the field. II. Aphis fabae Scop. (gynoparae) and Brevicoryne brassicae L.; with re-appraisal of the role of host-finding behaviour in virus spread*, Ann. appl. Biol., 47, s. 424–444.

- Kiddle G.A., Doughty K.J., Wallsgrove R.M., 1994, *Salicylic acid-induced accumulation of glucosinolates in oilseed rape (Brassica napus L.) leaves*, Journal of Experimental Botany, 45, s. 1343–1346.
- Klingauf F.A., 1987a, *Host Plant Finding and Acceptance*, [w:] A. K. Minks and P. Harrewijn (red.), *Aphids, Their Biology, Natural Enemies and Control*, Vol. 2B, Elsevier Sc. Publ. Amsterdam, s. 209–223.
- Klingauf F.A., 1987b, *Feeding, Adaptation and Excretion*, [w:] A.K. Minks and P. Harrewijn (red.), *Aphids, Their Biology, Natural Enemies and Control*, Vol. 2B, Elsevier Sc. Publ. Amsterdam, s. 225–253.
- Lamb K.P., White D., 1966, *Effect of temperature, starvation and crowding on production of alatae young by the cabbage aphid (Brevicoryne brassicae)*, Ent. exp. appl., 9, s. 179–184.
- Lammerink J., MacGibbon D.B., Wallace A.R., 1984, *Effect of the cabbage aphid (Brevicoryne brassicae) on total glucosinolate in the seed of oilseed rape (Brassica napus)*, New Zealand Journal of Agricultural Research, 27, s. 89–92.
- Loon J.J.A. van, Blaakmeer A., Griepink F.C., van Beek T.A., Schoonhoven L.M., Groot A. de, 1992, *Leaf surface compound from Brassica oleracea (Cruciferae) induces oviposition by Pieris brassicae (Lepidoptera: Pieridae)*, Chemoecology, 3, s. 39–44.
- Maisonneuve C., Deverchere J., Pilorge E., 1995, *Virus diseases on rapeseed: distribution in plants, effects on yield, and cartography in France*, Proc. 9th Intern. Rapeseed Congress, s. 661–663.
- Markkula M., 1953 *Biologisch-okologische untersuchungen uber die kohlblattlaus, Brevicoryne brassicae (L.) (Hem., Aphididae)*, Ann. Soc. Zool. Bot. fenn. Vanamo, 15: 1–133.
- Martin B., Collar J.L., Tjallingii W.F., Fereres A., 1997, *Intracellular ingestion and salivation by aphids may cause the acquisition and inoculation of non-persistently transmitted plant viruses*, Journal of General Virology, 78, s. 2701–2705.
- Matile P., 1984. *Das toxische Kompartiment der Pflanzenzelle*, Naturwissenschaften, 71, s. 18–24.
- Meritt S., 1996, *Within-plant variation in concentrations of amino acids, sugar, and sinigrin in phloem sap of black mustard, Brassica nigra (L.) Koch (Cruciferae)*, J. Chem. Ecol., 22 (6), s. 1133–1145.
- Miles P.W., 1972, *The saliva of Hemiptera*, Advances in Insect Physiology, 9, s. 183–255.
- Miles P.W., Aspinall D., Rosenberg L., 1982, *Performance of the cabbage aphid, Brevicoryne brassicae (L.), on water-stressed rape plants, in relation to changes in their chemical composition*, Aust. J. Zool. 30, s. 337–345.
- Miller J.R., Strickler K.L., 1984, *Finding and Accepting Host Plants*, [w:] W.J. Bell, R.T. Carde (red.), *Chemical Ecology of Insects*, Chapman and Hall, s. 127–157.
- Mollema C., Cole R. 1995 *Low concentrations of aromatic amino acids determine resistance to Frankiniela occidentalis in four vegetable crops*, Ent. exp. appl., 78, s. 325–333.
- Montllor C., 1991, *The influence of plant chemistry on aphid feeding behaviour*, [w:] E. Bernays (red.), *Insect-Plant Interactions*, Vol. III, CRC Press, s. 125–173.
- Montllor C.B., Tjallingii W.F., 1989, *Stylet penetration by two aphid species on susceptible and resistant lettuce*, Ent. exp. appl., 53, s. 103–111.
- Moon M.S., 1967, *Phagostimulation of a monophagous aphid*, Oikos, 18, s. 96–101.
- Myiazaki M., 1987, *Morphology and systematics*, [w:] A.K. Minks, P. Harrewijn (red.), *Aphids, Their Biology, Natural enemies and Control*, Vol. A, Elsevier Amsterdam, s. 1–50.

- Nault L.R., Styer W.E., 1972, *Effect of sinigrin on host selection by aphids*, Ent. exp. appl., 15, s. 423–437.
- Niemeyer H., 1990, *The role of secondary plant compounds in aphid-host interactions*, [w:] R.K. Campbell & R.D. Eikenbary (red.), *Aphid-Plant Genotype Interactions*, Elsevier, s. 187–205.
- Nottingham S.F., Hardie J., 1993, *Flight behaviour of the black bean aphid, Aphis fabae, and the cabbage aphid, Brevicoryne brassicae, in host and non-host plant odour*, Physiological Entomology, 18, s. 389–394.
- Nottingham S.F., Hardie J., Dawson G.W., Hick A.J., Pickett J.A., Wadhams L.J., Woodcock C.M., 1991, *Behavioral and electrophysiological responses of aphids to host and non-host plant volatiles*, J. Chem. Ecol., 17, s. 1231–1242.
- Pettersson J., 1973, *Olfactory reactions of Brevicoryne brassicae (L.) (Hom.: Aph.)*, Swedish Journal of Agricultural Research, 3, s. 95–103.
- Pickett J.A., Wadhams L.J., Woodcock C.M., Hardie J., 1992, *The chemical ecology of aphids*, Annu. Rev. Entomol., 37, s. 67–90.
- Ponsen M.B. 1987, *Alimentary tract*, [w:] A.K. Minks and P. Harrewijn (red.), *Aphids, Their Bio-logy, Natural Enemies and Control*, Vol. 2B, Elsevier Sc. Publ. Amsterdam, s. 79–95.
- Powell G., 1991, *Cell membrane punctures during epidermal penetrations by aphids: consequences for the transmission of two potyviruses*, Ann. Appl. Biol., 119, s. 313–321.
- Powell G., Hardie J., Pickett J.A., 1993, *Effects of the antifeedant polygodial on plant penetration by aphids, assessed by video and electrical recording*, Ent. exp. appl., 68, s. 193–200.
- Powell G., Hardie J., Pickett J.A., 1995, *Behavioural evidence for detection of the repellent polygodial by aphid antennal tip sensilla*, Physiological Entomology, 20, s. 141–146.
- Rahbe Y., Febvay G., 1993, *Protein toxicity to aphids: an in vitro test on Acyrthosiphon*, Ent. exp. appl., 67, s. 149–160.
- Renwick J.A., Radke C.D., Sachdev-Gupta K., Stadler E. 1992, *Leaf surface chemicals stimulating oviposition by Pieris rapae (Lepidoptera: Pieridae) on cabbage*, Chemoecology, 3, s. 33–38.
- Risebrow A., Dixon A.F.G., 1987, *Nutritional ecology of phloem feeding insects*, [w:] F. Slansky, J.G. Rodrigues (red.), *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders, and Related Invertebrates*, John Wiley & Sons, s. 422–448.
- Robert Y., 1987, *Dispersal and Migration*, [w:] A.K. Minks i P. Harrewijn (red.), *Aphids, Their Biology, Natural Enemies and Control*, Vol. 2B, Elsevier Sc. Publ. Amsterdam, s. 299–313
- Smith J.G., 1976, *Influence of crop background on aphids and other phytophagous insects on Brussels sprouts*, Ann. Appl. Biol., 83, s. 1–13.
- Srivastava P.N., 1987, *Nutritional physiology*, [w:] A. K. Minks and P. Harrewijn (red.), *Aphids, Their Biology, Natural Enemies and Control*, Vol. 2B, Elsevier Sc. Publ. Amsterdam, s. 99–121.
- Strong D.R., Lawton J.H., Southwood R., 1984, *Insects on Plants – Community pattern and Mechanisms*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, s. 313.
- Szelągiewicz H., 1978, *Klucze do oznaczania owadów Polski. Część XVII. Pluskwiaki równo-skrzydłe – Homoptera, zeszyt 5a Mszyce – Aphidodea*, PWN, Warszawa, s. 107.
- Tjallingii W.F., 1978a, *Mechanoreceptors of the aphid labium*, Ent. exp. appl., 24, s. 531–537.

- Tjallingii W.F., 1978b, *Electronic recording of penetration behaviour by aphids*, Ent. exp. appl., 24, s. 521–530.
- Tjallingii W.F., 1994, *Sieve element acceptance by aphids*, Eur. J. Entomol, 91, s. 47–52.
- Tjallingii W.F., Hogen Esch, Th., 1993, *Fine structure of aphid stylets routes in plant tissues in correlation with EPG signals*, Physiol. Entomol., 18, s. 317–328.
- Tollsten L., Bergström G., 1988, *Headspace volatiles of whole plants and macerated plant parts of Brassica and Sinapis*, Phytochemistry, 27 (12), s. 4013–4018.
- Usher B.F., Feeny P., 1983, *Atypical secondary compounds in the family Cruciferae: tests for toxicity to Pieris rapae, a n adapted crucifer-feeding insect*, Ent. exp. appl., 34, s. 257–262.
- Van Emden H.F., 1972, *Aphids as phytochemists*, [w:] J.B. Harborne (red.), *Phytochemical Ecology*, Academic Press, London and New York, s. 25–43.
- Van Emden H.F., Bashford M.A., 1969, *A comparison of the reproduction of Brevicoryne brassicae and Myzus persicae in relation to soluble nitrogen concentration and leaf age (leaf position) in the Brussels sprout plant*, Ent. exp. appl., 12, s. 351–364.
- Van Emden H.F., Bashford M.A., 1976, *The effect of leaf excision on the performance of Myzus persicae and Brevicoryne brassicae in relation to the nutrient treatment of the plants*. Physiological Entomology, 1, s. 67–71.
- Van Etten C.H., Tookey H.L., 1979, *Chemistry and biological effects of glucosinolates*, [w:] G.A. Rosenthal, D.H. Janzen (red.), *Herbivores Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, London, s. 471–500.
- Visser J.H., Piron P.G.M., Hardie J., 1996, *The aphids' peripheral perception of plant volatiles*, Ent. exp. appl., 80, s. 35–38.
- Wearing C.H., 1967, *Studies on the relations of insect and host plant II. Effect of water stress in host plants in pots on the fecundity of Myzus persicae (Sulz.) and Brevicoryne brassicae (L.)*, Nature, 213, s. 1052–1053.
- Wearing C.H., 1972, *Responses of Myzus persicae and Brevicoryne brassicae to leaf age and water stress in Brussels sprouts grown in pots*, Ent. exp. appl., 15, s. 61–80.
- Wearing C.H., Van Emden H.F., 1967, *Studies on the relations of insect and host plant I. Effect of water stress in host plants on infestation by Aphis fabae Scop., Myzus persicae (Sulz.) and Brevicoryne brassicae (L.)*, Nature, 213, s. 1051–1052.
- Weber G., Oswald S., Zollner U., 1986, *Die wirtseignung von Rapssorten unterschiedlichen Glucosinolatgehaltes für Brevicoryne brassicae (L.) und Myzus persicae (Sulzer) (Homoptera, Aphididae)*, Journal of Plant Diseases and Protection, 93 (2), s. 113–124.
- Weibull J., 1988, *Free amino acids in the phloem sap from oats and barley resistant to Rhopalosiphum padi*, Phytochemistry, 27, s. 2069–2072.
- Weibull J., Melin G., 1990, *Free amino acid content of phloem sap from Brassica plants in relation to performance of Lipaphis erysimi (Homoptera: Aphididae)*, Ann. appl. Biol., 116, s. 417–423.
- Wensler R.J.D., 1962, *Mode of host selection by an aphid*, Nature, 195, s. 830–831.
- Wensler R.J.D., 1977, *The fine structure of distal receptors on the labium of the aphid Brevicoryne brassicae L. (Homoptera)*, Cell Tiss. Res., 181, s. 409–421.
- Wensler R.J., Filshie B.K., 1969, *Gustatory sense organs in the food canal of aphids*, J. morph., 129, s. 473–492.

Woodhead S., Chapman R.F. 1986, *Insect behaviour and the chemistry of plant surface waxes*, [w:] B. Juniper, R. Southwood (red.), *Insects and the Plant Surface*, Edward Arnold Publ., s. 123–135.

Yusuf S.W., Collins G.G., 1998, *Effect of soil sulphur levels on feeding preference of Brevicoryne brassicae on Brussels sprouts*, J. Chem. Ecol., 24, s. 417–424.

How do oligophagous insects find suitable host plants in biologically diverse environment?

Abstract

The process of host plant selection by aphids is very specific among insects. Aphids have a complicated life-cycle with cyclical parthenogenesis and the occurrence of different morphs of which the alatae and apterae co-exist during the vegetation season. Most of aphid species show a distinct host plant specificity while feeding mainly on the phloem sap, and lacking external contact chemoreceptors on their mouthparts. This paper is an attempt to present the complex process of host plant selection by these insects, using an example of a well-studied monoecious oligophagous species, the cabbage aphid *Brevicoryne brassicae* (L.). *B. brassicae* is a pest insect of the still-increasing economic importance in the temperate regions of the world, and its widely understood ecology has been a subject of many extensive scientific studies. The following aspects of host plant location and selection by aphids are presented: locomotory activity, directed flight, landing, testing of the plant, and probing and feeding behaviour. The effect of environmental factors (solar radiation, mineral composition of the soil, soil water content) and plant properties (plant morphology, surface chemicals, plant odours, plant sap quality, plant allelochemicals) on the successive stages of host plant selection are discussed.

Beata Gabryś

Uniwersytet Zielonogórski
Katedra Botaniki i Ekologii
ul. Szafrana 1, 65–516 Zielona Góra