

## Plant surface waxes and their interactions with the insects

### Woski powierzchniowe roślin i ich interakcje z owadami

Agnieszka Wójcicka

#### Summary

Development of the ability to attach effectively to plant surfaces has been a crucial point in insect evolution and one of the evolutionary obstacles that has limited the number of insect orders that have colonized terrestrial plants. There is a strong tendency to increase cultivation plants that can reduce populations of pathogens and insect pests. However, the introduction of such plants to agriculture requires fairly detailed knowledge of plant structure and chemicals, including their effect on biology phytophagous insects and their natural enemies.

**Key words:** plant surface waxes, phytophagous insects, natural enemies

#### Streszczenie

Rozwój zdolności efektywnego przymocowania się do powierzchni roślin to ważny punkt w ewolucji owadów i jedna z głównych ewolucyjnych przeszkód ograniczających kolonizację roślin lądowych. Obecnie wzrasta zainteresowanie uprawą roślin, które oferują redukcję patogenów i owadów. Jednakże wprowadzenie takich roślin wymaga szczegółowej wiedzy na temat wpływu powierzchni roślin na biologię roślinożernych owadów oraz ich naturalnych wrogów.

**Słowa kluczowe:** woski powierzchniowe roślin, roślinożerne owady, wrogowie naturalni

---

Uniwersytet Przyrodniczo-Humanistyczny w Siedlcach  
Katedra Biochemii i Biologii Molekularnej w Instytucie Biologii  
Prusa 12, 08-110 Siedlce  
agnieszkawojcicka4@wp.pl

## Wstęp / Introduction

Doskonalenie roślin w zakresie odporności na szkodniki, bez względu na metody, wymaga szczegółowej wiedzy na temat zachowania owadów podczas żerowania oraz możliwości, jakie dają naturalne mechanizmy odpornościowe roślin. Wykształcone w walce ze szkodnikami morfologiczne, anatomiczne oraz chemiczne cechy roślin utrudniają żerowanie w swych tkankach. Spośród właściwości morfologicznych na szczególną uwagę zasługuje powierzchnia roślin. Kutykula kontaktująca się ze środowiskiem roślin lądowych pokryta jest mieszaniną lipofilowych komponentów określanych terminem woskowej powierzchni roślin (Koch i Barthlott 2006; Koch i Ensikat 2008). Pełni ona szereg funkcji ekologicznych włączając w to interakcje owad-roślina. Jej struktura oraz budowa chemiczna wpływa nie tylko na zachowanie owada, ale również na jego wzrost, rozwój i występowanie. Pomimo ogromnej wiedzy na temat jej struktury oraz składu chemicznego, nadal wiele zagadnień dotyczących jej budowy, powstawania oraz funkcjonowania pozostaje niewyjaśnionych. Najnowsze prace wskazują jednak na udział substancji powierzchniowych w złożonych biochemicznych interakcjach środowiskowych. Stanowią one element układów sieci sygnalizacyjnych będących efektem interakcji roślina-roślinożerca-wróg naturalny (Reina-Pinto i Yephremov 2009; Le Ralec i wsp. 2011).

## Morfologia oraz skład chemiczny wosków epikutularnych / Morphology and chemical composition of epicuticular waxes

Powierzchniową warstwę komórek epidermalnych pokrywa kutykula. Jednym z podstawowych składników kutykuli są woski. Woski występują zarówno na powierzchni kutykuli (epikutularne), jak i w jej wnętrzu (intrakutykularne). Substancje budujące woski epikutularne tworzą amorficzną warstwę lub wynurzające się z niej krystaliczne struktury o różnych kształtach. Przeprowadzony przez Barthlotta i wsp. (1998) opis struktur woskowych został oparty na składzie chemicznym oraz cechach morfologicznych. Analiza co najmniej 13 000 gatunków reprezentujących wszystkie ważne grupy roślin nasiennych pozwoliła zdefiniować 23 typy woskowe, które pogrupowano w trzy główne zespoły: filmy, warstwy skorupiaste oraz krystaloidy. Filmy (ang. films) to cienkie warstwy nie przekraczające kilku nanometrów, pozbawione spękań podczas procesu wysychania epidermy. W przypadku warstw skorupiastych (ang. layer and crusts) wyodrębniono trzy podgrupy: warstwy gładkie, skorupy oraz warstwy pękające. Ich grubość waha się w granicach 0,5–10  $\mu\text{m}$ . Trzeci zespół struktur woskowych określony jako krystaloidy (ang. crystaloids) stanowi najbardziej rozbudowaną grupę podzieloną na: grudki, płytki i płyty, pręciki, nici, rurki oraz formy pośrednie. Ponadto wyodrębniono dodatkowo agregacje i ugrupowania płytek oraz pręcików i rurek. W przypadku agregacji i ugrupowań płytek wyróżniono: rozetki, płytki w szeregach, płytki w rzędach, natomiast dla pręcików i rurek: kępki rurek,

kępki pręcików oraz pręciki złączone wzdłużnie. Wzory i morfologia wosków roślinnych zostały użyte w systematyce roślinnej (Koch i wsp. 2009).

Różnorodność struktur woskowych w znacznej mierze uzależniona jest od składu chemicznego wosku. Pomimo dużego zróżnicowania składu chemicznego wosków, podstawowe klasy budujących je związków to: estry, węglowodory, alkohole, kwasy tłuszczowe, aldehydy, ketony,  $\beta$ -diketony, hydroksy- $\beta$ -diketony oraz związki aromatyczne typu: terpenów, tanin, flawonów oraz steroli (Athukorala i Mazza 2010). Silny hydrofobowy charakter wosków epikutularnych warunkowany jest głównie obecnością węglowodorów. Dominujące są zwykle: n-heptakozan, n-nonakozan, n-hentriakontan i n-tritriakontan (Yin i wsp. 2011). Znaczną zawartość dochodzącą nawet do 80% masy wosków stanowią monoestry. Najczęściej są to estry długołańcuchowych kwasów tłuszczowych (C12-C30) i alkoholi jednowodorotlenowych (C20-C32). Są one obecne w woskach epikutularnych prawie wszystkich badanych roślin. W woskach powierzchniowych występują również diestry, poliestry oraz triacyloglicerole. W przypadku niektórych roślin znaleziono również octany, estry kwasów nienasyconych i estry o nieparzystej liczbie atomów węgla w łańcuchu. Triacyloglicerole występują rzadko, niewielką ilość tych substancji wykryto w wosku liści odmian maliny właściwej (*Rubus idaeus* L.) podatnych na zasiedlanie przez mszyce (Shepherd i wsp. 1999). Szeroko rozpowszechnione wśród wosków powierzchniowych są wolne alkohole długołańcuchowe. Najczęściej spotykane to n-oktakozaol, n-heksakozaol i n-dotriakontanol. Według badań Ou i wsp. (2012) duże ilości oktakozaolu znaleziono w woskach powierzchniowych owoców, liści oraz nasion trzciny cukrowej (*Saccharum officinarum* L.), natomiast u bakłazana (*Solanum macrocarpon* L.) był on dominującym alkoholem, stanowiącym 70% całej frakcji alkoholowej (Haliński i wsp. 2012). W woskach występują również alkohole drugorzędowe (nonakozaol i hentriakontanol) oraz długołańcuchowe diole, takie jak  $\beta$ -alkanodiole i  $\gamma$ -alkanodiole (Jetter 2000). Najczęściej występującymi związkami w woskach powierzchniowych są  $\beta$ -diketony. Znaczne ilości tych związków wykryto na zbożach oraz innych trawach, w których pochodne  $\beta$ -diketonowe alkanów oraz produkty ich dodatkowej hydroksylacji stanowią nawet od 30 do 50% masy naturalnego wosku roślinnego (Athukorala i Mazza 2010). Kwasy tłuszczowe, które wykryto w woskach powierzchniowych występują zarówno w postaci wolnej, jak i estrowej. Są to związki parzystowęglowe i zawierają z reguły od 16 do 30 atomów węgla, przy czym w niewielkim stopniu występują w woskach również kwasy jednonienasycone. Do najważniejszych należą: kwas karnaubowy (C24), kwas certynowy (C26), kwas montanowy (C28) i melisynowy (C30) (Haliński i wsp. 2012). Aldehydy występują z reguły w małych ilościach i stanowią przypuszczalnie produkty pośrednie redukcji kwasów do alkoholi. Najczęściej spotykany jest aldehyd zawierający 28 atomów węgla (oktakozaol) o właściwościach antygrzybiczych (Reisige i wsp. 2006). W woskach powierzchniowych roślin wykryto również terpeny i sterole. W wosku powierzchniowym liści bakłazana znaleziono następujące triterpeny ( $\alpha$ -amy-

rynę,  $\beta$ -amyrynę  $\delta$ -amyrynę oraz lupeol i tarakserol), natomiast spośród steroli cholesterol, comosterol, stigmasterol i  $\beta$ -sitosterol (Haliński i wsp. 2012).

Wiele spośród zidentyfikowanych substancji powierzchniowych to metabolity wtórne, które pomagają roślinom przetrwać w ich środowisku. Szereg z nich jest wytwarzanych konstytutywnie, tzn. przez cały czas, natomiast inne powstają tylko po indukcji w następstwie zranienia lub infekcji. Biosyntezę tych substancji mogą indukować również uniwersalne substancje pobudzające (elicitory), takie jak kwas jasmonowy (i jego estry metylowe). Funkcjonują one jako sygnał w odpowiedzi obronnej rośliny przeciw infekcjom drobnoustrojowym oraz atakom roślinożerców.

### Rola wosków powierzchniowych w strategiach obronnych roślin / The role of surface waxes in plant defense strategies

Intensywna krystalizacja powierzchni woskowych utrudnia owadom przymocowywanie i przemieszczanie się po niej (Rutledge i O'Neil 2005) dostarczając jednocześnie roślinom obronę przeciwko roślinożernym owadom. Jednak warstwy woskowe wykazują również utrudnienia w mobilności małych drapieżników i owadziach parazytoidów żerujących na roślinożercach wpływając w ten sposób na interakcje między owadami na roślinach (Le Ralec i wsp. 2011).

Liczne badania dotyczące wzajemnych relacji owad-roślina potwierdzają obecność szeregu adaptacji wypracowanych zarówno przez owady, jak i rośliny (Le Ralec i wsp. 2010; Boeve i wsp. 2011; Whitney i Federle 2013). Powierzchnie roślin pokryte gęstymi, zwartymi i łatwo odrywającymi się mikroskopowymi kryształami wosku są śliskim i niedostępnym podłożem dla wielu gatunków owadów (Brennan i Weinbaum 2001). Chrzęszcz żaczka warzuchówka *Phaedon cochleariae* (F.) znacznie lepiej przymocowywał się do odmiany kapusty warzywnej (*Brassica oleracea* L.) ze zredukowanym woskiem niż do odmiany z wystającą warstwą woskową. Podczas badań nad genotypami pszenżyta ozimego różniącymi się stopniem pokrycia nalotem woskowym stwierdzono, że rośliny genotypów pokrytych silnym nalotem woskowym były w mniejszym stopniu akceptowane przez mszycę zbożową *Sitobion avenae* (F.), czeremchowo-zbożową *Rhopalosiphum padi* (L.) oraz mszycę różano-trawową *Metopolophium dirhodum* (Walk.), w porównaniu do roślin genotypów pokrytych woskiem w niewielkim stopniu (Wójcicka i wsp. 2010b; 2011).

Chemiczne usunięcie warstwy wosków epikutylarnych z genotypów woskowych pszenżyta znacznie zwiększyło liczebność mszyc oraz liczbę zasiedlonych roślin. Tendencję wzrostową obserwowano dla wszystkich trzech badanych gatunków mszyc. Ponadto ekstrakty wosków epikutylarnych bogatych w  $\beta$ -diketony z roślin pszenżyta silnie pokrytego woskiem znacznie zmniejszyły liczbę migrantek oraz liczbę zasiedlonych roślin po naniesieniu ich na rośliny prawie pozbawione wosku (Wójcicka i wsp. 2010b; 2011). Silny wpływ wosków epikutylarnych na zachowanie owadów potwierdziły

badania przeprowadzone metodą EPG (Electrical Penetration Graph). W przypadku roślin woskowych stwierdzono późno pojawiające się pierwsze nakłucia powierzchni roślin, krótszy okres pierwszej penetracji komórek epidermy i mezofilu oraz krótszy czas pobierania pokarmu (soku floemowego) (Wójcicka i wsp. 2010a; Wójcicka 2011). Podobne tendencje obserwowano podczas badań entomologicznych. Gruba warstwa epikutylarnego wosku na roślinach pszenżyta znacznie wydłużała okres przedreprodukcyjny oraz obniżała płodność dzienną i całkowitą badanych gatunków mszyc (Wójcicka 2007).

Udział warstwy wosków powierzchniowych w obronie przeciwko roślinożercom obserwujemy nie tylko w agrosystemach, ale również w ekosystemach naturalnych. Występująca u roślin z rodzaju *Eucalyptus* (L'Hér), rodzina mirtowate (Myrtaceae Juss.), międzygatunkowa zmienność w występowaniu wosku, wpływa na różnice w ich akceptacji przez owady. Spośród przebadanych dwudziestu jeden gatunków, te z występującą warstwą wosków epikutylarnych były mniej atakowane przez pluskwiaka *Glycaspis brimblecombei* (Moore) z rodziny miodówkowatych (Psyllidae) (Brennan i wsp. 2001a). Według Edwardsa (1982) oraz Brennana i wsp. (2001b) woski powierzchniowe obecne na młodych pędach *Eucalyptus* spp. służą do ochrony ich młodych tkanek przed roślinożercami. Brak warstwy woskowej na dorosłych pędach sprawia, że są one bardziej preferowane przez szkodniki. Przykładowo pluskwiak *Ctenarytaina spatulata* (Taylor) z rodziny miodówkowatych preferował osadzenie się i składanie jaj na gładkich dorosłych liściach *Eucalyptus globulus* (Labill.) (Brennan i wsp. 2001b). Mechaniczne usunięcie warstwy wosków epikutylarnych z młodych liści *E. globulus* spowodowało, że stały one się dobrym źródłem do żerowania i rozwoju *C. spatulata* i *G. brimblecombei* (Brennan i Weinbaum 2001). Jednakże w środowisku spotykamy również owady, które wykazują preferencję wobec roślin woskowych. Przykładowo pluskwiak *Ctenarytaina eucalypti* (Maskell) z rodziny miodówkowatych zasiedla młode liście *Eucalyptus globuli*, które posiadają warstwę woskową, natomiast odrzuca dorosłe liście charakteryzujące się zredukowaną warstwą wosków powierzchniowych (Brennan i wsp. 2001b). Z kolei dorosłe samice tantnisia krzyżowiaczka *Plutella xylostella* (L.) z rodziny tantnisiowatych (Plutellidae) nie wykazywały preferencji ani wobec woskowych ani połyskujących linii brukwi *Brassica napu* (L.) do składania jaj, a jedynie larwy pierwszego stadium preferowały w testach wyboru rośliny woskowe (Ulmer i wsp. 2002).

Jedną z przyczyn odporności roślin o zredukowanym wosku epikutylarnym jest podatność na stres wodny, indukujący wzrost obronności na szkodniki. Sytuację taką obserwowano wobec mszycy grochowej *Acyrtosiphon pisum* (Harris) żerującej na grochu (*Pisum sativum* L.) o zredukowanym wosku (Rutledge i wsp. 2003). Jackson i wsp. (2000) mniejszą preferencję wobec genotypów kapusty warzywnej *B. oleracea* ze zredukowanym woskiem stwierdził wobec mączlika srebrzystolistnego *Bemisia argentifolii* (Bellows i Perring) z rodziny mączlikowatych (Aleyrodidae). Blua i wsp. (1995) wykazali natomiast, że warstwa woskowa na kapuście deterentnie

wpływa na składanie jaj przez mączlika ostroskrzydłego *Bemisia tabaci* (Gennadius) z rodziny mączlikowatych, ale nie oddziałuje w taki sposób na pluskwiaka *B. argentifolii*.

Powierzchnia roślin wpływa nie tylko na zachowanie roślinożernych owadów, ale również ich naturalnych wrogów. Konsekwencją tego aktywnego oddziaływania warstwy woskowej na drapieżców jest regulacja populacji roślinożerców. Rośliny o zredukowanym epikutykularnym wosku w porównaniu z roślinami normalnie pokrytymi woskiem zwiększają zdolność przymocowania się drapieżników żerujących na owadach (Eigenbrode i wsp. 2000a). Jednak genetyczna redukcja warstwy woskowej to znaczna poprawa nie tylko przymocowania, ale również efektywności i ruchliwości drapieżników. Jako pierwsi wzrost drapieżnictwa na odmianach o zredukowanym wosku epikutykularnym przyczyniającym się ewidentnie do odporności wobec roślinożerców opisali Way i Murdie (1965). Obserwowali oni większą liczbę chrząszczy z rodziny biedronkowatych (Coccinellidae) i kusakowatych (Staphylinidae), pluskwiaków z rodziny dziubałkowatych (Anthracoridae) oraz skorków (Dermaptera) na *B. oleracea* o zredukowanym wosku.

W badaniach laboratoryjnych na roślinach grochu o genetycznie zredukowanym wosku sieciarki (Neuroptera) *Chrysoperla carnea* (Stephens) i *Ch. plorabunda* (Fitch) z rodziny złotoookowatych (Chrysopidae) wykazywały większą ruchliwość oraz większy stopień przymocowania i efektywności w zabijaniu *Acyrtosiphon pisum* (Eigenbrode i wsp. 1995). Podobną tendencję obserwowano podczas badań na chrząszczy *Hippodamia convergens* z rodziny biedronkowatych wobec *Plutella xylostella* i *A. pisum* żerujących odpowiednio na powierzchniach o zredukowanym wosku *B. oleracea* (Eigenbrode i wsp. 1995) i *P. sativum* (Eigenbrode i Kabalo 1999) oraz pluskwiaka *Orius insidiosus* (Say) z rodziny dziubałkowatych wobec *P. xylostella* występujących na powierzchniach *B. oleracea* o genetycznie zredukowanym wosku (Eigenbrode i wsp. 1995).

Woski epikutykularne wpływają nie tylko na interakcje między roślinożernymi zwierzętami a ich naturalnymi wrogami, ale również na interakcje pomiędzy drapieżnikami tej samej ofiary. Drapieżnictwo chrząszcza *H. convergens* z rodziny biedronkowatych i sieciarki *Ch. plorabunda* badano wobec mszycy grochowej. Wspólne i jednocześnie działanie drapieżników było bardziej efektywne na roślinach o zredukowanym wosku (White i Eigenbrode 2000). Podobnie, jak w przypadku roślinożerców, warstwa wosków powierzchniowych nie oddziałuje w jednakowym stopniu na wszystkich drapieżników. W zależności od gatunku drapieżnika, spotykamy różnice w predyspozycjach do zdobywania żywności na roślinach różniących się pokryciem woskowym. Pluskwiaki *O. insidiosus* i *O. leavigatus* (Fieber) z rodziny dziubałkowatych poszukiwały żywności mniej efektywnie na roślinach kapusty z warstwą wosków epikutykularnych (Eigenbrode i wsp. 1995), ale pluskwiak *Deraeocoris pallens* (Reuter) z rodziny tasznikowatych (Miridae) skutecznie żerował na woskowych liściach kapusty. W wielu przypadkach istotny wpływ na zachowanie drapieżników wobec roślinożernych owadów obok morfologii powierzchni roślin ma również liczebność

ofiary decydująca o skuteczności (Rutledge i O'Neil 2005), a atak naturalnych wrogów roślinożernych owadów, na roślinach o zredukowanym wosku wynika raczej z ich skuteczności, a nie preferencji do żerowania na roślinach ze zredukowanym woskiem (Rutledge i wsp. 2003). Pasożytnicza błonkówka klecanka pospolita (*Polistes dominulus*) z rodziny osowatych (Vespidae) jako drapieżnik motyla *Trichoplusia ni* (Hübner) z rodziny sówkowatych podczas poszukiwania zdobyczy, dwukrotnie częściej poślizgiwał się na woskowych odmianach kapusty warzywnej niż na roślinach o zredukowanym wosku (Eigenbrode i wsp. 2000b).

Pomimo szeregu przystosowań do poszukiwania i zdobywania pożywienia, większość parazytoidów, podobnie jak roślinożercy i drapieżcy preferuje rośliny ze zredukowaną warstwą woskową. Preferencje te wynikają z faktu, że rośliny o zredukowanym wosku gwarantują lepszą zdolność przymocowania, większą ruchliwość oraz efektywne pasożytnictwo (Gentry i Barbosa 2006). Ponadto efektywnemu pasożytnictwu towarzyszy wydawanie większej liczby potomstwa. Przykładowo błonkówka *Encarsia pergandiella* (Howard) z rodziny oścowatych (Aphelinidae) będąca parazytoidem pluskwiaka mączlika srebrzystolistnego *Bemisia argentifolia* produkowała dwukrotnie, a nawet czterokrotnie więcej potomstwa na roślinach *B. oleracea* o zredukowanym wosku w porównaniu do roślin woskowych (McAuslane i wsp. 2000). Podobnie osiec mączlikowy *Eretmocerus eremicus* (Rose i Van Zolnerowich) produkował dwukrotnie więcej potomstwa przy jednoczesnie wysokiej efektywności w uśmiercaniu *Bemisia tabaci* na genotypach *B. oleracea* o zredukowanym wosku, niż na roślinach genotypów woskowych (Eigenbrode i wsp. 1996). Preferencje do roślin o zredukowanym wosku wykazywał również osiec mszycowy *Aphidius ervi* (Haliday), parazytoid mszycy grochowej oraz mszycy zbożowej. Warstwa wosków powierzchniowych wpływała nie tylko na jego rozwój i przeżywalność, ale również na parametry związane ze zdobywaniem żywności: ruchliwość, częstotliwość ataków oraz efektywność. Negatywny wpływ warstwy woskowej na pasożytniczą błonkówkę *A. ervi* obserwowano między innymi na roślinach grochu i rzepaku, zarówno w warunkach polowych jak i laboratoryjnych (Rutledge i wsp. 2003). Według Daza-Bustamante i wsp. (2003) rozwój parazytoidea *A. ervi* uzależniony był od ofiary, a głównie predyspozycji obronnych, które w przypadku mszycy *A. pisum* zmuszały do większej aktywności pasożytniczej niż wobec mszycy *Sitobion avenae*. Duży wpływ na skuteczne ataki parazytoidów ma również dynamika gromadzenia się wosków na roślinie. Utrudnioną adaptacją do zdobywania żywności na roślinach *B. napus* powodował kumulujący się wraz z wiekiem rośliny wosk. Obserwowano to w przypadku dwóch parazytoidów *Aphidius colemanii* i *A. ervi* (Desneux i Ramirez-Romero 2009).

## Wnioski / Conclusions

1. Zbadanie wpływu woskowych powierzchni roślin na zachowanie roślinożernych owadów oraz ich naturalnych wrogów, to cenna pomoc w ocenie ich udziału

- w biologicznej kontroli i regulacji populacji roślinożerców w naturze.
2. Wiedza ta w połączeniu z nowoczesną hodowlą roślin oraz najnowszymi osiągnięciami biotechnologii pozwoli na szybkie i skuteczne uzyskanie genotypów roślin skutecznie zabezpieczonych przed atakiem szkodników.

## Literatura / References

- Athukorala Y., Mazza G. 2010. Supercritical carbon dioxide and hexane extraction of wax from triticale straw: Content, composition and thermal properties. *Ind. Crops Prod.* 31: 550–556.
- Barthlott W., Neinhuis C., Cutler D., Ditsch F., Muesel I., Theisen I., Wilhelm H. 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Bot. J. Linnean Soc.* 126: 237–260.
- Blua M.J., Yoshida H.A., Toscano N.C. 1995. Oviposition preference of two *Bemisia species* (Homoptera: Aleyrodidae). *Environ. Entomol.* 24: 88–93.
- Boeve J.-L., Voigt D., Gorb S.N. 2011. Crystalline wax coverage of the cuticle in easy bleeding sawfly larvae. *Arthr. Struct. Dev.* 40: 186–189.
- Brennan E.B., Hrusa G.F., Weinbaum S.A., Levison W.J. 2001a. Resistance of *Eucalyptus species* to *Glycaspis brimblecombei* (Homoptera: Psyllidae) in the San Francisco Bay area. *Pan-Pacific Entomol.* 77: 249–253.
- Brennan E.B., Weinbaum S.A. 2001. Stylet penetration and survival of three psyllid species on adult leaves and ‘waxy’ and ‘de-waxed’ juvenile leaves of *Eucalyptus globulus*. *Entomol. Exp. Appl.* 100: 355–363.
- Brennan E.B., Weinbaum S.A., Rosenheim J.A., Karban R. 2001b. Heteroblasty in *Eucalyptus globulus* (Myricales: Myricaceae) affects ovipositional and settling preferences of *Ctenarytaina eucalypti* and *C. spatulata* (Homoptera: Psyllidae). *Environ. Entomol.* 30: 1144–1149.
- Daza-Bustamante P., Fuentes-Contreras E., Niemeyer H.M. 2003. Acceptance and suitability of *Acyrtosiphon pisum* and *Sitobion avenae* as hosts of the aphid parasitoid *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae). *Eur. J. Entomol.* 100: 49–53.
- Desneux N., Ramirez-Romero R. 2009. Plant characteristics mediated by growing conditions can impact parasitoid’s ability to attack host aphids in winter canola. *J. Pest. Sci.* 82 (4): 335–342.
- Edwards P.B. 1982. Do waxes on juvenile *Eucalyptus* leaves provide protection from grazing insects? *Austral. J. Ecol.* 7: 347–352.
- Eigenbrode S.D., Castagnola T., Roux M.-B., Steljes L. 1996. Mobility of three generalist predators is greater on cabbage with glossy leaf wax than on cabbage with a wax bloom. *Entomol. Exp. Appl.* 81: 335–343.
- Eigenbrode S.D., Kabalo N.N. 1999. Effects of *Brassica oleracea* waxblooms on predation and attachment by *Hippodamia convergens*. *Entomol. Exp. Appl.* 91: 125–130.
- Eigenbrode S.D., Kabalo N.N., Rutledge C.E. 2000a. Potential of reduced-waxbloom oilseed *Brassica* for insect pest resistance. *J. Agric. Entomol.* 17: 53–63.
- Eigenbrode S.D., Moodie S., Castagnola T. 1995. Generalist predators mediate resistance to a phytophagous pest in cabbage with glossy leaf wax. *Entomol. Exp. Appl.* 77: 335–342.
- Eigenbrode S.D., Rayor L., Chow J., Latty P. 2000b. Effects of wax bloom variation in *Brassica oleracea* on foraging by a vespid wasp. *Entomol. Exp. Appl.* 97: 161–166.
- Gentry G.L., Barbosa P. 2006. Effects of leaf epicuticular wax on the movement, foraging behavior, and attack efficacy of *Diaeretiella rapae*. *Entomol. Exp. Appl.* 121: 115–122.
- Haliński L.P., Paszkiewicz M., Gołębiowski M., Stepnowski P. 2012. The chemical composition of cuticular waxes from leaves of the gboma eggplant (*Solanum macrocarpon* L.). *J. Food Comp. Anal.* 25: 74–78.
- Jackson D.M., Farnham M.W., Simmons A.M., van Giessen W.A., Elsey K.D. 2000. Effects of planting pattern of collards on resistance to whiteflies (Homoptera: Aleyrodidae) and on parasitoid abundance. *J. Econ. Entomol.* 93 (4): 1227–1236.
- Jetter R. 2000. Long-chain alkanediols from *Myricaria germanica* leaf cuticular waxes. *Phytochemistry* 55: 169–176.
- Koch K., Barthlott W. 2006. Plant epicuticular waxes: chemistry, form, function and self-assembly. *Nat. Prod. Commun.* 1: 1067–1072.
- Koch K., Bhushan B., Barthlott W. 2009. Multifunctional surface structures of plants: An inspiration for biomimetics. *Prog. Mater. Sci.* 54: 137–178.
- Koch K., Ensikat H.J. 2008. The hydrophobic coatings of plant surfaces: epicuticular wax crystals and their morphologies, crystallinity and molecular self-assembly. *Rev. Micron* 39: 759–772.
- Le Ralec A., Anselme C., Outreman Y., Poirié M., Van Baaren J., Le Lann C., Van Alphen J.J.-M. 2010. Evolutionary ecology of the interactions between aphids and their parasitoids. *C.R. Biologies* 333: 554–565.
- Le Ralec A., Ribulé A., Barragan A., Outreman Y. 2011. Host range limitation caused by incomplete host regulation in an aphid parasitoid. *J. Insect Physiol.* 57: 363–371.
- McAuslane H.J., Simmons A.M., Jackson D.M. 2000. Parasitism of silverleaf whitefly, *Bemisia argentifolii*, on collard with reduced or normal leaf wax. *Florida Entomol.* 83: 428–437.
- Ou S., Zhao J., Wang Y., Tian Y., Wang J. 2012. Preparation of octacosanol from filter mud produced after sugarcane juice clarification. *LWT – Food Sci. Tech.* 45: 295–298.
- Reina-Pinto J.J., Yephremov A. 2009. Surface lipids and plant defenses. *Plant Physiol. Biochem.* 47: 540–549.
- Reisige K., Gorzelanny Ch., Daniels U., Moerschbacher B.M. 2006. The C28 aldehyde octacosanal is a morphogenetically active component involved in host plant recognition and infection structure differentiation in the wheat stem rust fungus. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 68: 33–40.
- Rutledge C.E., O’Neil R.J. 2005. *Orius insidiosus* (Say) as a predator of the soybean aphid, *Aphis glycines* Matsumura. *Biol. Control* 33: 56–64.
- Rutledge C.E., Robinson A., Eigenbrode S.D. 2003. Effects of a simple plant morphological mutation on the arthropod community and the impacts of predators on a principal insect herbivore. *Oecologia* 135: 39–50.

- Shepherd T., Robertson G.W., Griffiths D.W., Birch A.N.E. 1999. Epicuticular wax ester and triacylglycerol composition in relation to aphid infestation and resistance in red raspberry (*Rubus idaeus* L.). *Phytochemistry* 52: 1255–1267.
- Ulmer B., Gillott C., Woods D., Erlandson M. 2002. Diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) feeding and oviposition preferences on glossy and waxy *Brassica rapa* (L.) lines. *Crop Prot.* 21: 327–331.
- Way M.J., Murdie G. 1965. An example of varietal resistance of *Brussels sprouts*. *Ann. Appl. Biol.* 56: 326–328.
- White C., Eigenbrode S.D. 2000. Leaf surface waxbloom in *Pisum sativum* influences predation and intra-guild interactions involving two predator species. *Oecologia* 124: 252–259.
- Whitney H.M., Federle W. 2013. Biomechanics of plant-insect interactions. *Curr. Opin. Plant Biol.* 16: 105–111.
- Wójcicka A. 2007. Effect of triticale surface compounds on growth and development of cereal aphids. *Aphids and Other Homopterous Insects* 13: 191–197.
- Wójcicka A. 2011. Wpływ wosków powierzchniowych pszenżyta ozimego na elementy biologii mszycy czeremchowo-zbożowej. [Effect of surface waxes of winter triticale on the biology of bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi*]. *Prog. Plant Prot./Post. Ochr. Roślin* 51 (4): 1590–1594.
- Wójcicka A., Leszczyński B., Warzecha R. 2011. Wpływ metanolowych ekstraktów wosków powierzchniowych pszenżyta ozimego na mszycę różano-trawową *M. dirhodum*. [Effect of methanol surface waxes of the winter triticale on rose-grain aphid]. *Prog. Plant Prot./Post. Ochr. Roślin* 51 (4): 1595–1599.
- Wójcicka A., Sempruch C., Łukasik I., Warzecha R. 2010a. Wpływ wosków powierzchniowych pszenżyta ozimego na zachowanie mszycy różano-trawowej *M. dirhodum*. *Zesz. Probl. Post. Nauk Rol.* 556 (2): 503–511.
- Wójcicka A., Sempruch C., Warzecha R. 2010b. Wpływ wosków powierzchniowych pszenżyta ozimego na wybór rośliny żywicielskiej przez mszycę zbożową. [Effect of surface waxes of triticale on host selection by cereal aphids]. *Prog. Plant Prot./Post. Ochr. Roślin* 50 (2): 609–612.
- Yin Y., Bi Y., Chen S., Li Y., Wang Y., Ge Y., Ding B., Li Y., Zhang Z. 2011. Chemical composition and antifungal activity of cuticular wax isolated from Asian pear fruit (cv. Pingguoli). *Sci. Hort.* 129: 577–582.