2. MIRIS

Sposobnost živih organizama u percepciji različitih nadražaja najznačajnija je karakteristika pošto organizmima osigurava preživljavanje i bolji kvalitet života. Kod insekata, hemijska čula imaju važnu ulogu tokom razvoja, kao i u uspostavljanju i održavanju raznih fizioloških stanja i ekoloških interakcija. Čulo mirisa ili miris je primarni osećaj koji insekti koriste kako bi analizirali okolinu u kojoj se nalaze. U poslednje vreme velika pažnja poklanja se istraživanju mirisnih čula kod insekata. Čulni (mirisni) sistem insekata pokazuje izrazitu sličnost u strukturi, funkciji i razvoju sa ostalim beskičmenjacima, kao i kičmenjacima (Hildebrand & Shepherd, 1997). U poređenju sa kičmenjacima, čulni sistem insekata sastoji se od relativno jednostavne, ali vrlo osetljive mreže neurona (Stocker, 2001). Pored toga, insekti pokazuju različitu lepezu ponašanja koja su uslovljena mirisnim nadražajima, a koriste ih u inter-specifičnoj komunikaciji npr. pronalaženje hrane i intra-specifičnoj komunikaciji npr. pronalaženje mesta pogodnih za ovipoziciju, pronalaženje partnera i dr. (Hartlieb & Anderson, 1999).

Prirodni mirisni nadražaji, kao što su miris cveća ili životinjski feromoni, obično su složene kombinacije mnogih hemijskih komponenata (Laurent, 2002). Mirisna jedinjenja emitovana od jednog izvora mirisa mogu imati raznoliku hemijsku strukturu (Knudsen i sar., 1993), pa se svako pojedinačno prisutno jedinjenje može razlikovati kvantitativno od ostalih u različitim koncentracijama (Levin i sar., 2001). Mirisi takođe variraju u prostoru i vremenu s obzirom na prirodu medija u kojem je miris raspršen (Crimaldin, 2002).

2.1. Miris kao prirodni NAdražaj

Molekuli mirisa su mali organske molekuli s molekulskom masom od 26-300g/mol (Mori i sar.,1998). Miris se sastoji od više miliona isparljivih molekula koji se nalaze raspršeni u mediju kao što su vazduh ili voda. Pritisak para molekula direktno utiče na promenljivost molekula; mirisi s visokim pritiskom para u uslovima okoline isparavaju puno brže (Letcher i sar., 2004). Neživi mirisni izvori pasivno emituju mirise, dok živi mirisni izvori mogu biti aktivno ili pasivno emitovani. Intenzitet i hemijska struktura pasivne ili aktivne emisije mirisa uveliko zavisi od temperature i atmosferskog pritiska. Primer neživog pasivnog emitovanja mirisa uključuju nepokretni objekt, kao što su vinske čaše koje emituju stotine jedninjenja s površine tečnosti koje stvaraju određeni miris (Noble i sar., 2002). Živa emisija često je povezana s funkcijama metabolizma (Collins i sar., 2001). Sisari emituju CO2 i mlečnu kiselinu kao nusprodukt metabolizma; CO2 i mlečnu kiselinu koriste insketi, kao što su komarci, radi lakšeg pronalaženja domaćina (Dekker i sar., 2002). Prilikom aktivne emisije, mirisi su sintetizovani i emitovani od živog objekta, kao sintetizovani mirisi cveća (Dudareva & Pichersky, 2003; Piechulla & Pott, 2003), te feromoni kod životinja koji su produkti specifičnog žlezdanog tkiva (Foster, 2000).

2.2. Fizika mirisa: vrste mirisnih izvora

Prostorno-vremensko raspršivanje u talasima. U poslednjih 20 godina postignut je napredak u boljem razumevanju prostorne distribucije mirisnih talasnih jedinjenja (Murlis i sar., 2000). Mirisi emitovani u vazduhu, raspršeni su kompleksno kao složene talasne strukture (Murlis i sar., 1992). Raspršivanje mirisa stvara gradijent koncentracije, koji se razlikuje u zavisnosti od udaljenosti od izvora (Jones, 1983) i zavisi od prevladavajućih uslova okoline kao što su temperatura i brzina vetra (Murlis i sar., 1992).

Vremenske fluktuacije u aktivnoj emisiji. Vremenska emisija mirisa može se pokazati periodično u kratkom vremenskom intervalu (milisekundi) ili dužem periodu (sati ili dani). Miris se može pojaviti diskretno u kratkom vremenskom intervalu malog intenziteta; mirise takvog intenziteta emituju neke životinje prilikom odbrane (prskanje sekreta tvorova ili mirisi tvrdokrilaca) te takvi mirisi traju samo nekoliko sekundi (Eisner i sar., 2001). S druge strane, emisija feromona kod nekih organizama može pratiti vremenski period koji je u korelaciji sa dnevnim fazama (Foster, 2000; Kim i sar., 2002) ili s pojedinim razdobljima reproduktivnog ciklusa individua (Rekwot i sar., 2001; Swaisgood i sar., 2002). U situacijama gde su vremenske fluktuacije konstantne, mogla bi se odrediti odstupanja u stopi emisije, kao funkcije vremenske frekvencije u ciklusima po vremenskom intervalu. Varijacija na takav dnevni ciklus emisije može se dogoditi kada se uslovi okoline promene (Helsper i sar., 1998).

Kvalitativni i kvantitativni izvori mirisa. Osim prostorne i vremenske strukture emisije mirisa, značajno mesto zauzimaju različiti izvori prirodnih mirisa, koji su sastavljeni od različitih isparljivih jedinjenja, koja se nalaze u raznim izvorima mirisa (Raguso, 2003). Mirise stvaraju slični izvori (na primer, cveće iste vrste) koji se mogu razlikovati u broju jedinjenja koji ih izgrađuju, tipu jedinjenja, kvantitativnom broju pojedinog jedinjenja, te sveukupnog intenziteta mirisa (Raguso, 2003). Svaka pojedina nabrojana komponenta mirisa određuje kvalitet samog mirisa, pa na taj način direktno utiče na različito reagovanje životinja na njih i mirisa kao nadražaja.

Kvalitativne varijacije mirisa. Većina kvalitativnih varijacija mirisa objašnjena je na cvetnim mirisima. Cvetni mirisi često su mešavine nekoliko jedinjenja. Knudsen i saradnici (1993) opisali su cvetne mirise, koji se sastoje najmanje od tri, a najviše od nekoliko stotina jedinjenja. Varijacija u emisiji pojedinih isparljivih jedinjenja, verojatno nastaje u različitoj genskoj ekspresiji enzima, koji proizvode isparljiva jedinjenja i njihovi supstrati (Vainstein i sar., 2001). Kvalitativne inter-specifične razlike u stvaranju mirisnih jedinjenja uopšteno su veće nego intra-specifične razlike (Raguso, 2003). Proučavanjem intra-specifičnih razlika u cvetnim mirisima uviđa se jasna razlika u sastavu mirisa. Varijabilnost je za svaku vrstu drukčija u sastavu mirisa, te biljke s više jedinjenja mirisa mogu imati veću varijabilnost tipova mirisnih jedinjenja kroz populaciju, čak i unutar jedne vrste, znatne varijacije postoje (Levin i sar., 2001).

Kvantitativne varijacije mirisa. Pod kvantitativnim varijacijama mirisa podrazumeva se intenzitet mirisa, korelacija u koncentraciji mirisa, odnosi jedinjenja u koncentraciji mirisa i vremenske fluktuacije u mirisnim odnosima.

a). Intenzitet mirisa. Najvažniji aspekt mirisa je količina mirisa ili njegov intenzitet. Količina proizvedenog mirisa može varirati u zavisnosti od doba dana, uslova okoline i razvojnog stadijuma organizma (Dudareva & Pichersky, 2000). Emitovani miris objekta sastoji se od individualnih mirisnih jedinjenja i ukupnog mirisnog intenziteta. Mirisni intenzitet definisan je kao suma koncentracija svakog pojedinog jedinjenja. Razlike u intenzitetu mogu se pojaviti između pojedinih vrsta organizama. Intenzitet mirisa ne zavisi od broja prisutnih jedinjenja u mirisu; miris može imati nizak intenzitet ukoliko su sva jedinjenja zastupljena u malim koncentracijama.

b). Korelacije u koncentraciji mirisa. Prirodni mirisi sastoje se od nekoliko različitih jedinjenja mirisa, gde je svaka komponenta mirisa određena različitom koncentracijom. Koncentracija individualnih mirisa, razlikuje se od ostalih po veličini (magnitudi) koncentracije. Najbolje istražene koncentracije pojedinog mirisa objašnjene su na cvetnim mirisima. U proseku, cvetni mirisi u sebi sadrže 31 jedinjenja koji ih definiše (Anderson i sar., 2002). Prosečno je 17 (54%) jedinjenja prisutno u maloj koncentraciji, dok su ostala jedinjenja zastupljena sa manje od 1% u ukupnom mirisu. Svaka komponenta stvara 1-5% ukupnog mirisa, uopšteno 4 jedinjenja stvaraju 5-20% mirisa, dok samo 2 jedinjenja stvaraju više od 20% ukupnog mirisa.

c). Odnosi jedinjenja u koncentraciji mirisa. Odnosi u koncentracijama mirisa mogu biti korisni prilikom utvrđivanja sličnosti između različitih objekata koji emituju miris. U ovom slučaju odnosi pokazuju aktivnost biosintetičkih procesa prilikom stvaranja mirisa, a ne razliku u pritisku para prisutnih jedinjenja (Helsper i sar., 1998). Korelacije između koncentracija ukupnih jedinjenja i individualnog jedinjenja odražavaju zajedničke biosintetičke procese (Degen i sar., 2004). Na primer, jedinjenja nastala u istim enzimatskim procesima mogu se korelirati (Raguso i sar., 2003; Wright i sar., 2005), kao i jedinjenja nastala iz istog supstrata (Vainstein i sar., 2001). U velikoj količini supstrata, svako pojedino jedinjenje može biti zastupljeno u velikom odnosu, s druge strane, manjom količinom supstrata, odnosi koncentracije mirisa opadaju. Odnosi koncentracija jedinjenja u mirisima moraju pokazivati veće inter-specifične varijacije od intra-specifičnih, što je karakteristika svih prirodnih mirisa. Udeo stvorenog mirisa varira u određenom vremenskom intervalu, a može varirati i između objekata koji emituju mirise (Miklas i sar., 2000). Varijabilnost se može okarakterisati, promenom koeficijenta varijacije svakog jedinjenja u mirisu, s obzirom na uzorak cele populacije objekta koji emituje miris (Wright i sar., 2005). Koeficijent varijacije može se definisati ako standardna devijacija izražena kao postotak srednjih vrednosti (Sokal & Rohlf, 1995).

d). Vremenske fluktuacije u mirisnim odnosima. Vremenske fluktuacije u mirisnim odnosima nisu iste za sva jedinjenja koji variraju tokom dnevne emisije. Pojedinačna jedinjenja nemaju isti koeficijent varijacije (Wright i sar., 2005). Razlikom u vremenskoj strukturi emitovanja pojedinih jedinjenja dolazi do promene u odnosima koncentracija za svako jedinjenje, kao što postoji razlika u emitovanom mirisu iz različitog objekta. Tokom dnevnog ciklusa, odnosi koncentracija jedinjenja dramatično variraju i zavise od vremenskog intervala emitovanog mirisa.

2.3. Važnost mirisnih NAdražaja u životu komaraca

Mnoge studije pokazuju zavisnost osnovnih životnih navika komaraca (hranjenje, sakupljanje nektara i ovipozicija) od mirisnih nadražaja (Nighorn & Hildebrand, 2002). Velika većina studija fokusirana je na atraktivnost ljudskog znoja i produkte ljudske kože na komarce (Bernier i sar., 2003; Qiu i sar., 2004). Jedinjenja emitovana iz domaćina poput karboksilnih masnih kiselina, mlečne kiseline, amonijaka, octenola i ugljen dioksida sada su poznata kao atraktivna jedinjenja za komarce (Dekker i sar., 2002; 2005; Merdić i sar., 2007; 2010; Jeličić Marinković i sar., 2014).

2.3.1. Traženje domaćina (host-seeking behavior)

Analize ljudske kože pokazale su da oko 300-400 jedinjenja mogu biti potencijalni atraktanti/repelenati za komarce (Bernier i sar., 2000.), među njima je oko 200 karboksilnih kiselina koje su značajne za život i elektrofiziološku aktivnost (Cork, 1996). Komarce privlače mešavine masnih kiselina s različitim dužinama lanaca od C4 do C18 (Knols i sar., 1997). Kod vrste *Ae. aegypti*, jaka privlačnost je utvrđena na kratkim lancima masnih kiselina (C1-C3), nakon kojih slede srednje dugi lanci (C5-C8) i dugi lanci (C13-C18), ukazuju na činjenicu kako su mirisni receptori ove vrste u stanju da razlikuju dužine lanaca masnih kiselina (Bosch i sar., 2000). L-mlečna kiselina je jedna od karboksilnih kiselina koja je komponenta ljudske kože, ali se nalazi u ljudskom dahu (Bernier i sar., 2002). L-mlečna kiselina je slab atraktant za komarce kada se nalazi pojedinačno, ali u kombinaciji s amonijakom ili drugim produktima ljudskog organizma pokazuje značajna atraktivna svojstva na komarce (Bernier i sar., 2003). Još jedna važna komponenta je ugljen dioksid (CO2), za koga je poznato da učestvuje u velikoj meri u celokupnom životu komaraca. Ugljen dioksid je komponenta daha kičmenjaka te je takođe i proizvod metabolizma kože. Iako je količina emitovanog CO2 iz kože vrlo niska u odnosu na izdahnuti CO2, kod komaraca je značajna pri manjim udaljenostima, kada komarac sleće na domaćina radi hranjena (Gillies, 1980; Grant i sar,, 1995). Komarci su u mogućnost da detektuju promenu koncentracije CO2 od 0,01% (Kellogg, 1970). Ugljen dioksid kao atraktant ne koriste sve vrste komaraca prilikom pronalaska domaćina. Opšte je poznato da ga više koriste komarci roda *Culex*. nego roda *Anopheles*. Jedan od najupečatljivijih efekata CO2 je njegovo sinergijsko delovanje i povećana reakcija na druge nadražaje; CO2 u kombinaciji s L-mlečnom kiselinom značajno povećava aktivnost komaraca prilikom poletanja, lociranja domaćina i hranjena (Gillies, 1980; Eiras & Jepson, 1991).

2.3.2. Hranjenje polenom

Velikoj većini komaraca potrebna je energija iz šećernih izvora, koje pronalaze na cveću ili na nekim drugim izvorima cvetnog nektara (Slika 1). Mužjacima kao i ženkama, energija dobijena iz polena osigurava potrebnu količinu energije za apetitivni let (Takken & Knols, 1999). Osim toga, ženkama su potrebni biljni ugljenihidrati za povećanje plodnosti i razvoj jaja (Nayar & Sauerman, 1975). Ishrana nektarom zavisi od doba i veličine komaraca. Mlade i tek izlegnute ženke preferiraju uzimanja polena kao hrane u većoj količini, nego što to čine starije ženke, verovatno zbog nižeg nivoa lipidnog i glikogenog sadržaja kod mladih jedinki (Takken & Knols, 1999).

2.3.3. Ovipozicija

Kod većine vrsta ženki komaraca potreban je krvni obrok kako bi završile svoj reproduktivni ciklus, te kao takve su efikasni vektori. Izbor odgovarajućeg mesta za ovipoziciju ima veliki uticaj na preživljavanje larvi, a time i na uspešnu proizvodnju nove generacije (Mokany & Shine, 2003). Mnoge vrste komaraca jako su izbirljive pri izboru mesta svoje ovipozicije, na način da iskorišćavaju određene signale koje šalju potencijalna mesta za ovipoziciju (Zahiri, 1997). Komarci su zbog savršeno razvijenih čula u mogućnosti da prate hemijske signale koje emituju ovipozicijska mesta. Ovipozicijski feromoni su hemijski signali koje proizvode specifične larve koje se nalaze na mestima za ovipoziciju, osim njih dolazi do stvaranja čulnih signala od isparljivih bakterijskih i gljivičnih metabolita, koji služe kao atraktanti za pogodna mesta ovipozicije. Ženke imaju tendenciju polaganja jaja na mestima gde su nekada pre bile spomenute specifične larve koje stvaraju ovipozicijske feromone (Takken & Knolos, 1999). Mnoge hemikalije, kao što je fenol, 4-metilfenol, 4-etilfenol (koji su produkti raspadnutih biljnih ostataka), 3-metilindol te 4-methilcikloheksanol, takođe su atraktivni jedinjenja specifičnih mesta pogodnih za ovipoziciju komaraca (Millar i sar., 1992).

C:\Users\zeljka\Downloads\Slika 2 (1).tifKomarci najčešće biraju mesta za ovipoziciju, na kojima jedinke njihove vrste već sazrevaju i koja ih koriste generacijama za ovipoziciju (Mokany & Shine 2003) (sl 1).

**Slika 1.** Fiziološka i senzorska osnova života komaraca. Reproduktivni, seksualni, prehrambeni i razvojni ciklusi uključeni u život komaraca pod uticajem su spoljnih nadražaja, koji su kombinacija čulnih modaliteta. Preuzeto sa : www. vandrebilt.edu

2.4. ČULNI SISTEM komaraca

2.4.1 Periferni čulni sistem komaraca

U svetu insekata, periferni čulni sistem nalazi se kao parni organi na glavi, nazvani antene (sl. 2A) Osim njih, mnogi insekti imaju dodatne mirisne organe koji mogu biti smešteni na usnim organima, npr. labijalnoj palpi kod leptira (Lepidoptera) te niz mirisnih čula smeštenih na gornjim palpama kod dvokrilaca (Diptera) (Keil, 1999). Antena kao čulni organ komaraca sastoji se od 13 segmenta spojenih na bazu, koja izgleda kao okrugla peteljka, koja na sebi ima Johnstonov organ (JO). Johnstonov organ je čulni aparat koji funkcioniše kao organ sluha, a sastoji se od nekoliko hiljada radijalno postavljenih mehanoreceptora (7500 ženke, 15000 mužjaci) poznatih kao skolopidiji (Clements, 1999).

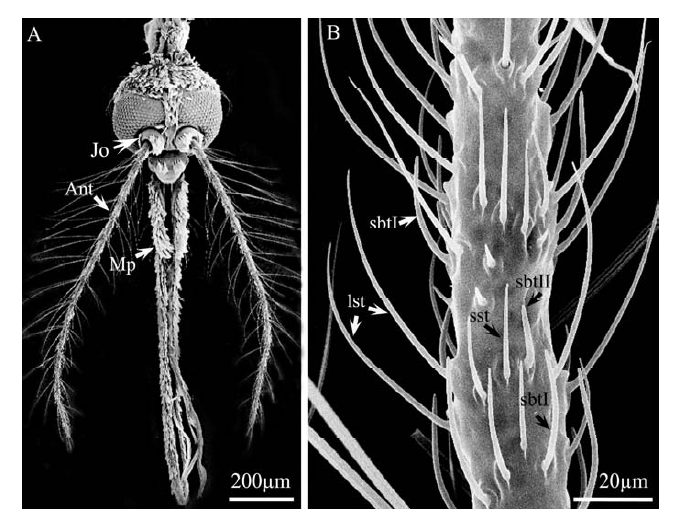
U morfologiji antena komaraca uočava se polni dimorfizam. Kod mužjaka, sve vrste mirisnih čula nalaze se većinom na samo dva segmenta i orijentisani su distalno, dok su kod ženki relativno ravnomerno raspoređena mirisna čula duž flagelarnih segmenata (Pitts & Zwiebel, 2006). Antene ženki komaraca su dužine oko 1,5 mm, s dužinom pojedinog segmenta u rasponu od 90 µm do 160 µm. Antene mužjaka su duže, oko 2,2 mm, a poslednja dva terminala segmenata blago su povećana (između 380 µm i 200 µm) (Van den Broek, 2000).

Antenalne sensile komaraca. Površina antena kod komaraca, kao i kod većine insekata, prekrivena je mnogim kutikularnim dlačicama nazvanim sensilama. Sensila je najmanja funkcionalna čulna struktura u čulnom sistemu insekata (Keil, 1999). Sve čulne sensile imaju istu morfologiju, koju izgrađuje između 1-5 bipolarnih čulnih receptornih neurona (ORN) (sl. 3A). U čulnim limfnim šupljinama nalaze se dendriti ORN (telo ORN-a). Telo ORN nalazi se neposredno ispod čulne baze, a njihovi aksoni šalju informacije putem antenalnog živca do antenalnog režnja koji su međusobno povezani. Ostale komponente sensile su pomoćne bazne stanice, koje uključuju thecogen, tormogen i trichogen stanice (sl. 3A). Bazne stanice uključene su u stvaranje sensila tokom ontogeneze, kao i u regulaciju jonskog sastava sensilarne limfe (Keil, 1999). Trichogen i tormogen stanice imaju sekretorne funkcije, pretpostavlja se da su odgovorni za sekreciju mirisnog vezujućeg proteina (OPB) (Steinbrecht, 1998). Epidermalna površina sensile prilagođena je propuštanju molekula mirisa iz okoline do čulne limfe (sl. 3A) (Keil, 1999). S obzirom na debljinu unutrašnjeg dela zida sensila razlikuju se dve vrste mirisnih sensila; jednoslojne i dvoslojne sensile. Kod jednoslojnih sensila pore su spojene limfom uz pomoć pornog kanala. Unutrašnja površina kanala pokrivena je lipidnim slojem koji omogućava prenos molekula mirisa u limfu. Kod dvoslojnih sensila takvi kanali ne postoje. Umesto toga, epidermalne strukture sensila sastoje se od povremeno invaginirane površine, koja poprima šiljastu strukturu. Kanali izrađeni između spojenih šiljastih struktura nazivaju se „komunikacioni kanali“, čija je funkcija propuštanje molekula mirisa iz okoline do limfe (Keil, 1999).

Sensile su odgovorne za otkrivanje mirisnih nadražaja. Procenjuje se da 90% antenalnih čulnih neurona kod ženki i mužjaka, imaju mirisnu funkciju (McIver, 1982). Osim toga, mehano, hidro i termo čulni neuroni smešteni su unutar sensilarnog niza (McIver, 1982). Antenalne sensile razlikuju se na temelju morfoloških karakteristika, različitoj neuronskoj inervaciji i funkciji neurona. Poznato je pet morfološki različitih vrsta sensila: sensilla chaetica, s. ampullacea, s. coeloconica, s. trichodea i grooved peg sensilla (klinasta užlebljena) (Pitts & Zwiebel, 2006). Prve tri nabrojane sensilarne vrste inerviraju se mehano, termo ili hidro receptorskim ćelijama (McIver, 1982). Sensilla trichodea i užlebljena klinasta sensila, čine 90% ukupnog antenalnog sensilarnog sistema (McIver, 1982). Ove sensile imaju 2 ili 3 mirisna receptorna neurona (McIver, 1978). Svaka antena ženke vrste *Ae. aegypti* i *An. gambiae* poseduje oko 900-1000 sensila od kojih oko 2.000 receptorskih ćelija šire svoje aksone u mozgu (Pitts & Zwiebel, 2006).

a). Sensila trichodea komarca. Sensila trichodea (sl. 2B) čini dve trećine svih sensila, pa je zbog toga najzastupljenija vrsta čulne strukture na flagelarnim antenama komaraca (Pitts & Zwiebel, 2006). Procenjuje se da je broj ovih sensila kod ženki vrsta *An. gambiae* i *Ae. aegypti* između 650 i 800 na svakoj anteni (Pitts & Zwiebel, 2006). Ova vrsta sensila prisutna je na svim flageralnim segmentima kod ženki, dok se kod mužjaka nalazi na dva terminalana segmenta (Boo, 1980a, b). Međutim, kod ženki, trichodea su retke na prvom segmentu, a njihova najveća gustina je između 4 i 13 segmenta (Van den Broek, 2000).

Na osnovu dužina, oblika i debljine unutrašnjeg zida, razlikuju se četiri morfološka podtipa trichodea sensile: kratka oštrog vrha (sst), duga oštrog vrha (lst), kratka tupog vrha tipa I (sbtI) i kratka tupog vrha tipa II (sbt II) (sl. 2B). Postoje, međutim, brojni podtipovi koji se ne uklapaju ni u jednu od nabrojana četiri podtipa (Davis & Rebert, 1972). Ultra struktura jasno dokazuje da se svi podtipovi inerviraju uz pomoć dva neurona, osim u slučaju podtipa sensile kratka oštrog vrha koji poseduje samo jedan receptorski neuron (McIver, 1978). Istraživanja Van den Broek (2000) jasno pokazuju osnovnu hemo čulnu funkciju sensilarnih trichodea. One su osnovni mirisni čulni organi koji prepoznaju miris domaćina i osiguravaju komarcima najbolje informacije o okolini u kojoj se nalaze.



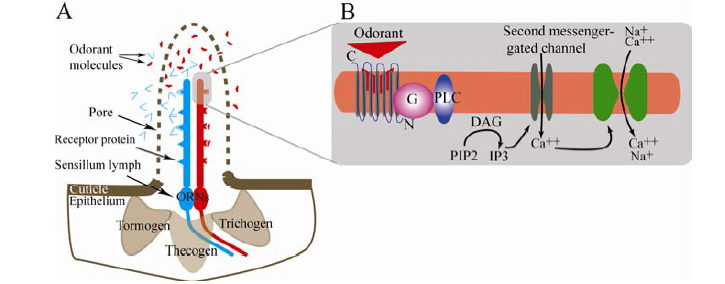
**Slika 2. (A)**. Elektronska mikrofotografija olfaktornih organa, antena, maksilarnih palpi i Johnstonov organ (JO) **(B)**. Individualni segment antene vrste *Aedes aegypti* koji prikazuje podtipove sensila: kratka- oštrog vrha (sst), duga-oštrog vrha (lst), kratka- tupog vrha tipa I (sbtI) i kratka- tupog vrha tipa II (sbt II) (Ghaninia i sar., 2007)

2.4.2. Funkcije perifernog sistema u mirisnoj recepciji

Transport molekula mirisa kroz limfu. Molekuli mirisa emitovani od strane domaćina razređeni su u okolini. Čulni sistem insekata u mogućnosti je da prepozna mirise koji su prošli kroz kutikularnu poru i na kraju stigli do mirisnih receptora (sl. 3B). Molekuli mirisa su većinom nepolarna isparljiva jedinjenja koja poseduju dobru orijentaciju prilikom prolaska kroz sensilarnu limfu do mirisnih receptora koji se nalaze na membrani ORN-a. Proteini koji na sebe mogu vezati molekule mirisa, nazvani su mirisni vezujući proteini ili OBP (Vogt & Riddiford, 1981)). Potporne ćelije sintetizuju OBP i izlučuju ih u sensilarnu limfu (Blomquist & Vogt, 2003). Godine 1985 (Vogt i sar., 1985), opisan je mehanizam prenosa mirisnih molekula uz pomoć OBP do čulnih receptora na ORN. Prema toj teoriji, molekuli mirisa, koji su jednom ušle u senislarnu limfu, prepoznaje ih OBP koji ih veže na sebe i nosi do ORN. Važno je napomenuti kako OBP nisu odgovorni samo za detekciju i transport molekula mirisa kroz limfu, nego su uključeni i u interakciju između molekula mirisa s receptornim proteinima, na način da razgrađuju molekule mirisa, koji se nalaze vezane za receptor proteina, kako bi osigurali slobodno mesto na receptoru, da bi se na njega mogao vezati novi molekul mirisa. Detaljnije uloge OBP još uvek su nedovoljno istražene.

Mirisni receptorni proteini (OR). Mirisni receptorni proteini kodirani su velikom raznolikošću gena, više gena (500-1000) ima širi raspon prilikom prepoznavanja mirisa za razliku od onih OR koji imaju manji broj gena (30-100) gde je percepcija u rasponu niža. Poznato je da svaki funkcionalni tip ORN izražava samo jedan receptorni protein (Elmore i sar., 2003). Međutim i za ovu hipotezu postoje izuzeci koji su dobro objašnjeni na primeru *Drosophila* sp. (Fishilevich & Vosshall, 2005; Goldman i sar., 2005), pa se primenjuju i kod vrsta komaraca *An. gambiae* i *Ae. aegypti*, kod kojih je otkriveno 79 mirisnih receptornih čulnih gena za vrstu *An. gambiae* i 131 za *Ae. aegypti* (Bohbot i sar., 2007). Međutim, na svakom antenalnom režnju nalazi se 50-60 glomerula, svaki glomerul je pod nadzorom ORN-a kojeg izražava pojedinačni receptorni gen. U ovakvoj situaciji, značilo bi da neki OR geni moraju biti pseudogeni ili s druge strane, neki ORN moraju biti izraženi s više od jednog tipa OR. Ovakav način multireceptorne ekspresije u ORN pruža dodatnu mogućnost kodiranja mirisnih informacija u periferni sistem (Goldman i sar., 2005), pa je na taj način funkcija ORN proširena na širi spektar mirisnih jedinjenja.

Mirisni transdukcijski (prenosni) mehanizam. Mirisni transdukcijski mehanizam posredovan je transdukcijskim proteinima, kao što su OBP, ORS zadrživačima (koji posreduju prilikom zatvaranja transdukcijskog puta), G-proteinima i enzimima (sl. 3B) (Benton i sar., 2006). Transdukcijski signali pojačavaju ulazni signal, te na taj način uzrokuju promene u receptorskom potencijalu, što može rezultovati inhibiciju ili pobuđivanje ORN (Zwiebel & Takken, 2004). Uzbuđenje ili inhibicija ORN-a predstavlja prvi diskriminacioni korak prilikom detekcije i reagovanja na mirisne nadražaje (Hallem i sar., 2006). G-proteinski vezujući receptori (GPCR) predstavljaju ključne delove čulnih puteva (Zwiebel & Takken, 2004). Uopšteno, vezivanje mirisnih liganada na mirisne receptore dovodi do aktivacije vezujućih G-proteina, koji potom aktiviraju kaskadu signala (slika 3B) (Hildebrand & Shepherd, 1997). Kod insekata, aktivacija GPCR dovodi do stvaranja fosfolipaze C i na kraju do proizvodnje drugog glasnika, IP3 (glavni put prenosa kod insekata) i/ili cAMP (sl. 3B) (Hildebrand & Shepherd, 1997). Ukoliko dolazi do aktivacije drugog glasnika, rezultat će biti otvaranje ili zatvaranje jonskih membranskih kanala, što dovodi do depolarizacije ili hiperpolarizacije dendritne membrane (Slika 3B). Receptorski potencijal kreće se duž dendrita do inicijalnog mesta i ukoliko dostigne prag akcionog potencijala, akcioni potencijal će biti izazvan. Putovanje akcionog potencijala od aksona ORN do antenalnog režnja, dovodi do prenosa informacije o kvalitetu, količini i prostorno-vremenskim obrascima mirisa (Nighorn & Hildebrand, 2002).



**Slika 3**. (A). Shematski prikaz čulne sensile i njezinih funkcionalnih delova, koji se sastoji od porozne epidermijske pore, mirisni receptor neurona (ORN), tri tipa pomoćnih ćelija (trichogen, tormogen i thecogen); **(B).** Nakon vezivanja molekula mirisa na mirisni receptor, započinje generacija fosfolipaze C (PLC). PLC pretvara fosfatidilinozitol 4,5-biphosphate (PIP2) na drugi glasnik IP3 (inozitol 1,4,5 trifosfat) i diacilglicerol (DAG). IP3 utiče na otvaranje ili zatvaranje membranskih jonskih kanala (Ca + + i Na +) te dovodi do depolarizacije ili hiperpolarizacije na dendritu (Buck & Axel, 1991).

Kodiranje mirisa. Insekti su u stanju detektovati hiljade mirisa u njihovom okruženju (Hildebrand & Shepherd, 1997). Iako je diskriminacija i integracija mirisa i mešavine mirisa funkcija koja se događa u središnjem nervnom sistemu (SNS) insekata, periferni čulni receptorski neuroni (ORN) imaju glavnu ulogu u otkrivanju, identifikovanju i diskriminisanju mirisnih molekula, te potrebne informacije prosleđuju SNS. Kako bi se razumelo kodiranje mirisa kod insekata, bitno je identifikovati pojedine ORN i njihovu klasifikaciju, kroz njihovu aktivaciju prema specifičnim mirisima (Malnic i sar., 1999). Različite delove antenalnog režnja pobuđuju ORN, periferni mirisni kod pretvara se u glomerulima, odakle se mirisna poruka prenosi do viših moždinskih centara za asimilaciju, što u konačnom ishodu dovodi do reakcije prilikom mirisnog nadražaja u slučaju kada je dovoljna količina mirisa primljena.

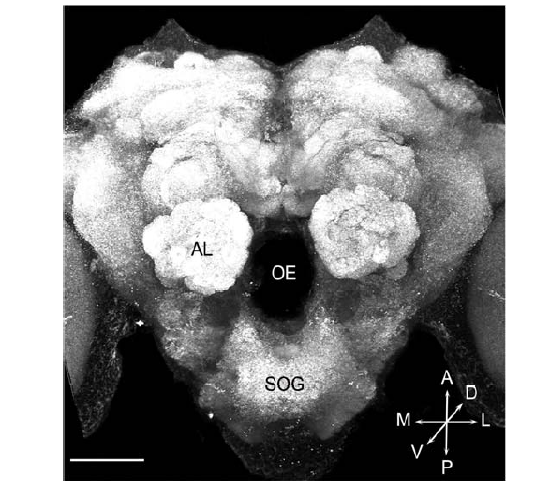
Poznate su dve teorije o kodiranju mirisa. Prva teorija sugeriše da ligand aktivira samo određenu vrstu receptorskih ćelija i od tamo se podaci prenose direktno na antenalni režanj, odakle se šalje višim moždinskim centrima bez prethodnih modeliranja ili vezivanja ulaznih signala. Ovakvo mirisno kodiranje nazvano je linijsko, u kojem jedan mirisni molekul aktivira jedan glomerul (Hansson & Christensen, 1999). Prema drugoj teoriji, veliki broj ORN-a uključeno je u detektovanje određenih mirisa, te je aktivno više od jednog glomerula. Na taj način diskriminacija između dva mirisa je olakšana na središnjem nivou (Hansson & Christensen, 1999).

Nijedna od navedenih teorija u potpunosti ne odgovara kodiranju mirisa kod insekata. Umesto toga, Malnic i saradnici (1999) postavljaju hipotezu koju nazivaju kombinovano kodiranje mirisa kod insekata. Prema toj hipotezi, različiti ORN izraženi su različitim receptorskim proteinima, koji su široko sinhronizovani na grupu jedinjenja s različitim afinitetima. Karakteristike mirisnih molekula kao što su oblik, različita distribucija i hidrofobnost funkcionalnih grupa, može uticati na njihov afinitet (Ignell & Hansson, 2005). Na taj način, ORN stvara različit profil odgovora na različita jedinjenja koja ga nadražuju. Osim toga, miris može aktivirati nekoliko ORN s različitim afinitetima (Hallem & Carlson, 2006). Jednim mirisnim nadražajem dolazi do aktivacije osnovnog glomerula koji se nalazi u mreži manje aktivnih glomerula. Povećanjem koncentracije mirisa, dolazi do povećanja broja aktivnih glomerula iz mreže (Galizia & Menzel, 2001).

2.4.3. Središnji mirisni sistem

O središnjem mirisnom sistemu insekata manje se zna nego o bilo kojem drugom sistemu. Jedan od razloga takvog nepoznavanja može se potražiti u složenosti mirisnog sistema kod insekata. S druge strane, uopšteno se veruje da miris ima širi uticaj na ponašanje insekata nego bilo koji drugi senzorni modalitet.

Primarni mirisni centar (antenalni režanj). Antenalni režnjevi (AL) insekata, dve su ispupčene sferične neuropile koje se nalaze s obe strane jednjaka (sl. 4) (Anton & Homberg, 1999). Unutar AL nalaze se kuglaste strukture nazvani glomeruli. U antenalnim režnjevima nalaze se primarni mirisni procesni centri insekata. Glomeruli su obično raspoređeni u jednom ili dva sloja oko središnjeg jezgra (srži) vlakna. Uopšteno su odvojeni jedni od drugih glija ćelijama (Ignell i sar., 2005). Broj, oblik, veličina i druge karakteristike glomerula su specifične kod nekih vrsta.



**Slika 4.** Antenalni režnjevi (AL) ženke *Anopheles gambiae* (Ghaninia i sar., 2007).

2.5. Izvori i karakteristike mirisa domaćina

Komarci imaju sposobnost orijentacije prema različitim mirisnim nadražajima koje domaćini emituju. Neki od nadražaja su hemijski, sastavljeni od organskih i anorganskih komponenata, dok su drugi fizikalni. Individualni nadražaji, mogu biti kratkotrajni ili dugotrajni, te pobuđivati čula komaraca, i na taj način davati informacije komarcima o lokaciji potencijalnog domaćina. Radi boljeg razumevanja odnosa između komaraca i domaćina, potrebno je što bolje poznavanje i determinisanje izvora mirisa domaćina.

2.5.1. Hemijski podražaji

Jedinjenja koja su u mogućnosti da pobuđuju prijemnike ponašanja ili fiziološki odgovor nazivaju se kariomoni. Kariomoni su drugim rečima, jedinjenja domaćina koja daju pozitivan odgovor komaraca prilikom mirisnog nadražaja. Mnogi od njih su u maloj meri isparljivi i deluju pri vrlo malim udaljenostima, što je slučaj prilikom sletanja. Međutim, kičmenjaci proizvode veliku količinu isparljivih jedinjenja, koja deluju pri velikim udaljenostima.

Izvori hemijskih nadražaja. Izvori hemijskih nadražaja uključuju: izdahnuti dah, organe ili kožu kroz koju se difuzijom emituje miris, epidermalu sekreciju i njihove bakterijski raspadnute produkte, flatus, urinarne i fekalne kontaminante i njihove bakterijske raspadnute produkte. Ranija istraživanja pokazuju kako komarci reaguju na ljudski dah, znoj i urin.

a). Dah. Utvrđena su dva izvora izdahnutog daha. Velika većina izdahnutog vazduha dolazi iz plućnih alveola, a ostatak dolazi iz vazduha koji ispunjava respiratorne odeljke u svakom dahu (tkz. mrtvi prostorni vazduh). Hemijski sastav „završnog respiratornog vazduha“ reflektuje se doprinosom dve gore navedene komponente. Količina bilo kojeg sastavnog dela daha koji je individualno ispušten, funkcija je koncentracija krajnjeg respiratornog vazduha i volumena vazduha koji je izdahnut (tidalni volumen). Kod mlađih muškaraca tidalni volumen iznosi oko 500 ml, koji obuhvata 350 ml alveolarnog vazduha i 150 ml praznog prostora. Normalni respriratorni udeo je otprilike 12 udaha po minutu, iz čega proizlazi da je respiratorni minutni volumen otprilike 6 l/min (Guyton, 1977). Izdahnuti vazduh je glavni izvor dvaju kariomona kod hematofagnih Diptera, a to su CO2 i vodena para, koji predstavljaju njegov veliki kvantitet. Isparljive organske komponente koje se nalaze u krvi transportovaće se kroz dah u okolinu. Dva ketona: aceton i butanon, akumuliraju se u krvi goveda nakon hranjenja, nizom metaboličkih procesa dolaze u dah putem kojeg će se emitovati kao mirisni nadražaji domaćina.

b). Koža. Difuzijom kroz unutrašnji sloj kože dolazi do stvaranja jedne komponente hemijskog nadražaja, CO2, kao malog izvora s obzirom na celokupnu CO2 emisiju. Na isti način dolazi do gubitka male količine vode iz organizma, kada se kapilarna voda difuzijom prenosi do površine kože. Evaporacija takve vode naziva se „neosetljiva perspiracija“. Međutim, velika većina jedinjenja koja se emituje iz kože posledica je žlezdane aktivnosti. U koži se nalaze tri vrste žlezda: endokrine, egzokrine i lojne žlezde. Znoj je sekret endokrinih i apokrinih žlezda. Endokrine žlezde zastupljene su kod svih sisara, iako je njihov raspored ograničen. To su žlezde koje su najbolje razvijene kod ljudi, i nalaze se u velikom broju na tabanima, obrazima, čelu, podlaktici i pazuhu. Kao osnovne sekrete imaju natrijum hlorid, laktat, ureu i druga osmotski aktivna jedinjenja, koji stvaraju osmotski gradijent i ekstrakte vode iz seroznih ćelija. Endokrini znoj u većini slučajeva je voda. Egzokrine žlezde uopšteno se nalaze u pazuhu, na licu i temenu, na perigenitalnom i perianalnim delovima kod čoveka, ali nisu jednako razvijene kod svih ljudskih rasa. Sekreti egzokrinih žlezda kod ljudi sadrže proteine, karbohidrate i amonijak; voda je zastupljena u neznatnim količinama. Egzokrine žlezde stimulisane su hormonom adrenalinom. Većina sisara (konji, kamile, goveda, ovce i koze) ima raspoređene egzokrine žlezde po celoj površini tela pa toplotni stres kod njih uzrokuje znojenje cele površine tela. Karakteristično je da ptice nemaju ni jedan oblik znojnih žlezda. Sveži sekreti egzokrinih znojnih žlezda kod ljudi su bezmirisni, miris kao takav uzrokuju aerobne bakterije nakon 6 sati inkubacije. Kod ljudi, lojne žlezde zastupljene su u većoj meri na celoj površini ljudskog organizma. Brojna istraživanja su pokazala kako komarci pozitivno reaguju na ljudski znoj. Značajna većina ženki roda *Aedes* reaguje bolje na čarape koje su natopljene znojem, nego na oznojenu odeću (Browen, 1951). Mirisna čula kod komaraca drugačija su nego kod ljudi; prilikom prepoznavanja određene koncentracije CO2 i mlečne kiseline, kao isparljivih znojnih komponenti. Količina isparljive komponente kože uslovljena je brojnim faktorima; njihovim jonskim stanjem, topljivošću površinskih lipida itd.

c). Urin. Urin kao kariomon u većini slučajeva istraživao se na muvama, ali u obliku fenola. Svež produkt bizonovog urina sadrži vrlo malu koncentraciju fenola, dok urin koji je čuvan na sobnoj temperaturi nekoliko dana sadrži veliku količinu jedinjenja, koja su nastala hidrolitičkim aktivnostima bakterije *Aerococcus viridans* (Okech & Hassanali, 1990).

Komponente daha i sekreti površine kože. Velika većina jedinjenja i isparljivih komponenti nalaze se na površini kože životinja, ali su samo neke od njih kariomoni za hematofagne Diptere. Neke od njih zastupljene su u velikim koncentracijama, dok se neke nalaze samo u tragovima. Bitno je naglasiti, kako je osetljivost praga nadražaja u čulnim organima kod ljudi i komaraca različit, s obzirom na pojedinačna jedinjenja, te se može čak razlikovati i između različitih vrsta komaraca.

a). Vodena para. Evaporacija vode iz tela stvara se pri znatnim udelima iz daha kroz „neosetljivu perspiraciju“, difuzijom vode direktno kroz *stratum corneum* i sekrecijom endokrinih i egzokrinih znojnih žlezda. Alveolarni vazduh izdahnut kod kičmenjaka uvek je zasićen vodenom parom. Udeo gubljenja vode iz organizma muškarca je između 0,04-0,56 mg cm-1h-1. Pod različitim nivoima stresa, količina ljudskog znoja varira između 0,25-1,5 mg cm-1h-1. Uopšteno, kod muškaraca više nego kod žena, količina znoja veća je tokom noći nego tokom dana. Količina vodene pare koja je izdahnuta otprilike je između 16 i 18 ml/h (Jarrett, 1978). Evaporacija vode kroz kožu kod konja, kamila, goveda, ovaca i koza varira s obzirom na uticaj egzokrinih žlezda i neosetljivu perspiraciju, te ima vrednost oko 320gm-2h-1. Vrednost gubljenja vode iz tela kod ptica zavisi od telesne temperature i temperature okoline te može biti između 0,9 i 2,1 mg/ml.

b). Ugljen dioksid. Ugljen dioksid nalazi se konstantno u vazduhu, njegova koncentracija nadopunjava se truljenjem biljaka te biljnom i životinjskom respiracijom. Tokom sunčevog svetla kada biljke vrše fotosintezu dolazi do uklanjanja CO2 iz okoline te samim tim i do fluktuacije koncentracije u okolini. Koncentracija CO2 u vazduhu pri zemlji iznosi od 0,02 do 0,06 vol%. Korišćenjem čulnih detektora za CO2, moguće je uočiti kratkotrajnu promenu u koncentraciji CO2 koja se razlikuje između različitih tipova staništa. Osim u različitim tipovima staništa, uočava se i različita fluktuacija u koncentraciji CO2 na dnevnom nivou, koja iznosi u 5 h 356 ppm, a povećava se tokom dana i u 16 h iznosi 364ppm. Između 19 i 20h povećava se neznatno, ali između ponoći i 3h ujutro ima najveću vrednost koja iznosi 400 ppm, da bi se vrednost nakon toga, smanjila do 5h ujutro, na već spomenutu koncentraciju. Uopšteno, uočava se promena u fluktuaciji, merenoj na 5min skali, od ±1 ppm tokom dana (Meixner, 1994). Količina CO2 koja se otpušta iz tela životinje varira s obzirom na njihovo metaboličko stanje. Pojedini delovi tela kod čoveka (ruka, pazuh, koža) emituju različitu količinu CO2 koja može varirati od 3.4x10-5 ml cm-2min-1 do 4.6x10-5 ml cm-2min-1 (Frame i sar., 1972).

c). Organske komponente daha. U ljudskom dahu određene su 102 organske komponente, od kojih 97%, ima ukupni udeo u dahu između 0,06 i 9,5 ng/l. Tri organske komponente daha zastupljene su u 51% udelu, to su aceton s 120 ng/l, isopren s 33 ng/l i acetonitril s 24 ng/l. Varijabilnost u koncentraciji za 92% komponenti, je individualna i iznosi manje od jedne vrednosti magnitude (Krotoszynski i sar., 1977). Ketoni acetona i butanona su prisutni, ali nisu varijabilni, u dahu domaćih goveda; udeo acetona iznosi 0,9 mg po govedu na sat, dok je vrednost za butanon manja i iznosi 0,19 mg/h. Vrednosti acetona i butanona različite su između daha goveda i emitovanih komponenti iz tela pogotovo za aceton koji ima znatno veću vrednost kada se emituje iz kože (7mg/h) nego iz daha (0,9mg/h) dok je kod butanona ta vrednost podjednaka (Torr i sar., 1995). Aceton predstavlja važan kariomon za hematofagne Diptere.

d). Mlečna kiselina. Mlečna kiselina ili 2-hidroksipropionska kiselina, CH3CH(OH)COOH, nalazi se u krvi i mnogim tkivima. Laktat se stvara u anaerobnoj glikolizi, kao deo mehanizma prilikom stvaranja znoja. Mlečna kiselina se iz tog razloga nalazi u ljudskom znoju u velikoj količini za razliku od drugih karboksilnih kiselina. Koncentracija mlečne kiseline iz ljudskog znoja varira između 1000 i 5100 µg/ml (Cork & Park, 1996). Vrednost isparljive mlečne kiseline iz ljudske ruke je između 30 do 80 µg/h. Repelentni učinak mlečne kiseline na komarce vrste *Ae. aegypti* uslovljen je određenom količinom emitovane mlečne kiseline i 600 µg mlečne kiseline ima značajno manji uticaj nego koncentracija od 50 µg (Smith i sar., 1970). Vrsta *Ae. aegypti* reaguje manje efikasno na mlečnu kiselinu iz ljudskog daha nego na emitovanu količinu iz ljudskih ruku. Jedan od razloga može se potražiti u neadekvatnom stimulansu čulnih neurona za mlečnu kiselinu u antenalnim sensilama (Davis & Sokolove, 1976).

e). Octenol. Octenol je sekundarni derivat alkohola 1-octen, dužeg naziva 1-octen-3-ol, te formule CH3(CH2)CHOHCH2=CH2 (C8H16O), poznat kao jedan od važnih kariomona u životu hematofagnih Diptera. U prirodi je zastupljen u dve optičke enantiomere: (*R*)-(–)-1-octen-3-ol i (*S*)-(+)-1-octen-3-ol. 1-octen-3-ol češće zvan octenol, sastavni je deo daha preživara. U klopkama, dve predstavljene enantiomere octenola jednake su efikasnosti prilikom uzorkovanja hematofagnih Diptera. Kumulativno određena količina octenola u vazduhu koja je emitovana iz goveda iznosi 0,043 mg po govedu po satu. Udeo emitovanog octenola je znatno manji od udela acetona kao kariomona za insekte. Udeo emitovanog acetona iz preživara iznosi između 1 i 24 mg po govedu po satu što je značajno veća vrednost nego kod octenola. Octenol je zastupljen u malim koncentracijama u ljudskom znoju, ali bez obzira na njegovu malu zastupljenost pobuđuje antenalne receptore komaraca (Cork & Park, 1996). Čulni neuroni za octenol smešteni su u jednoslojnim klinastim sensilama na maksilarnim palpima komaraca.

f). Ostale komponente. Oko 300 do 400 sastojaka produkata metabolizma emituju se iz ljudskog tela, od kojih se oko 100 nalazi u ljudskom dahu. Produkte metabolizma čine razni alkoholi, ketoni, amini, acidi, esteri i aldehidi; sulfhidrili, ciano i heterociklične komponente, te mnogi zasićeni i nezasićeni hidrokarbonati (Ellin i sar., 1974). Velika većina istraživanja pokazuje postojanje efikasnosti navedenih komponenti na atraktivnost komaraca. Aminokiseline uopšteno se ne smatraju isparljivim komponentama, ali su kod komaraca uočeni različiti odgovori u ponašanju prilikom nadražaja isparavanja nekih aminokiselina (Clements, 1999). Interesantno je da isparavanjem alanina (2-aminopropanska kiselina), koji je analog mlečne kiseline, stimuliše antenalne receptore za mlečnu kiselinu. Mirisi ljudskog urina, muškaraca ili žena, pobuđuju čula komaraca. Značajan odgovor u ponašanju komaraca dobijen je proučavanjem mešavine fenola i 5 alkilnih derivata (3- i 4-metil, 3- i 4- etil i 2-propilfenola) u poređenju sa klopkama u kojima se nalazio CO2, u korist mešavine. Neki steroidi i seksualni feromoni nalaze se u znoju i urinu kod ljudi (Claus i sar., 1981).

2.5.2. Raspršivanje mirisa

Miris se emituje iz tačkastog izvora, odakle se fragmenti i oblici talasastih i vijugavih tragova filamenata mirisa nose vazduhom uz vetar. Raspršivanje mirisa povećava se udaljenošću od izvora mirisa. Kada se feromoni i kariomoni nose vetrom, od biološkog je značenja da se dobro distribuiraju u okolini, kako bi došli do čulnih nosača mirisa, koji će ih usmeriti prema njihovom cilju.

Uticaj vetra i vegetacije. Miris koji je ispušten u vetar ulazi u vazdušnu struju, kroz turbulenciju, dolazi do njegove različite gustine u vazduhu te može varirati u različitim smerovima. Miris se kroz vazduh brzo raspršuje i stvaraju se snopovi mirisnih filamenata tokom turbulencije mirisa. Snopovi filamenata i filamenti sa snopovima mirisa odvojeni su međusobno čistim vazduhom. Snopovi se tokom raspršivanja pomeraju dalje od izvora samog mirisa, te na taj način uslovljavaju turbulenciju vazduha. Mirisni filamenti mogu se transportovati talasasto nekoliko metara pre nego što budu zarobljeni sa čistim vazduhom prilikom male turbulencije (Clements, 1999). Insekti s dobro razvijenim čulnim organima mogu detektovati snopove filamenata mirisa, kao raspršen miris, koji variraju u koncentraciji i postojanosti.

Smer, oblik i struktura raspršenog mirisa regulisana je različitim veličinama vrtloga u vazduhu. Vrtlozi iste ili veće veličine u raspršivanju, imaju uticaja na smer raspršivanja u potpunosti. Vrtlozi manjeg intenziteta uzrokuju različite varijacije tokom raspršivanja. Kurs i oblik raspršivanja, određeni su vetrom, odnosno varijacijom njegove brzine i smera. Uopšteno, brži vetar uzrokuje ravnomernije raspršivanje mirisa od izvora, dok je za neka raspršivanja manja brzina vetra odgovorna za bolje razređenje mirisa, te se na taj način miris širi kroz veći volumen pasivnog vazduha. Promene u strukturi raspršivanja i njegova detekcija komplikovana je posredstvom bioloških parametara koji su teško merljivi, kao što je efikasnost brzine vetra na količinu raspršenog mirisa i efikasnost mirisnih receptora. Za ponašanje komaraca prilikom prepoznavanja mirisa najvažnija je trenutna koncentracija mirisnih snopova u filamentima, a ne srednja vrednost koncentracije raspršenog mirisa (Elkinton i sar., 1984).

Turbulencija je deo vetra uslovljen i vegetacijom, tako da različiti tipovi staništa imaju uticaja na različite karakteristike raspršivanja. Brzina vetra eksponencijalno usporava između visine drveća i površinskog sloja. Ukoliko je brzina vetra iznad visine drveća između 1 i 3 m/s, onda je brzina vetra, 1 m iznad površine zemlje, između 0,2 i 0,5 m/s (Clements, 1999). Brzine vetra koje imaju mali domet događaju se tokom celog dana u šumovitim predelima, ali mogu biti zabeležene u otvorenim staništima tokom kratkog perioda nakon zore (svitanja), pre nego što solarno zagrevanje zemljine površine dovede do većih pokretanja u vazduhu. U vrlo retkim slučajevima kada ne dolazi do promene u smeru vetra, tada se miris raspršuje linijski. Važno je napomenuti, kako je vrlo kratak period dana kada ne dolazi do promene u smeru vetra i kada je dugačka osa raspršivanja mirisa, tada je verovatnoća da se insekti orijentišu do izvora mirisa uz vetar i usmeravaju se prema izvoru raspršivanja, jako mala.

Emitovanje raspršenog mirisa od domaćina. Temperatura i vlažnost raspršenog mirisa ostaju raspršeni samo u neposrednoj blizini domaćina, dok CO2 i neka organska jedinjenja komarci prepoznaju na velikim udaljenostima od domaćina. Udaljenost preko koje komarci mogu biti privučeni klopkama bez atraktanta, koja je postavljena niz vetar od živog domaćina, uzima se kao mera efikasnosti dužine mogućeg raspršivanja mirisa (Clements, 1999). Kako je već pre rečeno, gustina vegetacije ima značajan uticaj na dužinu linearnog širenja mirisa, upravo zbog turbulencije koja je uslovljena vegetacijom. Istraživanjem u Gambiji, potvrđene su neke od ovih tvrdnji. Na otvorenom staništu, postavljene su klopke na radijusu do 75m od atraktanta, koji su bili dva goveda (102-138kg). Zoofagne vrste rodova *Anopheles, Aedes, Cocquillettidia* i *Culex* različito su reagovale na prisutnost goveda s udaljenosti između 18-36m niz vetar. Komarci su odgovorili na izvor CO2, mirisni nadražaj goveda, koji je bio ekvivalentan ekspiracijskom udelu dva goveda s udaljenosti od 7,5 do 18m niz vetar (Gillies & Wilkes, 1972). Iz toga možemo zaključiti kako je koncentracija CO2 u raspršenom mirisu domaćina, opala s obzirom na okolnu koncentraciju, pre nego što su organski konstituenti postali neprepoznatljivi komarcima. Broj komaraca koji se orijentiše prema izvoru mirisa domaćina pozitivno je u korelaciji sa telesnom masom samog domaćina, te postoji linearan odnos između udela emitovanog CO2 i udaljenosti s koje je moguće privući komarce (Clements, 1999).

2.6. Orijentacija prema izvoru mirisa domaćina

2.6.1. Aktivacija

Aktivacija predstavlja prvi korak u odgovoru ili ponašanju komaraca na miris domaćina. Uopšteno se definiše kao početna sekvenca celokupnog ponašanja komaraca koja za svrhu ima pronalazak i dolazak do domaćina. Nedugo pre aktivacije, komarci se nalaze u „ranging flight“, lete naokolo ali bez mirisnog nadražaja ili se odmaraju na vegetaciji. Aktivacija komaraca koji se odmaraju na vegetaciji sadrži dve komponente: poletanje i aktivan let. Ukoliko su nadraženi mirisom od pokretnog domaćina, aktivirani komarci mogu leteti direktno prema domaćinu. Ukoliko su nadraženi stacionarnim mirisnim nadražajem, u kojem ne dolazi do vazdušnih strujanja, kao što je slučaj u laboratoriji, dolazi do kinetičkog odgovora u ponašanju, na način što povećavaju svoju brzinu leta. Komarci koji se nalaze u „ranging flight“ na otvorenim staništima, lete bez uticaja vetra i to brzinom od 3 km/h u svim smerovima.

Poznata je činjenica kako CO2 pobuđuje čula komaraca, kao i mnoga druga jedinjenja u mirisu domaćina. Kada izložimo vrstu *Ae. aegypti* struji vazduha, ženke koje se odmaraju, pokazuju malu spontanu aktivaciju s 50% uzletom u periodu od 60 min, ali dodatkom 0,2% CO2 vazdušnoj struji, procenat aktiviranih ženki podiže se na 65% za samo dva minuta. Iz čega se može zaključiti, kako komarci reaguju na povećanje koncentracije CO2, češće nego na konstantnu količinu CO2 u vazduhu. Još veća reakcija komaraca postiže se povećanjem koncentracije CO2 za 0,11% i dodatkom mlečne kiseline. Osim toga, još bolja aktivacija komaraca postiže se ukoliko se u vazdušnu struju dodaju različite koncentracije CO2 i isparljivih komponenti ljudskog znoja (Eiras & Jepson, 1991).

Teško je odvojiti faktore koji utiču na aktivaciju komaraca od faktora koji potiču komarce na let uz vetar do izvora mirisa domaćina, kada ne postoje vazdušna strujanja. Ova činjenica može se objasniti postojanjem različitih stimulansa na let komaraca uz vetar, do izvora mirisa domaćina, ali ona nije uslovljena koncentracijom CO2 ili mirisom domaćina nego samo vazdušnim strujanjima (Clements, 1999).

2.6.2. Orijentacija prema udaljenijim izvorima mirisa

Atraktivna udaljenost mirisnih podražaja. Pod atraktivnom udaljenošću podrazumeva se udaljenost raspršenog mirisa od izvora mirisa, na način da je količina raspršenog mirisa u vazdušnoj struji dovoljna za pobuđivanje čulnih receptora i aktivaciju komaraca s obzirom na tip mirisnog nadražaja. Istraživanja sprovedena na području Gambije pokazuju jasan primer o atraktivnoj udaljenosti mirisnih nadražaja. Odgovor prema mirisnom nadražaju na određenim udaljenostima od izvora mirisa za vrstu *An. ziemanni, Cq. uniformis, Cx. tritaeniorhynchus* i *An. spp* bio je isti kada je reč o mirisu goveda, dok je puno niži odgovor za vrstu *An. melas*. Komarci roda *Culex*, koji se hrane krvlju ptica, u velikoj većini slučajeva ne reaguju na nadražaje mirisa goveda niti na CO2. Međutim, za većinu vrsta komaraca, maksimalna udaljenost pri kojoj komarci osećaju miris domaćina, ista je za goveda i CO2, ali je broj privučenih komaraca različit kod mirisnog nadražaja goveda i nadražaja s CO2, iz razloga jer govedo osim CO2 emituje i druge komponente mirisa tela pa je veći broj komaraca privučen mirisom goveda (Gillies & Wilkes, 1972). Vrsta *An. melas* reaguje na grupu od 5 kokoši, 6 golubova ili 4 patke na udaljenosti od 7m, ali pri udaljenosti od 11m ova vrsta više ne oseća mirisni nadražaj navedenih životinja. Vrsta *Cx. thalassius* reaguje na prisutnost golubova s udaljenosti između 7 i 11m, dok pri udaljenosti od 7m ne može prepoznati koncentraciju emitovanog CO2 iz živog pileta, nego je oseća tek pri udaljenosti od 3m.

Ulaskom potencijalnog domaćina u okolinu u kojoj se nalaze ženke komarca koje se odmaraju na okolnoj vegetaciji, dolazi do pobuđivanja ženki koje se aktiviraju i lete prema izvoru domaćina. U periodu od 10 do 20 min, broj ženki koje sleću na domaćina opada, zbog sve većeg udela ženki koje se nalaze u okolini i kojima potencijalni domaćim predstavlja izvor krvnog obroka. Broj ženki koje sleću na domaćina stabilizuje se na nivou koji odražava udeo imigracije u zonu potencijalnog domaćina. Ukoliko dolazi do češćeg pokretanja domaćina kroz okolinu, nego što se njegov miris raspršio maksimalno po okolini, udeo privučenih komaraca će rasti i biti isti kao prilikom prvog ulaska domaćina u okolinu komaraca. Udaljenost preko koje ženke komaraca, koje se odmaraju, mogu reagovati na miris u vazduhu, bez turbulencije, različit je za pojedine vrste, između 4-5 m za vrstu *Ae. albopictus*, oko 7 m za *Ae. cantans* i 9 m za *Ae. japonicus* (Service, 1971; Nishimura, 1982).

Orijentacija prema izvoru mirisnog raspršivanja. Komarci imaju mogućnost dobre orijentacije prema izvoru mirisnog raspršenja, čak i pri velikim udaljenostima (22-36 m) od izvora domaćina. Međutim, jako se malo zna o ponašanju komaraca (letu) prilikom prirodnih raspršivanja mirisa domaćina. Tokom evolucije, insekti su razvili dobre oblike ponašanja, koje se odnose na mogućnost leta prema izvorima urođenih mirisa. Priroda mirisnog odgovora komaraca i sam način leta uslovaljen je strukturom raspršivanja, koja zavisi od udaljenosti od izvora mirisa. Iako se malo zna o komarcima na ovu temu, možemo se pozabaviti ce-ce muvama, čiji je let brži od komaraca, ali se pretpostavlja kako im je ponašanje prilikom orijentacije prema izvoru mirisnog raspršivanja slično. Ce-ce muve ulaze u vazdušnu struju, koja u sebi nosi filamente raspršenog mirisa, obično kada se vazdušna struja blago usmerava uz vetar, koja ih na taj način čuva u raspršenom mirisu. Udeo pronalaska izvora mirisa i dolazak do njega, u korelaciji je sa brzinom vetra, tako da pri brzini vetra od 0,75 m/s pokazuje pozitivnu korelaciju, a negativnu korelaciju pri brzini vetra iznad 1,0 m/s (Clements, 1999).

Orijentacija prema bližim izvorima mirisa. Pronalazak domaćina podrazumeva se kada je došlo do uzimanja krvnog obroka, ali krajnja faza sastoji se iz nekoliko koraka: orijentacija prema kraćim izvorima mirisa, sletanje komaraca na površinu tela domaćina i ubod, te uzletanje i odlazak s domaćina. Prilikom orijentacije prema kraćim izvorima podrazumeva se sam početak nadražaja, kada su komarci prvi put percipirali mirisni nadražaj. Navedenoj fazi mogu prethoditi dve faze; orijentacija prema daljim izvorima mirisa ili faza u kojoj dolazi do aktivacije komaraca nakon odmaranja na okolnoj vegetaciji. Podrazumeva se da se faza u ponašanju komaraca prilikom orijentacije prema kraćim izvorima mirisa završava kada se komarac nalazi iznad ili u neposrednoj blizini samog domaćina. Prilikom ove orijentacije, osim mirisnih podražaja važno mesto zauzimaju i vizualni nadražaji radi lakšeg lociranja domaćina.

2.7. Istraživanja EFIKASNOSTI mirisnih atraktanata

Nadzor, istraživanje i kontrola komaraca zahtevaju dobro poznavanje faune komaraca i njihove interakcije s različitim kičmenjacima, koji predstavljaju potencijalnog domaćina. Uzorkovanje ženki koje su u potrazi za domaćinom, od kojeg će uzeti krvni obrok, te na taj način postati mogući vektori, ima važnu ulogu u razumevanju populacione dinamike, prostornog rasporeda i arbovirusnog preživljavanja komaraca. (Roiz i sar., 2010; Sanchez-Seco i sar., 2010; Almeida i sar., 2008). Međutim, uzorkovanje ženki komaraca bitno je za procenu njihovog ponašanja prilikom uzimanja krvnog obroka, koje je karakteristično zbog prenosnog ciklusa bolesti, te je značajno kako bi se identifikovali ključni vektori i njihovi domaćini (Gomez-Diaz & Figuerola, 2010).

Ženke komaraca koje su u potrazi za domaćinom, izložene su raznim vizuelnim, mirisnim, gustacijskim (ukusnim) i fizičkim nadražajima, od kojih mnogi potencijalno mogu delovati kao indikacija za identifikaciju i lokaciju domaćina. Ponašanje komaraca ili njihov odgovor ponašanjem na pojedine nadražaje zavisi o njihovom dobu, polu, fiziološkom stanju i preferenciji domaćina. Razvoj klopki s mirisnim atraktantima imale su za cilj korišćenje opštih atraktanata, kao što je CO2, međutim, postalo je jasno tokom godina istraživanja da se osim atraktanta CO2 pojavljuju i specifični mirisni signali, koji se baziraju na osnovi hranjenja ili neki ovipozicioni atraktanti, koji mogu poslužiti kao vredan doprinos prilikom proučavanja ponašanja komaraca.

Uloga CO2 prilikomlociranjadomaćina istraživana je u laboratorijskim i terenskim uslovima, za veliku većinu vrsta (Clements, 1963), odmah nakon prvog objavljivanja o potencijalu CO2 kao atraktanta za komarce (Rudolfs, 1922). Prve laboratorijske studije sugerisale su da CO2 bolje aktivira komarce (Khan & Maibach, 1966). Odmah zatim i mnogi drugi istraživači složili su se oko tvrdnje da je CO2  takođe dobar atraktant na način da povećava broj uhvaćenih komaraca kada se CO2 nalazi uz klopke, bilo sa ili bez izvora svetlosti (Newhouse i sar., 1966; Defoliart & Morris, 1967).

CO2 i miris domaćina atraktanti su koji se prepoznaju na većim udaljenostima od njihovog izvora, te uz pomoć povišene temperature i relativne vlažnosti tela domaćina doprinose i prilikom orijentacije komarca pri kraćim udaljenostima (Hocking, 1963). Ovaj stav primenio je i Snow (1970) tokom svojih istraživanja, koja su pokazala da se značajno smanjuju broj uhvaćenih komaraca kada se ukloni 95,5% CO2 iz vazdušne struje u koju je dospeo iz ljudskog daha, ali ne zapaža se smanjenje udela broja komaraca koji su došli da se hrane na domaćinu. Smanjenje koncentracije CO2 dovodi do značajnijeg smanjenja u ulovu komaraca za vrste *Culex thalassius* i *Culex tritaeniorhynchus* ali ne i za vrste *Anopheles gambiae* i *Anopheles melas*, sugerišući na taj način kako je CO2 važan prilikom lociranja domaćina za vrste iz roda *Culex* za razliku od *Anopheles spp*. koji koristite druge mirisne nadražaje prilikom lociranja njihovih domaćina (Costantini i sar., 1996). Međutim, postoji i mogućnost da jedinjenja u ljudskom dahu, osim CO2, nisu uklonjena iz vazdušne struje, jer filteri koji služe za uklanjanje CO2 nisu specifični te nemaju mogućnost uklanjanja i drugih jedinjenja, kao što su karboksilne kiseline i fenoli, koji deluju prilikom lociranja domaćina za vrste roda *Culex*.

Upoređivanjem atraktivne udaljenosti između koncentracije CO2 emitovane od strane dva goveda i ekvivalente koncentracije CO2 (50 & 700 ml / min) dokazano je da se vrste *Cx. thalassius* i *Cx. tritaeniorrhynchus* mogu orijentisati prema oba izvora sa udaljenosti do 36 m, dok se vrsta *An. melas* orijentiše prema količini CO2 s udaljenosti do 36 m, ali se može orijentisati prema govedu s udaljenosti do 55m (Gilles & Wilkes, 1972). Iz ovoga se može zaključiti da je CO2 najvažniji mirisni atraktant za *Culex spp* (Snow, 1970)*,* dok je za *Anopheles spp*. ipak značajniji miris domaćina sa svim svojim komponentama.

Istraživanjem u vazdušnom tunelu potvrđeno je kako su komarci vrste *Anopheles arabiensis* i *Culex pipiens fatigans* odgovorili ponašanjem na nadražaj CO2 od 0,5%, ali samo kada nije dolazilo do promene u koncentraciji CO2 (Omer, 1979), što doprinosi potvrđivanju istraživanja koje pokazuje da čulni receptori za CO2 reaguju na promenu u koncentraciji (Kellogg, 1970). Sposobnost brzih reakcija komaraca na promene u mirisnim koncentracijama omogućava im razlučivanje između konstantnih koncentracija pojedinih komponenti u vazduhu, kao što su CO2 i voda, od mirisa domaćina koji se percipira kao povišenje koncentracija različitih jedinjenja u prirodnim uslovima (Murlis & Jones, 1981).

Atraktivna svojstva mirisa sisara utiču na privlačenje *Glossina sp.* kada ne postoje vizuelni nadražaji (Vale, 1974). Gasnom hromatografijom analizirani su mirisi goveda, kako bi se utvrdile elektrofiziološki aktivna jedinjenja, koja bi mogla biti odgovorna za atraktivnost (Cork i sar., 1990). Ovim radom identifikovan je veliki broj elektrofiziološki aktivnih jedinjenja, među kojima i 1-octen-3-ol, koji pokazuje značajno veći ulov u klopkama njegovim dodatkom (Vale & Hall, 1985). 1-Octen-3-ol atraktivno deluje na veliki broj hematofagnih Diptera, uključujući vrste Tabanidae (Krčmar, 2005; French & Kline, 1989), Oestridae (Anderson, 1989), Stomoxyinae (Holloway & Phelps, 1991) i Ceratopogonidae (Kline, 1994; Blackwell & Wadhams, 1995).

Takken i Kline (1989) prvi su koristili 1-octen-3-ol kao atraktant za komarce, kojim je utvrđen značajan broj ulovljenih komaraca vrsta *Ae. taeniorhynchus, An. crucians, Ae. quadrimaculatus* *i Wyeomyia mitchelfii*, kada se uz CDC klopke i svetlosni izvor dodao octenol u količini između 1,6 i 2,3 mg / h. Ulovi su bili upoređeni s CDC klopkama uz CO2 kao atraktant s količinom emitovanog CO2 od 200 ml/h. Vrsta *Ae. taeniorhynchus* ne pokazuje atraktivnost prema klopkama u kojima je samo octenol, ali kada se octenol nalazi u klopkama uz CO2 uočavaju se odgovori u ponašanju prilikom ove kombinacije atraktanata (Kline i sar., 1990). Izostajanje odgovora na atraktivno delovanje octenola za vrste roda *Culex* nedostaje, pretpostavlja se zbog činjenice kako je octenol sastavno jedinjenje mirisa sisara, a neke vrste roda *Culex* su isključivo ornitofilne. Daljnja istraživanja na ovu temu dovode do interesantnih zapažanja prema kojima, 35 vrsta komaraca iz rodova *Aedes, Anopheles, Psorophora* i *Coquillettidia* pokazuju atraktivnost prema kombinaciji atraktanata CO2 i octenola (Kline 1994). Zanimljiva činjenica izvodi se iz ovog istraživanja, koja pokazuje da je odgovor komaraca na ove atraktante različit, s obzirom na geografsko, sezonsko i fiziološko stanje komaraca, a koji imaju poseban uticaj na vrste roda *Anopheles*.

Atraktivno delovanje fenola i njegovih derivata prvi put zabeleženo je istraživanjem na ce-ce muvama. Utvrđeno je atraktivno delovanje urina sisara na ce-ce muve (Chorley 1948; Owaga 1985), te je nešto kasnije ova atraktivnost pripisana fenolnim jedinjenjima u urinu (Hassanali i sar., 1986; Bursell i sar., 1988). Od identifikovanih osam fenola u mokraći, samo su dva fenola (4 - metilfenol i 3-n-propilfenol) neophodna za maksimalnu atraktivnost za vrstu *Glossina pallidipes* (Vale i sar., 1988). Šest fenola identifikovanih u mokraći (3- metilfenol, 4-metilfenol, 3-etilfenol, 4-etilfenol i 2-propilfenol) testirani su kao potencijalni atraktanati za komarce (Kline i sar., 1990). Kombinacija mešavine fenola i octenola privukla je više *Ae. taeniorhynchus* i *Cx. furens* nego bilo koje pojedinačno fenolno jedinjenje ili sam octenol, iako razlike nisu bile statistički značajne.

Kao još jedan atraktan koji se vrlo često koristi kao atraktant za komarce napominje se mlečna kiselina koja je sastavni deo ljudskog znoja. Iako su početkom prošlog veka Howlett (1910), Rudolfs (1922) i Reuter (1936) tvrdili da ljudski znoj ne pokazuje nikakva atraktivna svojstva na komarace, ovakvi stavovi se novijim istraživanjima menjaju. Dokazano je da je nivo atrakcije pozitivno u korelaciji sa količinom proizvedenog znoja i da je neyavisna od načina izazivanja znojenja (Khan i sar., 1969). Aceton se pokazao kao još jedan od jedinjenja iz ekstrakta znoja koji atraktivno deluje na komarce u prisutnosti 0,1% CO2. Naknadno je utvrđeno kako je glavni sastojak navedenog ekstrakta kože, pored acetona, u velikoj količini i mlečna kiselina (Acree i sar., 1968). Tokom ranijih istraživanja atraktivnih efekata ljudskog znoja na komarce morali su se na početku kvantifikovaiti efekti CO2 i vode, pre nego što se odrede efekti drugih atraktanata iz znoja. Na taj način moguće je bilo odrediti atraktivnost drugih komponenti mirisa domaćina, te dokazati da su i druga jedinjenja znoja takođe važni prilikom privlačenja komaraca (Price i sar., 1979). L-mlečna kiselina zajedno s CO2 nema nikakvog uticaja na ponašanje komaraca pri malim udaljenostima (Eiras & Jepson, 1994). Nizom istraživanja utvrđeno je da ljudska ruka pokazuje najbolje atraktivno delovanje na komarce za razliku od drugih delova tela (Smith i sar., 1970; Price i sar., 1979; Gillies, 1980).

Uprkos neoborivim dokazima koji ukazuju na važnost mirisnih znakova domaćina, (CO2 i vlaga), koji su uključeni u ponašanje komaraca prilikom lociranja domaćina, još uvek nisu dovoljno dobro razvijeni sintetički mamci, koji bi zamenili prirodne atraktante. Međutim, zbog vrlo složenih jedinjenja ljudskog mirisa nastaju problemi prilikom razlikovanja efekata između ljudskog mirisa, temperatura, vlažnost i CO2, na ponašanje komaraca u laboratorijskim uslovima naspram njihovog ponašanja u prirodnom staništu. Značajan napredak u razvoju sintetičkih mirisnih mamaca učinjen je nedavno, jer su se uspeli identifikovati jedinjenja mirisa domaćina za različite Diptere (Kline, 1994). Pošto su ovi sintetički mamci napravljeni u laboratoriji na način da oponašaju prirodne atraktante, nije u potpunosti jasno kako bi reagovale prirodne populacije komaraca u staništu. Ovakav pristup je daleko od zadovoljavajućeg s obzirom na važnost komaraca prema ljudima i životinjama.

Drugi pristup identifikovanja atraktanata metodama privlačenja ce-ce muve, bazira se na osnovi mirisa domaćina (Torr, 1994). Ovaj pristup se oslanjao na sposobnost kvantifikovanja ponašanja komaraca i učinka mirisa domaćina na određene vrste komaraca, u odnosu na druge mirisne srodne nadražaje, kao što su gradijenti temperature, vlage i CO2. Nakon identifikovanja prirodnih atraktanta, koji su mirisi domaćina, može doći do određivanja elektrofiziološki aktivnih sintetičkih jedinjenja koja su u mogućnosti da oponašaju prirodne kariomone (Cork i sar., 1990). Na taj način bi se stvorilo novo aktivno jedinjenje, koje bi moglo biti različitog odnosa komponenti, čime bi došlo do povećanja atraktivnost i specifičnosti u laboratorijskim i terenskim istraživanjima. Međutim, ovakav pristup još uvek ima niz nespecifičnosti i problema, te na taj način još uvek nemamo karakteristično sintetičko jedinjenje koje bolje privlači komarce od prirodnih atraktanata domaćina.