

### Komplexa doftämnessekret hos gaddsteklar

GUNNAR BERGSTRÖM

Bergström, G.: Komplexa doftämnessekret hos gaddsteklar. [Complex volatile secretions in Hymenoptera, Aculeata.] – Ent. Tidskr. 100:121–124. Lund, Sweden 1979. ISSN 0013-886x.

Behaviour-releasing volatile secretions from bees, bumble bees and ants have been analyzed chemically and have been found to be composed of several components, mainly isoprenoids and fatty acid derivatives. Over the period 1963 to 1978 studies have been made on the Dufour gland secretion from about 35 species of bees (*Halictus*, *Lasioglossum*, *Colletes*, *Melitta*, and *Andrena*), the mandibular gland secretion from males and females of about 25 species of bees (*Andrena*, *Nomada*, *Colletes*, and *Prosopis*), the labial gland secretion from males of about 30 species of bumble bees (*Bombus* and *Psithyrus*) and the Dufour gland secretion from workers of about 20 species of Formicine ants (*Formica*, *Camponotus*, *Polyergus*, and *Lasius*). The multicomponent nature of most of these secretions is now discussed in terms of: biochemical potentiality, coevolution, mimetism, specificity, quantitative versus qualitative regulation of behaviour, exocrine selfstimulation, gradients in time and space, multifunctions, biochemical precursors and artefacts. The complexity of Hymenopteran volatile secretions can be explained by combinations of several of these factors.

G. Bergström, Avdelningen för ekologisk kemi, Göteborgs universitet, Fack, S-400 33 Göteborg, Sweden.

#### Inledning

Under perioden 1963 till 1978 har ett stort antal bin, humlor och myror undersökts kemiskt med avseende på sammansättningen av doftämnessekretet från bestämda körtlar: dufourkörtelsekretet hos ca 35 arter av bin (*Halictus*, *Lasioglossum*, *Colletes*, *Melitta* och *Andrena*), mandibularkörtelns innehåll från hannar och honor av ca 25 arter bin (*Andrena*, *Nomada*, *Colletes* och *Prosopis*), labialkörtelsekretet hos ca 30 humlearter (*Bombus* och *Psithyrus*) och dufourkörtelsekretet hos arbetare av ca 20 arter myror (*Formica*, *Camponotus*, *Polyergus* och *Lasius*) har analyserats.

Det har visat sig att de flesta sekretet består av blandningar av flera olika kemiska föreningar, framför allt isoprenoider (terpener) och fettsyra-derivat. Dessa kan vara kolväten, alkoholer, ketoföreningar, syror eller estrar – ofta i homologa serier – med från 5 till 25 kolatomer. De representerar alltså kemiska föreningar både med hög och medel/låg flyktighet. Estrar är den vanligas-

te föreningstypen. Dessa är enkla alifatiska estrar, laktoner eller terpenestrar. Den individuella variationen inom ett kön och en art är oftast obetydlig.

Flerkomponentkaraktären hos de flesta av de undersökta sekretet väcker frågan varför sekretet är så komplexa. Detta problem diskuteras här med avseende på följande faktorer: biokemisk potential, samutveckling, mimetism, specificitet, kvantitativ och kvalitativ reglering av beteende, exocin självstimulering, gradienter i tid och rum, flera funktioner, biokemiska försteg och artefakter. Stekelsekretetens komplexitet kan förklaras genom en kombination av flera av de nämnda faktorerna.

För en översikt över de biologiska problemställningarna, som sammanhänger med de undersökta sekretet, hänvisas till Kullenberg & Bergström (1973). Referenser till de originalarbeten, varpå föreliggande diskussion bygger, finns i Bergström (1979). När det gäller binas doftämnessekret har studiet av dessa sin upprinnelse i

de studier över *Ophrys*-orkidéernas pollinationsbiologi, som Kullenberg länge arbetat med, se bl.a. Kullenberg & Bergström (1976). Diskussioner om komplexa doftämnessekret har också publicerats av Silverstein (1977) och Blum (1977).

### Analystekniken

Den kemiska analysen sker genom isolering, separering och identifiering, där gaskromatografi och masspektrografi är huvudmetoderna, kompletterat med IR- och NMR spektrografi samt mikrokemiska metoder. I idealfallet sker den successiva kemiska analysen med koppling av de olika stegen till biologiska försök, både i fält och på laboratoriet. Man eftersträvar att göra den kemiska analysgången så sluten som möjligt för att undvika materialförluster och (oönskad) kemisk förändring. Identifieringsmetoderna är empiriska och komparativa och deras framgång står och faller med tillgången till väldefinierade referenssubstanser.

Isoleringen av doftämnen, som ibland innebär en samtidig anrikning, sker genom en eller flera av följande sex metoder: 1. "Omgivande luftvoly"m"-upptagning, 2. Kylfälla, 3. Adsorption på adsorptionsmedel i rör, 4. Adsorption på adsorptionsmedel i Petri-skål ("enflourage"), 5. Direkt i förkolonn eller 6. Extraktion i lösningsmedel. Varje metod har för- och nackdelar och behandlar föreningar med olika egenskaper olika. En så rättvisande bild som möjligt av vilka komponenter, som ingår i ett komplext sekret och i vilka proportioner dessa ingår, kan fås genom en kombination av analysresultaten från två eller flera av dessa tekniker.

### Livsbehov – delbeteenden

De viktigaste livsbehoven för de studerade steklarna kan sägas vara: parning, bobyggnad, födosamling och försvar. Därtill kommer den hos hannar av bin och humlor så typiska banflygningen (alt. patrulleringsflygning, revirflygning), som kan vara mer eller mindre regelbunden i tiden och rummet. Denna tycks vara mest utvecklad hos humlorna även om den har stor betydelse också för många bin.

Banflygningen innefattar parfymering och har väl närmast med reproduktionen att göra. Möjliggen kan den också uppfattas som ett alerterat

"stand-by"-beteende, ett delvis odeciderat beteende, som snabbt kan leda över i parningsbeteende.

Villkoren för att ett kemiskt kommunikationssystem, som går via luktsinnet, skall fungera är att: 1. Den avgivande organismen har ett adekvat beteende, 2. Sändaren producerar och avger flyktiga signaler, som kan överföras i luften, 3. Den mottagande organismen (som kan vara identisk med sändaren, en annan medlem av samma art eller en annan art) har acceptorer för signalämnena, så att de kan föras vidare till centrala nervsystemet, samt 4. Mottagaren reagerar på signalerna med adekvat beteende. 5. Kemiska signaler ofta verkar tillsammans med andra stimuli (visuella, taktila, akustiska). Vidareutvecklingen av ett visst signalsystem – eller del av sådant – kräver sålunda en samtidig anpassning av signalämnen och acceptorer, vilket kan betyda antingen modifiering av dessa eller ianspråktagande av förut ej använda signalämnen och acceptorer. Kanske går utvecklingen lättare om acceptorererna har en viss vidd i sitt reaktionspektrum, men med ett maximum (optimum) för vissa bestämda kemiska konfigurationer.

### Olika aspekter av flerkomponentsekrets funktion

I Fig. 1 har åtta olika aspekter av flerkomponentsekrets funktion samlats med utgångspunkt från den biokemiska potentialen, dvs. en viss doftkörtels förmåga att producera olika signalämnen. Aspekterna (faktorerna) har – något godtyckligt – ordnats efter två huvudaxlar. Den ena, A–B, omfattar aspekter, som har med isolering respektive interaktion (A) eller den fysiologiska effekten (B) att göra. Den andra, C–D, gäller utlösning av olika delbeteenden på olika avstånd i tid och rum (C) eller utlösning av olika alternativa delbeteenden (funktioner) (D).

Förutom dessa åtta "delförklaringar" till doftsekretens komplexitet måste man räkna med att närvaron av många komponenter beror på att dessa är antingen biokemiska försteg till aktiva föreningar (prekursorer) eller artefakter. De senare kan uppstå under olika delar av den kemiska analysgången. Det är vidare numera ett accepterat faktum att det ofta krävs ett samspel mellan två eller flera föreningar för att utlösa ett visst delbeteende. Framtiden får utvisa om detta påstående gäller även när bestämda delbeteen-

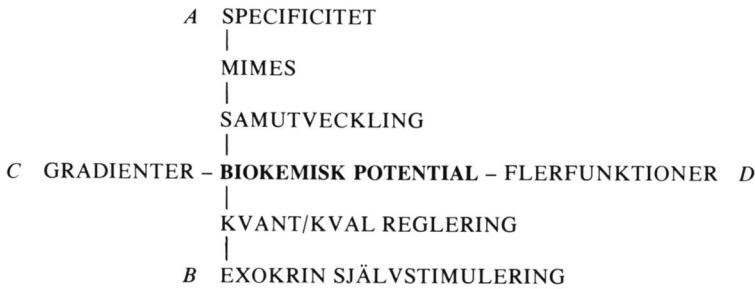


Fig. 1. Förklaringar se texten.

den brutits ner till sina minsta odelbara grunddelar.

Det finns i princip två olika sätt att uppnå *specificitet*, antingen med hjälp av en enstaka, mycket karakteristisk kemisk förening, eller genom en kombination av flera, var och en för sig relativt enkla och vanliga, kemiska föreningar. Det finns exempel på båda dessa ytterligheter, men också på olika grader av kombinationer dem emellan. Den *specificitet* som avses kan gälla olika nivåer: individ (tveksamt), population, art, släkte etc. Det vanligaste är kanske att *specificitet* uppnås genom en kombination av flera föreningar samt en viss grad av egenart hos var och en av dem. Flera komponenter, närvarande i doftsekretet ökar sålunda möjligheten att göra sekretet specifikt.

Kemisk *mimes*, som avser doftämnen och varav "kemisk crypsis" är ett specialfall, har konstaterats bl.a. i våra egna studier av bin (*Andrena/Nomada*). Det är troligt att fenomenet även finns hos myror. Även här gäller att förekomsten av flera komponenter i ett doftsekret, kombinerad med närvaron av lämpliga acceptorer i receptorn hos mottagaren, underlättar utbildandet av kemisk *mimes*.

Överhuvud taget påskyndas eller möjliggöres *samutveckling* mellan olika organismer, t.ex. insekt och växt, sannolikt om det finns ett flertal olika doftämnen respektive doftacceptorer för utvecklingen att spela på. Möjligen är detta ett huvudskäl till att blomdoftämnen – och allmänt sett flyktiga växtsekret – innehåller så många kemiska föreningar. Dessa representerar olika flyktighet, polaritet och kemisk struktur.

Den *biokemiska potentialen* manifesterar sig i produktion och avgivning av ett antal doftämnen i blandning. Vi kan detektera ämnen i så låga

koncentrationer som analystekniken för närvarande medger. Denna doftämnesblandning förutsätter utbildandet av producerande celler, oftast samlade till körtlar, enzymesystem, som kan tillverka olika kemiska föreningar, samt genetisk styrning av celler och enzym. Den biokemiska potentialen avser också genetiskt styrd utbildning av molekyler (troligen protein), som kan interagera med doftämnen och ge upphov till elektriska signaler. Till den totala biokemiska potentialen måste också räknas produktion av potentiella doftsignaler via symbiotiska mikroorganismer eller genom organismen upptagna och icke kemiskt förändrade substanser (t.ex. ej modifierade födoämnen). Den totala biokemiska potentialen ligger till grund för genetiskt eller genom inläring styrd kemisk kommunikation.

Regleringen av ett beteende med hjälp av doftsignaler kan ibland delas upp i en *kvantitativ och en kvalitativ* komponent, även om dessa ofta är intimt kopplade. Svaret på stimulus kan vara av "all-or-none" typ, dvs. under ett visst tröskelvärde utlöses ingen beteendereaktion och över tröskeln ändras ej beteendet av ytterligare signalstyrka (kemisk koncentration). Det kan också finnas flera trösklar. Vid passerandet av var och en av dem utlöses då en ny beteendefas. Den kvantitativa regleringen kan också vara additiv, så att kontinuerligt ökad signalstyrka (koncentration) ger kontinuerligt ökat beteendesvar, t.ex. flygintensitet.

Precis som en individs aktivitetsnivå kan regleras av endokrina signaler (t.ex. hormoner) kan man tänka sig att doftämnen kan fungera för *exokrin självstimulering*. Denna kan t.ex. ge organismen en viss aktivitetsnivå. Två intressanta aspekter av denna exokrina självstimulering kan framhållas. Till skillnad från endokrin stimu-

lering kan den exokrina vara additiv. Flera parfymerande individer kan samverka till starkare stimulus – och reaktion. Exokrina signaler är dessutom beroende av omgivningen och kan modifieras av denna. Signalen kan påverkas t.ex. av temperaturen, luftfuktigheten, vinden och andra doftämnen.

Genom flerkomponentsekret kan *gradienter* skapas. Dessa kan vara i rummet och i tiden. För djuren kan de ge information om avståndet till doftkällan eller den tid som förflutit sedan en doftmarkering gjordes. Det är väl fortfarande en öppen fråga i vilken utsträckning doftgradienter utnyttjas av gaddsteklarna.

Komplexa sekret kan ha *flera funktioner*. Detta visar gaddsteklarna flera exempel på. Vissa komponenter kan vara aktiva som doftämnen, under det att andra har helt andra funktioner. Dufourkörtelsekretet hos arbetare hörande till Formicinae har troligen tre funktioner: försvar, alarm och igenkänning. Där är det delvis olika föreningar, som i kombinationer styr de olika beteendena. *Colletes*- och *Halictus*-binas dufourkörtelsekret tycks ha två funktioner. Dels verkar de makrocycliska laktonerna i dem som bomarkering, dels bildar troligen hydroxysyror en polymer som ger en hydrofob hinna i bocellerna.

De teoretiska och delvis hypotetiska resonemangen bygger på originalarbeten, som refererats i Bergström (1979). I det arbetet ges fler

konkreta exempel på aspekter av komplexa doftsekrets funktion, som diskuterats här.

Jag önskar tacka Statens Naturvetenskapliga Forskningsråd, Uppsala universitet och Göteborgs universitet samt Axel och Margaret Ax:son Johnsons Stiftelse och Knut och Alice Wallenbergs Stiftelse, som stött föreliggande studier. Analyserna har utförts i intimt samarbete med biologer och kemister verksamma vid Ekologiska stationen på Öland.

## Litteratur

- Bergström, G. 1979. Complexity of volatile signals in Hymenopteran insects. – *In*: Ritter, F. J. (ed.) *Chemical Ecology: Odour Communication in Animals*. :187–200. Amsterdam (Elsevier/North-Holland Biomedical Press).
- Blum, M. S. 1977. Insect pheromones. – *In*: Plimmer, J. R. (ed.) *Pesticide Chemistry of the 20th Century*. :209–236. Washington D.C. (Am. Chem. Soc.).
- Kullenberg, B. och Bergström, G. 1975. Chemical communication between living organisms. – *Endeavour* 34:59–66.
- 1976. Hymenoptera Aculeata Males as Pollinators of Ophrys Orchids. – *Zool. Scr.* 5:13–23.
- Silverstein, R. M. 1977. Complexity, Diversity and Specificity of Behaviour-Modifying Chemicals: Examples Mainly from Coleoptera and Hymenoptera. – *In*: Shorey, H. H. and McKelvey, J. J. (eds.) *Chemical Control of Insect Behaviour*. :231–251. New York (Wiley).