

## ELEKTROANTENNOGRÁFIÁS VÁLASZ-SPEKTRUMOK: MIRE JÓK ÉS MIRE NEM?

Vuts József és Tóth Miklós

MTA Növényvédelmi Kutatóintézete, 1022 Budapest, Herman Ottó út 15.

*Az elektroantennogram-technika (EAG) lényege, hogy a két elektród közé felpreparált élő rovarcsápra áramoltatott levegőbe hirtelen beinjektált feromonvegyület vagy növényi illatanyag a csápon potenciálváltozást idéz elő, ha azon a stimulust alkotó vegyületek valamelyikére érzékeny receptorok találhatók. Ezt az összureceptorpotenciál-változást regisztrálni lehet. Az így kapott regisztrátum az elektroantennogram. A műszer által felfogott jel felerősíthető, megjeleníthető és rögzíthető; ma már ezeket a folyamatokat számítógépes programok segítik. A módszer sokoldalú felhasználhatósága miatt hasznos kiegészítője a kémiai ökológiai kutatásoknak (rovarferomonok, növényi allelokemikáliák azonosítása), továbbá kemotaxonomiai és evolúciós következtetésekhez is elvezet.*

Az utóbbi évtizedekben a mezőgazdasági gyakorlatban egyre inkább előtérbe került az integrált növényvédelem módszere, mivel a növényevő rovarok elleni védekezésül használt széles hatásspektrumú inszekticideknek a célkártevőn kívül egyéb szervezetekre (többek között az emberre) is kimutatták károsító hatását. Az integrált növényvédelem repertoárjába agrotechnikai, biológiai és kémiai módszerek egyaránt beletartoznak, ezeket együttesen, összehangoltan alkalmazzák a növényvédők szerek minél kisebb mérvű felhasználása végett (Jenser 2003). A kártevők fajspecifikus, pontos előrejelzése hatékony módszere annak, hogy csökkenthessük a kijuttatott rovarölő szerek mennyiségét. A feromon- és növényi illatanyagok csapdák, melyek az adott kártevő valamelyik ivarának mesterségesen előállított szexferomonját vagy a tápnövényből származó vegyületeket tartalmazzák, kiválóan alkalmasak erre a feladatra (Tóth 1990). A csapdák csalétkében lévő vegyületek azonosítása többlépcsős folyamat, melynek egyik lépését jelenthetik az elektroantennogram vizsgálatok (EAG).

### Az elektroantennogram működési elve

A levegőbe kibocsátott feromonok illetve a tápnövényből származó illatanyagok a rovarok

szaglószerén, a csápon lévő szaglóképletek felületén kötődnek meg, melyek kutikuláján a legtöbb esetben pórusok vannak (Kaissling 1996). A szaglóképletek alapjánál 1–5 idegsejt ül, ezek dendritjei annak limfájába nyúlnak bele. Az idegsejtekből axonok vezetnek az ingerületet az agyi szaglólébe felé (Keil 1999).

A szaglóképletek felszínén megkötődött illatanyag-molekulák a szenzillum falát átlýgató pórusokon keresztül a folyadékterig vándorolnak (Schneider 1992). A limfában található fehérjék ('odour-binding proteins', OBPs) megkötik a feromonmolekulákat, és a dendrit membránján lévő receptoraikhoz szállítják őket (Kaissling 1996). Ha az idegsejt ennek hatására bekövetkező depolarizációja túllép egy küszöbértéket, receptorpotenciál keletkezik, mely után röviddel beindul a membrán egyensúlyi potenciáljának visszaállítása, a repolarizáció (lásd pl. Pap 1990). Ha a receptorpotenciálok hirtelen változása azonos időben egyszerre több (ugyanarra a vegyületre reagáló) sejten következik be, az összegzett receptorpotenciál-változást megfelelő mérőműszerrel regisztrálhatjuk. Az így regisztrált görbe neve az elektroantennogram (Schneider 1957, 1964, Schoonhoven és mtsai 1988).

1953 és 1956 között Franciaországban és Németországban számos kutatócsoport végzett

kísérleteket elektródák közé felpreparált élő rovarcsápokon különböző illatanyagokat vizsgálva erősítők és oszcilloszkópok felhasználásával, hogy valamilyen elektromos jelet tudjanak mérni a csáp stimulálása során, ami arra utalhat, hogy a csápon az adott vegyület érzékeléséért felelős receptorok vannak. Ezekben a korai, elég kezdetleges kísérletekben a csáp ingerlésekor mindössze a zajsztint növekedését regisztrálhatták (SYNTECH felhasználói Kézikönyv 1998).

Elsőként Schneidernek (1957) sikerült az ingerületbe jött csápon potenciálkülönbséget mérnie, és a jelenségnek ő adta az elektroantennogram nevet.

### Az EAG-módszer felhasználási területei

Az EAG módszer nélkülözhetetlen segítséget adhat egy adott rovarfaj feromonjának vagy a tápnövényből származó illatanyagok azonosításában, hiszen az elkészített kivonat komponensei közül segít kiszűrni azokat, melyek érzékelésére a rovar csápjá hangolva van (Arn és mtsai 1975). A későbbi kémiai szerkezetazonosítási erőfeszítéseket tehát csak ezeknek a komponenseknek a körére célszerű szűkíteni.

A hetvenes évek végétől, amikor már számos lepkefaj feromonjának komponensei ismertté váltak, lehetségessé vált az EAG egy másik fajta alkalmazása is: a már más fajokból feromontként ismert vegyületek sorozatára adott válaszspektrumok mérése (Roelofs 1977, 1984).

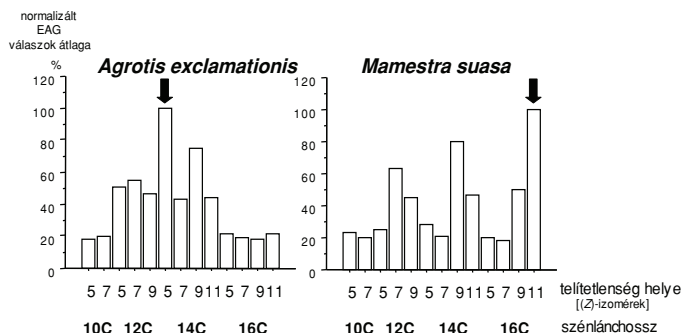
E dolgozatunkban saját és irodalmi példákon szeretnénk bemutatni az EAG-válaszspektrumok alkalmazásának lehetőségeit és azok korlátait.

### Szexferomon-komponensek vizsgálata

A feromonhoz hasonló szerkezetű (pl. csak a kettős kötés helyzetében eltérő alifás acetátok, alkoholok stb.) vegyületek sorozatában általában a legnagyobb amplitúdójú EAG-választ a természetes feromon főkom-

ponensével azonos vegyület váltja ki (Roelofs 1977). Példaként a felkiáltójeles bagolylepke (*Agrotis exclamationis* L.) és a tarka kertibagoly (*Mamestra suasa* Denis et Schiffermüller) (Lepidoptera: Noctuidae) laboratóriumunkban készült EAG-válaszspektrumait mutatjuk be (1. ábra). A felkiáltójeles bagolylepke feromonjának fő komponense a (Z)-5-tetradecenil acetát (Bestmann és mtsai 1980), a tarka kertibagolyé pedig a (Z)-11-hexadecenil acetát (Tóth és mtsai 1986); az ezekre a vegyületekre adott EAG-válaszok egyértelműen kiemelkednek mindkét faj esetében.

Vannak azonban kivételes esetek, amikor nem a feromonban legnagyobb mennyiségben jelen levő vegyület adja a legjobb EAG-választ. Az akácmolynál (*Etiella zinckenella* Treitschke) (Lepidoptera: Phycitidae) négy molekuláról derült ki, hogy a faj mirigykivonatában jelen van. Ezek közül a (Z)-11-tetradecenil-acetát bizonyult a fő feromonkomponensnek, mégis a hozzá képest csak körülbelül tizedannyi mennyiségben előforduló (Z)-9-tetradecenil-acetát az előbbinél másfélszer nagyobb amplitúdójú választ váltott ki a csápból (Tóth és mtsai 1989). Egy másik példa az *Argyrotaenia citrana* Fernald (Lepidoptera: Tortricidae) faj esete, ahol a nőtények a (Z)-11-tetradecenilt 15-ször nagyobb mennyiségben termelik, mint a (Z)-11-tetradecenil-acetátot, mégis az utóbbira nagyobb EAG-választ adtak a hímek, mint az aldehidre (Roelofs 1977).



1. ábra. Különböző szénlánc-hosszúságú, a kettős kötést különböző helyeken tartalmazó acetátok által kiváltott, normalizált EAG-válaszok az *Agrotis exclamationis* és a *Mamestra suasa* fajok hímjei esetében. (Tóth és mtsai, nem publikált). A nyilak a fő feromonkomponenst mutatják, melyre a hímek a legnagyobb EAG-választ adták. Ismétlések száma: 5

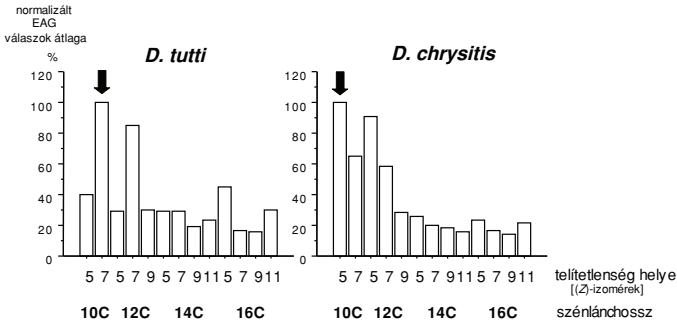
### *Feromonkomponensek a kemotaxonómiai kutatásokban*

Az elektroantennográfiás válaszspektrumok hasznos kiegészítői lehetnek olyan vizsgálatoknak, melyekben közeli rokon fajok rendszertani státusát kutatják. Az ilyen irányú próbálkozások egyik úttörőjének tekinthető Priesner (1979) munkája, aki 30 lepkefaj nőtényének feromontermelő mirigyéből előállított kivonatot vizsgált ugyanezen 30 lepkefaj hímjeinek csápján. A hímek EAG-válaszai a fajtárs, illetve az azonos alcsaládba vagy családba tartozó nőtények mirigykivonataira specifikusak voltak, egy „EAG-csoportot” alkottak, ami megfelelt egy monofiletikus taxonómiai egységnek (faj, alcsalád, család). Minél közelebbi rokonságban álltak a vizsgált fajok egymáshoz, a kiváltott EAG-válasz annál nagyobb volt.

#### A *Diachrysia* fajok (Lepidoptera: Noctuidae) példája

Kostrowicki (1961) a Palearktisz Plusiinae-fajairól szóló munkájában az olvasható, hogy a *Diachrysia tutti* Kostrowicki lepkefaj morfológiai alapon jól elkülöníthető a közeli rokon *D. chrysitis* L. fajtól eltérő szárnymintázata, testmérete, illetve a genitáliák különbözősége alapján. Kostrowicki eredményeit azonban számos taxonómus nem fogadta el, sőt a svéd Lepidoptera-fajlistáról törölték is a *D. tutti* fajt, s mint a *D. chrysitis* szinonimáját használták (Svensson 1967). Priesner (1985) csapdázásos kísérleteiben (Németország) (Z)-5-decenil-acetát és (Z)-7-decenil-acetát vegyületekből álló kétkomponensű csalétkelivel nagy számban fogta a *D. chrysitis* fajt, de megfigyelte, hogy a két acetát különböző arányú elegyei különböző szárnymintázatú lepkéket vonzottak. A (Z)-5-decenil-acetát/(Z)-7-decenil-acetát 10:1 arányban alkalmazva főként a *chrysitis* szárnymintázatú egyedeket csalogatta, viszont ugyanezen szintetikus szextraktánsokat 2:100 arányban a csalétekbe téve, az a legnagyobb mértékben *tutti* típusú egyedeket fogott. Az 1:1 arányú „kötés” kombináció mindkét szárnymintázat típusra vonzó hatású volt. Priesner vizsgálatai újból fel-

élesztették a *Diachrysia*-vitát, hiszen a *D. chrysitis* faj közép-európai populációinak két olyan formáját sikerült észlelnie, melyek morfológiai sajátágaikban (szárnymintázat, ivarszervek felépítése, testméret) jelentősen átfednek, viszont a feltételezett feromonkomponensre adott válaszuk alapján elkülönülnek egymástól. Ennek eldöntésére, hogy két különálló fajról van-e szó, Löfstedt és mtsai (1994) Németországból, Magyarországból és Svédországból származó lepkéket laboratóriumi körülmények között tenyésztettek. A nőtények potrohából ki-preparált feromontermelő mirigyekből kivonatot készítettek, s ezt gázkromatográfhoz kapcsolt tömegspektrométeres analízisnek (GC-MS) vették alá. A GC-MS eredmények szerint a *chrysitis* típusú nőtények legnagyobb mértékben (85%) (Z)-5-decenil acetátot, a *tutti* típusba soroltak pedig főként (90%) (Z)-7-decenil-acetátot termeltek. A hímek csápjain végzett EAG-vizsgálatok arra keresték a választ, hogy a csapdázásos kísérletekben a *chrysitis*-csalétekre bepuolt átmeneti szárnymintázatú hímek csak morfológiailag vagy feromon szempontjából (reproduktív izoláció) is átmenetiek-e. Az EAG válaszspektrumuk tanúsága szerint a *chrysitis* típusú hímek a legnagyobb választ a (Z)-5-decenil-acetátra adták, a (Z)-7-decenil-acetátra adott válasz szignifikánsan kisebb volt, a *tutti*-hímeken pedig az utóbbi vegyület iránt tapasztaltak nagyobb érzékenységet (2. ábra). Szabadföldi csapdázásos kísérletek során a *chrysitis*-csalétekkel ellátott csapdák által fogott hímek többnyire a *chrysitis*-féle EAG-választ adták, de előfordultak ugyanezen csapdákban olyan példányok is, melyek csápválasza a *tutti*éhoz hasonlított (amely esetleg hibridizáció eredménye lehet). Végeredményben az EAG-válaszok arányai alapján sikerült egy olyan elektrofiziológiai jellemzőt találni, mely segítségével a két forma élebben elkülöníthető, mint a szárnymintázat alapján. A problémát tovább boncolgató genetikai és enzim-polimorfizmuson alapuló kísérletek nem hoztak egyértelmű eredményt, a jelenség magyarázatára különböző elméletek születtek (pl. Priesner 1985, Löfstedt és mtsai 1994), melyek azt sugallják, hogy a két forma a fajképződés késői állapotában jár, de még nem jött létre



2. ábra. Különböző szénláncosszúságú, a kettős kötést különböző helyeken tartalmazó acetátok által kiváltott, normalizált EAG válaszok a *Diachrysia tutti* és *D. chrysitis* fajok hímjei esetében (az alapadatok Löfstedt és mtsai 1994 munkájából). A nyílak a fő feromonkomponenst mutatják, melyre a hímek a legnagyobb EAG-választ adták. Ismétlések száma: 5

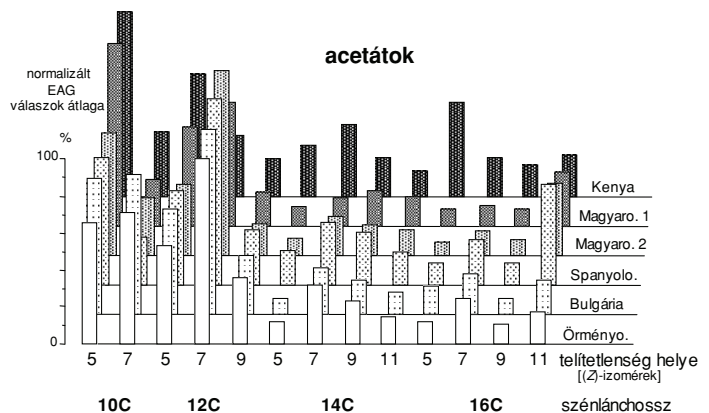
olyan mértékű izoláció, amely meggátolná a kereszteződést.

A vetési bagolylepke (*Agrotis segetum* Denis et Schiffermüller) (Lepidoptera: Noctuidae) példája

A vetési bagolylepke széles elterjedésű faj, Európától Ázsián át egészen Dél-Afrikáig megtalálható (Balachowsky 1972). Szexferomonját a (Z)-5-decenil-, (Z)-7-dodecenil- és (Z)-9-tetradecenil-acetát alkotja (Löfstedt és mtsai 1982). Európa számos országában az előbb említett vegyületeket önmagukban, párosával, illetve együtt alkalmazva, a hármas elegy eredményezte a legnagyobb fogásokat a többi csalétek-kombinációval szemben, de az egyes kísérleti helyszínek között voltak kisebb-nagyobb eltérések: előfordult, hogy bizonyos komponensek önmagukban vagy némely kettős kombináció a hármas elegyéhez hasonló fogásokat eredményezett, arra utalva, hogy a hímek feromonérzékelésében földrajzi különbségek lehetnek (Arn és mtsai 1983). Ezt támasztották alá azok a kísérletek is, melyeket a vetési bagolylepke bolgár és örmény populációin végeztek

(Hansson és mtsai 1990). A mirigykivonat-analízisek alapján a nőstények által termelt (Z)-5-decenil-, (Z)-7-dodecenil- és (Z)-9-tetradecenil-acetát aránya a kelet-európai populáció egyedein 1:42:57, és a nyugat-ázsiai igen hasonló módszerekkel korábban kutató svéd és francia populációk azonban abban különböztek a bolgár/örmény egyedektől, hogy az előbbieket nőstényei jóval nagyobb mennyiségben termelték a (Z)-5-decenil-acetátot [4:52:44 és 47:40:13 (Hansson és mtsai 1990)]. A vizsgálatok alapján a vetési bagolylepke európai populációját legalább három típusba (francia, svéd, illetve bolgár/örmény) sorolták, ezek az adatok a faj feromonális kommunikációjának polimorf jellegét tükrözik.

Korábbi vizsgálatainkban az EAG válaszspektrumok azt mutatták, hogy az örmény, bulgár és spanyol hímek csápjai a legerőteljesebben a (Z)-7-dodecenil-acetátra, az afrikai Kenyából származó populáció csápjai pedig a (Z)-5-decenil-acetátra válaszoltak (3. ábra). A Szaharától délre élő populációk számára a decenilvegyület fontosságát igazolta az is, hogy a kenyai csapdázásos kísérletekben a csak a (Z)-5-



3. ábra. Különböző szénláncosszúságú, a kettős kötést különböző helyeken tartalmazó acetátok által kiváltott, normalizált EAG-válaszok az *Agrotis segetum* magyarországi, kenyai, spanyolországi, bulgáriai és örményországi populációján (Tóth és Szócs, nem publikált)

decenil-acetáttal csalétkezett csapdák fogták a legtöbb vetési bagolylepkét, európai és ázsiai kísérleti helyeken pedig egységesen a mindhárom acetátot együtt tartalmazó csalétkek voltak a leghatásosabbak (Tóth és mtsai 1992). Az eredményeket megerősíti, hogy a későbbiek során szintén a (Z)-5-decenil-acetátot találták a nőstények által termelt feromon fő összetevőjének is egy zimbabwei vetésibagolylepke-populációban (Wu és mtsai 1999). Nagyon érdekes, hogy a magyarországi vetési bagolylepke hímek között mindkét EAG-választípus is megtalálható volt: a „magyar 1.” típusú hímek csápjai a (Z)-5-decenil vegyületre, a „magyar 2.” típusúak viszont a (Z)-7-dodecenil vegyületre voltak érzékenyebbek (3. ábra). Ez arra utalhat, hogy a közép-európai vetésibagolylepke-populációkban több feromontípus képviselheti magát.

Összességében elmondható, hogy a vetési bagolylepke populációi Euráziában többé-kevésbé fokozatos átmenetet mutatnak, a Szaharától délre élő populáció feromonális kommunikációja tekintetében viszont élesen elkülönül minden más területtől (Tóth és mtsai 1992, Wu és mtsai 1999).

#### *Növényi eredetű allelokemikáliák kutatása*

Az elektroantennográfiás technikát nem csak feromonok, hanem növényi eredetű allelokemikáliák kutatásában is fel lehet használni. A tápnövény általában számos vegyületet bocsát ki (pl. zöldlevél-illatanyagok, virág-illatanyagok) (Knudsen és mtsai 1993). A rovar ezt a keveréket érzékeli és hasonlítja össze a genetikailag kódolt, a faj tápnövényére jellemző illatanyag-mintázattal, s ha a kettő mint „kulcs a zárba” illeszkedik, tovább folytatódnak a rovar tápnövény-felismerési, tesztelési lépései (Schoonhoven és mtsai 1988). A szélesebb érzékenységspektrumú, többfajta vegyületre különböző mértékben reagáló, átfedő érzékenységű „generalista” szaglósejteknél a növényi illatanyagok kommunikáció tekintetében jóval ritkábban fordulnak elő „specialista” sejtek a rovarokon, de bizonyos oligofág rovarok tápnövény-illatanyagok érzékelésére specializálódott receptorai ilyenek (Hansson és mtsai 1999, Larsson és mtsai 2001, Stensmyr és mtsai 2001).

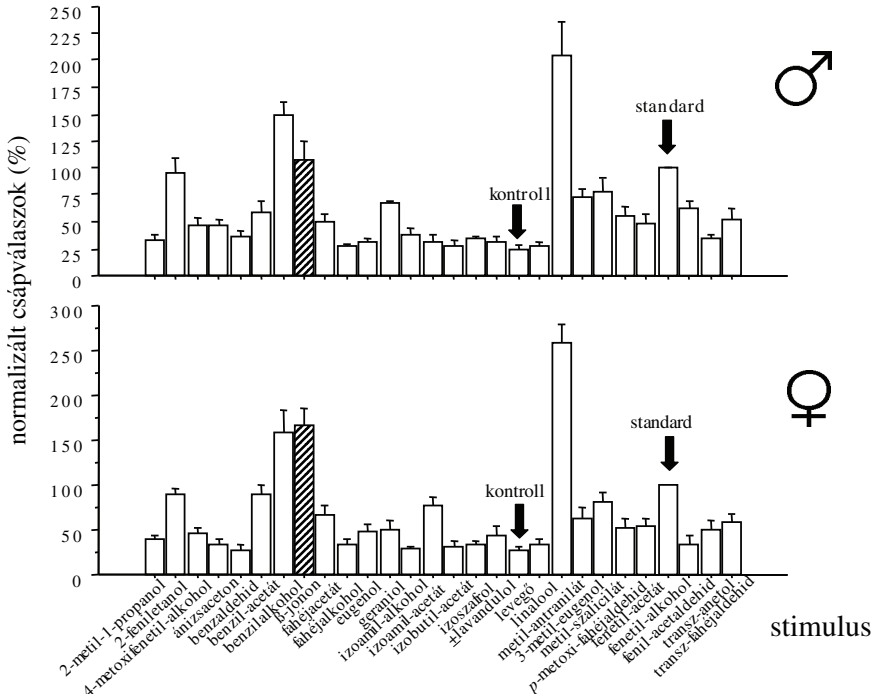
#### Az amerikai kukoricabogár (*Diabrotica v. virgifera* Le Conte; Coleoptera: Chrysomelidae) példája

Az amerikai kukoricabogár hímjeinek és nőstényeinek növényi eredetű illatanyagok sorozatára adott EAG válaszspektrumát vizsgálva a legnagyobb választ a metil-antranilát adta (4. ábra) (Tóth és mtsai 2007). Ez a vegyület a faj irodalomból ismert attraktánsa (Hammack és Petroski 2004). Érdekes azonban, hogy a 4-metoxi-fahéjaldehid, amely az egyik legszéleskörűben alkalmazott, hatékony csalogató anyaga a kukoricabogár észak-amerikai, illetve európai populációinak (Metcalf és mtsai 1995, Tóth és mtsai 2003), csupán gyenge EAG-választ adott. Az eredmények arra utalnak, hogy a növényi illatanyagokra adott EAG-válaszspektrumokban a nagy választ adó vegyületek között nagy valószínűséggel találhatunk olyanokat, melyeknek viselkedésbefolyásoló (szerencsés esetben csalogató) hatásuk van, létezhetnek azonban más, a faj számára jelentős, csalogató hatás szempontjából hatékony vegyületek is, melyeket azonban az EAG-válaszok alapján nem tudunk kiszűrni.

Az említett vizsgálatban a válaszok intenzitásának eloszlása hasonló volt a két ivarnál (4. ábra). Az egyetlen csekély különbség, hogy a  $\beta$ -jononra a nőstények relatíve erősebb választ mutattak, mint a hímek. A bemutatottak előre vetítik az EAG-válaszspektrumok egy újabb alkalmazási lehetőségét: segítségükkel olyan növényi illatanyagok szűrhetők ki, melyek az egyik ivar számára különleges jelentőségűek, és pl. alkalmasak lehetnek egy, az adott ivarra szelektíven érzékeny ingeren alapuló csalétek kifejlesztéséhez. A kukoricabogáron a fenti eredmények szerint egy, a nőstényekre erősebben ható csalétekfejlesztés a  $\beta$ -jonon vizsgálatán alapulhat, a többi vegyület ebből a szempontból valószínűtlen, hogy szerepet játszhatna.

#### A *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera: Plutellidae) példája

Az elektroantennográfiás technika közreműködésével derült fény bizonyos izotiocia-



4. ábra. A *Diabrotica v. virgifera* nőtényneinek és hímjeinek normalizált EAG-válaszai különböző növényi illatanyagokra (az alapadatok Tóth és mtsai, 2007 munkájából). A nyílak a  $\beta$ -jonont jelölik, amelyre a nőténynek viszonylag nagyobb választ adtak, mint a hímek

nátok (iberin, szulforafán) petézést serkentő hatására a *P. xylostella* molyfaj esetében; ezeket a vegyületeket a faj tápnövényéből, a káposztából sikerült izolálni. A laboratóriumi viselkedésvizsgálatok során a két izotiocianáttal kezelt szűrőpapírdarabok váltottak ki az állatból petekakást, összhangban az elektrofiziológiás eredményekkel (Renwick és mtsai 2006).

#### A burgonyabogár (*Leptinotarsa decemlineata* Say) (Coleoptera: Chrysomelidae) példája

Weissbecker és mtsai (1999) kísérleteikben azt kutatták, hogy a burgonyabogár rágása nyomán felszabaduló másodlagos növényi anyagcseretermékek mekkora EAG-választ váltanak ki a bogárfaj egyik ragadozójából, a *Perillus bioculatus* Fabr. (Hemiptera: Pentatomidae) poloskafajból. A levegőből történő illatanyaggyűjtés ('volatile collection') után következő gázkromatográfiás vizsgálatok két, a burgonya rágása következtében felszabaduló vegyületet, a

béta-kariofillént és a béta-szelinént mutatták ki legnagyobb mennyiségben, és a poloska csápja is erre a két anyagra adta a legnagyobb EAG-választ. Ez arra utalhat, hogy a ragadozó felhasználja a prédája táplálkozása során felszabaduló növényi illatanyagokat táplálékkeresés közben.

Habár a rovarok kémiai kommunikációjával kapcsolatos ismeretek még elég hiányosak, az EAG-módszer segítségével történő vizsgálatok nagyban hozzájárulhatnak a jelenségek jobb megértéséhez. Kezdvé a genetikai szintű kérdésektől, amelyek többek között a feromontermelés és -érzékelés gének általi meghatározottságát tárgyalják (Roelofs és mtsai 1987), a fajok szexferomonokkal történő reproduktív izolációján át (Roelofs és Cardé 1974, Löfstedt és mtsai 1994), egészen az evolúciós problémáig, ahol az elektroantennográfiás mérések jól kiegészítették a DNS- és fehérjeszekvenciák nyújtotta információkat filogenetikai törzsfák készítése során (pl. Löfstedt 1991, 1993, Dugdale 1997, Krasnoff 1997, Foster és mtsai 1997).

## Köszönetnyilvánítás

A kenyai vetésibagolylepke-populáció tenyésztéséhez az indító egyedeket *Dr. M.J.W. Cock* (CIBC, Nairobi, Kenya) bocsátotta rendelkezésünkre, amiért ezúton is hálás köszönetünket nyilvánítjuk. *Dr. Szócs Gábort* (MTA NKI, Budapest) köszönet illeti az itt először publikált EAG-válaszspektrumokhoz felhasznált lepkeanyag fajazonosságának ellenőrzéséért, valamint számos hasznos javaslatáért, melyekkel a kézirat javításához járult hozzá.

Munkánkat a GVOP 3.2.1-2004-04-0153/3.0 és az OTKA T37355 pályázatának támogatásával végeztük.

## IRODALOM

- Arn, H., Städler, E. and Rauscher, S. (1975): The electroantennographic detector – a selective and sensitive tool in the gas chromatographic analysis of insect pheromones. *Z. Naturforsch.*, 30: 722–725.
- Arn, H., Esbjerg, P., Bues, R., Tóth, M., Szócs, G., Guerin, P. and Rauscher, S. (1983): Field attraction of *Agrotis segetum* males in four European countries to mixtures containing three homologous acetates. *J. Chem. Ecol.*, 9: 267–276.
- Balachowsky, A. S. (1972): *Entomologie Appliquée A L'Agriculture. Tome II. Lépidoptères*, Masson et Cie., 1276–1278.
- Bestmann, H. J., Brosche, T., Koschatzky, K. H., Michaelis, K., Platz, H., Vostrowsky, O. and Knauf, W. (1980): Pheromone XXX. Identifizierung eines neuartigen Pheromonkomplexes aus der Graseule *Scotia exclamationis* (Lepidoptera). *Tetrahedron Lett.*, 21: 747–750.
- Dugdale, J. S. (1997): Pheromone and morphology-based phylogenies in New Zealand Tortricid moths. In: Cardé, R. T. and Minks, A. K. (szerk.): *Insect Pheromone Research. New Directions*. Chapman and Hall, 463–489.
- Foster, S. P., Muggleston, S. J., Löfstedt, C. and Hansson, B. (1997): A genetic study on pheromonal communication in two *Ctenopseustis* moths. In: Cardé, R. T. and Minks, A. K. (szerk.): *Insect Pheromone Research. New Directions*. Chapman and Hall, 514–524.
- Hammack, L. and Petroski, R. J. (2004): Field capture of northern and western corn rootworm beetles relative to attractant structure and volatility. *J. Chem. Ecol.*, 30: 1809–1825.
- Hansson, B. S., Tóth, M., Löfstedt, C., Szócs, G., Subchev, M. and Löfqvist, J. (1990): Pheromone variation among Eastern European and a Western Asian population of the turnip moth *Agrotis segetum*. *J. Chem. Ecol.*, 16: 1611–1622.
- Hansson, B. S., Larsson, M. C. and Leal, W. S. (1999): Green leaf volatile-detecting olfactory receptor neurones display very high sensitivity and specificity in a scarab beetle. *Physiol. Ent.*, 24: 121–126.
- Jenser G. (szerk.) (2003): *Integrált növényvédelem a kártevők ellen. Mezőgazda Kiadó, Budapest, 7–15.*
- Kaissling, K.-E. (1996): Peripheral mechanisms of pheromone reception in moths. *Chem. Senses*, 21: 257–268.
- Keil, T. A. (1999): Morphology and development of the peripheral olfactory organs. In: Hansson, B. S. (szerk.): *Insect Olfaction*, Springer-Verlag, Germany, 49–66.
- Knudsen, J. T., Tollsten, L. and Bergström, L. G. (1993): Floral scents – a checklist of volatile compounds isolated by head-space techniques. *Phytochemistry*, 33: 253–280.
- Kostrowicki, A. S. (1961): Studies on the Palaearctic species of the subfamily Plusiinae (Lepidoptera, Phalaenidae). *Acta Zool. Cracoviensia*, 6: 367–472.
- Krasnoff, S. B. (1997): Evolution of male Lepidopteran pheromones: a phylogenetic perspective. In: Cardé, R. T. and Minks, A. K. (szerk.) (1997): *Insect Pheromone Research. New Directions*. Chapman and Hall, 490–504.
- Larsson, M. C., Leal, W. S. and Hansson, B. S. (2001): Olfactory receptor neurons detecting plant odours and male volatiles in *Anomala cuprea* beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *J. Insect Physiol.*, 47: 1065–1076.
- Löfstedt, C., van der Peers, J. N. C., Löfqvist, J., Lanne, B. S., Appelgren, M., Bergström, G. and Thelin, B. (1982): Sex pheromone components of the turnip moth, *Agrotis segetum*: chemical identification, electrophysiological evaluation and behavioural activity. *J. Chem. Ecol.*, 10: 1305–1321.
- Löfstedt, C. (1991): Evolution of moth pheromones. *Proc. Conf. Insect Chem. Ecol.*, Tábör, 1990. Academia Prague and SPB Acad. Publ. The Hague, 57–73.
- Löfstedt, C. (1993): Moth pheromone genetics and evolution. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 340: 167–177.
- Löfstedt, C., Hansson, B. S., Tóth, M., Szócs, G., Buda, V., Bengtsson, M., Ryrholm, N., Svensson, M. and Priesner, E. (1994): Pheromone differences between sibling taxa *Diachrysia chrysitis* (Linnaeus, 1758) and *D. tutti* (Kostrowicki, 1961) (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Chem. Ecol.*, 20: 91–109.
- Metcalf, R. L., Lampman, R. L. and Deem-Dickson, L. (1995): Indole as an olfactory synergist for volatile kairomones for Diabrotic beetle. *J. Chem. Ecol.*, 21: 1149–1162.
- Pap L. (1990): Az ideggyűrű szállítása. In: Darvas B. (szerk.): *Növényvédelmi rovarélettan és toxikológia*, DATE, Debrecen, 69–77.
- Priesner, E. (1979): Progress in the analysis of pheromone receptor systems. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 11: 533–546.
- Priesner, E. (1985): Artspezifische Sexuallockstoffe für Männchen von *Diachrysia chrysitis* (L.) und *tutti* (Kostr.) (Lepidoptera, Noctuidae: Plusiinae). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, 58: 373–391.
- Renwick, J. A. A., Haribal, M., Gouinguene, S. and Stadler, E. (2006): Isothiocyanates stimulating oviposition by the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *J. Chem. Ecol.*, 32: 755–766.
- Roelofs, W. L. and Cardé, R. T. (1974): Sex pheromones in the reproductive isolation of lepidopterous species.

- In: **Birch, M. C.** (szerk.): North-Holland Research Monograph Frontiers of Biology, vol. 32, Pheromones, North-Holland Publishing Co., Amsterdam, 96–114.
- Roelofs, W. L.** (1977): The scope and limitations of the electroantennogram technique in identifying pheromone components. In: **McFarlane, N. R.** (szerk.): "Crop Protection Agents – Their Biological Evaluation", Academic Press, NY, 147–165.
- Roelofs, W. L.** (1984): Electroantennogram assays: rapid and convenient screening procedures for pheromones. In: **Hummel, H. E.** and **Miller, T. A.** (szerk.): (1984): Techniques in Pheromone Research, Springer-Verlag, New York–Berlin–Heidelberg–Tokyo, 131–159.
- Roelofs, W. L., Glover, T., Tang, X-H., Sreng, I., Robbins, P., Eckenrode, C., Löfstedt, C., Hansson, B. S. and Bengtsson, B. O.** (1987): Sex pheromone production and perception in European corn borer moths is determined by both autosomal and sex-linked genes. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 84: 7585–7589.
- Schneider, D.** (1957): Elektrophysiologische Untersuchungen von Chemo- und Mechanorezeptoren der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. Z. verg. Physiol., 40: 8–41.
- Schneider, D.** (1964): Insect antennae. Ann. Rev. Entomol., 9: 103–122.
- Schneider, D.** (1992): 100 years of pheromone research. Naturwissenschaften, 79: 241–250.
- Schoonhoven, L. M., Jermy, T. and van Loon, J. J. A.** (1988): Host plant selection: how to find a host plant. In: **Schoonhoven, L. M., Jermy, T. and van Loon, J. J. A.** (szerk.): Insect-Plant Biology - From physiology to evolution, Chapman and Hall, 121–153.
- Stensmyr, M. C., Larsson; M. C., Bice, S. B. and Hansson, B. S.** (2001): Detection of fruit- and flower-emitted volatiles by olfactory receptor neurons in the polyphagous fruit chafer *Pachnoda marginata* (Coleoptera: Cetoniinae). J. Comp. Physiol., 187: 509–519.
- Svensson, I.** (1967): Förändringar i Sveriges storfjärilfauna senaste tioårsperiod. Opusc. ent., 32: 233–251.
- SYNTECH felhasználói Kézikönyv, Hilversum, The Netherlands, 1998.
- Tóth, M., Szócs, G., Löfstedt, C., Hansson, B. S. and Subchev, M.** (1986): Sex pheromone components of *Mamestra suasa*: chemical analysis, electrophysiological activity, wind tunnel activity and field tests in two European countries. Ent. exp. appl., 42: 291–299.
- Tóth, M., Löfstedt, C., Hansson, B. S., Szócs, G. and Farag, A. I.** (1989): Identification of four components from the female sex pheromone of the lima-bean pod borer, *Etiella zinckenella*. Ent. exp. appl., 51: 107–112.
- Tóth M.** (1990): Kémiai kommunikáció a rovaroknál. In: **Darvas B.** (szerk.): Növényvédelmi rovarélettan és toxikológia, DATE, Debrecen, 98–105.
- Tóth, M., Löfstedt, C., Blair, B. W., Cabello, T., Farag, A. I., Hansson, B. S., Kovalev, B. G., Maini, S., Nesterov, E. A., Pajor, I., Sazonov, A. P., Shamshev, I. V., Subchev, M. and Szócs, G.** (1992): Attraction of male turnip moths *Agrotis segetum* (Lepidoptera: Noctuidae) to sex pheromone components and their mixtures at 11 sites in Europe, Asia and Africa. J. Chem. Ecol., 18: 1337–1347.
- Tóth, M., Sivcev, I., Ujváry, I., Tomasek, I., Imrei, Z., Horváth, P. and Szarukán, I.** (2003): Development of trapping tools for detection and monitoring of *Diabrotica v. virgifera* in Europe. Acta Phytopath. Hung., 38: 307–322.
- Tóth, M., Vuts, J., Szarukán, I., Juhász, I. and Manajlovics, F.** (2007): Preliminary study of female-targeted semiochemical baits for the western corn rootworm in Europe. J. Appl. Entomol., 131: 416–419.
- Weissbecker, B., van Loon, J. J. A. and Dicke, M.** (1999): Electroantennogram responses of a predator, *Perillus bioculatus*, and its prey, *Leptinotarsa decemlineata*, to plant volatiles. J. Chem. Ecol., 25: 2313–2325.
- Wu, W. Q., Cottrell, C. B., Hansson, B. S. and Löfstedt, C.** (1999): Comparative-Study of Pheromone Production and Response in Swedish and Zimbabwean Populations of Turnip Moth, *Agrotis-Setetum*. J. Chem. Ecol., 25: 77–196.

## ELECTROANTENNOGRAM RESPONSE SPECTRA – WHICH QUESTIONS CAN BE STUDIED AND WHICH NOT

**J. Vuts and M. Tóth**

Plant Protection Institute, Hungarian Academy of Sciences, H-1022 Budapest, Herman Ottó út 15. Hungary

The main point of the electroantennogram (EAG)-technique is that if an insect antenna prepared between two electrodes and stimulated by different volatiles carries the specific receptors of a given compound of the stimulus, a potential change will be evoked from it. This summated receptor potential change is called the electroantennogram. The sign can be amplified, visualized and recorded; nowadays these steps can be easily conducted by different softwares. The EAG-technique can be used as a complementary method of chemical ecology (identification of insect pheromones and plant allelochemicals), systematics and evolutionary analyses.

Érkezett: 2007. november 12.