

JAN BOCZEK

Katedra Entomologii Stosowanej SGGW, Warszawa

STEFAN PRUSZYŃSKI

Emerytowany profesor, Poznań

ROŚLINY JAKO POKARM I ŚRODOWISKO ŻYCIA OWADÓW I ROZTOCZY

1. Wstęp

Spośród opisanego dotychczas ponad miliona gatunków owadów i blisko 50 000 gatunków roztoczy conajmniej 1/3 to gatunki związane z roślinami.

Powiązania między owadami i roślinami powstawały w wyniku koewolucji. Ewolucja owadów, przynajmniej od permu (sprzed 270 milionów lat) jest związana z ewolucją roślin. Z permu pochodzą najstarsze zachowane liście uszkodzone przez owady. Owady stopniowo przystosowywały swoje narządy gębowe, cykle rozwojowe czy stosunek liczebności płci do życia na tym pokarmie. Rośliny natomiast wytwarzały coraz skuteczniejsze mechanizmy obronne chroniące je przed roślinożercami, a które owady starały się przełamywać.

Bardzo istotna zmiana w tym procesie nastąpiła przed kilkoma tysiącami lat, gdy człowiek zaczął prowadzić osiadły tryb życia oraz uprawiać potrzebne mu jako pokarm rośliny. Nagle zostały stworzone bardzo korzystne warunki dla rozwoju tych gatunków owadów i roztoczy, które odżywiały się uprawianymi roślinami i jednocześnie, ponieważ już nie wystarczały wytworzone przez rośliny mechanizmy obronne, człowiek był zmuszony podjąć ochronę uprawianych roślin.

Około 93% ludzkiej żywności i pasz zwierząt domowych pochodzi z roślin. Łącznie około 30 gatunków roślin dostarcza większości energii i białka, głównie jednak 4 rośliny: ryż, pszenica, kukurydza i soja. Wszystkie te rośliny są pospolicie zasiedlane przez owady i roztocze. Jedne z nich żywią się roślinami, dla wielu innych jest to środowisko życia. W Polsce zarejestrowano ponad 26 000 gatunków owadów i ponad 2000 gatunków roztoczy, a uprawom zagraża kilkaset gatunków

owadów i kilkanaście gatunków roztoczy. Na roślinach uprawnych i chwastach żyją stawonogi należące do 75 rodzin, głównie z rzędów: prostoskrzydłe, wciornastki, motyle, muchówki, błonkówki i chrząszcze, oraz przędziorki i szpeciele.

Potwierdzeniem przystosowania się owadów do życia i rozwoju kosztem roślin zielonych jest olbrzymia różnorodność miejsc i sposobów żerowania.

Praktycznie każda roślina uprawna jest narażona na uszkodzenia powodowane przez owady i roztocza w całym okresie jej rozwoju. Młode siewki i systemy korzeniowe są uszkodzane przez szkodniki glebowe takie, jak rolnice (*Agrotinae*), drutowce (*Elateridae*) czy pędraki chrabąszczy (*Melontha* sp.). Po wykiełkowaniu wiele gatunków roślin jest atakowanych przez śmietki (*Anthomeidae*), a młode rośliny są miejscem żerowania wielu gatunków pchełek. Wiele gatunków szkodników odżywia się liśćmi doprowadzając często do gołożeń. Wystracza tu wymienić stonkę ziemniaczaną (*Leptinotarsa decemlineata*), gnatarza rzepakowca (*Athalia colibri*), bielinka kapustnika (*Pieris brassicae*) czy gąsienice motyli w sadach. Swoich szkodników mają też zimujące pączki (kwieciaki) lub kwiatostany - ślodyzek rzepakowy (*Meligethes anneus*). Tworzące się owoce i nasiona są miejscem ataku szkodników powodujących robaczywienie jabłek: owocówka jabłkoweczka (*Carpocapsa pomonella*), śliw: owocówka śliwkoweczka (*Laspeyresia funabrana*), czereśni: nasionnica trześniówka (*Rhagoletis cerasi*) czy grochu: pachówka strąkoweczka (*Laspeyresia nigricana*). Chowacz podobnik (*Ceutorhynchus assimilis*) i pryszczarek kapustnik (*Dasyneura brassicae*) niszczą rozwijające się w łuszczynach nasiona rzepaku, a strąkowce uszkodzają nasiona fasoli. W pędach rzepaku ozimego żerują chowacz brukwiaczek (*Ceutorhynchus napi*) i chowacz czterozębny (*Ceutorhynchus quadridens*), w pędach porzeczki przeziernik porzeczkiwiec (*Synathedon tipuliformis*), a w konarach jabłoni trociniarka czerwica (*Cossus cossus*). Dużą grupę szkodników stanowią owady ssące: mszyce i wciornastki, a ich szkodliwość potęguje przenoszenie chorób wirusowych wielu roślin. Również w czasie przechowywania rośliny i produkty roślinne są atakowane, uszkodzane, a nieraz całkowicie niszczone przez dużą grupę owadów i roztoczy.

Brak prawidłowej ochrony może prowadzić do całkowitej utraty plonu, a nawet w przypadku zwalczania ocenia się, że straty w światowym rolnictwie powodowane przez szkodniki wynoszą średnio 11% potencjalnych plonów.

Pisząc o stosunkach owad - roślina nie można jednak pominąć olbrzymiej pozytywnej roli, jaką spełniają owady w rozwoju roślin. Należy tu przede wszystkim wymienić zapylacze (pszczoła miodna i inne pszczołowate oraz różne gatunki owadów) bez obecności, których wiele gatunków roślin w ogóle nie wytwarzałoby nasion, a inne wydawałyby plon o wiele niższy.

Nie jest celem tego opracowania opisywanie znaczenia owadów w życiu i gospodarce człowieka, ale zawsze pamiętać należy o roli pasożytów i drapieżców w ograniczaniu liczebności szkodników czy udziale owadów w oczyszczaniu śró-

dowiska z różnego rodzaju zanieczyszczeń organicznych.

Dla owadów natomiast rośliny są nie tylko źródłem pokarmu, ale także częstym miejscem ich rozwoju, schronienia oraz zimowania.

Omawiając znaczenie i miejsce roślin w życiu owadów i roztoczy istnieje potrzeba głębszego przeanalizowania wzajemnych relacji pomiędzy tymi grupami organizmów, co pozwoli na wyjaśnienie wielu zjawisk obserwowanych na polach uprawnych.

2. Skład chemiczny rośliny a żerowanie owadów i roztoczy

Roślinożerne owady i roztocze potrzebują w swoim pokarmie ponad 30 składników, w tym zbilansowanych ilości aminokwasów, węglowodanów, steroli, fosfolipidów, kwasów tłuszczowych, witamin, minerałów, mikroelementów i wody. Rośliny zawierają te wszystkie związki, jednak ilości i proporcje poszczególnych składników mogą być bardzo różne. Tkanki owadów zawierają 7-14% azotu, a tkanki roślin tylko do 4%. Wolne aminokwasy stanowią w roślinie tylko około 5% związków azotowych. Wartość energetyczna tkanek owadów jest z reguły wyższa niż tkanek roślin. Z wiekiem spada w roślinach zawartość białek, nawet do 3%, a wzrasta zawartość węglowodanów. W roślinach są ponadto liczne wtórne metabolity, allelozwiązki - często toksyczne, lub działające na stawonogi deterentnie czy repelentnie (alkaloidy, flawonoidy, fenole, terpeny i inne). Są to związki obronne roślin przed fitofagami. Stopień działania obronnego zależy od ich zawartości i proporcji w roślinie, ale także od ilości związków pokarmowych. Na przykład efektywność kwasu garbnikowego zależała od poziomu zawartych w roślinie białek i węglowodanów (B:W) i była wyższa przy niskim stosunku (B:W) [Behmer 2008]. W roślinach występują także dwie grupy hormonów owadów: linienia (ekdyzyny) i juwenilne. Metabolity owady rozkładają, wydalają lub/i gromadzą. Wydalanie może zachodzić zarówno z kałem jak i przez wymioty [Sorensen i Dearing 2007]. Dzięki membranie peritroficzej, wielofunkcyjnym oksydazom i innym mechanizmom owady szybciej i lepiej rozkładają związki toksyczne niż dzieje się to w wątrobie kręgowców. Są one na przykład ponad 100 razy mniej wrażliwe na cyjanowodor niż kręgowce.

Pluskwiaki ssące na roślinach znajdują w nich średnio 310 g/l węglowodanów i 3 g/l aminokwasów. Może jednak występować nawet 100-krotna zmienność zawartości tych związków w roślinach: węglowodanów 4-986 g/l a aminokwasów 0,02-26,7 g/l. Wymagania różnych owadów są bardzo różne: np. samice składające jaja czy owady drapieżne potrzebują w swoim pokarmie dużo związków azotowych. Dla fitofagów najważniejsze są właśnie węglowodany i białka, a ich stężenia są bardzo zmienne, często ograniczone i zależą od typu rośliny, odmiany, jej wieku i warunków wzrostu. Młode liście zawierają więcej białek, wody, cukrów- zaś

starsze mają dużo garbników, które obniżają przyswajalność aminokwasów. Aby uzyskać optymalny pokarm roślinożerco wykształciły odpowiednie mechanizmy fizjologiczne i związane z zachowaniem np. ilością zjadanego pokarmu. Polifagiczni roślinożercy zjadają w tym celu odpowiednie ilości pokarmu roślinnego, zjadają różne pokarmy lub łączą oba te mechanizmy. Wykazują wtedy większą ruchliwość, poszukując odpowiedniego pokarmu nawet w dalszych odległościach [Behmer i in. 2003]. Owad zresztą zjada zwykle więcej pokarmu niż potrzebuje, gdyż nie wszystko zostaje zaabsorbowane. Różne gatunki, nawet jeśli jedzą te same rośliny, jedzą różne składniki (głównie białka i węglowodany). Gatunki w obrębie jednego rodzaju, nawet bliźniacze, żerując na tej samej roślinie, mogą jeść różne ilości węglowodanów i białek, i w różnych ich proporcjach [Boczek i Błaszak 2009, Behmer i Joern 2008; Wilder i in. 2011].

Od rodzaju pokarmu zależy w zasadniczym stopniu płodność owadów i roztoczy, ich strategia rozmnażania i dynamika populacji. U mszyc jakość pokarmu roślinnego określa czas pojawu kolejnych form. Wylęgłe z jaj zimowych nimfy żerują na młodych liściach i dają pokolenia samic żyworodnych. W miarę upływu czasu i pogarszania się pokarmu roślinnego, spadku poziomu azotu, fosforu a wzrostu celulozy i garbników pojawiają się formy uskrzydłone.

W zależności od pokarmu zmienia się nie tylko liczba, ale także wielkość i wartość jaj owadów, grubość ich chorionu, żywotność jaj. Może także zmieniać się stosunek liczebności płci potomstwa, liczba kopulacji i przekazanych spermatorów (a więc głównie lipidów) do organizmu samicy [Awmack, Leather 2002]. Craig i in. [1998]) stwierdzili, że potomstwo rośliniarki żerującej na szybko rosnącej wierzbie składało się z liczniejszych samic, niż gdy żerowała na roślinach wolno rosnących. Podobnie było z mszycami [Fujita i Mitsuhashi 1995]. Arany i in., [2009] porównywali uszkodzenia przez owady na roślinie kapustnej rosnącej na wydmach i wewnątrz pól uprawnych. Rośliny rosnące na wydmach ogólnie były bardziej uszkodzane, zawierały duże ilości cukrów, natomiast te rosnące na polach zawierały więcej kwasów tłuszczowych i lipidów. U tych ostatnich stwierdzono jednak uszkodzane kwiaty i owoce.

Żywiąc owady sztucznymi pożywkami w różnych kombinacjach poznano ich zdolności regulowania ilości pobieranych kolejnych składników pożywienia i ustalono, które składniki są regulowane. Steroli, witamin i wielu aminokwasów owady nie są w stanie syntetyzować. Pobierać je muszą z pokarmem lub uzyskują je od symbiontów. Węglowodany mogą być tworzone z tłuszczów i aminokwasów. Jeśli jednak w roślinie jest ich niewiele, ich ilości są regulowane przez zjedanie większych ilości takiego pożywienia lub poszukiwanie innych roślin. Monofagi, zwłaszcza mało ruchliwe, efektywnie wykorzystują pobrany pokarm. Polifagi, zwłaszcza ruchliwe, zjadają dużo różnego pokarmu. Owady monofagiczne wabione są przez substancje rośliny żywicielskiej, natomiast polifagiczne reagują

raczej na brak w roślinach substancji odstrasżających. Różnie to jednak wygląda dla gąsienic motyli, mszyc czy chrząszczy żerujących na liściach. Różnice dotyczą nawet pokrewnych gatunków. Takie specyficzne wymagania gatunku tłumaczą, jak różne polifagi mogą równocześnie współwystępować na roślinach. Niektóre fitofagi nawet chętniej lub intensywniej żerują na roślinach porażonych przez wirusy lub grzyby [Behmer 2008].

Ważna jest jednak nie tylko ilość i stosunek białka do węglowodanów (B:W), ale jakość białka i węglowodanu. Romeis i Wäckers [2002] porównywali wpływ różnych węglowodanów i aminokwasów na bielinka kapustnika. Tylko cukier trzcinowy wpływał pozytywnie na długość życia i płodność. Melibioza i melezi-toza redukowały płodność. Bertram i in. [2009] stwierdzili, że samce świerszcza domowego karmione pokarmem ze związkami białkowymi intensywniej, głośniejszy wabiły samice, niż te żyjące przy dostępie gorszego pokarmu.

Uważa się niekiedy, że rośliny nawożone obornikiem, czy innymi nawozami organicznymi lepiej bronią się przed fitofagami niż gdy są nawożone nawozami syntetycznymi. Szerokie badania prowadzili Staley i in. [2010] nad wpływem różnych nawozów stosowanych na rośliny kapustne i oceniali częstotliwość pojawów i szkodliwość mszyc i tanńsisa krzyżowiaczka. W roślinach nawożonych organicznie był trzykrotnie wyższy poziom glukozinolatów niż przy nawożeniu nawozami syntetycznymi a poziom azotu był najwyższy w roślinach nawożonych większymi dawkami nawozów syntetycznych. Inaczej na typ nawożenia reagowała mszyca kapuściana niż mszyca brzoskwiniowa. Tanńs występował liczniej na roślinach nawożonych nawozami syntetycznymi i częściej na tych roślinach składał jaja. Na podstawie tych wyników nie można jednoznacznie twierdzić, że nawożenie organiczne wpływa korzystnie na zdrowotność roślin.

Na zmiany biochemiczne roślin i rozwój szkodników mogą również wpływać zabiegi herbicydami prowadzące do występowania różnic w składzie aminokwasowym białka [Zwolińska- Śniatałowa 1974, Zwolińska-Śniatałowa i in. 1987].

Owady przystosowują się do poszukiwania i doboru pożywienia. Szarańczaki mogą rozwijać umiejętność wykorzystywania zapachów roślin i spożywania tych, które zawierają najbardziej pożądane składniki, białka i węglowodany, a nie zawierają składników niepożądanych – allelozwiązków. Nie muszą więc próbować różnych roślin. Te nabyte zdolności mogą wykorzystywać także w przyszłości i może to prowadzić do wytwarzania specyficznych populacji fitofaga [Behmer 2008].

3. Wpływ stresów na właściwości pokarmowe roślin

Działając równocześnie lub kolejno, rośliny są poddawane licznym stresom wywoływanym przez czynniki abiotyczne i biotyczne. Wpływa to na ograniczenie ich wzrostu i różny skład chemiczny.

Czynniki stresujące obniżają odporność rośliny na żerowanie roślinożerców. Jednocześnie rośliny o zmienionym składzie stają się zwykle lepszym pokarmem dla fitofagów i wtedy może następować ich masowy pojaw. Pokarm roślinny, nawet jednego gatunku rośliny, jest zależny nie tylko od stopnia jej rozwoju w sezonie wegetacji, ale od wielu czynników takich, jak: odmiana, warunki glebowe, nawodnienie, nawożenie, termin siewu, temperatura, naświetlenie, poziom CO₂, zanieczyszczenie powietrza. Te wszystkie czynniki mają wpływ na poziom w roślinie składników pokarmowych i wtórnych metabolitów, jej strukturę i atrakcyjność dla danego fitofaga. Jakkolwiek oddziaływanie rośliny na te wszelkie stresy bywa różne, jednak nasuwają się tutaj niektóre ogólne oddziaływania.

Produkcja w roślinie związków fenolowych wzrasta z poziomem CO₂ i naświetleniem. Naświetlenie zwiększa stężenie flawonoidów. Ozon wpływa na wzmożoną produkcję niektórych metabolitów, np. fenoli. Wyższy poziom CO₂ sprawia, że rośliny są mniej pożywne dla owadów i roztoczy, które mają wtedy wydłużony okres rozwoju pokolenia i większą śmiertelność [Boczek 2011]. Przy wyższej temperaturze wzrasta produkcja lotnych związków organicznych działających jako atraktanty lub repelenty [Bidart-Buzat i Imeh-Nathaniel 2008]. Kukurydza z późniejszego wysiewu w Kalifornii była liczniej atakowana przez wciornastki, fuzariozę i zawierała wyższy poziom mykotoksyn. Stres suszy i fitofag wpływały na porażenie przez patogen. Aktywność fitofaga była pozytywnie skorelowana z porażeniem rośliny przez patogen i zawartością mykotoksyny [Parsons i Munkvold 2010].

Koricheva i in. [1998] porównywali w 70 różnych badaniach wpływ stresów wodnych, zanieczyszczenia i/lub zacienienia na występowanie szkodników na roślinach drzewiastych. Autorzy nie stwierdzali jednak istotnych wpływów stresów na wzrost, płodność, przeżywalność i dynamikę populacji owadów. Bardzo różna była jednak reakcja w poszczególnych doświadczeniach, stopień i kierunek zmian. Ssące i drążące w roślinach owady lepiej żerowały na zestresowanych roślinach, natomiast stres niekorzystnie wpływał na owady gryzące i tworzące galasy. Ten ujemny wpływ na owady gryzące był mniejszy w przypadku roślin wolno rosnących, niż na te rosnące szybko. Rozmnażanie owadów ssących potęgowało się w przypadku zanieczyszczenia, a zmniejszało w przypadku stresu wodnego.

Susza pociąga za sobą stres wodny, termiczny i pokarmowy. Sprawia, że poziom związków pokarmowych, a zwłaszcza związków azotowych w roślinach wzrasta, przeżywalność i wzrost stawonogów w tych warunkach zwiększa się, a słabną mechanizmy obronne rośliny. Następują zaburzenia w procesie tworzenia białek, co sugerować może zaburzenia w ekspresji genów. Deficyt wody sprawia, że następuje ograniczenie podziałów komórkowych i ograniczenie wzrostu. Rośliny narażone na brak wody mają zamknięte szparki, następuje ograniczenie transpiracji, temperatura rośliny jest wyższa o conajmniej 2 - 4° C. Wzrasta wtedy

także w tkankach stężenie metabolitów wtórnych takich jak alkaloidy, glikozydy, temperoidy itp. Takie rośliny są intensywniej atakowane przez stawonogi. Owady przyciąga także żółta barwa liści, wyższa temperatura, a same rośliny mogą być wtedy nawet korzystniejszym pokarmem. Mają wówczas więcej składników pokarmowych lub ich poziom jest lepiej zrównoważony. Jakkolwiek zawierają więcej niekorzystnych metabolitów wtórnych, ale w tych warunkach, jak się wydaje, następuje zwiększona aktywność systemu detoksykacyjnego allelozwiązków [Boczek i Kielkiewicz 1998].

Rośliny rosnące w warunkach miejskich, przy ulicach i w ogródkach wokół domów są narażone na zacienienie, powietrze jest zanieczyszczone spalinami i pyłami, często występuje wyższe zasolenie gleby, mają miejscami uszkodzenia mechaniczne i rosną w wyższej temperaturze, niż te rosnące poza miastem. Korzenie pod asfaltem często cierpią z niedostatku wody i składników pokarmowych. W tych warunkach rośliny są częściej porażane przez mszyce, czerwce, przędziorki a równocześnie wtedy może być na roślinach mniej, przynajmniej niektórych, wrażliwych na takie warunki wrogów naturalnych. Przędziorki i mszyce stają się ogólnie większym problemem w okresach ciepłej, suchej pogody [Cloyd 2010]. Również występowanie szrotówka kasztanowcowiaczka na kasztanach jest silnie uzależnione od często niekorzystnych dla drzew kasztanowca miejskich warunków wzrostu [Baranowski, Dankowska 2012].

4. Reakcje obronne roślin

Zawarte w roślinach substancje obronne: alkaloidy i niebiałkowe aminokwasy, glikozydy i glukozinolaty, terpeny i związki fenolowe jak garbniki, ligniny mogą być dla stawonogów toksyczne i działać jako antyfidanty, repelenty czy deterenty [Nawrot 1984, Harmata, Nawrot 1985]. Wszystkie one mogą działać pośrednio lub bezpośrednio na płodność zarówno mono- jak i polifagów. W toku ewolucji fitofagi zaadaptowały się do tych roślin wraz z produkowanymi przez nie lub przez występujące na roślinach patogeny – metabolitami. Żyjące na tych roślinach owady, zawarte w nich związki obronne gromadzą, wydalają lub rozkładają. [Behmer i in. 2005] stwierdzili, że niektóre rośliny narażone na częsty atak szarańczy gromadziły duże ilości cynku, który działał na szkodnika deterrentnie.

Kazana i in. [2007] porównywali zawartość sinigriny, substancji obronnej przed wrogami u nimf form bezskrzydłych i uskrzydłych mszycy kapuścianej. Stwierdzili istotne różnice – nimfy mszyc uskrzydłych miały ich znacznie mniej niż nieuskrzydłych. Biedronki zjadające nimfy form nieuskrzydłych ginęły a zjadające nimfy form uskrzydłych przeżywały. Należy także wspomnieć, że roślina jako pokarm zmienia się, jeśli żerują na niej roślinożerne stawonogi [Hare, 2011]. Żerowanie mszyc i wielu innych owadów i roztoczy zmienia jakość rośliny:

m.in. skład aminokwasów zaatakowanej rośliny. W końcu następuje chloroza, wcześniejsze opadanie liści. Taka uszkodzona roślina może się stawać niekorzystnym pokarmem dla innych roślinożerców, następuje więc indukowana odporność na te fitofagi [Awmack i Leather 2002]. Według Joern i Mole [2005] żerowanie pasikonika na trawie wpływało na biomasę tylko w lata suche. Żerowanie miało największy wpływ na poziom azotu ogólnego i węglowodanów w liściach w latach suchych. Żerowanie, jako pojedynczy czynnik, miało silny wpływ na poziom węglowodanów w latach o normalnych opadach.

Roślina porażona może wabić swoimi (i fitofaga) lotnymi substancjami wrogów naturalnych. Agbogha i Powell [2007] stwierdzili, że kapusta porażona przez mszycę i gąsienicę wabiła pasożyta mszyc *Diaeretiella rapae*, przy czym samice pasożyta rozróżniały tych dwóch fitofagów, inaczej reagowały na każdego z nich. Według Girling i in., [2011] pasożyty gąsienic, *Cotesia vestalis*, wybierały zwłaszcza kapustę silnie zaatakowaną przez taniusia krzyżowiaczka. Kaplan i Thaler [2010] porównywali m.in. liczebność i aktywność drapieżnego pluskwiaka na pomidorach porażonych przez gąsienicę *Manduca sexta*. Stwierdzili, że wpływ drapieżcy był mniejszy na roślinach odpornych na gąsienicę. Wyróżniają wpływ „konsumpcyjny i niekonsumpcyjny“. Na roślinie odpornej rozwój fitofaga trwa dłużej, a więc dłużej drapieżca może go także widzieć, ponadto fitofag się porusza na roślinie, więc jest lepiej widoczny. Liczne owady, jak np. biegaczowate, wciornastki, zjadają rośliny i swoje ofiary. Różnią się jednak względem czasu i ilości tych pokarmów, w zależności od stadium rozwoju, wieku. Różnią się morfologią, fizjologią i zachowaniem w czasie żerowania. Drapieżne roztocze dobroczynkowate mogą się rozwijać i składać jaja żywione samym pyłkiem roślinnym, ale ich płodność wzrasta po zjedzeniu ofiar. Są i takie stawonogi, które przez całe życie jedzą oba typy pożywienia (np. pluskwiaki *Geocoris* sp.). Pokarm roślinny może być także zjadany tylko w okresach braku ofiar [Eubanks, Styrsky 2005].

Stwierdzono, że drapieżca, podobnie jak fitofag często reguluje skład pobieranego pokarmu, zwłaszcza lipidów. Może zjadać tylko część swojej ofiary, lub wybierać jej określone fragmenty [Mayntz i in. 2005].

Obserwując wzajemne stosunki roślin i owadów człowiek od dawna zwrócił uwagę na reakcje obronne roślin i starał się je wykorzystać w ochronie upraw przed szkodnikami. Szczególne zastosowanie znalazły w ochronie roślin alkaloidy produkowane przez niektóre rośliny. Już na początku XIX wieku w zwalczaniu pasożytów ludzkich stosowano tzw. proszek perski lub dalmatyński zawierający wysuszone i sproszkowane kwiaty roślin z rodzaju *Pyrethrum* (*Chrysanthemum cinerariaefolium*, *C. roseum* i *C. carneum*). W okresie późniejszym pyretryna znalazła szerokie zastosowanie jako insektycyd w ochronie roślin i jest produkowana do chwili obecnej i zalecana m.in. w rolnictwie ekologicznym. Na bazie pyretryny zsyntetyzowano i podjęto produkcję pyretroidów syntetycznych najszerzej obecnie stosowanych insektycydów.

Szerokie zastosowanie znalazły w ochronie roślin środki nikotynowe z roślin tytoniu. W „Ochronie Roślin” z 1953 r. [Kochman, Strawiński – red. 1953] znajdujemy informacje o stosowaniu nikotyny w postaci siarczanu nikotyny, wyciągu tytoniowego, odwaru z pyłu tytoniowego i pyłu tytoniowego. Środki te ze względu na ich wysoką toksyczność dla człowieka wycofano ze stosowania.

Wiórki z rosnących m.in. na Jamajce i w Brazylii drzew *Quassia amara* i *Picrasona excelsa* pod nazwą Kwasja (lub Quassia) są produkowane i zalecane do zwalczania szkodników m.in. w rolnictwie ekologicznym.

Od wielu lat w ochronie roślin stosowany jest insektycyd Rotenon (inna nazwa Derrys) z suszonych i mielonych korzeni roślin *Derris uliginosa*, *Tephrosicae Vogelli* i *Lenchocarpus* spp.

W zwalczaniu chorób roślin, ale także szkodników i do zaprawiania roślin zastosowanie znalazły środki oparte na wyciągu z czosnku (Biochrol Al) lub miazdze czosnkowej (Bioczso BR) oraz wyciągu z suszu ziół i czosnku (Zaprawa ziołowa PNOS-ILS i Zaprawa ziołowa PNOS-2LS).

Dopuszczone do obrotu i stosowania w Polsce były środki zawierające wyciąg z grejpfruta (Biosept 33 SL) oraz ekstrakt z grejpfruta (Grevit 200 SL), które jednak, jak również środki na bazie czosnku zostały wycofane z listy substancji czynnych dopuszczonych do stosowania w ochronie roślin w krajach Unii Europejskiej [Matyjaszczyk 2010].

Wymienić również należy Azadirachtynę – środek owadobójczy uzyskiwany z miodki indyjskiej (*Azadirachta indica*), który jakkolwiek nie jest dopuszczony do stosowania w Polsce to cieszy się popularnością w ochronie upraw ekologicznych w krajach członkowskich Unii.

Pisząc o wykorzystaniu roślinnych substancji naturalnych w ochronie roślin należy zwrócić uwagę na dużą liczbę badań, w których wykazano wysoką skuteczność wyciągów z różnych gatunków roślin w ograniczaniu liczebności szkodników. Należy jednak pamiętać, że zawarte w tych wyciągach związki mogą być toksyczne również dla człowieka i dlatego dowolne ich stosowanie jest niezgodne z aktualnie obowiązującym prawem.

5. Rola symbiontów

W przewodach pokarmowych owadów i roztoczy występują powszechnie symbionty, a więc bakterie, grzyby, pierwotniaki. Ułatwiają one trawienie pokarmów i dostarczają organizmowi dodatkowych, niezbędnych do życia substancji, których sam nie wytwarza ani nie otrzymuje w pożywieniu. Symbionty u Heteroptera wiążą azot, syntetyzują aminokwasy, lipidy i witaminy, a także dostarczają źródeł energii, przyjmując rolę mitochondriów. Odgrywają także ważną rolę w osmoregulacji organizmów. Symbiotyczne grzyby korników zaopatrują te owady

w ergosterol. Bez tych symbiontów chrząszcze albo w ogóle się nie rozwijają, albo czas rozwoju się wydłuża i liczebność potomstwa spada. We floemie drzew korniki znajdują mało fosforu i azotu. Symbionty zapewniają im odpowiedni poziom azotu korzystny dla rozwoju larw kornika. Kormiki więc wpływają na bilans azotowy drzewa.

Mszyce pobierają z floemu sok, który zawiera dużo węglowodanów, ale mało aminokwasów. Nie mogą one syntetyzować 10 koniecznych do życia i rozwoju aminokwasów i muszą je otrzymywać od symbiotycznych bakterii. Bakterie te produkują tryptofan. Antybiotyk zastosowany w zwalczaniu bakterii sprawia, że mszyce nie rozwijają się. Bakterie zaopatrują także mszyce w energię, węgiel i azot. We floemie roślin znajduje się glutamina, którą bakterie przekształcają w kwas glutaminowy, który absorbują, zaś azot z tego kwasu wykorzystują do tworzenia innych niezbędnych aminokwasów. W mszycach poszczególnych gatunków, a nawet w jednej populacji, mogą występować także inne symbionty bakteryjne lub grzybowe, które mogą wpływać na tolerowanie wyższej temperatury, żerowania na roślinach licznych gatunków, wpływu na wrażliwość mszyc na porażenie przez bakterie i parazytoidy, rozprzestrzenianie mszyc i ich odporność na niekorzystne czynniki środowiska.

Także rośliny korzystają powszechnie z symbiontów, które mogą je chronić przed roślinożercami i patogenami [Boczek i Buczek 2010]. U roślin większości gatunków występują mikroorganizmy, często grzyby jako endosymbionty. Produkowane przez nie mykotoksyny, głównie alkaloidy ale także inne, lotne związki, wpływają często, jako związki toksyczne, na obronność rośliny przed fitofagami, a więc w skutkach na jej produktywność. Równocześnie te lotne związki mogą wpływać na efektywność wrogów naturalnych fitofagów. Sassi i in. [2006] badali wpływ symbiontu grzybowego *Neotyphodium lolii* trawy życicy, *Lolium perenne*, na biedronkę siedmiokrotkę odżywiającą się mszycą czeremchowo-zbożową żerującą na tej roślinie. Rozwój larw biedronek żerujących na trawie z endosymbiontem był przedłużony, a przeżywalność zredukowana. W tym więc przypadku endosymbionty i produkowane przez nie mykotoksyny, miały ujemny wpływ na drapieżcę. W długotrwałym działaniu wpływ tego endosymbiontu mógłby mieć ujemny wpływ na produktywność rośliny.

6. Procesy samoleczenia

U owadów, w przypadku porażenia przez pasożyta czy przez drapieżcę następują procesy samoleczenia. Może ona polegać na określonym zachowaniu w kierunku zapewnienia dobrostanu, lub odpowiednich zmianach w fizjologii organizmu. Symbiotyczne mikroorganizmy pojedynczych gatunków mszyc, skoczków, chrząszczy i pluskwiaków produkują substancje działające antybakteryjnie. Takie

bioaktywne związki mogą chronić stawonogi także przed patogenami, pasożytami i drapieżcami. Singer i in. [2009] badali zachowanie gąsienic *Grammia incorrupta* (Arctiidae) w przypadku porażenia ich przez rączycę. Stwierdzili, że pobieranie przez gąsienice alkaloidów pyrolizidynowych poprawiało przeżywalność spasożytoowanych gąsienic i wywoływało odporność na rączyce. Gąsienice spasożytowane pobierały tych alkaloidów więcej niż gąsienice zdrowe. Fordyce i Nice [2008] porównywali ilość pobieranych przez gąsienice *Battus philenor* toksycznych kwasów z rośliny *Aristolochia* sp. i badali ich odporność na atak drapieżców. Młode gąsienice karmione sztucznymi pożywkami, pobierające większe ilości tych toksyn, wykazywały wyższą przeżywalność. Natomiast poziom tych toksyn w organizmie motyli był odwrotnie skorelowany z zawartością tłuszczu. A więc zdolność pobierania toksyny wpływała na przeżywalność larw kosztem zawartości tłuszczu w motylach. To tłumaczy zmienność w pobieraniu toksyn u populacji w polu. Dla ochrony przed drapieżcami gąsienice raczej gromadzą toksyczne substancje z roślin a nie tworzą ich w swoich organizmach [Nishida 2002].

7. Podsumowanie

Obserwując żerowanie szkodników i prowadząc ich zwalczanie trudno jest do końca przyjąć fakt, że rośliny nie są z reguły odpowiednim pokarmem dla fitofagów, jakkolwiek zawierają wszystkie potrzebne komponenty, ale w bardzo różnych ilościach i proporcjach. Fitofagi, w tym szkodniki, zwykle ściśle regulują proporcje pobieranych poszczególnych składników pokarmowych, głównie białka i węglowodanów. Metabolity wtórne zawarte w roślinach, stanowiące ochronę przed roślinożercami, mają na nie różny wpływ, zwykle niekorzystny, jakkolwiek bywają także środkami do samoleczenia fitofaga. Wpływ pobranych z pokarmem metabolitów toksycznych i deterentnych na organizm zależy w zasadniczym stopniu od proporcji w pożywieniu białka do węglowodanów.

Wytwarzane związki obronne pozwoliły przetrwać roślinom nawet przy masowych pojawach szkodników, a jednocześnie zostały wykorzystane przez człowieka do bezpośredniej produkcji środków ochrony roślin lub stały się inspiracją do syntetyzowania całych grup substancji czynnych tych środków

Rośliny znajdujące się w stresie wywołanym przez niekorzystne czynniki środowiska są zwykle liczniej zasiedlane przez fitofagi. Nawet jednak pokrewne gatunki tego samego rodzaju reagują na stresy specyficznie.

Zawarte powszechnie w ciele fitofagów, głównie w przewodzie pokarmowym symbionty (bakterie, grzyby, pierwotniaki) pozwalają trawić najróżniejsze pokarmy roślinne i dostarczają koniecznych do życia substancji, których owady same nie są zdolne syntetyzować. Symbionty związane z roślinami także mogą wpływać na ich zdrowotność i na wrogów naturalnych fitofagów.

Nawożenie zarówno organiczne jak i nawozami mineralnymi, a także zabiegi herbicydami wpływają na rozwój szkodników powodując w określonych przypadkach znaczny wzrost ich liczebności. Znajomość reakcji fitofagów, a w tej liczbie szkodników na zmiany zachodzące w roślinach w różnych warunkach środowiskowych może być pomocna w prognozowaniu dalszego ich rozwoju i określeniu potrzeby zwalczania.

LITERATURA

1. Agbogha B.C., Powell W. (2007): Effect of the presence of a nonhost herbivore on the response of the aphid parasitoid *Diaeretiella rapae* to host-infested cabbage plants. *J.Chem.Ecol.*, 33:2229-2235.
2. Awmack C.S., Leather S.R. (2002): Host plant quality and fecundity of herbivorous insects. *Annu. Rev.Entomol.*, 47:817-844.
3. Baranowski T., Dankowska E. (2012): Integrowana ochrona kasztanowca białego przed szrotówkiem kasztanowcowiaczkim (*Cameraria ohridella*). 52 Sesja Nauk. Inst. Ochr. Roślin – PIB. Poznań. Streszczenia, s.193.
4. Behmer S.T. (2008): Insect herbivore nutrient regulation. *Annu. Rev.Entomol.*, 54:165-87.
5. Behmer S.T., Cox E., Raubenheimer D., Simpson S.J. (2003): Food distance and its effect on nutrient balancing in a mobile insect herbivore. *Anim.Behav.*, 66:665-675.
6. Behmer S.T., Joern A. (2008): Coexisting generalist herbivores occupy unique nutritional feeding niches. *PNAS*, 105(6):1977-1982.
7. Behmer S.T., Lloyd C.M., Raubenheimer D., Stewart-Clarc J., Knight J., Leighton R.S., Harpers F.A., Smith J.A.C. (2005): Metal hyperaccumulation in plants: mechanisms of defence against insect herbivores. *J.Chem.Ecol.*, 34:121-131.
8. Bertram S.M., Whatam E.M., Visanuvimol L., Behnet R., Lauzon C. (2009): Phosphorus availability influences cricket male attraction displays. *Anim.Behav.*, 77:525-530.
9. Bidart-Buzat M.G., Imeh-Nathaniel A. (2008): Global change effects on plant chemical defences against insect herbivores. *J.Integr.Pl.Biol.*, 50:1339-1354.
10. Boczek J. (2011): Wpływ podwyższonego poziomu dwutlenku węgla w atmosferze na owady i roztocze związane z roślinami i przechowalniąmi. *Post.Nauk Roln.*, 4 /11:
11. Boczek J., Buczek A. (2010): Rola symbiontów w życiu stawonogów. A.Buczek, C. Błaszczak (red.). AKAPIT, Lublin 2011: 79-93
12. Boczek J., Kielkiewicz M. (1998): Wpływ suszy na występowanie niektórych szkodników. *Ochrona Roślin*, (1):10-12.
13. Cloyd R.A. (2010): Plant stress favors pests in urban landscapes. University of Illinois, http://www.grounds-mag.com/mag/grounds_maintenance/, 2 p.
14. Craig T.P., Price P.W., Itami J.K. (1995): Facultative sex ratio shifts by a herbivorous insect in response to variation in host plant quality. *Oecologia* 92:153-161.
15. Despland E., Noseworthy M. (2006): How well do specialist feeders regulate nutrient intake? Evidence from a gregarious tree-feeding caterpillar. *J.Exper.Biol.*, 209:1301-1309.

16. Eubanks M.D., Styrsky D. (2005): Effect of plant feeding on the performance of omnivorous „predators”. In: Wäckers E.I., van Rinn P.C.J., Bruin J. Plant provided food and herbivore-carnivore interactions. Cambridge Univ.Press. 213 p.
17. Fordyce J.A., Nice C.C. (2008): Antagonistic, stage specific selection on defensive chemical sequestration in a toxic butterfly. *Evolution* 62(7):1610-1617.
18. Fujita A., Mitsuhashi J. (1995): Effect of dietary amino acids on the production of the sexual morph by the green peach aphid, *Myzus persicae*. *Arch.Insect Biochem. Physiol.*, 29:259-268.
19. Girling R.D., Stewart-Jones A., Dherbecourt J., Staley J.T., Wright D.J., Poppy G.M. (2011): Parasitoids select plants more heavily infested with their caterpillar hosts: a new approach to aid interpretation of plant headspace volatiles. *Proc.R.Soc.B.*, 278(1718):2646-2653.
20. Hare J.D. (2011): Ecological role of volatiles produced by plants in response to damage by herbivorous insects. *Ann.Rev.Entomol.*, 56:161-180
21. Harmata J., Nawrot J. (1985): Substancje roślinne wpływające na rozwój i zachowanie się owadów. *Mat. 25 Sesji Nauk. Inst. Ochr. Roślin. Poznań.* s. 141-151.
22. Kaplan I., Thaler J.S. (2010): Plant resistance attenuates the consumptive and non-consumptive impacts of predators on prey. *Oikos*, 119:1105-1113.
23. Kazana E., Pope T.W., Tibbles L., Bridges M., Pickett J.A., Bones A.M., Powell G., Rossiter J.T. (2007): The cabbage aphid: a walking mustard oil bomb. *Proc.Roy.Sioc.*, B,doi.10.1098/rspb.0237
24. Kochman J., Strawiński K. (1953): *Ochrona Roślin*. PWRiL. Warszawa. 680 s.
25. Koricheva J., Larsson S., Haukioja E. 1998. Insect performance on experimentally stressed woody plants: a meta analysis. *Annu.Rev.Entomol.*, 43:195-216.
26. Lee K.P., Cory J.S., Wilson K., Ruebenheimer D., Simpson S.J. (2006): Flexible diet choice offsets protein costs of pathogen resistance in a caterpillar. *Proc.R.Soc.London Sci.*, B,273:823-829.
27. Matyjaszczyk E. (2010): Aktualne możliwości ochrony roślin w produkcji ekologicznej. *Inst. Ochr. Roślin – PIB. Poznań.* 102 s.
28. Mayntz D., Raubenheimer D., Salomon M., Toft S., Simpson S.J. (2005): Nutrient-specific foraging in invertebrate predators. *Science* 307:111-113.
29. Nawrot J. (1984): *Produkty naturalne w ochronie roślin. Pestycydy 3-4.* s. 1-31.
30. Nishida B. (2002): Sequestration of defensive substances from plants by Lepidoptera. *Annu.Rev.Entomol.*, 47:57-92
31. Parsons M.W., Munkvold G.P. (2010): Associations of planting date, drought stress, and insects with *Fusarium* ear rot and fumonisin B1 contamination in California maize.
32. *J. Food Addit. § Contaminants*, A, 27:591-607.
33. Romeis J., Wäckers F.L. Nutritional suitability of individual carbohydrates and amino acids for adult *Pieris brassicae*. *Physiol.Entomol.*, 27:148-154.
34. Sassi C.de, Müller C.B., Krauss J. (2006): Fungal plant endosymbionts alter life history and reproductive success of aphid predators. *Proc. R.Soc. B.*, 273:1301-6.
35. Singer M.S., Mace K.C., Bernays A. (2009): Self-medication as adaptive plasticity: increased ingestion of plant toxins by parasitized caterpillars. *PloSone*. 4:1-13.
36. Sorensen J.S., Dearing M.D. (2006): Efflux transporters as a novel herbivore counter-mechanism to plant chemical defenses. *J.Chem.Ecol.* 32:1181-1196.

37. Staley J.T., Steward-Jones A., Pope T.W., Wright D.J., Leather S.R., Hadley P., Rossiter J.T., van Emden H.F., Poppy G.M. (2010): Varying responses of insect herbivores to altered plant chemistry under organic and conventional treatments. *Proc. Biol. Sci.* 277(1682):779-786.
38. Wilder S.M., Holway D.A., Suarez A.V., Eubanks M.D. (2011): Macronutrient content of plant-based food affects growth of carnivorous arthropod. *Ecology*, 92(2):325-332.
39. Zwolińska-Śniatałowa Z. (1974): Zmiany biochemiczne w roślinach pod wpływem chemicznych środków ochrony roślin. *Biul. Inst. Ochr. Roślin* 57. s. 81-92.
40. Zwolińska-Śniatałowa Z., Ruszkowska M., Bilska W. (1987): Badanie różnic w składzie aminokwasowym białka roślin pszenicy ozimej jako czynnika pokarmowego mszyc po zastosowaniu herbicydów. *Mat. 27 Sesji Nauk Inst. Ochr. Roślin, cz. 2 Postery*. s. 55-59.

JAN BOCZEK, STEFAN PRUSZYŃSKI

ROŚLINY JAKO POKARM I ŚRODOWISKO ŻYCIA OWADÓW I ROZTOCZY

Słowa kluczowe: *owady, roztocze, rośliny, wartość pokarmowa, zachowanie, reakcje obronne, ochrona roślin*

STRESZCZENIE

Ewolucja i rozwój owadów i roztoczy były od początku silnie powiązane z ewolucją roślin. Owady przystosowywały się do wykorzystania roślin jako pokarmu, a także miejsca rozmnażania i schronienia. Rośliny natomiast wytwarzały mechanizmy obronne, między innymi poprzez budowę morfologiczną oraz syntetyzowanie toksycznych dla owadów i roztoczy alkaloidów i innych substancji.

Na wzajemne stosunki pomiędzy roślinami i roślinożercami wpływ wywierają sytuacje stresowe takie jak susza, zanieczyszczenia przemysłowe, nawożenie, a także stosowanie środków ochrony roślin. Izolowane z roślin toksyczne dla roślinożerców związki chemiczne są wykorzystywane do produkcji środków ochrony roślin, a także stały się inspiracją w tworzeniu syntetycznych pochodnych tych związków.

Znajomość zachowania się roślin i roślinożerców w zmieniających się warunkach glebowo-klimatycznych może być bardzo pomocna w prognozowaniu rozwoju szkodników i ustalania potrzeby ich zwalczania.

JAN BOCZEK, STEFAN PRUSZYŃSKI

PLANTS AS FOOD AND HABITAT FOR INSECTS AND MITES

Key words: *insects, mites, plants, herbivores, nutrients, parasitoids, predators, plant protection*

SUMMARY

Host plant quality directly affects potential and achieved herbivore fecundity and reproductive strategies. Insect herbivores strongly regulate their nutrient intake including allochemicals. The nitrogenous nutrients are a limiting factor for herbivore survival, growth and fecundity. Herbivore insects usually exhibit enhanced performance and outbreak dynamics on stressed plants due to increased changes in plant physiology. Closely related, cooccurring and generalist feeding herbivores eat protein and carbohydrate in different amounts and ratios even if they eat the same plant taxa. Plants in urban landscapes are subject to stress factors (pollutants, automobile exhaust, higher temperature) may reduce the abundance of natural enemies, parasitoids and predators. Many species of insects possess the capacity to learn to guide an active search for food and hosts. Both plants and arthropod herbivores generate selective forces that lead to the evolution of plant defence against herbivores and pathogens.

e-mail: janboczek@sggw.pl

e-mail: s.pruszynski@ior.poznan.pl