

INSECT PHEROMONES

V. D. IVANOV

Insects have acquired the advanced molecular communicative systems in the course of the natural selection. Diversity of pheromones (chemicals secreted for the communication of the specimens) and their small amounts are combined with complicated behaviours. Progress in chemical ecology and physiology and analytical chemistry have led to the significant progress in the insect pheromone studies.

В ходе эволюции насекомые приобрели развитые средства молекулярной коммуникации. Многообразие структур и функций феромонов – веществ, предназначенных для общения особей между собой, – и их малые количества сочетаются со сложными поведенческими механизация. Успехи химической экологии, а также физиологии и аналитической химии привели к значительному прогрессу в изучении феромонов насекомых.

© Иванов В.Д., 1998

ФЕРОМОНЫ НАСЕКОМЫХ

В. Д. ИВАНОВ

Санкт-Петербургский государственный университет

ЯЗЫК ЗАПАХОВ

Первые сведения о наличии у насекомых особых запахов, способных издали привлечь особей противоположного пола, появились почти столетие назад. В опытах выдающегося французского энтомолога Анри Фабра (1823–1915) было показано, что самцы павлиноглазки *Saturnia pyri* прилетают к самкам с расстояния нескольких километров. Если запах самки передать какому-либо предмету, то такой предмет привлекает самцов. Орган восприятия феромонов у насекомых – антенны, расположенные на голове, без них самец не способен найти самку по запаху.

В нашей стране Я.Д. Киршенблат [1] для химических средств общения предложил название “телергоны”, однако в научном сообществе общепринятым стал термин “феромоны”, что переводится с древнегреческого как переносчики возбуждения. По определению авторов термина П. Карлсона и М. Люшера (1959), феромоны – это вещества, вырабатываемые и выделяемые в окружающую среду живыми организмами и вызывающие специфическую ответную реакцию (характерное поведение или характерный процесс развития) у воспринимающих их особей того же биологического вида.

Пахучие вещества синтезируются в организме малыми дозами, что осложняет их химический анализ. Первый из феромонов, подвергнутый химическому анализу, – бомбикол, половой аттрактант самки тутового шелкопряда *Bombyx mori*. Успех пришел к А. Бутенандту, Г. Геккеру и Д. Штамму в 1961 году после почти 20 лет исследований. В экспериментах использовались миллионы коконов и сотни тысяч самок, однако выход вещества измерялся миллиграммами. Оказалось, что с химической точки зрения бомбикол представляет собой 10,12-транс, цис-гексадекадиен-1-ол (рис. 1, а–в).

Современные методы газовой хроматографии, масс-спектрографии и ЯМР-спектрографии позволяют анализировать даже нанограммы вещества, полученные от одной особи. Прогресс в области аналитической химии, физиологии органов чувств и этологии (науки о поведении) позволил исследовать пахучие сигналы у тысяч видов. Химическая сигнализация широко распространена в природе и встречается не только у подавляющего большинства животных, но также у водорослей и низших грибов [2]. Исследование феромонной коммуникации составляет одно из основных направлений в молодой области науки – химической экологии. Главным объектом химиков-экологов, исследующих

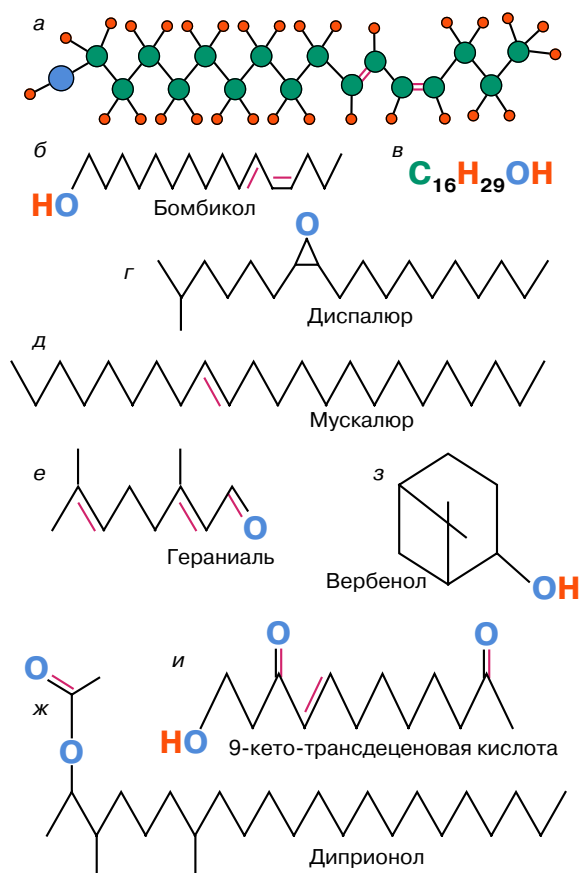


Рис. 1. Некоторые феромоны насекомых: а–в – тутового шелкопряда (а – полная и б – сокращенная структурные формулы, в – краткая химическая формула); г – непарного шелкопряда, д – комнатной мухи, е – муравьев рода *Acanthomyops* (феромон тревоги) и безжалых пчел рода *Trigona* (следовой феромон), ж – соснового пилильщика, з – короедов (агрегационный феромон), и – основной компонент “царского вещества” медоносной пчелы. Зеленым цветом обозначены атомы углерода, синим – кислорода, желтым – водорода, двойные связи выделены красным

феромоны, служат насекомые. Блокирование связи между самцами и самками вредителей и тем самым нарушение размножения входят составной частью в перспективные интегрированные методы защиты растений. Исследование феромонов открывает пути к управлению поведением насекомых. Наконец, феромоны используются животными для распознавания видов и служат целям межвидовой изоляции. Исследование феромонной и других типов коммуникации позволяет лучше понять эволюционные процессы.

РАЗНООБРАЗИЕ ФЕРОМОНОВ

Различают два основных типа феромонов: релизеры, запускающие определенную поведенческую

реакцию, и праймеры, которые меняют физиологическое состояние особи и модифицируют ее развитие. Релизеры обычно представлены высоколетучими веществами, распространяющимися по воздуху, в то время как праймеры часто передаются контактным путем. Среди релизеров, которые изучены лучше праймеров, различают несколько подтипов. Такими аттрактантами – призывающие особей вещества (половые феромоны и феромоны агрегации), репелленты – отпугивающие, аррестанты – останавливающие, стимулянты – вызывающие активность (например, феромоны тревоги), детерренты – тормозящие реакцию. Некоторые стимулянты (афродизиаки) представляют собой вещества полового возбуждения, вызывающие брачное поведение. Агрегационные феромоны стимулируют скопление насекомых, следовые феромоны предназначены для разметки территории и направляют движение особей.

Обычно феромоны представляют собой не одно вещество, а смесь основного, преобладающего по массе компонента с малыми добавками (минорными компонентами). Одно вещество может иметь несколько разных функций. Характерный пример – “царское вещество” медоносных пчел (рис. 1, и), выделяемое железами верхних челюстей пчелиной матки. Этот феромон привлекает как самцов, так и рабочих пчел к матке, выступая как релизер. Праймерное действие проявляется в подавлении развития яичников у рабочих пчел (все они самки) и блокировании рефлекса, определяющего постройку маточных ячеек. Облизывая самку и передавая феромон с пищей, рабочие пчелы распространяют в гнезде информацию о состоянии пчелиной семьи. Самцы же реагируют на “царское вещество” только во время их короткого брачного полета. Помимо основного компонента в состав “царского вещества” входят и другие вещества, порознь неактивные, но резко усиливающие действие основного компонента в смеси.

Химическая структура феромонов гораздо более разнообразна по сравнению с их функциональными типами. Для релизеров характерны высокая летучесть и относительная простота синтеза в организме: насекомое порой вынуждено выделять феромон в течение долгого времени, ожидая реакции партнера. Феромоны нередко используются для видовой опознавания и в связи с этой функцией должны быть специфичными для каждого из видов.

Наиболее успешно развиваются исследования половых феромонов, где определены компоненты феромонных смесей у сотен видов, в основном у сельскохозяйственных и лесных вредителей. Большинство из расшифрованных к настоящему времени феромонов относятся к спиртам и их ацетатам, а также к альдегидам и кетонам (см. рис. 1). Казалось бы, столь скромный набор веществ предоставляет ограниченные возможности для варьирования запахов, однако имеются специальные механизмы

для поддержания видовой специфичности феромонных смесей. Насекомые широко используют явление химической изомерии: структурной и оптической. Помимо изомерии для опознавания верного сигнала среди многих природных запахов используются пропорции отдельных изомеров и соотношения основного и минорных составляющих в феромонной смеси.

Сравнительное исследование половых феромонов у чешуекрылых позволило выявить значительные эволюционные изменения. Всем хорошо известные бабочки относятся к высшим чешуекрылым — Ditrysia; у них углеродные цепи молекул обычно не разветвлены и содержат от 12 до 18 атомов. Кроме того, пяденицы и совки используют ненасыщенные углеводороды и их эпоксиды. Так, широко известен диспалюр, или 7,8-*цис*-эпокси-2-метилоктадекан, — половой аттрактант непарного шелкопряда *Porthetria dispar* (рис. 1, *з*). Железы, вырабатывающие феромоны у высших чешуекрылых, расположены между 8-м и 9-м сегментами на конце брюшка и нередко снабжены кисточками волосков, увеличивающими поверхность для испарения тяжелых длинноцепочечных феромонов, вырабатываемых в микроскопи-

ческих количествах. Эти волоски могут выпячиваться, когда самка поднимает брюшко, призывая самца.

У примитивных чешуекрылых (Monotrysia) химизм феромонов более разнообразен. Среди них эволюционно продвинутые группы имеют длинноцепочечные феромоны, сходные с таковыми дитризных чешуекрылых. А вот моли-малютки (Nepticuloidea) и березовые минирующие моли (Eglocranioidea), стоящие у основания эволюционного древа бабочек, обладают иными, короткоцепочечными феромонами с числом атомов углерода менее 10. Почти такими же короткоцепочечными спиртами и кетонами пользуются ручейники (рис. 2), которые родственны чешуекрылым, но находятся на более низкой ступени эволюции. У ручейников особо популярны соединения на основе 7, 8 и 9 углеродных атомов. Место синтеза феромонов у ручейников и самых примитивных чешуекрылых тоже особое — это стернальные железы, расположенные снизу на границе 4-го и 5-го сегментов брюшка. Еще одна общая черта — в десятки и сотни раз большее количество синтезируемого феромона. Сходство коммуникационных систем обоих отрядов не случайно и отражает состояние, которое было присуще общему предку ручейников и чешуекрылых.

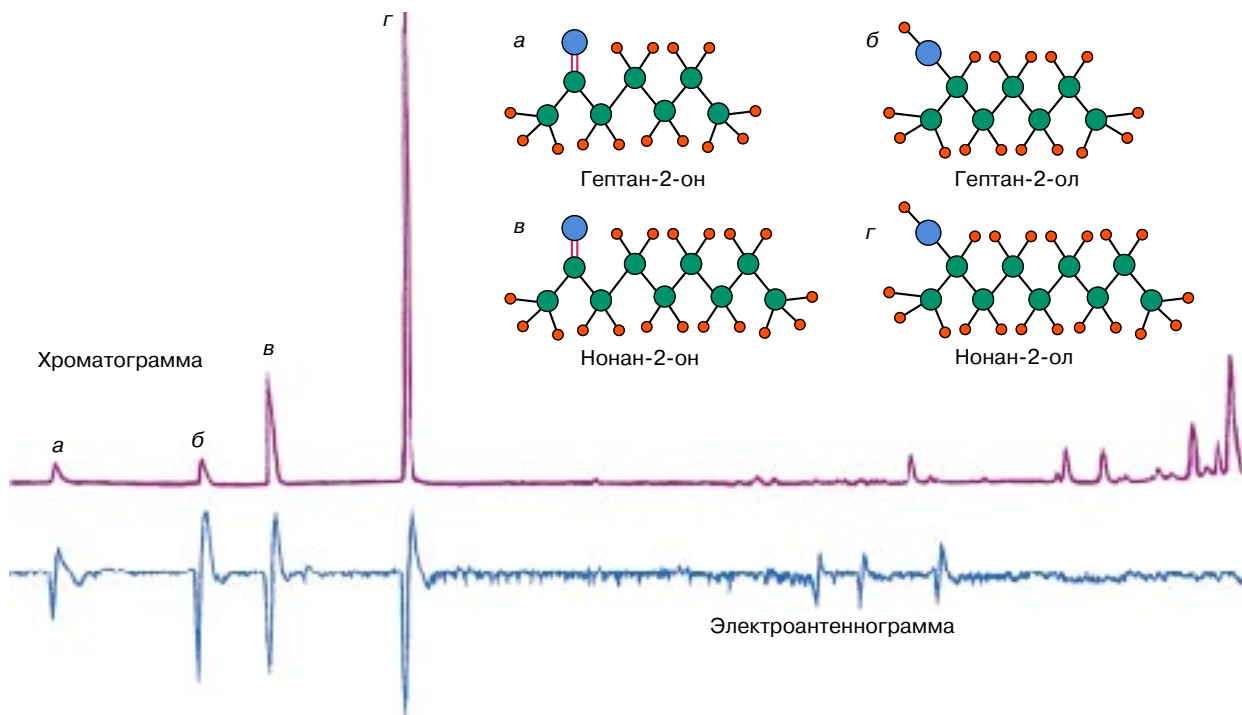


Рис. 2. Результаты анализа феромонной смеси самки ручейника методом газовой хроматографии с одновременной электроантеннографией. Сопоставление электрической активности антенны самца (нижняя кривая) и выхода веществ из хроматографа (верхняя кривая) показывает реакции антенны на гептан-2-он (*а*), гептан-2-ол (*б*), нонан-2-он (*в*) и нонан-2-ол (*г*). Эти же компоненты встречаются в феромонных смесях многих других видов. Реакция антенны на другие вещества, представленные пиками на хроматограмме в правой части рисунка, отсутствует. Цветовые обозначения атомов как на рис. 1

В других отрядах насекомых половые феромоны изучены неполно для обсуждения эволюционных изменений. Тем не менее их химические структуры в большинстве относятся к тем же классам веществ, что и у чешуекрылых: спиртам, эфирам, кетонам, жирным кислотам (см. рис. 1). Молекулы феромонов, как правило, полярны, они имеют низкие температуры кипения и поэтому высоколетучи.

ПОЛОВЫЕ ФЕРОМОНЫ И ВЕЩЕСТВА АГРЕГАЦИИ

Место синтеза и выделения феромонов необязательно приурочено к определенным железам, как у ручейников и чешуекрылых. Нередко компоненты феромонной смеси синтезируются в клетках жирового тела, заполняющего промежутки между внутренними органами, далее растворяются в гемолимфе (крови насекомых) и выводятся через покровы, как у пилильщиков. Наконец, у тараканов-прусаков *Blattella germanica* афродизиак 3,11-диметил-нонакозан-2-он содержится в восковом покрове на поверхности тела самки. Это вещество вызывает у самца таракана, прикоснувшегося усиками к самке, половое возбуждение и характерные позы с поднятыми крыльями, предшествующие спариванию. В большинстве случаев, однако, испаряющиеся феромоны диффундируют в воздухе и действуют на значительных расстояниях.

Для ответной реакции самцов достаточно наличия очень небольшого количества феромона в воздухе. Например, предельная действующая концентрация бомбикола в воздухе составляет всего 10^{-12} мкг/мл, а для возбуждения чувствительной рецепторной клетки на антенне достаточно всего одной молекулы. В чувствительных органах — хеморецепторных сенсиллах — при этом достигается предельный порог чувствительности. Рецепторы насекомых, таким образом, могут считать отдельные молекулы. В одной сенсилле, имеющей вид волоска или бугорка на поверхности усика, порой скрываются разные рецепторные нейроны, каждый из которых настроен на определенный тип химического вещества. Еще недавно считали, что есть нейроны-специалисты, реагирующие только на один тип молекул, и генералисты, предназначенные для восприятия широкого круга веществ за счет потери чувствительности. Исследования последнего времени выявили специализацию и тех нейронов, которые ранее относили к генералистам: оказалось, что при всей избирательности рецепторные клетки могут ошибочно реагировать на родственные молекулы, но с меньшей интенсивностью.

После взаимодействия молекулы феромона с рецепторными белками в чувствительных клетках-нейронах происходит цепь реакций. Рецепторный протеин взаимодействует с так называемым G-протеином, а тот, в свою очередь, активизирует фосфолипазу. В клетке выделяется инозитол-3-фосфат и

открываются кальциевые каналы; поступающие внутрь нейрона ионы кальция активизируют кальцийзависимую протеинкиназу, которая при помощи фосфорилированных посредников активизирует белки натриевых и калиевых ионных каналов. Каналы открываются, формируются ионные потоки, меняется заряд клеточной мембраны, возникает рецепторный потенциал. Распространяясь по телу нейрона, рецепторный потенциал вызывает гораздо более интенсивный ответ в форме потенциала действия, распространяющегося по возбужденному нервному волокну. Совокупность потенциалов возбужденных нервных клеток формирует потенциал антенны, изменение которого во времени достаточно просто можно записать в виде электроантеннограммы (см. рис. 2). По нервам возбуждение рецепторов антенн передается в “головной мозг” насекомого — надглоточный ганглий. Там в дейтоцеребруме (втором сегментарном ганглии мозга) находятся высшие отделы обонятельного анализатора, где обрабатывается вся приходящая обонятельная информация.

Почувствовав запах, самцы движутся против ветра в направлении источника феромонного сигнала, причем обычно насекомое совершает зигзаги, оценивая направление на самку. Насекомое ориентируется на ветер и возрастающую концентрацию феромона в воздухе. Ранее полагали, что количество феромона монотонно убывает по направлению от источника. Лишь в последнее время была выявлена сложная структура феромонных струй, возникающих в воздухе под действием турбулентности. Сложные вихри феромонной струи затрудняют поиск и обнаружение источника феромона, вынуждая самца проводить много времени в поисках самки. Особую проблему представляет обнаружение особей в условиях высоких численностей, когда множество призывающих самок вызывает перекрытие феромонных облаков и как результат — резкое снижение градиентов концентрации феромонов. Вероятно, в таких случаях насекомые могут использовать минорные компоненты феромонов в качестве ориентиров для поиска и опознавания самки.

Некоторые виды насекомых имеют очень сложную систему взаимодействия между полами, включающую разные типы стимулов. Так, у некоторых бабочек-медведиц (Arctiidae) самец подлетает к самке с вывернутыми пахучими железами, ориентируясь на запах ее феромона. Почувствовав химические сигналы самца, самка реагирует взмахами крыльев и звуковыми сигналами. У вошинной огневки *Galleria mellonella* самцы и самки обмениваются ультразвуковыми сигналами-шелчками. Услышав звуки самки, самец выделяет феромон для ее точной наводки. А вот у некоторых бабочек-тонкопрядов (Hepialidae) самка привлекает к летающим в воздухе самцам, после чего оба насекомых падают на землю, и уже далее самец находит самку по ее запаху. Очень сложные коммуникационные

системы выявлены у некоторых видов ручейников, где в дополнение к многокомпонентным феромонам, которыми обладают оба пола, имеются разнообразные вибрационные сигналы.

Особый тип феромонов – вещества агрегации. При роении и других видах агрегации вместе собираются особи одного пола, повинаясь как химическим, так и другим стимулам: визуальным, акустическим и т.п. При агрегации (роении) ручейников в воздухе ведущая роль принадлежит самцам, к которым прилетают самки. По богатству феромонных смесей у роящихся ручейников-гидропсихид самцы, имеющие до четырех активных компонентов в феромонной смеси, значительно опережают самок с единственным ольфакторно активным компонентом. Феромоны самок при этом выделяются в меньшем количестве, чем у самцов, а порой и вовсе отсутствуют.

Жуки-короеды особенно широко используют агрегационное поведение. Ведь для успешной атаки на дерево необходимо массовое заселение, способное ослабить растение-хозяина и дать возможность потомству развиваться при пониженном стволовом давлении. В противном случае огромные количества выделяющейся смолы залепляют ходы и убивают личинок. Короеды обычно используют смесь нескольких веществ-синергистов, взаимно усиливающих свое действие. Все они родственны пахучим веществам смолы и относятся к группе терпенов и терпеноидов (см. рис. 1, з). Показано, что у отдельных видов короедов феромоны образуются в кишечнике из съеденной смолы хвойных под воздействием бактерий. Так, палочки *Bacillus cereus* в кишечнике жуков *Ips paraconfusus* превращают α -пинен в вербенол. У примитивных короедов первыми на атакуемое дерево прилетают самки, а потом их находят самцы. У высших представителей данной группы, наоборот, гнезда закладывают самцы и ожидают самок. В обоих случаях первоначальное заселение дерева происходит одним из полов и представляет собой типичную агрегацию.

ВЕЩЕСТВА ТРЕВОГИ И ПРОПАГАНДЫ

У многих насекомых, образующих семьи или скопления (термитов, тлей, клопов, муравьев, ос, пчел), имеются особые химические вещества, предназначенные для оповещения членов группы об опасности. Феромоны тревоги выделяются в воздух теми насекомыми, которые первыми заметили опасность. После превышения пороговой концентрации другие особи, получившие феромонный сигнал, в свою очередь, выделяют эти же вещества. В итоге скопление рассеивается или же насекомые оказывают сопротивление агрессору.

У муравьев имеется несколько источников феромонов тревоги. Дюфуровы железы в брюшке обычно синтезируют углеводороды и метилкетоны, в то время как верхнечелюстные (мандибулярные)

железы выделяют цитраль, гераниаль (см. рис. 1, е) и другие терпеноиды. Цитраль наряду с кетонами нонан-2-оном и гептан-2-оном входит в состав феромонов тревоги пчел рода *Trigona*. Удивительно, что последние два из перечисленных веществ служат половыми феромонами некоторых ручейников. Рыжие лесные муравьи рода *Formica* обладают феромоном тревоги – муравьиной кислотой, которая одновременно служит оружием. У других муравьев в состав феромонов тревоги могут входить такие вещества, как декан, додекан (у муравьев-древоточцев рода *Camponotus*), диметилсульфид, ацетаты алифатических спиртов.

Медоносные пчелы при ужалении вводят неприятную смесь изоамилацетата, изоамилпропионата и изоамилбутирата вместе с ядом. Характерный запах, чем-то напоминающий аромат банана, призывает других пчел к врагу и вызывает агрессию, побуждая жалить отмеченную феромонами цель. Атака происходит и в том случае, если пчелу раздавить, что хорошо известно пчеловодам. В мандибулярных железах медоносных пчел содержится другой феромон тревоги – гептан-2-он (рис. 2, а).

Феромон тревоги тлей – *транс*- β -фарнезен вызывает бегство насекомых с растения при атаке хищников. У красноклопов (семейство *Rugthosoridae*) аналогичную роль играет гексен-2-аль. Термиты имеют богатый набор феромонов тревоги из группы терпенов, таких, как терпинолен и α -пинен.

Высокая концентрация веществ тревоги у некоторых насекомых вызывает не реакцию агрессии, а бегство. Сходство половых феромонов отдельных видов насекомых и феромонов тревоги агрессивных видов заставляет предполагать, что насекомые могут использовать имитаторы феромонов тревоги в целях защиты. Таким образом, используя феромонную мимикрию, насекомое может выдавать себя не за того, кем оно является на самом деле. Такие ложные феромонные сигналы получили название “вещества пропаганды”.

Феромонный миметизм широко проявляется некоторыми видами – социальными паразитами – для проникновения в колонии хозяев и откладки там своих яиц, например пчелами-кукушками. Удивительный пример представляют собой некоторые виды пауков, которые синтезируют половые феромоны бабочек для привлечения жертв.

Сложными адаптациями для жизни в колониях муравьев и термитов обладают насекомые-мирмекофилы и термитофилы. У таких сожителей муравьев, как жуки-жужелицы *Paussini*, имеются особые эксудатории – группы желез на теле и антеннах. Муравьи постоянно слизывают выделения этих желез. Они кормят своих квартирантов так же, как и других членов колонии. Если такую жужелицу положить рядом с муравейником, то муравьи затаскивают ее внутрь, схватив за короткие и очень толстые антенны. Особые эксудатории развиваются на теле

и многих других комменсалов, таких, как жуки-стафилины и мухи из семейства Phoridae. Все эти насекомые используют “вещества пропаганды” для успокоения и привлечения агрессивных хозяев гнезда. Кроме того, для обитания в колонии социальных насекомых на теле комменсала должны присутствовать определенные химические соединения, составляющие “паспорт” члена именно данной колонии. Состав этих соединений сильно варьирует и различен даже у колоний одного вида. При этом по запаху насекомое определяет, из какой колонии (своей или чужой) происходит встреченная особь и в соответствии с этим строит свое дальнейшее поведение. Такие химические паспорта служат пропуском внутрь гнезда. Однообразие химических меток достигается за счет трофаллаксиса — обмена пищей между членами колонии.

Многие вещества используются насекомыми в качестве пахучих меток, служащих для привлечения и ориентации на местности. У шмелей в качестве таких следовых феромонов могут выступать выделения мандибулярных желез, такие, как *транс*-2,3-дигидрофарнезол и его ацетат, которые применяются для разметки территории и привлекают как самцов, так и самок. У пчел рода *Trigona* для этой же цели используются изомеры цитраля (нераль и гераниаль), а также гептан-2-ол (см. рис. 2, б). Среди муравьев и термитов для разметки территории и прокладки дорог в качестве указателей используются органические кислоты, спирты, терпены. Многие виды муравьев на бегу чертят концом брюшка по поверхности и оставляют пахучие метки, ориентированные определенным образом и медленно испаряющиеся на протяжении нескольких часов. Уничтожение участка размеченной таким образом дороги приводит к дезориентации муравьев, которые, однако, способны восстанавливать свои тропы. Следовые феромоны еще недостаточно изучены, их состав сложен, и биологическое действие неоднозначно.

ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Изучение феромонов насекомых еще только начинается. До сих пор нет данных по составу феромонов во многих группах, слабо изучены взаимодействия отдельных стимулов в создании целостной коммуникационной системы и биосинтез феромонов. Эти исследования открывают путь к познанию тонких механизмов эволюции феромонов и связанной с ней эволюции видов.

Уже сейчас феромонные ловушки находят применение для контроля численности вредителей, та-

ких, как короеды и листовертки. Попытки использовать метод феромонного насыщения, когда в садах разбрасывается огромное количество приманок (ложных “феромонных целей”), пока не дали больших результатов, однако данный метод перспективен для избирательной борьбы с конкретными вредными видами и не наносит урона дикой природе. Еще одна возможность спасти сады и дома от нашествия вредителей — массовое отвлечение насекомых в феромонные ловушки для дальнейшего уничтожения. Мускалюр, например, входит в состав многих ловушек для мух. Данный метод, однако, не обеспечивает полного истребления вредителя, а лишь способствует поддержанию численности на приемлемом уровне.

Происхождение феромонов пока остается загадкой. Почему разные виды используют сравнительно ограниченный набор сигнальных веществ? Как взаимодействуют разные типы стимулов в создании целостного сообщения, передаваемого от одного насекомого к другому? Что лидирует в эволюции пары сигнал—рецептор — изменения биосинтеза, приводящие к появлению новых химических соединений, которые не служат какой-либо цели, или изменения рецепторов, которые получают возможность воспринимать еще отсутствующие у коммуникационных партнеров вещества? Эти вопросы ждут подробного исследования.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кириенблат Я.Д. Телергоны — химические средства воздействия животных. М.: Наука, 1968. 108 с.
2. Барбье М. Введение в химическую экологию. М.: Мир, 1978. 229 с.
3. Скрикявичюс А.В. Феромонная коммуникация насекомых. Вильнюс: Мокслас, 1986. 289 с.
4. Елизаров Ю.А. Хеморецепция насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1978. 232 с.
5. Руководство по физиологии органов чувств насекомых / Ред. Г.А. Мазохин-Поршняков. М.: Изд-во МГУ, 1977. 223 с.

* * *

Владимир Дмитриевич Иванов, кандидат биологических наук, доцент кафедры энтомологии биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского государственного университета и кафедры зоологии Лесотехнической академии. Область научных интересов: эволюция и систематика насекомых из отряда ручейников, эволюция полета и коммуникации насекомых. Автор более 60 публикаций, соавтор двух монографий.