

# Insekters værtplantevalg med særligt henblik på insekter på korsblomstfamilien

JENS KVIST NIELSEN

Nielsen, J. K.: Host plant selection in insects, with particular reference to insects feeding on crucifers.

Ent. Meddr, 47: 97-109. Copenhagen, Denmark, 1980. ISSN 0013-8851.

The various steps involved in host plant selection behaviour are described as: host plant finding, host plant testing, initiation of feeding, maintenance of feeding, and cessation of feeding. Food specialization in insects is described as being mainly a matter of presence or absence of particular secondary substances (allelochemicals), which influence the taste and nutritional quality of plants. Plant growth form, plant species diversity, and insect natural enemies are ecological factors influencing host plant selection.

Jens Kvist Nielsen, Zoologisk Institut, Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskole, Bülowsvej 13, DK-1870 København V, Danmark.

Enhver der har prøvet at indsamle planteædende insekter finder snart ud af, at det er nyttigt at kende planterne. Mange insekter kan være sjældne på en biotop, men hvis man kender værtplanten kan man ofte indsamle dem i antal. F.eks. har det undret mig, at jordlopperne *Phyllotreta tetrastigma* (Com.) og *Psylliodes crambicola* Lohse beskrives som ret sjældne i billefortegnelserne (sidst Hansen, 1964). Det har nemlig været komplet umuligt for mig i en sjællandsk skov at finde en bestand af vandkarse, der ikke havde *P. tetrastigma* knyttet til sig (Fig. 1), og *P. crambicola* har jeg fundet på strandkål langs hele nord- og vestkysten af Sjælland fra Hornbæk til Stignæs, hvor jeg har ledt efter den. Disse to billearter må altså betegnes som meget almindelige på deres respektive værtplanter, i alt fald på Sjælland.

Disse to jordlopper er meget specifikke i deres fødevalg. Man vil i regelen kun kunne finde dem på én bestemt planteart. Man bruger ofte betegnelsen *artsspecialister* om sådanne insekter, der er specialiserede på artsniveau. Andre insektarter er *slægts-* eller *familiespecialister* (de lever udelukkende på planter hørende til én slægt, henholdsvis familie), men der findes også insekter, som udnytter planter hørende til flere plantefamilier. Et andet sæt betegnelser er monofag, oligofag og polyfag. De anvendes om insekter,

der udnytter henholdsvis én, nogle få eller mange plantearter (mono: én; oligo: nogle få; poly: mange). Betegnelsen monofag bruges dog af og til om insekter, der er knyttet til én planteslægt.



Fig. 1. Jordloppen *Phyllotreta tetrastigma* er et eksempel på et insekt, der især er knyttet til én enkelt planteart (vandkarse) (G. Brovad fot.).

Mono- og oligofage insekter må kunne skelne mellem forskellige plantearter for at finde frem til den eller de foretrukne værtplanter. Ældre artikler talte om disse insekters »botaniske instinkt«. I dag ved vi, at insekter skelner mellem planter først og fremmest ved hjælp af deres kemiske sanser (dvs. lugt- og smagssans) – i modsætning til de fleste botanikere blandt mennesker, der nøjes med at se på planten.

Der må altså være kemiske forskelle mellem plantearter, og studier af disse kemiske forskelle er meget vigtige for forståelsen af insekters værtplantevalg. Jeg har i mit speciale- og licentiatstudium beskæftiget mig med kemiske forskelle mellem arter af korsblomstfamilien (Cruciferae) og betydningen af disse forskelle for nogle jordloppearters værtplantevalg. Disse undersøgelser vil blive omtalt i en senere artikel.

I denne artikel vil emnet blive behandlet mere generelt. Først beskrives de mekanismer, der indgår i insekters adfærd, når de skal finde frem til deres værtplanter. Derefter omtales planters indholdsstoffer. Her skelnes der mellem næringsstoffer og sekundære plantestoffer, og de to typer stoffers betydning for værtplantevalget diskuteres. Forestillinger om evolutionen af insekt-værtplanterelationer vil blive omtalt, og der sluttes med en omtale af betydningen af nogle økologiske faktorer som planteantal, tæthed, artsdiversitet og vækstform.

## Adfærd i forbindelse med værtplantevalg

Adfærden kan opdeles i forskellige trin (Tabel 1). Først må planten lokaliseres (opsøgen af værtplante). Her kan tydeligvis kun letfordampelige stoffer fra planten øve indflydelse og betegnelserne *attraktant* og *repellant* bør kun bruges om stoffer, der påvirker insekternes lugtesans og virker i nogen afstand fra duftkilden (planten). En *arrestant* kan være et stof, der virker i nogen afstand fra duftkilden (duftstof), men det kan også være et stof, der virker, når insektet berører det (smagsstof). *Incitanter*, *stimulanter* og *ædehæmmere* vil oftest være smagsstoffer.

Både æglægningsadfærd og ædeadfærd indgår i værtplantevalget. Voksne insekter er ofte mere mobile end larver, og den voksne huns æglægningsadfærd har selvfølgelig stor betydning for, hvilke valgmuligheder larven har. Larverne er dog også i stand til at skelne mellem værtplanter og ikke-værtplanter, hvilket har betydning, hvis larverne kommer bort fra værtplanten eller har ædt op. Endelig kan det ske, at voksne hunner stimuleres til at lægge æg på planter, som er giftige for larven (Bongers, 1970; Chew, 1977). Hunner af bladbiller (Chrysomelidae) skal æde i nogle dage før de lægger æg, og de bliver da ofte så tunge, at de ikke kan flyve ret meget omkring. De er derfor tilbøjelige til at

Tabel 1. En oversigt over de trin, der indgår i insekters adfærd i forbindelse med værtplantevalget, og betegnelser for de stoffer, der udløser (+) eller hæmmer (±) det pågældende trin.

Trin i adfærden	Betegnelse for stof der påvirker det pågældende trin	
	+	±
Opsøgen af værtplanten (varierende afstand fra planten)	Attraktant	Repellant
Opsøgen af værtplanten (kun nær ved planten)	Arrestant	Repellant
Undersøgelse af planten	-	-
Start på fødeoptagelse (eller æglægning)	Incitant	-
Opretholdelse af fødeoptagelse (eller æglægning)	Stimulant	Deterrent

Attraktant: et stof der får insektet til at nærme sig duftkilden (planten)  
 Repellant: et stof der får insektet til at bevæge sig væk fra duftkilden  
 Arrestant: et stof der nedsætter insektets bevægelseshastighed  
 Incitant: et stof der får insektet til at påbegynde æde- eller æglægningsadfærd;  
 i omtale af insekter med bidende munddele anvendes ofte en anden betegnelse: *bidestimulant*  
 Stimulant: et stof der får insektet til at optage føde  
 Deterrent: et stof der hæmmer æde- eller æglægningsadfærd; i denne artikel anvendes i stedet betegnelsen *ædehæmmer* om stoffer, der hæmmer ædeadfærden.  
 På engelsk anvendes desuden betegnelsen *antifeedant* og *feeding inhibitor*.

lægge æg på plantearter, der er gode fødeplanter, så her spiller ædeadfærden en overordnet rolle i værtplantevalget (Bongers, 1970).

### Opsøgen af værtplanten

Her må der skelnes mellem den adfærd, der udføres i kort og lang afstand fra duftkilden, dvs. planten eller dele af den. I lang afstand fra duftkilden vil duftgradienten ikke være stejl nok til, at insektet kan orientere sig direkte efter den, men duften bevirker, at insektet bevæger sig, og det er så vindretningen eller synsindtryk, der bestemmer retningen. Når insektet kommer nærmere, kan det evt. begynde at orientere sig direkte efter duftkilden (Kennedy, 1977). Samtidig nedsættes hastigheden – evt. til nul, hvilket bl.a. kan iagttages hos flyvende coloradobiller (*Leptinotarsa decemlineata* (Say)), der standser flyvningen og lader sig falde til jorden, når de mærker kartoffelduft (Wilde, 1976).

Insekters lugteorganer sidder især på antennerne, men kan også sidde på palperne (Schoonhoven, 1968). Vi ved meget lidt om duftstoffernes rolle for værtplantevalget i naturen. Man kan fange insekter i fælder, der indeholder duftstoffer fra deres værtplanter (Feeny et al., 1970; Finch & Skinner, 1974; Görnitz, 1956) (Fig. 2). Den lille kålflue (*Delia brassicae* (Bouché)) kan registrere en kålmark på en afstand af 24 m (Hawkes et al., 1978). Det er så vidt vides den største rækkevidde man indtil nu har påvist for

en attraktant af planteoprindelse, men der er kun foretaget få undersøgelser.

Reaktionerne på duftstoffer fra planter er i regelen ikke særligt specifikke. Coloradobillen tiltrækkes til mange planter af natskyggefamilien, og også til nogle som er uacceptable som føde (Visser & Nielsen, 1977). Den kan altså ikke skelne mellem værtplanter og ikke-værtplanter på duften alene. – Nogle bladlus reagerer tilsyneladende ikke på duftstoffer fra planter (Kennedy, 1976; Emden, 1972).

Stoffer fra ikke-værtplanter kan virke som repellanter, eller måske snarere som anti-attraktanter, dvs. stoffer der forstyrrer den normale reaktion på attraktanter. F.eks. flyver der flere jordløpper (*Phyllotreta cruciferae* (Goeze)) til kålplanter, der gror i rene bestande (monokulturer) end til planter, der gror spredt mellem andre plantearter (Tahvanainen & Root, 1972). Kålsommerfugle lægger færre æg på kålplanter, der står i en luftstrøm med tomatplanteduft, end på kålplanter, der står i en ren luftstrøm (Lundgren, 1975).

### Undersøgelse af værtplanten

Når der er etableret kontakt begynder insektet at undersøge planten med sine smagsorganer. Insekter med bidende munddele bevæger sig hen over planten, mens forskellige munddele (især dele af maxiller og labium) er i kontakt med planteoverfladen. Disse munddele bærer

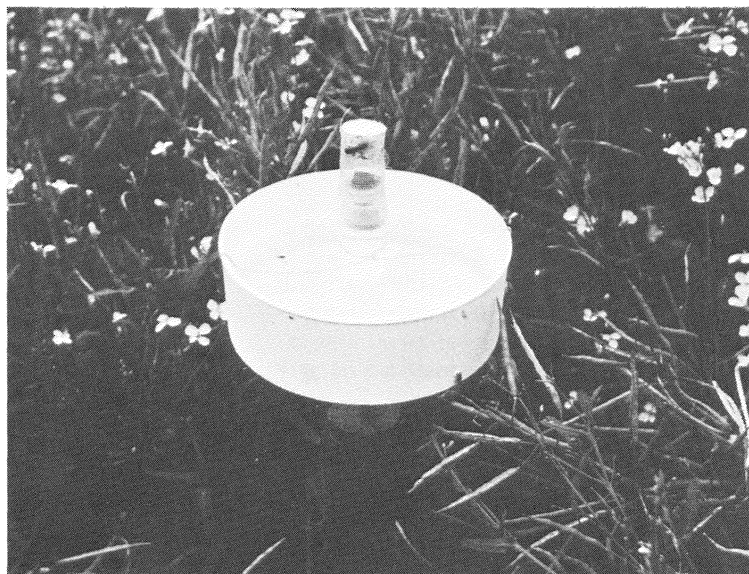


Fig. 2. Gule fælder, der udsender sennepsolier, tiltrækker adskillige insekter med tilknytning til korsblomstfamilien. Fælderne kan muligvis anvendes til varsling om kommende angreb af bl.a. kålfluer.

(B. Bromand fot.).

smagsorganer, og det samme gør i øvrigt fødderne hos mange insekter (Bernays & Chapman, 1974; Ma, 1972; Schoonhoven, 1968, 1972b). Ofte kan insekter allerede ved denne indledende undersøgelse skelne mellem værtplanter og ikke-værtplanter, og de forlader ofte planten uden at tage et eneste bid af den. Det tyder på, at der på planteoverfladen findes stoffer, som insekter kan bruge til at skelne værtplanter fra ikke-værtplanter.

Sanseorganer på fødderne synes at være særligt tilpassede til at registrere stoffer på planteoverfladen. Bladbillen, *Chrysolina brunsvicensis* (Grav.) har sanseorganer på fødderne, der reagerer på hypericin, et stof der kun findes i perikum-arter, som billen lever på (Rees, 1969). Coloradobillens fødeoptagelse hæmmes af nogle bestemte alkaloider fra arter af natskyggefamilien, som billen undgår at æde. Sanseorganer, der reagerer på disse stoffer, findes på fødderne (Stürckow, 1959). Den store kålsommerfugl (*Pieris brassicae* (L.)) har på fødderne sanseorganer, der reagerer på glucosinolater (en type stoffer, der kun findes i korsblomstfamilien og nogle få beslægtede familier; herom senere). Normalt lægger kålsommerfuglehunnen kun æg på planter, der indeholder glucosinolater, men man kan få den til at lægge æg på bønneblade, der har optaget en glucosinolat-opløsning gennem bladstilkene (Ma & Schoonhoven, 1973). I de indledende faser af æglægningen foretager den nogle trommende bevægelser med det forreste par ben. Muligvis kommer sanseorganerne under denne adfærd i forbindelse med stoffer i planten. Hunner af den lille kålflue har tilsvarende glucosinolat-receptorer på fødderne, men de har ikke kunnet påvises hos hanner (Städler, 1978). Det tyder på en funktion i æglægningsadfærden.

### Start på fødeoptagelse

Et insekt med bidende munddele starter med at bide i planten, hvis der er incitanter (bigestimulanter) til stede. Som nævnt i foregående afsnit er der stor sandsynlighed for, at disse bigestimulanter skal findes på planteoverfladen. Ekstrakter fra overfladen af visse græsser har da også vist sig at indeholde bigestimulanter for nogle græshopper, mens ekstrakter fra overfladen af ikke-værtplanter kan indeholde bidehæmmere (Chapman, 1977).

Nogle stoffer stimulerer bideadfærd, men ikke fødeoptagelse, så det er berettiget at skelne mellem de 2 processer. Larver af den store kålsom-

merfugl og kålmøllet (*Plutella xylostella* (L.)) bider i et substrat fremstillet af agar og cellulose (ufordøjelige bærematerialer) og tilsat glucosinolater, men de æder ikke dette substrat. Derimod æder de substratet, hvis der tilsættes sukker (sucrose), men de æder mest, hvis både sukker og et glucosinolat tilsættes. Ved unaturligt høje koncentrationer kan sukker dog være lige så stimulerende som en kombination af de 2 stoffer (Ma, 1972; Thorsteinson, 1953). Denne observation viser, at sukker virker som ædestimulant. Glucosinolater virker som bigestimulanter, og – når sukker også er til stede – som ædestimulanter (jvf. Tabel 1).

Insekter med sugende munddele tager ofte små sugprøver ret overfladisk i bladet før de starter på egentlig fødeoptagelse. Selv de bladlus, der optager næring fra sivæv, kan ved disse overfladiske prøver skelne værtplanter fra ikke-værtplanter (Emden, 1972).

### Opretholdelse af fødeoptagelse

De indledende bid eller sug efterfølges af fødeoptagelse, hvis der er tilstrækkeligt med ædestimulanter til stede i fravær af ædehæmmere. Insektet kommer nu i kontakt med samtlige plantens indholdsstoffer, og det er derfor på dette trin, at det har bedst mulighed for at skelne værtplanter fra ikke-værtplanter. Samtidig er det det trin i adfærden, der er bedst undersøgt. Eksempler på stoffer, der virker som ædestimulanter og ædehæmmere, vil blive gennemgået i afsnittet om plantestoffers indflydelse på plantens smag.

### Ophør af fødeoptagelse

Græshopper holder op med at æde af en velsmagende plante, når formaven (kroen) er fyldt. Sanseceller i formavevæggen registrerer, hvor udpilet formaven er, og det er signaler fra disse sanseceller til hjernen, der bringer fødeoptagelsen til ophør. På en ildesmagende plante ophører fødeoptagelsen, før formaven er fyldt op. Her må det antages, at det er signaler fra smagsorganerne, der bringer fødeoptagelsen til ophør (Bernays & Chapman, 1974, 1978). De hæmmende stimuli fra føden kan bevirke, at insektet sætter sig i bevægelse og derved kommer bort fra den ildesmagende plante (Jermy, 1971).

### Afsluttende bemærkninger om adfærden

Sultne insekter bider ofte i planter, selv om der ikke er specielle bigestimulanter til stede, og de

æder også en del planter, som de under normale omstændigheder ikke ville æde. Der er dog ikke ualmindeligt, at insekter kun vil æde deres normale værtplante og dør af sult, hvis de ikke får adgang til dem. Baggrunden for denne fastholden af fødevaner vil blive omtalt i de følgende afsnit.

## Plantestoffer med relation til insekters ernæring

Man kan stille sig det – naive – spørgsmål: »Hvorfor æder en kålsommerfuglelarve kål?« Et fyldestgørende – naivt – svar må være: »Fordi den kan lide kål og fordi kål er sundt for den«. Svaret indebærer, at værtplanten må opfylde insektets behov både med hensyn til smag og med hensyn til indhold af de nødvendige næringsstoffer. Den skal indeholde stoffer, der får insektet til at æde, men ikke stoffer, der hæmmer ædeadfærden, og den skal indeholde de nødvendige næringsstoffer i de rigtige mængdeforhold, men ikke indeholde gifte eller stoffer, der forhindrer at næringsstofferne udnyttes. En plante, der ikke opfylder et insekts behov på et af de to punkter, en resistent, dvs. modstandsdygtig, mod angreb fra det pågældende insekt (Beck, 1965). I det følgende omtales hvilke plantestoffer, der bidrager til at dække de forskellige behov hos insekter.

### *Næringsstoffer (primære plantestoffer)*

Næringsstoffer er de stoffer, som et dyr må indtage med føden til opretholdelse af de basale livsprocesser, såsom vækst og formering. Insekter stiller stort set de samme krav til næringsstoffer som hvirveldyr, heriblandt mennesker (House, 1974). Hovedparten af energien stammer fra kulhydrater, fedt og proteiner. Proteiner er opbygget af aminosyrer. Nogle af disse aminosyrer er insektet ikke selv i stand til at opbygge, og de skal derfor være til stede i føden. De fleste insekter kræver i hvert fald tilførsel af de 10 såkaldt essentielle aminosyrer. Føden skal desuden indeholde forskellige salte, samt små mængder af adskillige B-vitaminer, cholin, biotin og polyumættede fedtsyrer. Mange insekter skal desuden have tilført vitaminerne A og E, og mange planteædende insekter skal have vitamin C. Den væsentligste forskel mellem insekter og hvirveldyr er, at insekter desuden skal have tilført steroler, men de kan i regelen udnytte forskellige slags steroler (Clayton, 1970).

I nogle planteædende insekters fordøjelseskanal lever der mikroorganismer, som kan levere

nogle af de nævnte stoffer. Disse insekter er ikke helt så afhængige af en bestemt sammensætning af føden.

### *Næringsstoffers betydning for planter fødeværdi*

Alle de omtalte næringsstoffer er til stede i alle levende celler og derfor også i planter. Der kan dog være betydelige forskelle i koncentrationer og det kan påvirke plantens fødeværdi. Ærtebladlusen (*Acyrtosiphon pisum* (Harris)) vokser hurtigere og producerer mere afkom på visse ærtesorter med højt indhold af aminosyrer end på sorter med lavt indhold (Auclair, 1976). Larver af lille kålsommerfugl (*Pieris rapae* (L.)) vokser hurtigere på kål, der har fået tilført kvælstofgødning, end på ugødede kålplanter. Kvælstofgødningen har formodentlig forøget plantens indhold af aminosyrer (Slansky & Feeny, 1977). Kvælstoftilførsel øger dog ikke i alle tilfælde planter fødeværdi for insekter (Bogenschütz & König, 1976; Jones, 1976).

Larver af lille kålsommerfugl har samme væksthastighed på en række plantearter, der indeholder forskellige koncentrationer af kvælstof. Det skyldes, at de udnytter det tilgængelige kvælstof bedre, og at de æder mere af planter med lavt kvælstofindhold. På nogle plantearter, der indeholder samme koncentration af kvælstof, er der store forskelle i væksthastigheden (Slansky & Feeny, 1977). Forfatterne konkluderer ikke desto mindre, at larvens vækst er begrænset af mængden af tilgængeligt kvælstof. Denne tolkning er kun én af flere mulige. En lige så rimelig tolkning ville være, at andre stoffer, f.eks. sekundære plantestoffer, bestemte larvens væksthastighed.

Det er i dag muligt at dyrke mange planteædende insekter på kunstige substrater uden indhold af plantemateriale. Fødeværdien af sådanne substrater er meget afhængig af koncentrationen af enkelte næringsstoffer og ikke mindst af forholdet mellem koncentrationer af forskellige typer af næringsstoffer (House, 1969; Vanderzandt, 1974). Man kan dog ikke direkte slutte, at fødeværdien af planter også er afhængig af disse faktorer.

### *Næringsstoffers betydning for planter smag*

Planter smag kan ikke studeres direkte, men vi kan undersøge insekters reaktioner på planter og

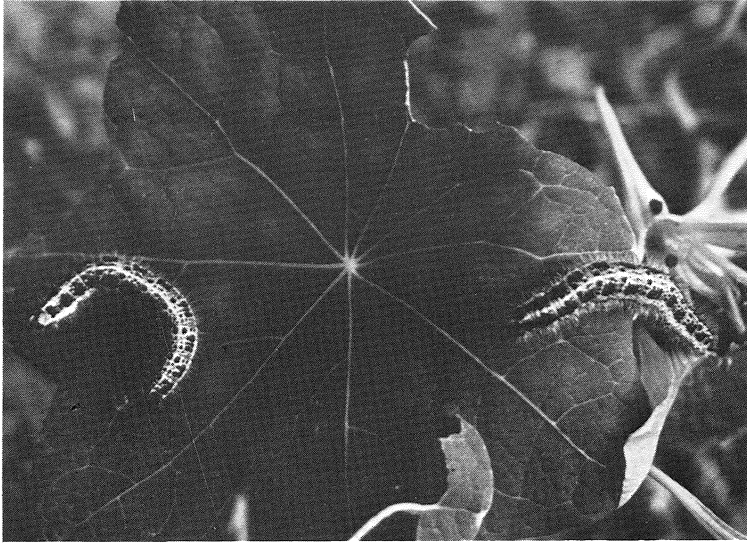


Fig. 3. Larver af stor kål-sommerfugl æder undertiden blomsterkarse (*Tropaeolum majus* L.), der indeholder glucosinolater ligesom larvens normale værtplanter af korsblomstfamilien. (Jørgen Jørgensen fot.).

på plantestoffer, og vi kan undersøge hvilke stoffer, der påvirker insekters sanseorganer.

Et bestemt næringsstof, sukker, ser ud til at stimulere fødeoptagelse hos alle planteædende insekter (Bernays & Chapman, 1978; Hsiao, 1972, 1974; Ma, 1972; Schoonhoven, 1972a, b; Emden, 1972). Mange andre ædestimulanter (f.eks. glucosinolater) er kun virksomme, hvis sukker også er til stede. Insekter har sanseceller, der reagerer på sukker (sucrose) og i mindre grad på druesukker (glucose) og frugtsukker (fructose) (Ma, 1972; Schoonhoven, 1972b). Sukker er til stede i alle planter, og selv om koncentrationerne er forskellige, er det meget usandsynligt, at fødespecialister blandt insekter skulle kunne vælge deres værtplante på grundlag af et bestemt sukkerindhold.

Aminosyrer, der indgår i proteiner, er ædestimulanter for nogle insekter (Auclair, 1976; Bernays & Chapman, 1978; Hsiao, 1974). Hver insektart reagerer dog kun på ganske få af de 20 protein-aminosyrer, og det er forskelligt fra art til art hvilke aminosyrer, der er tale om. Sanseceller, der registrerer aminosyrer, er beskrevet hos flere insekter (Ma, 1972; Mitchell, 1974; Schoonhoven, 1972b). Hver art har dog kun én type sansecelle, og insekter kan derfor kun i ringe grad skelne mellem forskellige blandinger af aminosyrer. Aminosyreblandinger fra en værtplante (*Cynodon* sp.) og en ikke-værtplante (bønne) har da også samme ædestimulerende virkning på vandregsrøshoppen, *Locusta migratoria*

(L.) (Bernays & Chapman, 1978). Andre næringsstoffer som phosfolipider og vitamin C virker også som ædestimulanter for nogle insekter (Hsiao, 1972).

Planters smag afhænger tydeligvis af indholdet af næringsstoffer, men værtplante-specifikke insekters fødevalg kan ikke være styret af næringsstoffer alene. Det ville kræve klarere adfældsreaktioner over for et større antal næringsstoffer samt sanseorganer, der er i stand til at skelne mellem små forskelle i indhold af næringsstoffer. – Men har da heller aldrig kunnet påvise, at et insekt vælger sin værtplante på grund af et specielt indhold af næringsstoffer.

### Sekundære plantestoffer

Sekundære plantestoffer er stoffer, som ikke har nogen funktion i planternes basale livsprocesser, men som har en funktion i samspillet mellem planten og dens omgivelser (Fraenkel, 1969; Whittaker & Feeny, 1971). Typiske eksempler på sekundære plantestoffer er alkaloider, fenoler, terpener og glucosinolater (sennepsolieglukosider).

Mange af disse stoffer er giftige for insekter og hvirveldyr. Velkendte eksempler er stryknin og atropin (alkaloider) samt blåsyre, der frigøres fra bestemte glykosider. Insekters hudskiftelhormoner (ecdysoner) og stoffer med juvenilhormonvirkning findes også i forskellige plantearter.

Disse stoffer er tilsyneladende specifikke gifte, som beskytter planten mod insektangreb (Williams, 1970).

Alle velundersøgte arter af en række plantefamilier bl.a. korsblomstfamilien, Resedafamilien og Tropaeolaceae (med den dyrkede blomsterkarse, Fig. 3) indeholder glucosinolater (Kjær, 1974). Det vel nok mest udbredte glucosinolat, sinigrin, er vist i Fig. 4. De ca. 70 andre kendte glucosinolater adskiller sig fra sinigrin ved at allyl-gruppen ( $\text{CH}_2=\text{CHCH}_2-$ ) er erstattet af en anden gruppe. I særskilte celler i disse planter findes enzymer, der spalter de ikke-flygtige glucosinolater til mere flygtige stoffer, især sennepsolier (Fig. 4). Normalt er enzym og glucosinolat ikke i forbindelse med hinanden, men det kommer de, når planten beskadiges. Sennepsolier er i endnu højere grad end glucosinolater giftige for bakterier, svampe og insekter, der kunne tænkes at angribe planten (Feeny, 1977).

#### *Sekundære plantestoffers betydning for planterens fødeværdi*

Tilstedeværelse af sekundære plantestoffer nedsætter i mange tilfælde planterens fødeværdi for insekter, der ikke er tilpasset de pågældende stoffer (Beck & Reese, 1976). Glucosinolatet sinigrin er vidt udbredt i korsblomstfamilien, men findes ikke i skærmblostmfamilien (Umbelliferae); der er værtplanter for svalehalen, *Papilio polyxenes* (F.). Hvis man fodrer svalehalelarver med selleri (skærmblostmfamilien), der har optaget en sinigrinopløsning gennem bladstilkene, sker der følgende: Ingen larver overlever til forpunding, hvis de fodres med blade, der indeholder sinigrinkoncentrationer, der er normale for medlemmer af korsblomstfamilien. Lavere sinigrinkoncentration bevirker stadig stor dødelighed, langsom vækst, mindre pupper, og de hunner, der overlever, lægger færre æg. Disse resul-

tater viser, at et sekundært plantestof kan nedsætte fødeværdien af en værtplante, der ellers indeholder de nødvendige næringsstoffer i de rigtige koncentrationer (Erickson & Feeny, 1974).

Insekter, der normalt lever på korsblomstfamilien, har tilsyneladende mekanismer til afgiftning af glucosinolater. Glucosinolat-koncentrationen kan forhøjes til ti gange den naturlige koncentration, uden at det får uheldige konsekvenser for larver af lille kålsommerfugl (Blau et al., 1978).

Mekanismen bag sinigrins giftvirkning er ikke kendt. For andre sekundære plantestoffer har man et noget klarere billede af giftvirkningen.

I en del planter findes aminosyrer, der ikke normalt indgår i proteiner. Canavanin er en sådan ikke-protein-aminosyre, der meget ligner protein-aminosyren arginin. Hvis canavanin optages af et insekt, kan den blive indbygget i insektets proteiner i stedet for arginin med det resultat, at proteinerne (enzymene) ikke er funktionsdygtige (Rosenthal, 1977).

Garvestoffers giftvirkning beror i høj grad på, at de gør fødens aminosyrer utilgængelige for insektet. Fødens proteiner kan ikke optages direkte fra tarmen, men skal først nedbrydes til aminosyrer. Denne nedbrydning forhindres af garvestoffer, idet de danner uopløselige komplekser med såvel fødens proteiner som tarmenzymene (Feeny, 1970).

#### *Sekundære plantestoffers betydning for planterens smag*

Hver planteart indeholder sekundære plantestoffer, der er mere eller mindre karakteristiske for den pågældende art. Disse stoffer er derfor velegnede som signalstoffer, det vil i dette tilfælde sige stoffer, som kan fortælle insektet, om det befinder sig på en værtplante eller en ikke-vært-

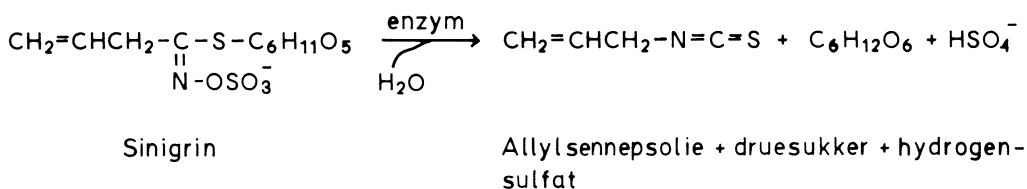


Fig. 4. Den kemiske formel for et glucosinolat, sinigrin, og dets mest almindelige nedbrydningsprodukter i planter af korsblomstfamilien.

plante. Det viser sig da også, at mange insekter stimuleres til at æde af sekundære plantestoffer, der er til stede i deres værtplanter (Hedin et al., 1977; Schoonhoven, 1972a).

Alle velundersøgte korsblomst-specialister stimuleres til at æde af glucosinolater. Disse insekter æder normalt kun planter, der indeholder glucosinolater, men andre plantearter bliver acceptable, hvis de får tilført glucosinolater (herom mere i en senere artikel).

Bladbillen, *Chrysolina brunsvicensis* æder kun de arter af perikum, der indeholder hypericin, og den foretrækker de dele af planten, der har det største hypericin-indhold (Rees, 1969). Det er et eksempel på, at et enkelt stof har en helt dominerende indflydelse på værtplantevalget, men så simpelt er det langt fra altid. F.eks. kendes der fra bomuld 14 ædestimulanter for bomulds-snudebillen (*Anthonomus grandis* Boheman). Nogle af disse stoffer er vidt udbredte i planteriget, mens andre især findes i bomuld og beslægtede arter. Det er endnu uvist, om snudebillen kan skelne bomuld fra andre planter på grundlag af et bestemt blandingsforhold mellem disse stoffer i bomuld (Hedin et al., 1977).

Den kemiske baggrund for coloradobillens tilknytning til kartofler og beslægtede arter er heller ikke klarlagt. Man har ganske vist kendskab til en del ædestimulanter for denne art, men man kender ingen, der er specielle for de pågældende planter. Muligvis æder billen alle planter, der ikke indeholder ædehæmmere. Mange arter af natskyggefamilien er uacceptable for billen, fordi de indeholder bestemte alkaloider. Det alkaloid, der findes i kartoffel, har hverken stimulerende eller hæmmende virkning (Hsiao, 1974). Tilstedeværelse eller fravær af ædehæmmere bestemmer i mange tilfælde, om en plante kan udnyttes som værtplante (Chapman, 1974).

### Afsluttende bemærkninger om plantestoffer

Mono- og oligofage insekter stimuleres ofte til at æde af såvel næringsstoffer som sekundære stoffer fra deres værtplanter, men kun de sekundære stoffer kan danne basis for en skelnen mellem værtplanter og ikke-værtplanter. Polyfage insekters ædeadfærd stimuleres især af næringsstoffer. Samtlige insekter forhindres dog i at æde en lang række planter med indhold af sekundære stoffer, der virker som ædehæmmere eller giftstoffer.

## Insekters og planters co-evolution

Ved en co-evolution ændres to populationer (arter) på en sådan måde, at ændringer i den ene population medfører ændringer i den anden og omvendt. Et muligt forløb af insekters og planters co-evolution er vist i Fig. 5.

I populationer sker der hele tiden tilfældige ændringer af arveanlæggene (mutationer). En sådan mutation i planter kan føre til dannelse af et nyt sekundært plantestof A. Hvis tilstedeværelse af A bevirker, at planten er en smule mindre acceptabel for insekter, vil selektionen favorisere individer med A. Mutationer i insekter kan frembringe individer, der ikke hæmmes af A. Disse individer vil blive favoriseret af selektionen, så længe de bliver på planter med indhold af A, fordi der er mindre konkurrence om føden på disse planter.

Mutationer i de insekter, der kan tåle A, kan frembringe individer, som kan smage eller lugte A, og som foretrækker at æde planter med indhold af A. Disse individer vil blive favoriseret af selektionen, fordi de specielt vil opsøge de planter, som de kan udnytte bedre end konkurrenterne. Planter der indeholder A udsættes nu igen for insektangreb. Cirklen er sluttet (Fig. 5), og en ny kan begynde. Både plante- og insektpopulationen er blevet polymorfe, og hvis formerne adskilles, kan de udvikle sig til nye arter. Ved processen er der opstået et specialiseret insekt, der benytter et sekundært plantestof som ædestimulant.

Man kan næppe sige, at der eksisterer egentlige beviser for at sådanne co-evolutionære processer er foregået (foregår). Det skyldes sikkert, at vi har vanskeligt ved at erkende små ændringer inden for populationer. Der er imidlertid en række indirekte holdepunkter. En række observationer bliver først forståelige, hvis en co-evolutionsproces forudsættes:

- 1) Planter producerer et væld af sekundære plantestoffer (der kendes i dag måske 200.000). Det lyder usandsynligt, at planter skulle investere energi og stof i produktionen af sådanne stoffer – ofte i store mængder, hvis de ikke havde nogen overlevelsesværdi for planten. Også dyr producerer sekundære stoffer, dog i langt mindre skala. Mange sekundære stoffer hos dyr er tydeligvis forsvarstoffer (Eisner, 1970).
- 2) Planter, som er beskyttet mod planteædere på andre måder, f.eks. af myrer, producerer langt mindre mængder af sekundære plante-



stoffer end deres slægtninge, der ikke er beskyttet af myrer (Rehr et al., 1973).

- 3) Mange insekter er værtsspecifikke og æder kun føde med indhold af bestemte plantestoffer, der er ernæringsmæssigt værdiløse.
- 4) Et bestemt sekundært plantestof kan være et giftstof eller en ædehæmmer for de fleste insektarter, men en ædestimulant for specialiserede insektarter. Det er sandsynligt, at fødespecialister blandt insekter er blevet tilpasset til det pågældende plantestof i løbet af deres udviklingshistorie.
- 5) Der kendes mange eksempler på, at beslægtede insekter lever på beslægtede planter. Det tyder på, at de planteædende insekters evolution er sket i nær sammenhæng med planternes evolution. Dette emne er grundigt behandlet af Ehrlich & Raven (1965).

En forudsætning for at co-evolutionsprocessen kan forløbe er, at insekter og planter gensidigt kan påføre hinanden et selektionstryk. Forskellige forfattere (f.eks. Jermy, 1976) indvender, at man kun sjældent ser planter, der er væsentlig beskadiget af insekter. De tror derfor ikke på, at insekter er i stand til at påføre planter et selektionstryk.

Insekter er dog i mange tilfælde blevet anvendt til biologisk bekæmpelse af ukrudt (Harris, 1972). Efter en vellykket biologisk bekæmpelse eksisterer insekt og plante sammen ved la-

ve populationstætheder. Uden kendskab til forhistorien ville man næppe få mistanke om, at planten er sjælden som følge af insektets virksomhed. Insekter kan altså påvirke planters populationsdynamik, og det kan medføre et selektionstryk. Andre undersøgelser bekræfter denne antagelse (Bentley & Whittaker, 1979; Janzen, 1970; Mattson & Addy, 1975; Waloff & Richards, 1977).

## Økologiske forudsætninger

De fleste undersøgelser af insekters værtplantevalg er gennemført i laboratoriet, men det må ikke glemmes, at insekter og planter er dele af økosystemer. Her må et insekt være i stand til at finde værtplanten i det rigtige stadium og skjult mellem andre planter, og det må gennemføre udviklingen på planten uden at blive angrebet af parasitter og prædatorer (rovdyr). I det følgende vil jeg give nogle eksempler på økologiske faktorer, der kan påvirke valget og udnyttelsen af værtplanten.

### Plantens vækstform

Flerårige planter, der én gang er blevet opsøgt af et planteædende insekt, vil sandsynligvis blive angrebet år efter år, hvorimod enårige planter har mulighed for at »flygte« ved at skifte voksested fra år til år. Desuden er flerårige planter of-

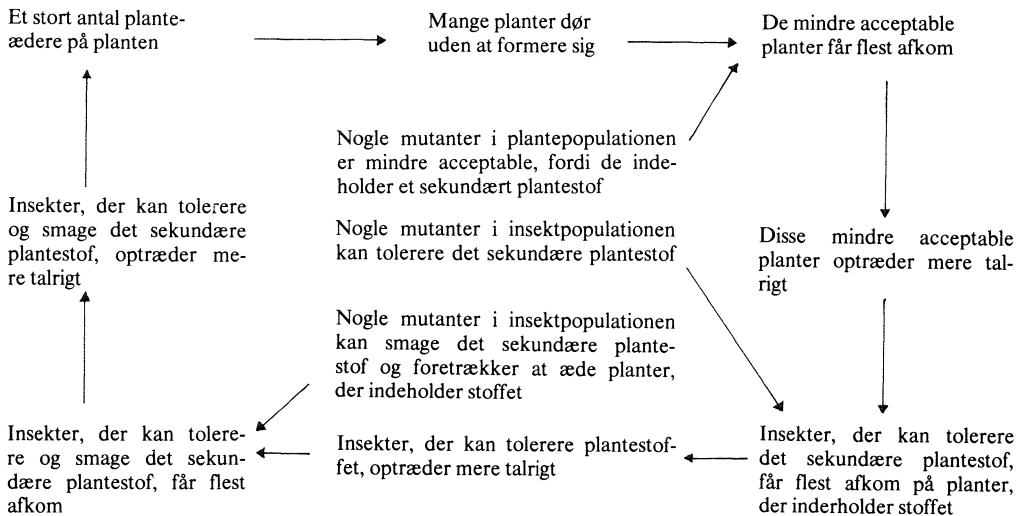


Fig. 5. Et muligt forløb af co-evolutionen mellem planter og planteædende insekter.

te større end enårige og derfor lettere at finde for insekter. Det er derfor ikke uventet, at flerårige planter (f.eks. træer) indeholder en anden type forsvarsstoffer end enårige (f.eks. mange arter af korsblomstfamilien). Enårige planter indeholder fortrinsvis lavmolekylære stoffer, som er akut giftige i relativt små koncentrationer (f.eks. glucosinolater, alkaloider, ikke-protein-aminosyrer). Som beskrevet i afsnittet om co-evolution har insekter dog mulighed for at tilpasse sig sådanne stoffer og endog benytte dem som attraktanter og stimulanter. De er derfor ikke effektive nok for flerårige planter. Flerårige planter indeholder fortrinsvis stoffer, som ikke er akut giftige, men som insekter har sværere ved at udvikle modforholdsregler mod, f.eks. garvestoffer (mange træer), harpikser (nåletræer) og silicium (græsser). Sådanne stoffer skal ofte være til stede i meget store koncentrationer for at være effektive. Man kan sige, et enårige planter typisk benytter sig af et kvalitativt forsvar, mens flerårige benytter et kvantitativt forsvar (Feeny, 1976). Et lavt vandindhold i bladene af mange træer og buske kan også betragtes som en slags kvantitativt forsvar (Scriber, 1978). Det kvantitative forsvar giver sig udslag i, at insekter, der lever på træer og buske, vokser langsommere og udnytter føden dårligere end insekter, der lever på urteagtige planter (Scriber, 1978).

### *Plantens omgivelser*

En stor bestand af kål opsøges af flere bladlus (*Brevicoryne brassicae* (L.) og *Myzus persicae* (Sulz.)) og jordlopper (*Phyllotreta* spp.) end mindre bestande og planter, der gror enkeltvis. Derimod lægger den lille kålsommerfugl flest æg på planter, der gror enkeltvis (Cromartie, 1975). Kålplanter, der vokser i rene bestande, opsøges af flere bladlus og jordlopper end planter, der vokser spredt mellem andre plantearter (Cromartie, 1975; Pimentel, 1961; Root, 1973; Tahvanainen & Root, 1972). Den lille kålsommerfugl lægger derimod flest æg på kålplanter, der vokser mellem andre plantearter (Cromartie, 1975). Alle nødvendige ressourcer for bladlus og jordlopper er til stede i de rene kålbestande, men kålsommerfuglen skal også have adgang til blomster, hvor den optager nektar. Det kan være forklaringen på, at bladlus og jordlopper opsøger store, rene kålbestande mens kålsommerfuglen opsøger kålplanter, der gror i blandede bestande.

I mekaniseret landbrug dyrkes afgrøder oftest i store, rene bestande (monokulturer). Denne dyrkningsform giver nogle insekter meget gode livsbetingelser, og nogle skadedyrproblemer kan direkte sættes i forbindelse hermed. I traditionelt landbrug i tropener blander man i høj grad afgrøderne og reducerer derved i nogle tilfælde skadedyrproblemerne (Perrin & Phillips, 1978; Way, 1977).

Hvis en planteart vokser i forskellige biotoper, kan der være store forskelle i den tilknyttede insektfauna. En amerikansk underart af den grønårede kålsommerfugl (*Pieris napi* (L.)) lægger æg på blade af en *Cardamine*-art (Cruciferae), når den vokser i enge, men ikke når den vokser i pilekrat. Blomsterne udnyttes dog som nektarkilde både på engen og i pilekrattet (Chew, 1977). Jordloppefaunaen på fem arter af korsblomstfamilien er forskellig, afhængigt af, om planterne gror i en skov eller på en åben mark (Hicks & Tahvanainen, 1974; Tahvanainen, 1972). Bladbillen, *Chrysolina quadrigemina* Suffr. der blev indført til USA til biologisk bekæmpelse af prikbladet perikum, foretrækker at søge føde på åbne lokaliteter og har der i høj grad reduceret plantebestanden. Planten trives derimod stadig på skyggefulde lokaliteter (Harris, 1972). Disse eksempler antyder, at insekter først opsøger en egnet biotop og dernæst en egnet værtplante.

### *Insekters naturlige fjender*

Nogle plantestoffer tiltrækker ikke blot planteædende insekter, men også nogle af deres parasitter (Read et al., 1970). Nogle parasitter tiltrækkes til deres værter af bestemte stoffer, kairomoner, som værten udskiller. Nogle af disse kairomoner stammer fra værtplanten, og en mulig forsvarsmekanisme for planten kunne være at danne større mængder af disse kairomoner (Hendry et al., 1976).

På den anden side kan planteædende insekter beskytte sig mod nogle af deres fjender ved at opmagasinere sekundære plantestoffer fra værtplanten. Stor kålsommerfugl opmagasinerer glucosinolater fra sine korsblomstrede værtplanter og bliver derved i nogen grad giftig for fugle (Aplin et al., 1975). Virkningen er dog ikke så dramatisk som hos de insekter, der opmagasinerer hjerteglykosider (Eisner, 1970; Rothschild, 1972). En monarksommerfugl (*Danaus plexippus* L.) dyrket på sine normale værtplanter (Asclepiadaceae) ædes uden tøven af uerfarne skovskader (en amerikansk art), men efter få minutter

må skovskaden kaste byttet op igen, og fra da af vil den hverken æde monarksommerfugle eller de velsmagende sommerfugle, der efterligner monarkens farvetegninger. Monarksommerfugle dyrket på kål ædes af uerfarne skovskader uden at udløse opkastning og deraf følgende afsky for monarkfarver. Disse og andre forsøg har vist, at hjerteglykosider optages af larven og opmagasineres af såvel larve som sommerfugl.

## Afsluttende bemærkninger

Det har ikke i denne artikel været muligt at komme ind på følgende aspekter: Læreprocessers indflydelse på værtplantevalget (Cassidy, 1978; Ma, 1972), de kvantitative aspekter af fordøjelse og udnyttelse af planter (Waldbauer, 1968), afgiftningsmekanismer over for sekundære plantestoffer (Brattstein, 1979), plantestoffers indflydelse på vingepolymerfi – og dermed spredning – hos bladlus (Harrewijn, 1978) eller den tidsmæssige koordination af insekt og plante (Feeny, 1970). Anvendte aspekter af viden om værtplanterelationer er beskrevet af Nielsen (1977) og Philipsen (1977).

Dette manuskript blev oprindeligt udarbejdet under mit licentiat-studium på Institut for Almen Zoologi, Københavns Universitet og Kemisk Institut, Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskole. Jeg vil gerne takke de to institutter for at stille arbejdsplads til rådighed. Desuden vil jeg gerne takke prof. C. Overgaard Nielsen fra førstnævnte og lektorerne L. Melchior Larsen og H. Sørensen fra sidstnævnte institut for vejledning og kritik af manuskriptet. Fra Zoologisk Institut, Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskole takkes prof. Jørgen Jørgensen, lektor H. Philipsen, forskningsstipendiat O. Zethner for kritik og ass. I. Meineche for renskrivning af manuskriptet. Licentiatstudiet var støttet af det Naturvidenskabelige Forskningsråd.

## Litteratur

Auclair, J. L., 1976: Feeding and nutrition of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harris), with special reference to amino acids. – I T. Jermy (Ed.): The Host Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction, Plenum Press, New York & London, pp. 29–34.

Aplin, R. T., D'Arcy Ward, R. & Rothschild, M., 1975: Examination of the large white and small white butterflies (*Pieris* spp.) for the presence of mustard oils and mustard oil glucosides. – J. Ent. (A) 50: 73–78.

Beck, S. D., 1965: Resistance of plants to insects. – Ann. Rev. Ent. 10: 207–232.

Beck, S. D. & Reese, J. C., 1976: Insect-plant interactions: Nutrition and metabolism. – I J. W. Wallace & R. L. Mansell (Eds.): Recent Advances in Phytochemistry: 10: 41–92.

Bentley, S. & Whittaker, J. B., 1979: Effects of grazing by a chrysomelid beetle, *Gastrophysa viridula*, on competition between *Rumex obtusifolius* and *Rumex crispus*. – J. Ecol. 67: 79–90.

Bernays, E. A. & Chapman, R. F., 1974: The regulation of food intake by acridids. – I L. Barton Browne (Ed.): Experimental Analysis of Insect Behaviour, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 48–59.

Bernays, E. A. & Chapman, R. F., 1978: Plant chemistry and acridoid feeding behaviour. – I J. B. Harborne (Ed.): Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution. Acad. Press, New York & London, pp. 99–141.

Blau, P. A., Feeny, P., Contardo, L. & Robson, D. S., 1978: Allylglucosinolate and herbivorous caterpillars: A contrast in toxicity and tolerance. – Science 200: 1296–1298.

Bogenschütz, H. & König, E., 1976: Relationships between fertilization and tree resistance to forest insect pests. – I Proc. 12th Colloq. Int. Potash Inst., pp. 281–289.

Bongers, W., 1970: Aspects of host plant relationships of the Colorado beetle. – Meded. Landb. Hogesch. Wageningen, 70: 10, 79 pp.

Brattstein, L. B., (1979): Biochemical defense mechanisms in herbivores against plant allelochemicals. – I G. A. Rosenthal & D. H. Janzen (Eds.): Herbivores: Their Interaction with secondary Plant Metabolites. Acad. Press, New York & London, pp. 200–270.

Cassidy, M. D., 1978: Development of an induced food plant preference in the Indian stick insect, *Carausius morosus*. – Ent. exp. & appl. 24: 287–293.

Chapman, R. F., 1974: The chemical inhibition of feeding by phytophagous insects: a review. – Bull. ent. Res. 64: 339–363.

Chapman, R. F., 1977: The role of the leaf surface in food selection by acridids and other insects. – I Comportement des Insectes et Milieu Trophiques, Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, pp. 133–149.

Chew, F. S., 1977: Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. II. The distribution of eggs on potential foodplants. – Evolution 31: 568–579.

Clayton, R. B., 1970: The chemistry of nonhormonal interactions: Terpenoid compounds in ecology. – I E. Sondheimer & J. B. Simeone (Eds.): Chemical Ecology, Acad. Press, New York & London, pp. 235–280.

Cromartie, W. J., 1975: Effect of stand size and vegetational background on colonization of

- cruciferous plants by herbivorous insects. – J. appl. Ecol. 12: 517–533.
- Ehrlich, P. R. & Raven, P. H., 1965: Butterflies and plants: A study of coevolution – Evolution 18: 586–608.
- Eisner, T., 1970: Chemical defense against predation in arthropods. – I E. Sondheimer & J. B. Simeone (Eds.): Chemical Ecology, Acad. Press, New York & London, pp. 157–217.
- Emden, H. F. van, 1972: Aphids as phytochemists. – I J. B. Harborne (Ed.): Phytochemical Ecology, Acad. Press, New York & London, pp. 25–43.
- Erickson, J. M. & Feeny, P., 1974: Sinigrin: A chemical barrier to the black swallowtail butterfly, *Papilio polyxenes*. – Ecology 55: 103–111.
- Feeny, P., 1970: Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. – Ecology 51: 565–581.
- Feeny, P., 1976: Plant apparency and chemical defense. I J. W. Wallace & R. L. Mansell (Eds.): Recent Advances in Phytochemistry 10: 1–40.
- Feeny, P., 1977: Defensive ecology of the Cruciferae. – Ann. Missouri Bot. Gard. 64: 221–234.
- Feeny, P., Paauwe, K. L. & Demong, N. J., 1970: Flea beetles and mustard oils: Host plant specificity of *Phyllotreta cruciferae* and *P. striolata* adults (Coleoptera: Chrysomelidae). – Ann. ent. Soc. Am. 63: 832–841.
- Finch, S. & Skinner, G., 1974: Some factors affecting the efficiency of water-traps for capturing cabbage root flies. – Ann. appl. Biol. 77: 213–226.
- Fraenkel, G. S., 1969: Evaluation of our thoughts on secondary plant substances. – Ent. exp. & appl. 12: 473–486.
- Görnitz, L., 1956: Weitere Untersuchungen über Insektenattraktivstoffe aus Cruciferen. – Nachr. Bl. dt. Pfl. Schutzdienst N. F. 10: 137–146.
- Hansen, V., 1964: Fortegnelse over Danmarks biller (Coleoptera). – Ent. Meddr. 33: 1–507.
- Harrewijn, P., 1978: The role of plant substances in polymorphism of the aphid, *Myzus persicae*. – Ent. exp. & appl. 24: 398–414.
- Harris, P., 1972: Insects in the population dynamics of plants. – I H. F. van Emden (Ed.): Insect/Plant Relationships, Blackwell Sci. Publ., Oxford, pp. 201–209.
- Hawkes, C.; Patton, S. & Coaker, T. H., 1978: Mechanisms of host plant finding in adult cabbage root fly, *Delia brassicae*. – Ent. exp. & appl. 24: 419–427.
- Hedin, P. A., Jenkins, J. N. & Maxwell, F. G., 1977: Behavioral and developmental factors affecting host plant resistance to insects. – I P. A. Hedin (Ed.): Host Plant Resistance to Pests. – Am. Chem. Soc. Symp. Ser. 62, Wash. D. C., pp. 231–275.
- Hendry, L. B., Wichmann, J. K., Hindenlang, D. M., Weaver, K. M., & Korzeniowski, S. H., 1976: Plants – The origin of kairomones utilized by parasitoids of phytophagous insects? – J. chem. Ecol. 2: 271–283.
- Hicks, K. L. & Tahvanainen, J. O., 1974: Niche differentiation by crucifer-feeding flea beetles (Coleoptera: Chrysomelidae). – Amer. midl. Natur. 91: 406–423.
- House, H. L., 1969: Effects of different proportions of nutrients on insects. – Ent. exp. & appl. 12: 651–669.
- House, H. L., 1974: Nutrition. – I M. Rockstein (Ed.): The Physiology of Insecta, vol. V, Acad. Press, New York & London, pp. 1–62.
- Hsiao, T. H., 1972: Chemical feeding requirements of oligophagous insects. – I J. G. Rodrigues (Ed.): Insect and Mite Nutrition, North-Holland Publ. Co., Amsterdam, pp. 225–240.
- Hsiao, T. H., 1974: Chemical influence on feeding behaviour of *Leptinotarsa* beetles. – I L. Barton Browne (Ed.): Experimental Analysis of Insect Behaviour, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 237–248.
- Janzen, D. H., 1970: Herbivores and the number of tree species in tropical forests. – Amer. Natur. 104: 501–528.
- Jermý, T., 1971: Biological background and outlook for the antifeedant approach to insect control. – Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung. 6: 253–260.
- Jermý, T., 1976: Insect – host-plant relationship – coevolution or sequential evolution. – I T. Jermý (Ed.): The Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction, Plenum Press, New York & London, pp. 109–113.
- Jones, F. G. W., 1976: Pests, resistance and fertilizers. – I Proc. 12th Colloq. Int. Potash Inst., pp. 233–258.
- Kennedy, J. S., 1976: Host-plant finding by flying aphids. – I T. Jermý (Ed.): The Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction, Plenum Press, New York & London, pp. 121–124.
- Kennedy, J. S., 1977: Behaviorally discriminating assays of attractants and repellents. – I H. H. Shorey & J. J. McKelvey (Eds.): Chemical Control of Insect Behaviour, John Wiley & Sons, New York, London, Sidney, Toronto, pp. 215–229.
- Kjær, A., 1974: The natural distribution of glucosinolates: a uniform group of sulphur-containing glucosides. – I G. Bendz & J. Santesson (Eds.): Chemistry in Botanical Classification, Nobel Foundation, Stockholm, pp. 229–234.
- Lundgren, L., 1975: Natural plant chemicals acting as oviposition deterrents on cabbage butterflies (*Pieris brassicae* (L.), *P. rapae* (L.) and *P. napi* (L.)). – Zool. Scr. 4: 253–258.
- Ma, W. C., 1972: Dynamics of feeding responses in *Pieris brassicae* Linn. as a function of chemosensory input: A behavioural, ultrastructural and electrophysiological study. – Meded. Landb. Hogesch. Wageningen 72: 11, 162 pp.
- Ma, W. C. & Schoonhoven, L. M., 1973: Tarsal contact chemosensory hairs of the large white butterfly *Pieris brassicae* and their possible role in oviposition behaviour. – Ent. exp. & appl. 16: 343–357.

- Mattson, W. J. & Addy, N. D., 1975: Phytophagous insects as regulators of forest primary production. – *Science* 190: 515–522.
- Mitchell, B. K., 1974: Behavioural and electrophysiological investigations on the responses of larvae of the Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata*) to amino acids. – *Ent. exp. & appl.* 17: 255–264.
- Nielsen, J. K., 1977: Attraktanter, repellant og ædehæmmere. – I E. Holm (Ed.): *Biologisk Bekæmpelse af Skadedyr, Kasketot, Gedved*, pp. 91–100.
- Perrin, R. M. & Phillips, M. L., 1978: Some effects of mixed cropping on the population dynamics of insect pests. – *Ent. exp. & appl.* 24: 585–593.
- Philipsen, H., 1977: Forebyggelsesmetoder. – I E. Holm (Ed.): *Biologisk Bekæmpelse af Skadedyr, Kasketot, Gedved*, pp. 23–33.
- Pimentel, D., 1961: Species diversity and insect population outbreaks. – *Ann. ent. Soc. Am.* 54: 76–86.
- Read, D. P., Feeny, P. & Root, R. B., 1970: Habitat selection by the aphid parasite *Diaeretiella rapae* (Hym.: Braconidae) and hyperparasite *Charips brassicae* (Hym.: Cynipidae). – *Can. Ent.* 102: 1567–1578.
- Rees, C. J. C., 1969: Chemoreceptor specificity associated with choice of feeding site by the beetle, *Chrysolina brunsvicensis*, on its food plant *Hypericum hirsutum*. – *Ent. exp. & appl.* 12: 565–583.
- Rehr, S. S., Feeny, P. P. & Janzen, D. H., 1973: Chemical defense in central American non-ant-acacias. – *J. anim. Ecol.* 42: 405–416.
- Root, R. B., 1973: Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: The fauna of collards (*Brassica oleracea*). – *Ecol. Monogr.* 43: 95–124.
- Rosenthal, G. A., 1977: The biological effect and mode of action of L-canavanine, a structural analogue of L-arginine. – *Quart. Rev. Biol.* 52: 155–178.
- Rothschild, M. 1972: Secondary plant substances and warning colouration in insects. – I H. F. van Emden (Ed.): *Insect/Plant Relationships*, Blackwell Sci. Publ., Oxford, pp. 59–83.
- Schoonhoven, L. M., 1968: Chemosensory bases of host plant selection. – *Ann. Rev. Ent.* 13: 115–136.
- Schoonhoven, L. M., 1972a: Secondary plant substances and insects. – I V. C. Runeles & T. Tso (Eds.): *Recent Advances in Phytochemistry* 5: 197–224.
- Schoonhoven, L. M., 1972b: Plant recognition by lepidopterous larvae. – I H. F. van Emden (Ed): *Insect/Plant Relationships*, Blackwell Sci. Publ., Oxford, pp. 87–99.
- Scriber, J. M., 1978: The effects of larval feeding specialization and plant growth form on the consumption and utilization of plant biomass and nitrogen: an ecological consideration. – *Ent. exp. & appl.* 24: 694–710.
- Slansky, F. & Feeny, P., 1977: Stabilization of the rate of nitrogen accumulation by larvae of the cabbage butterfly on wild and cultivated food plants. – *Ecol. Monogr.* 47: 209–228.
- Städler, E., 1978: Chemoreception of host plant chemicals by ovipositing females of *Delia (Hylemya) brassicae*. – *Ent. exp. & appl.* 24: 711–720.
- Stürckow, B., 1959: Über den Geschmacksinn und den Tastsinn von *Leptinotarsa decemlineata* Say. – *Z. vergl. Physiol.* 42: 255–302.
- Tahvanainen, J. O., 1972: Phenology and microhabitat selection of some flea beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) on wild and cultivated crucifers in central New York. – *Ent. scand.* 3: 120–138.
- Tahvanainen, J. O. & Root, R. B., 1972: The influence of vegetational diversity on population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). – *Oecologia* 10: 321–346.
- Thorsteinson, A. J., 1953: The chemotactic responses that determine host specificity in an oligophagous insect (*Plutella maculipennis* (Curt.)) (Lepidoptera). – *Can. J. Zool.* 31: 52–72.
- Vanderzandt, E. S., 1974: Development, significance, and application of artificial diets for insects. – *Ann. Rev. Ent.* 19: 139–160.
- Visser, J. H. & Nielsen, J. K., 1977: Specificity in the olfactory orientation of the Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. – *Ent. exp. & appl.* 21: 14–22.
- Waldbauer, G. P., 1968: The consumption and utilization of food by insects. – *Adv. Insect. Physiol.* 5: 229–288.
- Waloff, N. & Richards, O. W., 1977: The effect of insect fauna on growth, mortality and natality of broom, *Sarothamnus scoparius*. – *J. appl. Ecol.* 14: 787–798.
- Way, M. J., 1977: Pest and disease status in mixed stands vs. monocultures; the relevance of ecosystem stability. – I J. M. Cherrett & G. R. Sagar (Eds.): *Origins of Pest, Disease & Weed problems*, Blackwell Sci. Publ. Oxford, pp. 127–138.
- Whittaker, R. H. & Feeny, P., 1971: Allelochemics: Chemical interactions between species. – *Science* 171: 757–770.
- Wilde, J. de, 1976: The olfactory component in host-plant selection in the adult Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say). – I T. Jermy (Ed): *The Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction*, Plenum Press, New York & London, pp. 291–300.
- Williams, C. M., 1970: Hormonal interactions between plants and insects. – I E. Sondheimer & J. B. Simeone (Eds.): *Chemical Ecology*, Acad. Press, New York & London, pp. 103–132.