

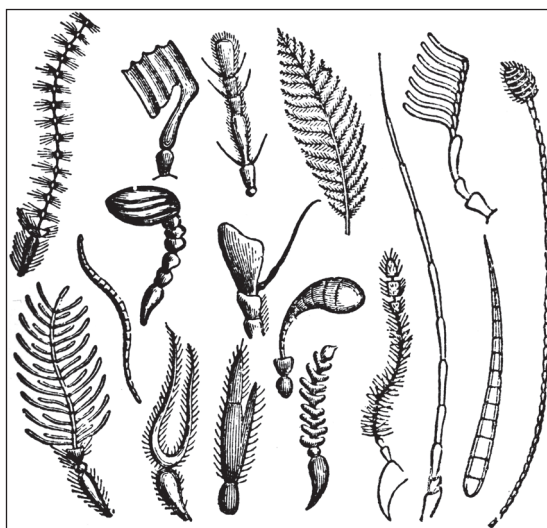
VUTS JÓZSEF–TÓTH MIKLÓS

Navigáció illatmolekulákkal

A rovarok számára a szaglás egyike azoknak az elsődleges fontosságú érzékelő rendszereknek, amely segítségével információt nyernek környezetük állapotáról. Korábbi cikkeinkben (Természettudományi Közlöny 142. évf. 6. füzet és 144. évf. 4. füzet) már nagy vonalakban bemutattuk néhány kártevő rovarfajon keresztül a természetben előforduló illatanyagok (szemiokemikáliák) két fő csoportját, az allelokemikáliákat (nem fajtársaktól származó illatanyagok) és a feromonokat (fajtársak által kibocsátott illatanyagok). A szemiokemikáliák szerepe és szerkezete igen sokféle lehet még több, már feltárt vagy feltételezett átfedéssel a fajok közötti vagy a fajon belüli kapcsolatokban betöltött funkcióik alapján. Rávilágítottunk, hogy ugyanaz a vegyület lehet akár egy virág által a megporzók odacsalogtatására kibocsátott parfümben, mint amit egy rovar nősténye használ a fajtárs hímek odacsalogtatására. Talán a leghíresebb példa egy bagolylepké és az indiai elefánt esete, ahol az ivarérett nőstények pontosan ugyanazt a vegyületet termelik és bocsátják ki mindkét fajnál; természetesen ebben az esetben a „rossz” nősténnyel való párzás esélye kizárt! Úgy tűnik, hogy a természet arányaiban kisszámú vegyülettel sáfárkodik, melyek legtöbbször specifikus kombinációja kódol egy bizonyos üzenetet ahelyett, hogy folyton új szerkezeteket találna fel minden egyes kölcsönhatásra.

Írásunkban a rovarok szaglásának általános mechanizmusát mutatjuk be vázlatosan a molekuláris dimenzióktól kiindulva az illatanyag-molekulák által kiváltott konkrét viselkedésig. A szaglási folyamatok megértését célul kitűző tudományos csoportok előszeretettel használják a rovarokat vizsgálataikhoz, mert egyrészt nagy egyedszámuk és könnyű fenntarthatóságuk miatt az erőforrás-igényes kutatások ideális modelljei, másrészt szaglásuk legalapvetőbb működéseiben meglepően hasonlít a gerincesek – így az ember – szaglásához. Így vált például az ecetmuslica, a selyemlepké és néhány lisztbogárfaj a kísérletes rovarélettan és kémiai ökológia la-

boratóriumi fehérgergővé. Természetesen az ilyen irányú kutatások másik mozgatórugója a számtalan kártevő rovarfaj elleni minél hatékonyabb védekezés kidolgozása, melyben az MTA ATK Növényvédelmi Intézet hazai és nemzetközi szinten is élenjáró eredményeket ért el.



1. ábra. A rovarok csápjának formagazdagsága igen nagy (Forrás: etc.usf.edu)

A formatervezés remekműve, a rovarcsáp

A rovarok „orra”, a csáp páros szerv, ami az ízeltlábúak rendkívül nagy faj- és formagazdagságának köszönhetően igen változatos megjelenésű (1. ábra). A csáp morfológiáját nemcsak a szaglásban betöltött szerepe befolyásolhatja, hanem sok más egyéb funkciója is, így lehet szén-dioxid-, páratartalom-, íz-, tapintás-, légáram-, hang- és hőérzékelő, valamint részt vehet vizuális és akusztikus stb. jelek továbbításában is. Az idealizált csáp érzékelő felülete a maximálist közelíti, hogy minél hatékonyabban szűrje ki a rovar számára fontos illatmolekulákat a kémiai háttérzajból. Ilyen „ideális” alakot találunk egyes éjjeli lepkék hímjeinél, ahol az összesített szaglófelület nagyobb lehet 1 cm²-nél, amit finom elágazások sokasága biztosít.

A csáp bizonyos részeit nagy számban borító úgynevezett szaglósőrök (szenzillumok) az illatanyagok érzékelésének alapegységei (2. ábra). Ezek száma faj-

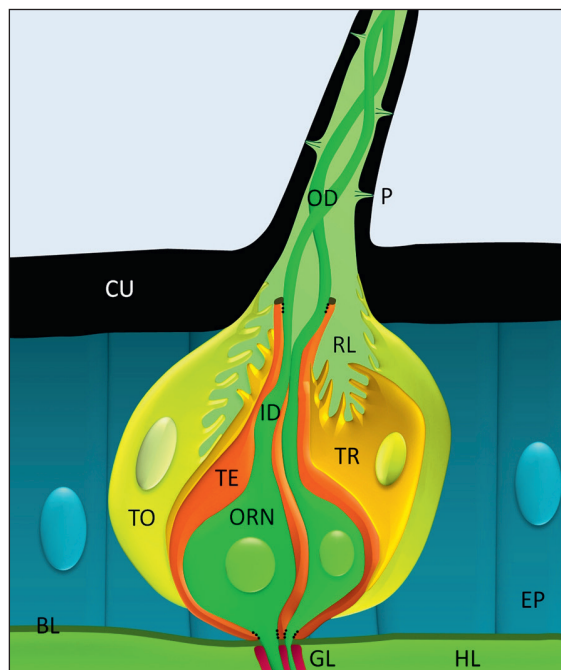
tól függően változhat. Maga az érzékszőr elkülönült funkcionális egység, melyben egy vagy több érzéksajt található azonos vagy eltérő illatanyag-specifikussággal. Logikusan következik, hogy minél nagyobb számban vannak jelen egy adott vegyületre specializálódott érzéksajtek a csápon, és minél nagyobb a csáp érzékelő felülete, annál nagyobb lehet az érzékenység arra a vegyületre. Természetesen a perifériákon (elsősorban a csápokon, de néha az ajaki tapogatókon vagy akár a lábfejzéken) létrejött szaglási ingerületet a központi idegrendszer feldolgozza, s ez alapján az egy bizonyos vegyületre jellemző viselkedési ingerküszöb módosulhat. Az idegrendszeri feldolgozásnak köszönhető, hogy az egy időpontban felfogott szaglási információra adott viselkedési válasz (pl. vonzódás vagy elkerülés) nagymértékben módosulhat attól függően, hogy milyen arányban vannak jelen pozitív és negatív (értsd: csalogató és taszító) illatanyagok. Erre a kémiai receptorok aszimmetrikus specializációjaként ismert emléket ad magyarázatot, mely szerint a gátló anyagoknak a rovarok viselkedésére gyakorolt hatása jóval erőteljesebb, mint a nem gátlóké, s például

ul egy rovar teljes mértékben elutasíthatja a saját tápnövényét, ha az bizonyos gátló illatanyag(oka)t bocsát ki, vagy azt megfelelő gátlóanyaggal kezeljük. Az ecetmuslinca, ami különféle erjedő anyagokon növe és szétgombákat fogyaszt, például a gombákat borító baktériumok által kibocsátott illékony geozmin (3. ábra) alapján tudja, melyik telep ehető, ugyanis ez a vegyület a légy számára káros mikrobák jelenlétéről árulkodik, amiket az nagy ívben el is kerül.

A szaglási ingerületről – vázlatosan

A szaglórendszer funkcionális egysége, mint már említettük, a szaglósőr (2. ábra). A pórusokkal ellátott kutikulahüvelyt járulékos sejtek, a trichogén sejtek hozzák létre, és belső terét (receptoros nyiroktér) úgynevezett tormogén sejtek választják el a hámrétegtől (epidermisz) és a vérnyiroktól (haemolympha) rekeszes dezmoszómák útján. Az érzékszőr alján elsődleges érzéksaj-

tek (receptorsejtek) ülnék, melyek sejttestét a harmadik féle járulékos sejt, a thecogén sejt kisebb csoportjai burkolják be. Az érzékször dendritágai a szőr belsejébe nyúlnak, és ezen dendritszakasz membránjában



2. ábra. Egy szaglósőr felépítése. ORN: érzékször (kettő látható), OD: dendritág disztális szakasza, ID: dendritág proximális szakasza, CU: kutikula, P: pórus, RL: érzékször folyadék, TO, TE, TR: járulékos sejtek, GL: gliasejtes axon, EP: epidermisz, HL: testfolyadék (haemolympha), BL: bazális membrán (Forrás: www.frontiersin.org)

vannak azok a membránreceptorok, melyek képesek a szaganyagok megkötésére és az ingerület kialakítására. De hogyan kerülnek kapcsolatba ezek a receptorfehérjék az illatmolekulákkal? Nem túl rég sikerült csak megérteni az ebben szerepet játszó folyamatokat, de természetesen még sok a fehér folt. Az érzékször falát számos parányi pórus lyuggatja át, és a levegőben terjedő szemiokémikáliák ezeken a pórusokon keresztül érik el a folyadékkal töltött nyirokteret (receptor-lympha). Ez a folyadék igen nagy mennyiségben tartalmaz káliumionokat, illetve ún. illatanyagköti fehérjéket, melyeket a tormogén sejtek termelnek elsősorban. Ezek a fehérjék jelentik a kulcsot ama hosszú ideje fennálló rejtély megoldásához, miszerint: Hogyan jutnak el a többségükben hidrofób illatvegyületek a nyiroktér vizes közegén át az érzékször dendritjéhez, ahol az ingerületet kiváltják?

A legújabb eredmények szerint az illatanyagköti fehérjék tipikus enzim-ligandum kölcsönhatás keretében megkötik, ezáltal oldatba is viszik a pórusokba került illatmolekulákat (4. ábra). Az így keletke-

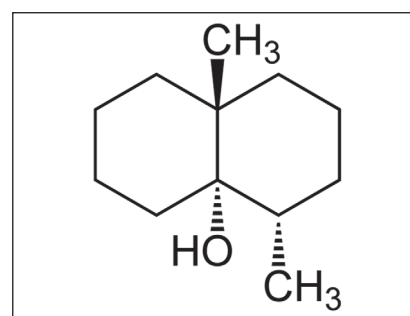
ző komplex aztán a dendritmembránhoz jut. Itt kétféle folyamat lehetséges: vagy maga az enzim-ligandum komplex aktiválja a membránba merülő receptorfehérjét, vagy csak a ligandum. Az ingerület kiváltása után aztán az illatmolekulát vagy valamiféle molekuláris csapda inaktíválja, vagy pedig erre specializálódott enzimek bontják le.

Vajon hogyan történik a szaganyagok által hordozott információ lefordítása az idegrendszer számára feldolgozható jelekké? Természetesen még e téren is hiányos a tudásunk, különösen az érzékször belsejében zajló jelátviteli (signal transduction) folyamatokat illetően. E molekuláris mechanizmusok lefolyását több, egymástól többé-kevésbé eltérő elmélet próbálja leírni; ezek tárgyalásába itt most nem megyünk bele. Számunkra az a megjegyzendő, hogy az illatanyagoknak a membránreceptorokkal való kölcsönhatásakor bonyolult sejten belüli molekuláris átkapcsolások révén megváltozik az ionok eloszlása a sejt belseje és a környező nyiroktér között. Nyugalmi állapotban a nyiroktér nagyságrendekkel több káliumionot tartalmaz, mint az érzékször. Ez a nyiroktérmekek a testfolyadékhoz képest pozitív elektromos

potenciált kölcsönöz, ami a +80 millivoltot (mV) is elérheti. Ezt az elektromos potenciál-különbséget a receptorsejt dendritmembránjában található ionpumpák tartják fenn. Mindezt elektródok segítségével mérhetjük úgy, hogy az egyik elektródot a receptoros nyiroktérrel, a másikat pedig a testfolyadékkal hozzuk kapcsolatba. Amikor szaginger útján ingerület jön létre, a fent említett jelátviteli folyamatok hatására megváltozik a dendritmembrán ionokra, elsősorban kálium-, nátrium- és kalciumionokra vonatkoztatott áteresztőképessége, ami néhány ezredmásodperc időtartamig elektromos potenciál-csökkenést idéz elő a nyiroktérben, mivel a pozitív ionok a sejtbe áramlanak. Mérőműszerünk most a nyiroktérben a testfolyadékra vonatkoztatva a nyugalmi potenciálnál negatívabb értéket mutat, +50 mV körül. Ez a potenciál-csökkenés (depolarizáció) az ún. receptor-potenciál, mely a külső dendritágakon az ingerre adott legelső sejtválasz, s melynek nagysága (amplitúdója) kódolja az illat erősségét (koncentrációját). Ha a receptor-potenciál eléri egy küszöbértéket, ún. akciós potenciál alakulhat ki, mely a sejttestből az agy fe-

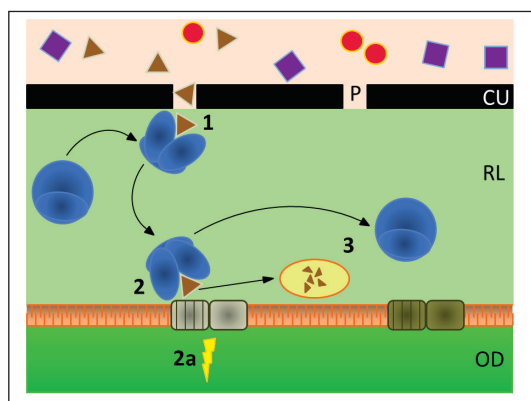
lé indul és oda információt szállító axon tövén ébred. A receptor-potenciál által kiváltott akciós potenciál az illatanyag erősségét már frekvenciájában, és nem amplitúdójában tárolja: „erősebb” illatot nagyobb frekvenciájú akciós potenciál kódol, mely gyorsan terjed a központi idegrendszeri átkapcsoló és feldolgozó központok felé. Az akciós potenciált a sejttestbe, vagy annak közvetlen közelébe helyezett elektróddal mérhetjük.

Mindezek az alapvető idegéletteni ismeretek vezettek olyan, a rovarok kémiai ökológiájának kutatásában kulcsszerepet játszó módszerek kidolgozásához, mint az elektroantennográfia (EAG) és az angolul single cell recording-nak nevezett technika. Az EAG működéséről röviden annyit, hogy amikor két elektród (egy mérő- és egy referencia-elektrod) közé felpreparáljuk a rovarról eltávolított csáp, ez zár egy áramkört, s erősítők, illetve manapság már számítógépes elemző- és megjelenítő programok segítségével mérni tudjuk a csápon bekövetkező feszültség-változásokat. Az EAG lényege az, hogy a referencia-elektrodot a csápban lévő testfolyadékkal, a mérőelektrod pedig a receptoros nyiroktérrel hozzuk kapcsolatba, s ilyen módon a nyiroktérben végbemenő elektromos folyamatok tanulmányozhatók. Adott vegyület receptorsejt általi érzékelésekor receptor-potenciál keletkezik, ami, mivel relatív potenciál-csökkenésről van szó, lefelé irányuló (negatív) válaszként jelentkezik (5. ábra). EAG során az adott vegyületre érzékeny valamennyi érzékször összesített válaszát mérjük. Ily módon tanulmányozni tudjuk egy adott rovarfaj csápválaszait különböző szintetikus vegyületekre, vagy akár egy kivonat egyes összetevőire is, ha annak egy részét gázkromatográfbá injektáljuk, a másik részét pedig a csápra irányítjuk. A



3. ábra. A geosmin szerkezete. A vegyület az ember számára a nedves föld vagy korhadó faanyag szagát idézi, a muslincáknak káros mikrobák jelenlétéről árulkodik

gázkromatográf összetevőire választja szét a kivonatot, a rovarcsáp pedig reagál a jelenlévő különböző alkotóelemekre (bioszenzoros gázkromatográf vagy GC-EAD). Fontos viszont, hogy a csápválasz alapján nem lehet



4. ábra. Az illatmolekulák megkötésének folyamata vázlatosan. A levegőben terjedő molekulák (barna, piros és kék síkidomokként megjelenítve ezen az ábrán) a pórusokon keresztül kerülnek kapcsolatba a rovarcsap érzékszerveinek nyirokterével, ahol illatanyagkötő fehérjék kötik meg őket (1). A komplex ezután a membránreceptorhoz jut (2), ahol specifikus kölcsönhatások útján jelátviteli folyamatok zajlanak le (2a), jel keletkezik, ami továbbítható a sejttest, majd szaglási ingerületként az abból kiinduló axonokon keresztül az agy felé. Ezután a komplex leválik a receptorról, a ligand inaktiválásra kerül, a kötőfehérje pedig visszanyeri eredeti konformációját (3). A membránreceptor egy specifikus (vonalkázott) és egy nem-specifikus alegységből tevődik össze. (Az ábra részei nem méretarányosak)

megjósolni, hogy egy adott, biológiailag aktív vegyület milyen fajta viselkedési választ vált ki a rovarból; ehhez viselkedési tesztek szükségesek.

Az illatforrás megtalálása – navigáció felsőfokon

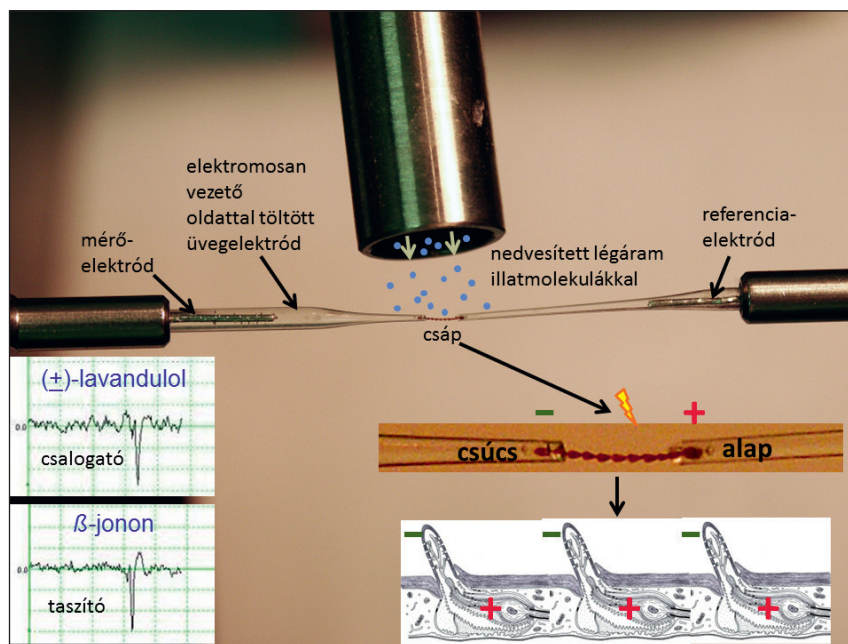
A rovarok szaglórendszere esetenként rendkívül érzékeny, és már néhány molekula is elegendő az ingerület kiváltásához. Viszont azt, hogy ez alapján viselkedési válasz jöjjön létre, a külső illatforráson kívül a rovar belső állapota is befolyásolja. Így például, hogy táplálékkeresés kezdődjön, az egyednek elég éhesnek kell lennie, amit a testfolyadék vércukor (trehalóz)-szintjét mérő receptorok jeleznek az agy számára. Vagy, hogy az állat párkeresésre adja a fejét, el kell érnie az ivarérettséget, amit hormonok irányítanak. A legtöbb kutatás, mely a rovarok illatforrásra találását vizsgálta, a nőstény lepkék termelte szexferomonokra összpontosított, így ez a fajta viselkedés ismert a legjobban. Az ivarérett hím lepké, miután felszállt, kezdetben véletlenszerűen mozog, mígnem csápjaival érzékeli a fajtárs nőstény által kibocsátott feromonmolekulákat. Ez a széliránnyal való szembefordulást váltja ki a rovarból. Miért fontos ez? Kutatások rámutattak, hogy az il-

latanyagok nem valamiféle gradiensként terjednek a levegőben, ahol a forrástól kiindulva koncentrikus körökben fokozatosan gyengül a kibocsátott anyag koncentrációja, míg végül kioltódik, hanem úgy viselkedik, mint a kéményfüst. Ha pontszerű illatforrást képzelünk el, mint amilyenek egy nőstény lepké modellezhető, a forrástól számítva az illatsóva egyre jobban kiterjed. Ebben a csóvában, legalábbis ma így gondoljuk, a különféle molekulák kis csomagocskáiban utaznak, s minden egyes ilyen csomagban a forrás által kibocsátott összetétel és az összetevők aránya ugyanolyan. Mindezt a fizika törvényeivel leírható bonyolult aerodinamikai folyamatok hozzák létre. Tehát a hím lepkének megéri a széliránnyal szembe fordulnia, mert így nagyobb az esélye, hogy a csóvát követve rátalál a nőstényre. A légáramok a különböző kitétségek helyeken természetesen különbözőek: másfajta légmozgást mérünk nyílt mezőn, mint például egy zárt erdőben, ahol az erdő belsejében aránylag kicsi a szélereőség, viszont ha a terület fölött egyirányú, nagy erősségű szelek

húznak át, azok az erdő fölött átbukva alacsony légnyomást hoznak létre közvetlenül a lombkorona fölött. Ez aztán a kürtőhatáshoz hasonlóan állandó, felfelé tartó légmozgást idéz elő a sűrűben. Emiatt a széljárásban mutatkozó nagy változékonyság miatt párkereső hímünknek nincs könnyű dolga, de nem is indul el randevúra mindaddig, amíg a légköri viszonyok nem megfelelőek, bár-hogy is hajtja a szerelem: túl erős szél összekuszálja a „bájosóvát”, és a repülés is nehéz, teljes szélcsendben pedig nem tudna navigálni. Ha elég ügyes, viszonylag jól képes követni az illatfelhőt (ez a folyamat más szóval a kemotaxis), s ha elveszti, oldalirányban kilengve próbálja újból megtalálni, mialatt folyamatosan tartja magát széllel szemben. Ezzel a stratégiával végül előbb-utóbb rátalál a nőstényre, s megtörténhet a párosodás. Hogy mi ennek a vonzódásnak a hatótávolsága, nem igazán ismert, de biztosan fajoként változó. Például a pattanóbogarak fogására az MTA ATK Növényvédelmi Intézetben kifejlesztett, nőstény szexferomonnal működő csapdákon végzett mérések azt mutatták, hogy az újrakövető jelölt hímek legnagyobb része a csapdák 10 méteres körzetéből származott. Mindez és számos más kutatás is arra mutat, hogy a párkereső hím éjjeli lepkék legendás kilométerekről való csalogatása tényleg csak legenda.

A legtöbb esetben a rovarok fajspecifikus összetételű feromonelegyet bocsátanak ki, mely az egyik biztosítéka annak, hogy

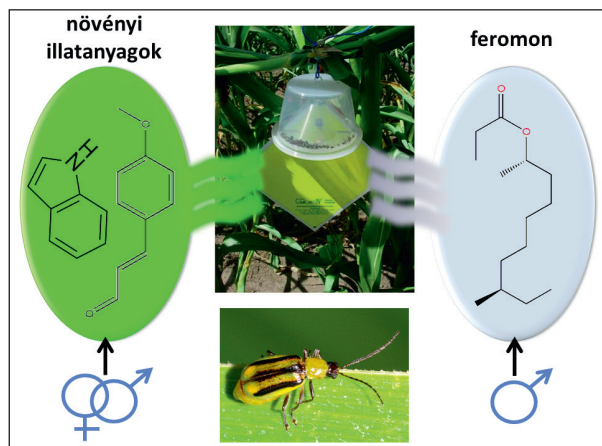
5. ábra. Az elektroantennográfiás technika (EAG) sémája. A nedvesített légáramba juttatott illatanyagok receptor-potenciál változást generálnak minden, az adott anyagra érzékeny receptorsejten, melyek összeadódva létrehozzák az EAG-jelet. Akár csalogató, akár taszító viselkedést vált is ki egy vegyület a rovarból, az általa kiváltott EAG-jel mindig negatív irányultságú (Molnár B. P. felvétele)



a különböző fajok a fajtársak által termelt feromonhoz vonzódnak. Ahhoz, hogy ez evolúciósan hatékonyan működjön, az is kell, hogy a párkereső ivar detektorai a fajtárs feromonjára legyenek hangolva, így a pártalálás rátermettségi foka maximális, mivel az egyedek nem fecsérelik az erőforrásaikat a nem fajtársakhoz való vonzódással. Nemrég kiderült, hogy habár mindez a fajok között működik, a már régóta jól ismert fajon belüli

va jutnak el céljukhoz, habár az illatanyagok ebben játszott jelentőségét illetően megoszlanak a vélemények. Valószínűleg ahányféle rovar, annyiféle stratégia: egyeseknél fontosabbak a szaglási információk, másoknál ezek kiegészülnek vizuális vagy egyéb információkkal is.

Példának szolgájon két, az amerikai kukoricabogár fogására szintén az MTA ATK Növényvédelmi Intézetében kifejlesztett csapda (6. ábra).



6. ábra. A Csalomon® KLPfero+ és KLPflor+ csapdákat az amerikai kukoricabogár befogására fejlesztették ki.

Ha a csapdát 8-metil-2-decil-propanoátot tartalmazó feromon-csalétekkel látjuk el, csak hím bogarakat fogunk, míg ha a nitrogéntartalmú indol és 4-metoxi-fahéjaldehid keverékét használjuk, nőstényeket és hímeket is csalogatunk (Források: www.nki.hu, www.pbbase.com)

Ezek egyike a faj hímjeit fogja csak, és a nőstényekből azonosított szexferomont használja csalogatóanyagként. Ez, mint ahogy az összes nőstény feromonnal működő csapda, a hímeket téveszti meg azáltal, hogy az ellenkező ivarú fajtársak által termelt illatanyagot bocsátja ki. A másik, szintén kukoricabogarakat fogó csapda azonban tápnövény-illatanyagokat párologtat ki, ami mindkét ivart csalogatja, mivel mind a nőstények, mind a hímek táplálkoznak bogárként, s a csapda illatanyagai tápnövény jelenlétét jelezhetik számukra.

„feromon-tájszólás” (dialektus) esetében nem ennyire kifinomult, és az ez alapján elkülönülést mutató populációkon ható szelekció, ami a fajképződést segítené elő, kis hatékonyságú. A kukoricamolynek két ilyen dialektusa ismert (E- és Z-vonal), ahol a nőstények két észter-típusú vegyületet termelnek különböző arányban. Ahol a kétfajta dialektusú populációk átfednek, keveredés történhet köztük, és köztes arányú feromonelegyek keletkezhetnek, illetve a hibrid hímek is a köztes elegyekre a legérzékenyebbek. Ügyes kísérletek felhasználásával nemrég fény derült ennek a keveredésnek az egyes részleteire. Úgy tűnik, hogy ha például egy Z-vonalbeli hím megérzi egy Z-vonalbeli nősténynek a specifikus feromon-keverékét, ez az arány rögzítődik a keresőképeben. Miután felszállt, hogy megkeresse az adott nőstényt, és jelen vannak E-vonalbeli feromonelegyet termelő nőstények is a közelben, akkor a kétfajta illatelegyes összekeveredhet a levegőben, s a Z-hím szaglórendszere nem elég rugalmas ahhoz, hogy ezt a változást folyamatosan térképezze és kövesse. Emiatt előfordul, hogy egy Z-hím egy E-nősténnyel párosodik, és ez fordítva is igaz.

A bemutatott séma igaz lehet a tápnövényűket kereső rovarokra is, melyek a növényből származó illatanyagokat felhasznál-

Irodalom

- Jermy, T. 1966, *Entomol. Exp. Appl.* 9: 1-12
 Jermy, T., Szentesi, Á. 1978, *Entomol. Exp. Appl.* 24: 258-271
 Jermy, T., Szentesi, Á., Tóth, M., Szöcs, G. 2006, *Acta Phytopathol. Entomol. Hung.* 41: 121-135
 Kaissling, K.-E. 1971, in: L.M. Beidler (szerk.), *Handbook of sensory physiology IV, Part 1: Olfaction*. Springer, pp. 351-431
 Kárpáti, Zs., Tasin, M., Cardé, R. T., Dekker, T. 2013, *PNAS* 110: 7377-7382
 Keil, T. A. 1999, in: B.S. Hansson (szerk.), *Insect olfaction*. Springer, pp. 6-47
 Schoonhoven, L. M., van Loon, J. J. A., Dicke, M. 2005, in: L.M. Schoonhoven, J.J.A. van Loon, M. Dicke (szerk.), *Insect-plant biology*. Oxford University Press, pp. 135-168
 Szöcs, G., Tóth, M. 2010, *Növényvédelem* 46: 645-653
 Tóth, M., Csonka, É., Szarukán, I., Vörös, G., Furlan, L., Imrei, Z., Vuts, J. 2006, *Int. J. Hort. Sci.* 12: 57-62
 Zboray, G. 1997, in: Sass M. és Zboray G. (szerk.), *Összehasonlító anatómiai előadások XII*. ELTE Eötvös Kiadó, p. 96