

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНСТВО НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ»**

На правах рукописи

КИРИЛЛОВА
Ольга Сергеевна

**СЕМИОХИМИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ И ИНДУЦИРОВАННЫЕ
ЗАЩИТНЫЕ РЕАКЦИИ В РАСТЕНИЯХ ОГУРЦА ПРИ ПОВРЕЖДЕНИИ
ФИТОФАГАМИ**

Шифр и наименование специальности
03.02.05 - ЭНТОМОЛОГИЯ

ДИССЕРТАЦИЯ
НА СОИСКАНИЕ УЧЕНОЙ СТЕПЕНИ
КАНДИДАТА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

**НАУЧНЫЕ РУКОВОДИТЕЛИ: ДОКТОР БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК,
ЧЛЕН-КОРРЕСПОНДЕНТ РАСХН,
ПРОФЕССОР БУРОВ В.Н.
ДОКТОР БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК,
ЗАСЛУЖЕННЫЙ ДЕЯТЕЛЬ НАУКИ РФ
ПРОФЕССОР ТЮТЕРЕВ С.Л.**

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
ПУШКИН
2015

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. Индуцированная устойчивость растений к фитофагам и возможности ее использования в практике защиты растений (обзор литературы).....	10
1.1 Семиохемики и их роль в информационно-химическом взаимодействии живых рганизмов.....	10
1.2. Индуцированный иммунитет растений и особенности индуцированной устойчивости растений к вредителям.....	14
1.3. Молекулярно-генетические механизмы индуцированной устойчивости растений.....	23
1.4 Летучие соединения, индуцируемые повреждениями фитофагов, и их влияние на семиохимические взаимодействия в консортных системах.....	27
1.5. Влияние таксономической принадлежности кормовой культуры на семиохимические взаимодействия фитофагов с поврежденным растением.....	34
1.6. Зачение морфофизиологического состояния растения и степени его повреждения фитофагами при формировании в растениях индуцированного иммунологического ответа.....	41
1.7. Практическое значение индуцированной устойчивости растений к вредителям.....	44
ГЛАВА 2. Материал и методы исследования.....	50
2.1Объекты исследования.....	50
2.2 Методы индуцирования защитных химических реакций в растении.....	54
2.3 Методы оценки проявления индуцированных защитных реакций огурца посевного по дистантной и контактно-вкусовой ориентации консументов.....	57
2.4 Методы оценки численности потомства фитофагов при формировании в огурце посевном индуцированных защитных реакций.....	62
2.5 Определение летучих органических соединений в экстрактах листьев огурца посевного.....	64

ГЛАВА 3. Семioxимические взаимодействия консументов с кормовым растением при повреждении огурца посевного фитофагами.....	65
3.1. Особенности семioxимических взаимодействий при повреждении огурца посевного калифорнийским трипсом.....	67
3.2. Особенности семioxимических взаимодействий при повреждении огурца посевного оранжерейной белокрылкой.....	75
3.3. Особенности семioxимических взаимодействий при повреждении огурца посевного паутинным клещом.....	79
3.4. Особенности семioxимических взаимодействий в системе «растение – фитофаг – энтомофаг»	91
ГЛАВА 4. Возможность повышения устойчивости огурца к фитофагам с помощью иммуномодуляторов устойчивости растений	97
4.1. Семioxимические взаимодействия в системе «растение – фитофаг» под влиянием индукторов устойчивости, индуцирующих жасмонатый сигнальный путь формирования защитных реакций растений.....	97
4.2. Семioxимические взаимодействия в системе «растение – фитофаг» под влиянием индукторов устойчивости, индуцирующих салицилатный сигнальный путь формирования защитных реакций растений.....	106
ВЫВОДЫ.....	119
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ.....	122
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	123
СПИСОК ИЛЛЮСТРАЦИОННОГО МАТЕРИАЛА.....	154
ПРИЛОЖЕНИЕ.....	158

Введение

Актуальность темы

Информационно-химическое взаимодействие между продуцентами и консументами разного порядка играет одну из главных ролей в обеспечении стабильности экосистем. Усиление воздействия человека на окружающую среду часто приводит к разрушению сложных биоценотических связей и регуляторных механизмов в природных сообществах и создаваемых человеком агробиоценозах. Создание химических средств защиты растений на основе семиохемиков - аналогов природных соединений, обладающих не биоцидной, а регуляторной активностью (Буров, Новожилов, 2001), является одним из ведущих направлений разработки повышения токсикологической и экологической безопасности современных средств защиты растений. Перспективное направление работ по изучению и использованию семиохемиков связано с феноменом стимулирования механизмов химической защиты растений в ответ на их повреждение фитофагами. Наиболее выраженными проявлениями ответной реакции растений на повреждение членистоногими являются: отвергание фитофагами растения при возможности выбора (антиксеноз), неблагоприятное воздействие на жизнеспособность фитофагов при питании (антибиоз), привлечение энтомофагов на поврежденное растение. Особенностью ответной реакции растений на повреждение фитофагами является высокая степень ее специфичности, которая определяется систематической принадлежностью, как вредителя, так и растения, морфофизиологическим состоянием растения, степенью его повреждения фитофагам и рядом других биотических, а также абиотических факторов.

Работа в этом направлении позволит усовершенствовать существующие системы защитных мероприятий в агробиоценозах за счет использования, как природных биологически активных соединений, изменяющих поведение консументов и влияющих на жизнеспособность фитофагов, так и их синтетических аналогов, которые могут широко применяться в защищенном

грунте. Увеличение масштабов применения препаратов, индуцирующих устойчивость растений к биоторфам (иммуномодуляторов) требует разработки комплексной оценки их влияния на фауну вредных и полезных членистоногих, обитающих в защищаемых агробиоценозах. Детальное изучение ответных реакций растения на повреждение фитофагами и обработку иммуномодуляторами является актуальным для разработки научно обоснованной стратегии использования индуцированной устойчивости растений к фитофагам в практике защиты растений.

Степень разработанности темы исследования

Развитие представлений об индуцированном фитоиммунитете было начато в нашей стране в первой половине XX столетия (Вавилов, 1935). Исследовательская работа рубежа XX-XXI веков (Рубин и др., 1975; Шапиро, 1979; Озерецковская, 1994; Тарчевский, 2002) продолжается и по настоящее время (Тютерев, 2008; Вилкова, Конарев, 2010; Буров и др., 2012). К настоящему времени достаточно хорошо исследованы реакции индуцированной устойчивости растений в области фитопатологии, результатом чего являются созданные на основе элиситоров препараты под названиями «регуляторы роста растений», «индукторы устойчивости» или «иммуномодуляторы» (Тютерев, Евстигнеева, 1997; Тютерев, 2002;). Значительно меньшее внимание в нашей стране уделяется реакциям индуцированной устойчивости растений к вредителям.

Цель и задачи исследования

Цель работы: выявить особенности семиохимических взаимодействий в системе триотрофа при формировании в огурце посевном *Cucumis sativus* L индуцированных защитных химических реакций.

В соответствии с поставленной целью решали следующие **задачи**:

1. Изучить особенности пищевого поведения фитофагов при взаимодействии с поврежденным кормовым растением.
2. Исследовать антибиотическое воздействие поврежденного кормового растения на вторично заселяющих фитофагов.
3. Оценить антиксенотическое и антибиотическое воздействие на фитофагов растений, обработанных иммуномодуляторами.
4. Выявить особенности поведения энтомофага при повреждении растений фитофагами и обработке иммуномодуляторами.

Научная новизна

Впервые описаны реакции ольфакторной и контактно-вкусовой ориентации калифорнийского трипса *Frankliniella occidentalis* Pergande, паутинного клеща *Tetranychus urticae* Koch, оранжерейной белокрылки *Trialeurodes vaporariorum* Westwood и хищного клопа ориуса *Orius laevigatus* Fiebr на всходы огурца посевного с разной степенью повреждения фитофагами, как семядольных листьев, так и первого настоящего листа. Показано, что при питании личинок калифорнийского трипса на огурце посевном происходит сокращение заселения растений, как особями своего вида, так и паутинным клещом, но не изменяется степень заселения растений оранжерейной белокрылкой. Продемонстрировано, что ответной реакцией огурца посевного на питание имаго оранжерейной белокрылки является антиксенотическое и антибиотическое воздействие растений на белокрылку и калифорнийского трипса. Установлено, что обработка всходов огурца посевного хитозансодержащими индукторами устойчивости, как Хитозаром М 7% в.р.к., так и Хитозаром Ф 7% в.р.к., не влияет на привлечение хищного клопа ориуса к растениям в отличие от повреждения растений паутинным клещом и

калифорнийским трипсом. Выявлены изменения качественного и количественного состава летучих органических соединений (ЛОС) в экстрактах листьев огурца посевного при обработке растений иммуномодуляторами Хитозаром М 7% в.р.к., Хитозаром Ф 7% в.р.к., Цирконом, Иммуноцитифитом. Показано, что жасмонатный путь формирования защитных реакций является преобладающим в обеспечении устойчивости огурца посевного к калифорнийскому трипсу.

Теоретическая и практическая значимость

Данные об особенностях пищевого поведения у калифорнийского трипса, оранжерейной белокрылки, паутинного клеща и хищного клопа ориуса, наблюдаемые при формировании в огурце посевном ответных химических реакций, индуцируемых, как повреждениями фитофагов, так и иммуномодуляторами, пригодны для разработки научно обоснованной стратегии использования индуцированной устойчивости растений к фитофагам в защите растений. Антисенотическое и антибиотическое воздействие огурца посевного на калифорнийского трипса при обработке растений Хитозаром Ф 7% в.р.к., равно как и Иммуноцитифитом, показывает возможность применения этих иммуномодуляторов в качестве дополнительного компонента в системе интегрированной защиты огурца.

Методология и методы исследования

Работу проводили с использованием традиционных энтомологических методов: культивирования насекомых в лаборатории, оценки численности дочернего поколения фитофагов, ольфактометрических исследований дистантной и контактно-вкусовой ориентации членистоногих. Определение летучих органических соединений в растительных экстрактах осуществляли методом газохроматографического и масс-спектрометрического химического анализа.

Положения, выносимые на защиту:

1. Калифорнийский трипс, оранжерейная белокрылка и паутинный клещ при питании на всходах огурца посевного изменяют ольфакторные и контактно-вкусовые реакции фитофагов, вторично заселяющих поврежденное растение. Характер изменений зависит от вида фитофага, фазы развития и степени повреждения растения.
2. При питании на огурце посевном калифорнийского трипса, равно как и оранжерейной белокрылки, а так же паутинного клеща, происходит антибиотическое воздействие поврежденного растения на вторично заселяющих членистоногих вредителей.
3. Жасмонатный путь защитных химических реакций является преобладающим в формировании устойчивости огурца посевного к калифорнийскому трипсу.

Степень достоверности и апробация результатов

Достоверность полученных данных доказывается высокой степенью воспроизводимости результатов экспериментов и обработкой полученных результатов с помощью стандартных математических методов анализа данных.

Основные материалы диссертации были представлены на первой Всероссийской конференции по иммунитету растений к болезням и вредителям (2–8 июля 2002 г., Санкт-Петербург), VII международной конференции «Современные перспективы в использовании хитина и хитозана» (15–18 сентября 2003 г., Санкт-Петербург – Репино), второй Всероссийской конференции «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам» (29 сентября – 2 октября 2008 г., Санкт-Петербург,).

По теме диссертации опубликовано 7 научных работ, в том числе 4 работы в изданиях, рекомендованных ВАК Российской Федерации (2 – в Энтомологическом обозрении и 2 - в Вестнике защиты растений).

Благодарности

Я выражаю искреннюю благодарность научным руководителям работы: ушедшему из жизни моему первому руководителю д.б.н., член-корреспонденту РАСХН проф. Бурову Владимиру Николаевичу за идею работы, ее научно-методическое руководство, а также за большой вклад в формирование моего научного опыта, и Заслуженному деятелю науки РФ проф. Тютереву Станиславу Леонидовичу за всестороннюю помощь и ценные советы при выполнении работы. Особую признательность хочу выразить д.с-х.н., Заслуженному деятелю науки РФ проф. Вилковой Нине Александровне и сотрудникам лаборатории энтомологии и иммунитета растений к вредителям ФГБНУ ВИЗР за многочисленные ценные рекомендации, сделанные при написании рукописи. Глубоко признательна д.х.н Савельевой Елене Игоревне за определение летучих органических соединений методом газохроматографического разделения и масс-спектрометрического анализа. Автор искренне признателен к.б.н. Шамшеву Игорю Васильевичу и проф. д.б.н. Фролову Андрею Николаевичу и своим коллегам по лаборатории сельскохозяйственной энтомологии за оказанную помощь, ценные советы и дружескую поддержку в процессе работы.

Глава 1. Индуцированная устойчивость растений к фитофагам и возможности ее использования в практике защиты растений (обзор литературы)

1.1. Семиохемики и их роль в информационно-химическом взаимодействии живых организмов

Всестороннее изучение биогеоценоза на разных уровнях его организации является необходимым для антропогенного управления динамикой численности и адаптивными процессами в агроэкосистемах. Максимальная мобилизация природных механизмов составляет основу стратегии интегрированного управления фитосанитарным состоянием агроценозов (Павлюшин и др., 2013).

Взаимодействие в биологических системах разного уровня сложности, обеспечивают природные химические соединения, выполняя сигнальную или информационную роль. На организменном уровне они обеспечивают гомеостаз внутренней среды и координацию ростовых и формообразовательных процессов в ходе онтогенеза. На уровне популяции информационная химическая коммуникация организмов обеспечивает связь между полами и адаптацию, направленную на поддержание оптимальной плотности биоорганизмов. На биоценоотическом уровне сигнальные химические соединения играют важнейшую роль в регуляции хозяино-паразитарных отношений между представителями разных трофических уровней и межвидовых конкурентных взаимоотношений у представителей одного уровня (Буров, Новожилов, 2001).

Продуцируемые живыми организмами химические соединения, принимающие участие в информационном химическом взаимодействии, с помощью которых в природных биологических системах организмы одного вида оказывают влияние на рост, развитие и поведение или биологию организмов других видов, получили название «семиохемики» (Whittaker, Feeny, 1971). Семиохемикам принадлежит существенное значение в сложном взаимодействии природных систем, таких как

животное – животное, животное – растение, растение – растение и растение – патоген (Харборн, 1985).

По выполняемым функциям семиохемии подразделяются на четыре группы (Pickett et al., 1993): 1) феромоны, обеспечивающие внутривидовую коммуникацию (половые, агрегационные, тревоги, метки территории у членистоногих), 2) алломоны, обеспечивающие форму такой химической коммуникации, при которой основную выгоду получает продуцирующий их организм (антифиданты или репелленты, защищающие растение от фитофагов, аттрактанты, привлекающие энтомофагов к повреждаемым фитофагами растениям, аллелопатические вещества растений), 3) кайромоны, вещества межвидового химического взаимодействия, при котором выгоду получает воспринимающий их организм (пищевые аттрактанты для фитофагов или энтомофагов, способствующие поиску хозяина или жертвы), 4) синомоны, регулирующие межвидовые химические взаимодействия, при которых выгоду может получать, как продуцирующий, так и воспринимающий их объект.

Реакции живых организмов на повреждающее воздействие абиотическими или биотическими факторами являются одним из элементов всеобщего семиохимического взаимодействия в биологических системах. Они могут иметь защитный характер, формируя устойчивость, или иной, приспособительный, характер, рассматриваемый как результат сопряженной эволюции взаимодействующих организмов (Буров и др., 2012).

Проявление многообразных защитных реакций в ответ на повреждающие воздействия, вызываемые различными биотическими и абиотическими факторами, свойственно практически всем живым организмам и обеспечивает их существование в условиях постоянно меняющейся среды и жесткой внутри- и межвидовой конкуренции. Эти защитные механизмы определяют основу таких общебиологических явлений как иммунитет и хозяино-паразитарные отношения (Буров и др., 2012). Особенно глубокому изучению были подвергнуты механизмы обеспечения восприимчивости человека и животных к инфекционным заболеваниям (Мечников, 1903, Кокряков, 1999).

Способность растений отвечать на повреждающее воздействие защитными химическими реакциями была обнаружена в начале XX века (Beauverie, 1901; Ray, 1901; Вавилов, 1935). Особенно интенсивно велись исследования по изучению взаимодействия растений с патогенами (Chester, 1933; Ross, 1961, Тютюрев, Евстигнеева, 1997). В результате, не только выявлена химическая природа и механизм действия веществ, обеспечивающих устойчивость растений к заболеваниям, но и созданы препараты – индукторы (иммуномодуляторы) устойчивости растений к заболеваниям, такие как Бион, Фитохит, Хитозар, Иммуноцитифит и др. (Тютюрев, 2002).

Первые работы о существовании ответных реакций растений на повреждение растительными членистоногими появились позднее (Green, Ryan, 1972; Farland, Ryan, 1974; Karban, Myers, 1989). На ряде видов насекомых и клещей установлено, что повреждение ими растительных тканей индуцирует цепные биохимические реакции, приводящие к синтезу летучих и экстрагируемых вторичных метаболитов с разными типами биологической активности.

Особая роль в регуляции взаимоотношений насекомых с растением принадлежит вторичным метаболитам растений, как факторам дистантного и контактного химического взаимодействия. Они представлены растительными токсинами, веществами, выполняющими функции химических сигналов и обладающими детеррентной, аттрактантной, антифидантной, росторегулирующей, гормональной и другими типами биологической активности.

Вторичные метаболиты, определяющие дистантный выбор растения фитофагами (или хозяина для энтомофага), играют роль пищевых аттрактантов или репеллентов. Как правило, они представлены смесями летучих спиртов, эфиров или ацетатов. Контактная коммуникация позволяет оценить степень благоприятности хозяина и выбрать (наряду с использованием тактильных стимулов) наиболее подходящее место для питания или откладки яиц. В этом случае решающее значение имеют менее летучие фенолы, терпеноиды,

бензопираны или вещества других химических групп, имеющие детеррентную или антифидантную активность (Буров, Новожилов, 2001).

Факт существования защитных химических реакций растений на повреждение фитофагами доказан, как на уровне фенотипического проявления, так и на молекулярно-генетическом уровне (Буров и др, 2012; Dicke, 1999; Meiners, Hilker, 2000; Hegde, 2011; Musser, 2012).

Наиболее выраженным проявлением защитных реакций растений в ответ на повреждение фитофагами является повышение иммунного статуса растения за счет снижения его дальнейшей привлекательности для растительноядных членистоногих (Pow et al., 1997; Dicke, 1999), а также снижения выживаемости, плодовитости, динамики накопления массы тела и других жизненно важных показателей энтомологических объектов (Вилкова, Шапиро, 1984; Anderson, Alborn, 1999; Pare et al., 2005).

Способность растений в ответ на повреждение фитофагами усиливать выделение разнообразных смесей летучих соединений, обладающих специфической аттрактивностью для трофически связанных с данным фитофагом энтомофагов, показана на многих системах триотрофа (Буров и др. 2002; Буров и др., 2005; Sabelis et al., 1984; Vet, Dicke, 1992; Loughrin et al., 1996; Kappers, 2011). Дальнейшие исследования в этом направлении позволят усовершенствовать существующие системы защитных мероприятий в агробиоценозах, за счет использования как природных соединений с аттрактантно-репеллентной активностью, так и их синтетических аналогов, которые могут широко применяться в защищенном грунте, где применение пестицидов жестко регламентировано (Буров В.Н., Новожилов К.В., 2001).

1.2. Индуцированный иммунитет растений и особенности индуцированной устойчивости растений к вредителям

Иммунитет – это важнейшая основа обеспечения жизнеспособности, развития и функционирования биологических систем – как индивидуализированных (т.е. видов), так и многокомпонентных экологических систем, в том числе биогеоценозов и биосферы в целом (Вилкова, 2000; Вилкова, Иващенко, 2001). В функциональном отношении на организменном уровне иммунитет обеспечивает охрану структурной и функциональной целостности и самобытности организма (Вилкова, Конарев, 2010). В системе биогеоценоза иммунитет выполняет функции механизмов регуляции отношений между организмами в цепях питания, обеспечивая оптимальное функционирование всей системы (Вилкова, 1998). Арсенал защитных механизмов того или иного биологического вида, в том числе растений, зависит от его структурной и функциональной организации и определяется его положением в эволюционной иерархии видов (Вилкова, 2000).

Иммунитет растений к вредителям в нашей стране сформировался во второй половине прошлого столетия (Рубин и др., 1975; Вилкова, Шапиро, 1981). Импульсом к развитию исследований феноменов устойчивости растений к членистоногим вредителям послужило созданное Н. И. Вавиловым основополагающее учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям (Вавилов, 1935, 1966).

Анализ сведений об экологических, физиологических и молекулярно-генетических механизмах взаимодействия членистоногих показал, что иммунитет базируется на разнообразных генетически детерминированных свойствах растений, обеспечивающих их устойчивость на разных уровнях организации (Вилкова, Шапиро, 1984; Шапиро и др., 1986).

Классификация, проведенная на основе системного анализа факторов иммунитета растений по происхождению, структурной организации и особенностям функционирования, позволила выделить у растений систему иммуногенетических барьеров, состоящую из двух, возникших эволюционно в

разное время, но взаимосвязанных систем - конституционального иммунитета и индуцированного иммунитета (Вилкова, 1998).

Механизмы конституциональных барьеров являются постоянно действующими и полифункциональными, защищающие растение на всех уровнях его организации от неблагоприятных абиотических и биотических факторов. Они включают в себя морфологический, атрептический, ростовой, физиологический и органогенетический барьеры (Вилкова, 1979).

Механизмы индуцированной устойчивости растений - это генетически детерминированные потенциальные возможности растения, которые активируются при воздействии на растение биогенными или абиогенными факторами как ответные реакции на нарушение целостности. Эти реакции связаны с изменениями функционирования каталитических систем, регулирующих процессы обмена веществ, и направлены на восстановление последних (Рубин и др., 1975).

Основные формы ответа растений на повреждающее воздействие фитофагов проявляются путем формирования в растениях специфических индуцированных барьеров, к которым относятся выделительный, нектротический, репарационный, гало- и тератогенетический, оксидативный и ингибиторный (Вилкова, Шапиро, 1981; Шапиро, 1985; Вилкова, Конарев, 2010).

На рубеже XX-XXI было установлено, что индуцированный фитоиммунитет связан с определенными сигнальными молекулами (элисителями) - химическими соединениями биогенной и абиогенной природы. Такие соединения выполняют в организме сигнальные функции и, как правило, ответственны за запуск определенных химических реакций или их каскадов, результатом которых является транскрипция генов защиты растения и синтез защитных соединений (Ebel, Cosio, 1994; Hahn, 1996; Тарчевский, 2002; Тютюрев, 2002;).

Биогенными элисителями защитных реакций растений в ответ на повреждение фитофагами могут быть, как экзогенные, так и эндогенные химические соединения. К числу экзогенных элисителей биогенной природы относятся вещества, попадающие в растение, или в процессе питания фитофагов (Turlings,

Tumlinson, 1990, Pare, Tumlinson, 1997; Inbar et al., 1998; Funk, 2001; Rodrigues-Saona et al., 2002, 2010), или при откладке яиц, так как могут входить в состав секрета яйцекладущих самок или находиться на поверхности хориона яиц, откладываемых в ткани листа (Shapiro, Vay, 1987; Garza et al., 2001; Meiners, Hilker, 2000, 2002; Tooker, De Moraes, 2005, 2007; Puyssseleyer, 2011).

Примером экзогенного элиситора биогенной природы является волицитин (N-(17-гидроксилиноленоил)-L-глутамин) – элиситор, синтезируемый гусеницами капустной совки путем гидроксилирования линоленовой кислоты, получаемой ими в процессе питания из кормовых растений, и попадающий в растение вместе с регургитантами в процессе питания гусениц (Alborn et al., 1997; Pare, Tumlinson, 1998). Аналогичной активностью обладает бета-глюкозидаза, фермент, содержащийся в регургитантах гусениц капустной белянки (Mattacci et al, 1995).

В качестве экзогенных элиситоров могут выступать вещества, являющиеся гормонами растений, такие как жасмонаты, салицилаты, гиббереллины, этилен и др. Многие из них одновременно выполняют роль эндогенных элиситоров, принимая участие в передаче сигналов на более поздних этапах развития защитных реакций (Тютерев, 2002). Кроме того, установлено, что жасмоновая кислота, салициловая и бензойная кислоты содержится в яйцах насекомых различных семейств (Tooker, De Moraes, 2005, 2007). Предполагают, что данные соединения играют ведущую роль в активации защитных реакций растений при откладке яиц насекомыми, что, в частности, проявляется в реакции сверхчувствительности растения (Shapiro, DeVay, 1987; Balbyshev, Lorenzen, 1997; Garza et al., 2001).

Эндогенные природные элиситоры защитных реакций к фитофагам, преимущественно, имеют растительное происхождение и образуются в результате более позднего взаимодействия первичных продуктов метаболизма с клеточными структурами растения. Эти «вторичные элиситоры» (Тарчевский, 2002) образуются уже после повреждения клеток в результате деградации входящих в их состав высокополимерных соединений и появления олигомерных

сигнальных молекул. Достигая соседние клетки, они вызывают в них защитную реакцию, включающую изменение экспрессии генов и образование кодируемых ими защитных белков. К настоящему времени уже установлен ряд эндогенных элиситоров. Это олигомеры хитина, хитозана, глюканов, арахионовая кислота, некоторые глюкозиды из грибов, салициловая, жасмоновая, изоникотиновая кислоты из растений (Тютерев, 2002).

Обширный экспериментальный материал показывает, что различные группы фитофагов, вызывающие разные типы повреждений, индуцируют появление разных эндогенных элиситоров, и, как следствие, вызывают в растении разные сигнальные пути защитных химических реакций. В частности, установлено, что ведущая роль в формировании защитной реакции растений на повреждения фитофагами с грызущим ротовым аппаратом, принадлежит жасмоновой кислоте и ее производным. Результатом жасмонатного сигнального пути является транскрипция генов защиты, ответственных за синтез ингибиторов протеиназ, увеличение липоксигеназной, пероксидазной, полифенолоксидазной активности, синтез летучих соединений, привлекающих трофически связанных с фитофагом энтомофагов, и влияющих на поведение вторично заселяющих фитофагов (Stout et al., 1998; Kant et al., 2004).

Биохимические и молекулярно-генетические исследования реакции растений на повреждение флоэмососущими вредителями показывают, что при питании данной группы насекомых в растении активируется, как салицилат-зависимый сигнальный путь, которому принадлежит ведущая роль в формировании защитных химических реакций, так и жасмонат-зависимый сигнальный путь. (Walling, 2000, Moran, Thompson, 2001; Van de Ven et al., 2002; Zarate et al., 2007; Puthoff et al., 2010; Hegde et al., 2011; Oluwafemi et al., 2011; Yang, 2011; Lee et al., 2012). Выдвинуто предположение, что при формировании защитной реакции растения к флоэмососущим фитофагам фактор жасмонат-зависимого сигнального пути находится в мезофилле, а салицилат-зависимого сигнального пути – во флоэме (Cao, et al. 2014).

Видимое проявление индуцирования различных эндогенных элиситоров при повреждении растений фитофагами с различным типом питания, продемонстрировано на примере поведения гусениц капустной совки *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae): растения капусты белокачанной, поврежденные особями этого же вида, привлекали данного фитофага, тогда как поврежденные тлями - отпугивали вредителя (Rojas, 1999). Похожую картину наблюдали на хлопчатнике: растения, поврежденные листогрызущими вредителями, в частности, хлопковой совкой *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) и мучным хрущак *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae), отпугивали калифорнийского трипса *Frankliniella occidentalis*, тогда как поврежденные родственным видом *Frankliniella schultzei* - привлекали фитофага (Silva et al., 2013).

На примере чешуекрылых продемонстрировано, что ответные на повреждение реакции растений могут влиять на откладку яиц, оказывая, как негативное (Rojas, 1999; Lin et al., 2008; Silva, Furlong, 2012), так и стимулирующее (Shiojiri, et al., 2002; Rodriguez-Saona et al., 2005) действие.

Характерной чертой индуцируемых защитных химических реакций растений является их активация не только в местах локального повреждения, но и в интактных (неповрежденных) частях растения, то есть имеет системный характер (Karban, Carey, 1984; Alborn et al., 1997; McAuslane, Alborn, 2000).

Установлено, что основу системных реакций индуцированной защиты обеспечивает не непосредственная транспортировка защитных соединений из поврежденных в неповрежденные части растения, а передача химических сигналов, свидетельствующих о нанесении повреждения. При этом по мере увеличения продолжительности повреждающего воздействия системные элиситорные сигналы распространяются на все большее расстояние и во все более удаленные от места повреждения (Тарчевский, 2002).

Выявлен и изучен механизм обеспечения межклеточного взаимодействия в тканях и органах растений. В частности, не только доказана возможность

оперативной (со скоростью несколько сантиметров в секунду) передачи различного рода физических и химических сигналов в разные части растения, но и установлена роль в этом процессе плазматесмы, объединяющих плазмолеммы соседних клеток и обеспечивающих перемещение из клетки в клетку даже высокомолекулярных соединений (Конарев, 2001). В то же время некоторыми авторами допускается возможность параллельного существования и других механизмов дистантной передачи сигнала, основанных на электрических, гидравлических и др. физических стимулах (Schittko et al., 2000).

Существуют экспериментальные данные, которые свидетельствуют, как об идентичности характера локальной и системной защитной реакции (Pare, Tumlinson, 1998), так и о существенных различиях состава индуцируемых соединений в местах непосредственного повреждения и в неповрежденной, периферийной части растения (Dugravot et al., 2007; Rodriguez-Saona et al., 2010).

Примером системного характера защитных химических реакций растений являются работы, показывающие, что повреждение растений корнеповреждающими вредителями влияет на заселение и повреждение фитофагами надземной части растений (Hol et al., 2004; Neveu et al., 2002; Kutyniok et al., 2012, 2014). Кроме того, существуют работы, свидетельствующие о том, что при повреждении растений фитопаразитическими нематодами и фитопатогенами может наблюдаться положительное действие на заселяющего это растение фитофага. В частности, выявлено, что при повреждении томатов корневыми нематодами (южной галловой и золотистой картофельной) и возбудителем бактериальной крапчатости томата, как отдельно, так и совместно, происходит выделение летучих метаболитов с аттрактивной активностью для калифорнийского трипса и увеличивается численность потомства фитофага (Агансонова и др., 2008). При повреждении возбудителем фитофтороза растений томата, устойчивого к патогену сорта, выявлено привлекающее действие растений на оранжерейную белокрылку (Мокроусова и др., 2008).

Выделяют три типа индуцируемой устойчивости растений к вредным организмам: системную приобретенную устойчивость (systemic acquired

resistance, SAR) (Kuč, 1982; Ryals et al., 1994), индуцированную системную устойчивость (induced systemic resistance, ISR) (Pieterse et al., 1996; Van Loon et al., 1998) и индуцированную повреждением устойчивость (wound-induced resistance, WIR) (Ryan, 1990; Felton et al., 1999). При этом, если первый вид защитной реакции (SAR) связывают преимущественно с индуцируемой устойчивостью к возбудителям заболеваний, то второй ее вид (ISR) носит смешанный характер, обеспечивая защиту, как от патогенов, так и от вредных членистоногих, а третий (WIR) направлен исключительно на предотвращение последствий повреждающего воздействия фитофагов (Буров и др., 2012).

“Системную приобретенную устойчивость” (SAR) большинство авторов рассматривает как реакцию растения исключительно на локальное воздействие грибного, бактериального или вирусного патогена (или определенного химического агента), сопровождающуюся некрозом и реакцией сверхчувствительности, а гибель клетки - ключевым фактором, запускающим механизм индукции устойчивости (Буров и др., 2002; Ryals et al., 1994, Dietrich et al., 1999; Руц, 2004). Вызываемая действием вводимого индуктора гибель клетки, индуцирует возникновение устойчивости к широкому спектру патогенов, путем продукции связанных с патогенезом белков (pathogenesis-related proteins, PR-белков), обладающих прямой антимикробной активностью, (Озерецковская, 1999; Van Loon et al, 1998).

Одним из определяющих компонентов запуска сигнального пути SAR является возрастание содержания фенолпропаноидного метаболита - салициловой кислоты. Подтверждением этому может служить тот факт, что системная приобретенная устойчивость может быть индуцирована экзогенной обработкой салициловой кислотой (White, 1979), а перед проявлением защитной реакции в отношении многих патогенов происходит резкое возрастание содержания эндогенной салициловой кислоты (Malamy et al., 1990).

Так называемая «индуцированная системная устойчивость» (Induced systemic resistance, ISR) выделяется рядом авторов в качестве второго, самостоятельного

типа индуцированной устойчивости к широкому спектру патогенов. Считается, что этот тип устойчивости является реакцией некоторых видов растений на заселение их корней определенными видами и штаммами ризосферных бактерий (в частности - *Pseudomonas*, *Serratia*, *Flavomonas*, *Bacillus*) способствующих их росту (Van Loon, 1998). Предполагается, что этот тип устойчивости характеризуется относительной независимостью от салициловой кислоты, обеспечивается через жасмонатно-этиленовый сигнальный путь биосинтеза и не связан с образованием PR-белков, что было продемонстрировано на арабидопсисе (Van Wees et al., 1997, Pieterse et al., 1998).

Третий путь развития индуцированной устойчивости к вредным объектам, связанный непосредственно с реакцией растения на повреждения, наносимые фитофагами. Характерной особенностью каскада биохимических реакций, вызываемых повреждениями большинства видов фитофагов, считается его жасмонат- и этилен- зависимость. Впервые роль жасмоновой кислоты, как переносчика сигнала о повреждении растения фитофагами, в том числе ее участие в индуцировании синтеза низкомолекулярных вторичных метаболитов, выполняющих защитные функции, была отмечена в 1990-х гг. (Farmer, Ryan, 1990). В дальнейшем, предположения о сигнальной роли октадеканоеидов, жасмоновой кислоты и ее производных были подтверждены рядом работ с использованием дефицитных по этим соединениям мутантных линий растений арабидопсиса *Arabidopsis thaliana* (McConn et al., 1997; Rojo et al., 1998; Girling et al., 2008) и томатов (Howe et al., 1996; Scott et al., 2010; Zhang, 2013).

Индуцированная устойчивость растений к фитофагам представляет собой значительно более сложный и многообразный процесс, чем индукция устойчивости по отношению к патогенам. Это связано в первую очередь с тем, что основным механизмом индуцированной устойчивости к патогенам является экспрессия генов, ответственных за образование PR-белков или соединений с прямой антимикробной активностью, типа фитоалексинов. В обеспечении защитных реакций по отношению к фитофагам (помимо аналогичных белков-

ингибиторов протеаз и широкого круга веществ с антибиотической активностью) принимает участие множество соединений разных классов, обладающих не только антибиотической активностью, но и выполняющих сигнально-информационную роль на внутри-, межвидовом и даже на биоценотическом уровне. Кроме широкого круга летучих семиохемиков, проявляющих дистантное аттрактивно-репеллентное действие на фитофагов и энтомофагов через газовую фазу, это могут быть соединения, адсорбируемые на поверхности листьев и образующие своеобразный барьер химической защиты от фитофагов за счет детеррентной или биоцидной активности (Буров и др., 2012).

1.3. Молекулярно-генетические механизмы индуцированной устойчивости растений

Интенсивные молекулярно-генетические исследования последних двух десятилетий выявили чрезвычайную сложность и многообразие механизмов формирования функциональной структуры ответных реакций клеток на различные внешние сигналы, в том числе на повреждающие воздействия биогенной и абиогенной природы. В частности, были значительно расширены представления об участии в этих процессах различных сигнальных систем, формирующих единую взаимодействующую сигнальную сеть — «сигнальную паутину» (Гречкин, Тарчевский, 1999), в состав которой входят, как минимум, восемь различных сигнальных систем.

МАР-киназная сигнальная система связана с активацией митогенактивируемых протеинкиназ, в частности — с группами WIPK (wound induced protein kinases) и SIPK (salicylate induced proteinases), появление которых индуцируется, как повреждениями, так и элиситорами (салициловой кислотой, некоторыми олигосахаридами и белками (Zhang, Klessing, 1998).

Аденилатциклазная сигнальная система связана с влиянием различных эндогенных элиситоров на синтез циклического аденозинмонофосфата (цАМФ), индуцирующего запуск каскада реакций сигнальных систем в соседних клетках (Sugang et al., 1997).

Фосфатидатная сигнальная система связана с вызываемой действием стрессов и элиситоров активацией фосфолипазы D, ведущей к высвобождению из мембранных фосфолипидов вторичного посредника экспрессии защитных генов фосфатидной кислоты (Wang, 1999).

Кальциевая сигнальная система связана с воздействием повреждающих агентов или элиситоров на кальциевые каналы. Следствием этого является повышение в цитозоле концентрации ионов кальция (кальциевая вспышка) (Blume et al., 2000), их последующее связывание с рецепторами плазмолеммы, передача элиситорного импульса на комплекс G-белков, фосфолипазу C и

протеинкиназы С и, наконец, фосфорилирование белковых факторов транскрипции и экспрессия генов, обеспечивающих защитную реакцию.

Липоксигеназная сигнальная система связана с воздействием экзогенных или эндогенных элиситоров на фосфолипазы А₂, вызывающие высвобождение из мембранных фосфолипидов входящих в их состав жирных кислот (линолевой и линоленовой) и последующий липоксигеназный метаболизм, ведущий к появлению С₆ альдегидов, С₁₂-альдокислот и ряда оксипинов, обладающих защитными функциями (Hildebrand, 1989).

НАДФН-оксидазная сигнальная система характеризуется так называемым "окислительным взрывом" — индукцией образования активных форм кислорода (радикалов О и ОН, а также перекиси водорода) в результате активации элиситорами НАДФН-оксидазы. Считается, что именно эта система играет ведущую роль в реакции сверхчувствительности, индуцируемой при непосредственном участии салициловой кислоты (Тютерев, 2002).

NO-синтазная сигнальная система связывается с активацией элиситорами NO-синтазы, приводящей к резкому повышению содержания в тканях NO — "NO взрыву" (Foissner et al., 2000).

Протонная сигнальная система характеризуется преобразованиями элиситорных сигналов, приводящих к синтезу патоген-индуцируемых белков. Изменения проницаемости протонных каналов и концентрации протонов в цитозоле и рН среды, в свою очередь влияют на процессы фосфорилирования-дефосфорилирования белков (Mathieu et al., 1996).

Оценка степени участия и конкретной роли каждой из этих сигнальных систем в процессах формирования адекватного ответа растения на воздействие стрессорного агента или элиситора чрезвычайно осложняется доказанными фактами их возможного параллельного функционирования, взаимодействия и интеграции в единую сигнальную систему (Тарчевский, 2000; Delledone et al., 1998).

Сигнальная роль жасмоновой кислоты и ее производных в формировании защитных реакций растений к фитофагам была подтверждена рядом работ с

использованием дефицитных по этим соединениям мутантов томатов (Howe et al., 1996; Kai et al., 2004) и арабидопсиса (McConn et al., 1997; Moran, 2001; Zarate et al., 2007; Zang et al., 2013).

Общая схема запуска индуцированной фитофагами реакции (индуцированная повреждением устойчивость, или WIR) выглядит следующим образом: непосредственно в местах наносимого фитофагом повреждения, под влиянием ряда вводимых в растительные ткани веществ, происходит энзиматическое разрушение полиненасыщенных октадеканоеидных жирных кислот (в первую очередь — линолевой и линоленовой), которое ведет к образованию ряда регуляторных (сигнальных) молекул, структурно сходных с эйкозаноидами животных. Первоначальная локальная продукция октадеканоеидов (главным образом жасмоновой кислоты), происходящая непосредственно в местах повреждения фитофагами и являющаяся результатом декомпартиментации, вызывает активацию жасмонат-зависимых генов в непосредственно поврежденных и соседствующих с ними клетках (Weiler et al., 1999). Продуцируемый этими клетками системный сигнал, транспортируясь через флоэму, в свою очередь, индуцирует в неповрежденных клетках вторичный сигнал, вызывающий высвобождение в них жирных кислот, липаз, липоксигеназ и ряда других энзимов, обеспечивающих гидролиз липидов, необходимый для запуска каскада реакций, направленных на образование защитных веществ. При этом его запуск зависит от активности олигосахаридных элиситоров, а завершением является экспрессия группы генов, включающих, в частности, и гены ингибиторов протеаз (pin) (O'Donnell et al., 1996; Girling et al., 2008).

Таким образом, взаимодействие вредителей и растений начинается с узнавания элиситоров растительной клеткой с помощью рецепторов, далее через сигнальные системы осуществляется трансдукция сигнала в геном, где происходит активация транскрипции генов иммунного ответа, результатом чего является синтез защитных соединений. Возможно параллельное функционирование и взаимодействие отдельных сигнальных систем и интеграция их в единую сигнальную систему. Характерной особенностью каскада биохимических

реакций, вызываемых повреждениями большинства видов фитофагов, считается его жасмонат- и этилен- зависимость.

1.4. Летучие соединения, индуцируемые повреждениями фитофагов, и их влияние на семиохимические взаимодействия в консортных системах

Синтез летучих соединений, обладающих различной биологической активностью по отношению, как к растительноядным членистоногим, так и энтомофагам, является одной из ответных реакций растения на повреждение фитофагами.

Предполагается, что для ищущих пищу фитофагов индуцированные летучие соединения представляют собой комплексный пакет информации, позволяющий определить степень устойчивости растения, преодолена ли устойчивость растения уже присутствующими фитофагами, физиологическое состояние растения и даже присутствие хищников. При этом, фитофагам гораздо легче обнаруживать индуцированные летучие соединения, поскольку они выделяются растением в больших количествах, чем обычные летучие (Dicke, Loon, 2000).

Многочисленными примерами продемонстрировано, как привлекающее, так и отпугивающее фитофагов действие поврежденных растений. В частности, привлечение фитофагов на поврежденные конспецифичным видом растения, выявлено при исследовании ольфакторной реакции жуков-скарабеев *Maladera matrida* (Harari et al., 1994), хрущика японского *Popillia japonica*, повреждающего сибирскую яблоню (Loughrin et al., 1996), жуков-хризомелид *Oreina cacaliae*, повреждающих растения белокопытника странного *Petasites paradoxus* и Аденостилеса серолистного *Adenostyles alliariae* (сем. Сложноцветные *Asteraceae*) (Kalberer, et al., 2000), гусениц совки металловидки серой *Trihoplusia ni* на хлопчатнике (Landolt, 1993; Anderson, Alborn, 1999), гусениц капустной совки *Mamestra brassicae* на капусте белокачанной (Rojas, 1999), яблонной плодовой *Cydia pomonella* (Landolt et al., 2000). Репеллентное на фитофагов действие поврежденных растений показано на кукурузе, поврежденной блошкой *Cicadulina storeyi* (Oluwafemi et al., 2011) и тлей *Rhopalosiphum maidis* (Bernasconi, 1998), на хлопчатнике, поврежденном калифорнийским трипсом *Frankliniella occidentalis* (Silva et al., 2013) и хлопковой тлей *Aphis gossypii* (Hegde et al., 2011).

Способность поврежденных фитофагами растений резко усиливать или осуществлять дополнительное выделение разнообразных смесей летучих соединений, обладающих высокой специфической аттрактивностью для трофически связанных с данным фитофагом энтомофагов, получило название косвенная индуцированная устойчивость (Sabelis, Dicke, 1985).

Синтез поврежденным растением летучих соединений, аттрактивных для энтомофагов, как важнейший механизм защиты растения от фитофагов, описан на многих системах триотрофа (Буров и др., 2002; Буров и др., 2005; Dicke, Sabelis, 1990; Mattiacci et al., 1994; Arimura et al., 2000; Dicke, Van Loon, 2002; Dudareva et al., 2006; D'Alessandro, Turlings, 2006; Hilker, Meiners, 2010). На ряде культур (фасоль, огурец, яблоня, кукуруза, хлопчатник) продемонстрировано привлечение к поврежденным растениям таких энтомофагов, как хищный трипс *Scolothrips* (Shimoda et al., 1997), хищных клещей *Amblyiseius* и *Phytoseiulus* (Sabelis et al., 1984; Maeda, Takabayashi, 2001), паразитических ос *Cotesia marginiventris* (Turlings et al., 1990), *Cotesia glomerata* (Dicke, 1999) и *Cotesia kariyai* (Mandour et al., 2011), златоглазки *Chrysoperla lucasina* (Hegde et al., 2011).

Накоплен достаточно большой экспериментальный материал, демонстрирующий высокую специфичность защитных индуцированных реакций косвенного действия. В частности, рядом исследователей было установлено, что привлечение поврежденными растениями определенных видов энтомофагов происходит только в тех случаях, когда повреждение наносит трофически связанный с энтомофагом фитофаг (De Moraes et al., 1998; Rose, 1998; Kaori et al., 2000). Например, существуют данные, показывающие, что листья яблони, альтернативно поврежденные одним из двух видов растительноядных клещей (*Panonychus ulmi* или *Tetranychus urticae*), становятся в разной степени привлекательными для разных видов хищных клещей, обитающих совместно с ними (Takabayashi et al., 1991). Примером специфической реакции энтомофагов является реакция *Cardiochiles nigriceps*: половозрелые самки данного энтомофага привлекаются к растениям табака, поврежденным гусеницами совки *Heliothis virescens* (хозяином) и практически не привлекаются к растениям, поврежденным

гусеницами родственного вида *Helicoverpa zea*, не являющегося хозяином этого энтомофага (De Moraes et al., 1998). Для каждого из двух видов браконид рода *Cotesia* (*C. plutellae*, паразитирующий на *Plutella xylostella*, и *C. glomerata*, паразитирующий на *Pieris rapae*) показана четкая избирательная реакция на листья растений, поврежденные своим хозяином (Kaori et al., 2000).

При выявлении различий компонентного состава смесей летучих соединений, продуцируемых в ответ на повреждения фитофагами растений разных видов, установлено, что некоторые из компонентов присутствуют значительно чаще, чем другие. К числу таких соединений относятся ациклические C11 гомотерпен (E)-4,8-диметил-1,3,7-нонтриен (DMNT) и C15 гомотерпен (3E)-4,8,12-триметил-1,3,7,11-тридекатетраен (TMTT). Они являются доминирующими в составе смесей летучих соединений, выделяемых поврежденными фитофагами растениями разных таксономически отдаленных семейств, таких как бобовые (фасоль, бобы, горох), злаки (кукуруза), розоцветные (яблоня), тыквенные (огурец), мальвовые (хлопчатник) и др. (Tumlinson et al., 1999; Arimura et al., 2000; D'Alessandro, Turlings, 2006; Dudareva et al., 2006; Kappers et al., 2010, 2011; Hegde et al., 2011; Hegde et al., 2011; Oluwafemi et al., 2011).

Синтез летучих соединений, обладающих биологической активностью по отношению к фитофагам и энтомофагам, происходит и при обработке растений синтетическими индукторами, однако качественный и количественный состав искусственно индуцированных летучих соединений не идентичен индуцированному повреждениями фитофагов. Сравнительный анализ компонентного состава летучих соединений хлопчатника, индуцированных повреждениями гусеницами *Spodoptera exigua* и обработкой жасмоновой кислотой показал, что в обоих случаях происходит системный синтез (Z)-3-гексенил ацетата, (E)- β -оцимена, линалула, (E, E)-4,8,12-триметил-1,3,7,11-тридекатетраена (TMTT), (E,E)- α -фарнезена, (E)- β -фарнезена и (3E)-4,8-диметил-1,3,7-нонтриена (DMNT). Однако, такие соединения, как α -пинен, β -пинен, α -гумулен и (E)- β -кариофилен были обнаружены только в смеси летучих соединений, индуцированных фитофагами (Rodriguez-Saona et al., 2001).

Установлено существование, по крайней мере, трех главных путей биосинтеза растениями летучих соединений, индуцируемых фитофагами, что особенно хорошо изучено на примере гусениц чешуекрылых. Сюда относятся шикимово-триптофановый (синтез индола и метилсалицилата), изопреновый (синтез моно- и сесквитерпенов) и липоксигеназный (синтез «зеленых летучих» и жасмонатов) пути (Pare, Tumlinson, 1996, 1997; Bouwmeester, 1999).

Важно отметить, что реакция растений на повреждение в виде синтеза индуцируемых летучих соединений имеет, как локальный (образование защитных веществ непосредственно в месте повреждения), так и системный характер (Dicke, 1994). Такие компоненты, как индол, изогексенил-битулаты и 2-метилбитулаты, зарегистрированы только в поврежденных листьях и не зафиксированы в системной реакции всего растения (Rose et al., 1996). При локальной реакции, кроме «зеленых» летучих веществ (“green leaf odor”), выделяемых немедленно после повреждения и имеющих в своем составе смеси ряда насыщенных и ненасыщенных жирных кислот, гексановых спиртов, альдегидов и эфиров, может синтезироваться ряд других, менее подвижных соединений, создающих дополнительный химический барьер для патогенов и фитофагов (Stanjek et al., 1997).

Выяснение механизма системной реакции растений показало, что неповрежденные листья поврежденного растения продуцируют индуцируемые летучие компоненты, которые не транспортируются по всему растению, а синтезируются в месте выделения (Baldwin, 1994; Pare, Tumlinson, 1997).

Смеси индуцированных летучих соединений могут в различной степени различаться по качественному и количественному составу компонентов в зависимости генотипа растения (Loughrin et al., 1995; Degen et al., 2004; Van den Boom et al., 2004). Результаты молекулярных, физиологических и поведенческих экспериментов показывают, что смеси индуцируемых летучих соединений, продуцируемые гибридами культур, имеют различную степень аттрактивности трофически связанных с фитофагом-индуктором энтомофагов (Bukovinszky et al.,

2005). Например, ярко выраженная аттрактивная реакция энтомофага *Telenomus podisi* на поврежденные растения клопом-пентатомидом *Euschistus heros*, была отмечена только на устойчивых сортах сои, в отличие от восприимчивых сортов (Michereff et al., 2011). Результаты исследований на различных генотипах огурца посевного при повреждении их паутиным клещом, выявили различную степень их аттрактивности для *Phytoseiulus persimilis*, вызванную различиями в профиле индуцируемых фитофагом летучих соединений (Kappers et al, 2010). Детальные исследования в этой области могут обосновать пути создания новых генотипов культурных растений, обладающих высокой степенью аттрактивности полезных членистоногих (Kappers et al, 2011).

Очевидно, что в природе на одном растении могут одновременно питаться несколько видов гетеротрофов. В начале этого столетия стали появляться работы по изучению защитных реакций растений при питании нескольких видов фитофагов (Rodriguez-Saona et al., 2003, 2005, 2010; De Boer et al., 2008; Zhang et al., 2009). Например, на *Vicia faba* показано, что при совместном питании гороховой тли *Acyrtosiphon pisum* с гусеницами совки *Spodoptera exigua*, наблюдалось ингибирование синтеза летучих соединений, индуцируемых совкой (Schwartzberg, 2011). Аналогичное явление наблюдалось при совместном питании на лимской фасоли паутиного клеща и оранжереиной белокрылки, когда происходило подавление белокрылкой синтеза (E)-оцимена, индуцируемого повреждениями паутиного клеща (Zhang et al., 2009).

Установлено, что такие летучие соединения, как этилен, метилжасмонат и метилсалицилат, выделяемые поврежденными растениями, оказывают влияние на произрастающие рядом неповрежденные растений, индуцируя в них реакции прямой и косвенной защиты (Bruin et al., 1992; Farmer, Ryan, 1992; Turlings, Tumlinson, 1992; Potting et al., 1995; Rose et al., 1996; Shulaev et al., 1997; Tumlinson et al, 1999; Sugimoto et al., 2013).

При этом важно отметить, что эмиссия летучих листьями неповрежденных растений индуцируется только в ответ на повреждение, наносимое именно фитофагом, но не отмечалась при соседстве с растениями, искусственно

поврежденными механическим путем (Dicke et al., 1990; Arimura et al., 2000). Молекулярно-генетическими исследованиями на фасоли установлено, что в неповрежденных листьях при их экспонировании в атмосфере, содержащей летучие из поврежденных клещами растений, отмечается активация по крайней мере пяти отдельных генов устойчивости (PR-генов) — белков PR-2 (β -1,3-глюканаза) и PR-3 (хитиназа), липоксигеназы (LOX), фенилаланин аммония-лиазы (PAL) и фарнезил пирофосфат синтетазы (FPS), связанной с биосинтезом изопреноидов (Arimura et al., 2000).

Установлено, что непосредственному появлению синтезируемых *de novo* вторичных метаболитов, выполняющих защитные функции в тканях повреждаемых фитофагами растений, предшествует появление ряда промежуточных сигнальных веществ, запускающих определенные этапы каскада защитных биохимических реакций. Как правило, появление первых из них может быть обнаружено уже через несколько часов или даже минут после нанесения повреждения. Так повреждаемые обыкновенной злаковой тлей (*Schizaphis graminum*) растения ячменя уже за первые 5 часов могут увеличивать продукцию этилена, являющегося промежуточным элиситором, более чем в 10 раз (Argandona et al., 2001).

Появление веществ, выполняющих непосредственно защитные функции, наблюдается значительно позднее и также подчинено определенной последовательности. Скорость и интенсивность их эмиссии зависит от таких факторов, как характер наносимых повреждений, видовая принадлежность и этап онтогенеза растений, видовая принадлежность и плотность популяции фитофага и др. По данным различных авторов, использовавших разные методы мониторинга выделения летучих, выполняющих защитные функции, диапазон начала их выделения, в зависимости от сочетания указанных факторов, может составлять от 2–3 до 12–15 дней. Так, отчетливая эмиссия комплекса терпеноидов растениями фасоли (фаза двух настоящих листьев), заселенных паутиным клещом (30 имаго на лист), обнаруживается лишь через 10–12 дней после начала эксперимента (Maeda, Takabayashi, 2001). В то же время на кольраби повреждение

гусеницами капустной белянки вызывало отчетливо определяемое увеличение эмиссии летучих терпенов (α -гумулена и β -кариофиллена) уже на третий день (Mattiacci et al., 2001).

Качественные и количественные особенности смесей индуцируемых летучих соединений растений зависят от абиотических факторов окружающей среды (Takabayashi et al., 1994a; Tumlinson et al., 1999; Hare, 2010). На растениях кукурузы показано, что оптимальные условия для синтеза индуцируемых летучих соединений это: 60% влажность воздуха, температура воздуха от 22°C до 27°C (Gouinguene, Turlings, 2002). На хлопчатнике установлено, что синтез летучих соединений в большей степени происходит во второй половине дня и снижается к ночи (Loughrin et al., 1994). Сходные результаты получены на растениях лимской фасоли (Takabayashi et al., 1994a). Исследованиями на датуре *Datura wrightii* продемонстрировано, что интенсивность и компонентный состав смеси летучих соединений, выделяемых растениями при повреждении листогрызущими фитофагами *Lema daturaphila* и *Tupiocoris notatus*, имеют сезонную зависимость (Hare et al., 2010). На ваточнике сирийском *Asclepias syriaca* показано увеличение индуцированных летучих соединений, в частности, сесквитерпенов, при увеличении географической широты произрастания растений (Wason et al., 2013).

Таким образом, одной из ответных реакций растения на повреждение фитофагами является синтез летучих соединений, обладающих различной биологической активностью по отношению к растительноядным членистоногим и энтомофагам. Летучие соединения обладают высокой степенью специфичности. Детальные исследования в этом направлении позволят усовершенствовать существующие системы защитных мероприятий в агробиоценозах, за счет использования как природных соединений с аттрактантно-репеллентной активностью, так и их синтетических аналогов.

1.5. Влияние таксономической принадлежности кормовой культуры на семиохимические взаимодействия фитофагов с поврежденным растением

Таксономическая принадлежность растений главным образом определяет характер защитных химических реакций индуцируемых повреждениями фитофагов. В первую очередь это связано с особенностями вторичного метаболизма растений, продукты которого, в настоящее время, рассматриваются как один из основных элементов взаимодействия растения со средой (Медведев, 2004) и в известной степени определяют пищевое поведение насекомых (Харборн, 1985) и гостальную пищевую специализацию фитофагов (Вилкова, Шапиро, 1968).

Накопленный мировой практический материал показывает, что реакция растения на повреждение фитофагами может иметь двоякий эффект, при котором растение становится более устойчивым к одним видам и более чувствительным к другим. При этом, фитофаги, различающиеся по гостальной пищевой специализации, могут совершенно по-разному реагировать на одни и те же защитные вещества, выделяемые растением в ответ на повреждения, как кон-, так и гетероспецифичным видом. Это связано с тем, что вторичные соединения могут играть роль пищевых аттрактантов для фитофагов-специалистов (включающих виды моно- или узких олигофагов, трофически связанных с определенным семейством или группой видов растений) и пищевых детеррентов для фитофагов-генералистов (широких олигофагов или полифагов). В частности, показано, что при повреждении подорожника ланцетолистного *Plantago lanceolata* (*Plantaginaceae*), как узкоспециализированным олигофагом гусеницами каштанницы *Junonia coenia* (*Nymphalidae*), так и многоядными фитофагами-генералистами, в растении происходит резкое увеличение синтеза терпеноидов, а именно – иридоидных глюкозидаз, акубина и каталпола. Однако, если для фитофагов-генералистов результатом этого увеличения становится отказ от заселения поврежденных растений (детеррентный эффект), то для фитофагов-специалистов, напротив, поврежденные растения становятся более

привлекательными как субстрат для питания и откладки яиц (Darrow, Bowers, 1999 Marak et al., 2002). Подобным же образом индуцированные фитофагами защитные реакции растений клоповника виргинского *Lepidium virginicum* (*Brassicaceae*), выражающиеся в возрастании разнообразия и общего содержания защитных глюкозинолатов, оказывают отрицательное влияние на фитофагов-генералистов, практически не влияя на фитофага-специалиста репную белянку *Pieris rapae* (*Pieridae*) (Agrawal, 2000 a). Аналогичную картину наблюдали при повреждении растений редиса *Raphanus raphanistrum* и *R. sativus* (*Brassicaceae*) гусеницами репной белянки: происходило снижение роста гусениц фитофагов-генералистов (совок *Spodoptera exigua* и *Helicoverpa zea*, а также кузнечика *Trimerotropis suffuse*), но отсутствовало влияние на рост гусениц и предпочтение при выборе узкоспециализированной репной белянки (Agrawal, 1999). Известным примером является аттрактивная реакция колорадского жука на растения картофеля, как поврежденные личинками конспецифичного вида, так и обработанные жасмоновой кислотой (Bolter et al., 1997; Landolt et al., 1999).

В процессе динамического взаимодействия с растениями насекомые выработали механизмы детоксикации, в результате действия которых происходит нейтрализация токсина растения *in vivo*, его химическая модификация в нетоксичный конъюгат или аккумуляирование в специальных запасных тканях насекомого. Подобные реакции фитофагов-специалистов бывают связанными с экологическими адаптациями. Ярким примером является реакция жуков-хризомелид вида *Oreina cacaliae*. Скопления жуков и личинок этого вида при питании на растениях, содержащих высокую концентрацию пирролизидиновых спиртов, не только преодолевают защитную реакцию растения, но и обеспечивают себя веществами, защищающими их от нападения энтомофагов (Kalberer et al., 2001). Многие листоеды приспособились накапливать защитные соединения своих кормовых растений в гемолимфе и тканях или на их основе секретировать собственные алломоны и использовать их для защиты от хищников. Существуют работы, показывающие, что увеличение содержания

кукурбитаина С в тканях поврежденных растений огурца не только не оказывает отрицательного влияния на возможность нормально развиваться на них фитофагов-специалистов, таких как огуречный листоед, *Acalymma vittata*, огуречная блошка *Diabrotica undecimpunctata* и ряд других видов *Diabrotica*, но, напротив, резко увеличивает их аттрактивность и оказывает ярко выраженное фагостимулирующее действие (Tallamy, Gorski, 1997). Более того, искусственное снижение концентрации кукурбитаинов в тканях огурцов, вызванное, например, применением особых штаммов ризобактерий, способно снижать их привлекательность для этих фитофагов-специалистов, выступая в качестве одного из своеобразных факторов индуцированной устойчивости растений (Zehnder et al., 1999).

Рядом работ продемонстрировано, что один и тот же фитофаг по-разному реагирует на индуцируемые защитные химические реакции в зависимости от видовой принадлежности поврежденного растения. Так, хлопчатник и капуста белокочанная, поврежденные металлоидкой серой *Trihoplusia ni*, по отношению к особям своего же вида обладают в первом случае - аттрактивным, а во втором - отпугивающим действием (Landolt, 1993; Anderson, Alborn, 1999). Показано, что в зависимости от видовой принадлежности кормового растения, брильянтовая моль *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) имеет различную интенсивность откладки яиц на поврежденных и интактных растениях. А именно, на капусте и каноле интенсивность яйцекладки была выше на поврежденных растениях, чем интактных, тогда как на китайской капусте количество отложенных яиц было выше на неповрежденных растениях (Silva, Furlong, 2013). Установлено, что индуцированные защитные реакции растений – представителей одного рода могут оказывать различное влияние на трофически связанных фитофагов. В частности, обнаружена диаметрально противоположная реакция брильянтовой моли *Plutella xylostella* на растения капусты китайской *Brassica campestris* и капусты белокочанной *Brassica oleracea*, обработанные жасмоновой кислотой. А именно, моль предпочитала заселять и откладывать яйца на обработанные растения капусты обыкновенной, в сравнение с необработанными растениями,

тогда как обработанные растения капусты китайской отпугивали вредителя (Lu et al., 2004).

Специфические особенности вторичного метаболизма кормового растения во многом определяет особенности отношений между фитофагами и энтомофагами. Например, на генетически модифицированных линиях арабидопсиса показано, что растения с высоким содержанием глюкозинолатов привлекают не только капустную тлю *Brevicoryne brassicae*, но и его паразита *Diaeretiella rapae*. При этом летучие продукты распада глюкозинолатов оказывали репеллентное действие на другого энтомофага данного вредителя личинок мухи-сирфиды *Episyrphus balteatus* (Kos et al., 2012).

Примером влияния таксономической принадлежности культуры на характер поведения энтомофагов является реакция хищного клеща *Neoseiulus cucumeris* и хищного клопа *Orius strigicollis* на поврежденные табачным трипсом *Thrips tabaci* растения огурца посевного и лука-батуна *Allium fistulosum*. А именно, поврежденные трипсом растения огурца привлекали энтомофагов, тогда как поврежденные растения лука – отпугивали хищных членистоногих (Tatemoto, Shimoda, 2007).

Известно, что листья лимской фасоли содержат цианогенные глюкозиды - линамарин и лотаустралин - продукты метаболизма аминокислот валина и изолейцина, при ферментативном расщеплении которых образуется синильная кислота. При питании паутинного клеща на семядольных листьях содержание этих веществ существенно увеличивается (с 142.1 ppm до 429.8 ppm и с 103.12 ppm до 175.0 ppm соответственно). Как установлено, такое изменение не отражается на плодовитости паутинного клеща, однако снижает плодовитость и долю самок в дочерней популяции хищного клеща *Phytoseiulus persimilis* (Rojas, Morales-Ramos, 2010).

Для представителей семейства тыквенные характерно содержание окисленных тетрациклических тритерпенов - кукурбитацинов, в частности, для огурца посевного – кукурбитацина С. Кукурбитацины - это сапонины, обладающие горьким неприятным вкусом. Существует около 20 видов кукурбитацинов,

различающихся циклами и боковыми цепями, которые содержат много кислородсодержащих функциональных групп. Выделяют кукурбитацины от А до Т. Кукурбитацины обладают широким спектром биологических свойств. Некоторые из них оказывают цитотоксичное, антимикробное, антигельминтовое, гепатопротекторное, противовоспалительное и антиоксидантное действие (Peters et al., 1999; Jayaprakasam, et al., 2003). Кроме кукурбитацина С, который и придает листьям и плодам огурца посевного характерный горький вкус, выделены кукурбитацины Е и I (Kamel, El-Gengaihi S, 2009), у которых выявлена способность ингибировать рост раковых клеток (Sun et al., 2005).

Кукурбитацины являются антифидантами и репеллентами для ряда видов фитофагов-полифагов, а также позвоночных травоядных (Tallamy et al., 1997),

Установлено, что наибольшее количество кукурбитацинов содержится в корнях и листьях (Kamel, El-Gengaihi S, 2009). Особенно богаты кукурбитацинами семядольные листья огурца, максимальная концентрация кукурбитацинов в которых зависит от специфики сорта и условий выращивания (Демакова Т.В., 1980). В среднем семядольные листья огурца содержат кукурбитацинов до 800 мг/г / гр сухой массы, тогда как первый настоящий лист – до 100 мг/г / 100 гр (Agrawal et al., 1999).

На стадии первого листа и завязи наблюдается почти полное отсутствие свободных кукурбитацинов, от 5 до 15 мг/г / 100 гр сухой массы. Предполагается, что в данный момент происходит процесс, обратный процессу прорастания, а именно, соединение кукурбитацинов с сахарами с образованием гликозидов. В плодах концентрация кукурбитацинов опять увеличивается, но не превышает их содержания в семядольных листьях (Демакова Т.В., 1980).

Снижение содержания кукурбитацинов в плодах - главная задача селекции огурца полевого на протяжении многих лет. Однако, уже первые работы, посвященные устойчивости огурца посевного к паутинному клещу демонстрировали, что устойчивость связана с содержанием в растениях кукурбитацинов (Ponti, 1978). Дальнейшие исследования установили, что содержание именно кукурбитацина С, главным образом определяет устойчивость

огурца посевного к паутинному клещу, снижая выживаемость и плодовитость фитофага, но не влияя на предпочтительность при выборе растений (Anugar et al, 1999; Balkema-Boomstra, 2003). Кроме того, показано, что с конституциональной особенностью сортов огурца, характеризующейся содержанием кукурбитацинов, связана индуцируемая устойчивость растений огурца к фитофагам (Agraval et al, 1999; Agraval, 2000). При повреждении паутинным клещом молодых растений огурца, характеризующихся присутствием в листьях кукурбитацина С, выявлено, что при повреждении семядольных листьев происходит локальное увеличение этого терпеноида на 30%, тогда как системно (в первом настоящем листе) – на 50%. При этом происходило почти двухкратное снижение численности паутинного клеща, в сравнении с растениями, с низким содержанием кукурбитацинов (Agraval et al, 1999). В данном случае продемонстрировано, что индуцированные защитные реакции возникли на фоне конституциональной устойчивости растений.

Иные результаты представлены при повреждении растений огурцов оранжевой белокрылкой. В этом случае, растения конституционально устойчивых сортов, предварительно поврежденные личинками белокрылки, становились более привлекательными для имаго этого фитофага, чем интактные тех же сортов. Таким образом, предварительное повреждение фитофагом устойчивых сортов не вызывало дополнительную индукцию защитной реакции, а напротив снижало уровень их устойчивости к фитофагу. В тоже время при аналогичной оценке конституционально неустойчивых сортов наблюдали диаметрально противоположную зависимость, т. е. повреждение личинками конституционально неустойчивых сортов вызывало повышение их устойчивости и четко выраженную реакцию индуцированной защиты (Буров, Мокроусова, 2006).

Таким образом, таксономическая принадлежность культуры во многом определяет характер проявления индуцированных защитных реакций растений и их влияния на растительноядных членистоногих и полезную энтомофауну. Это необходимо учитывать при разработке стратегии использования явления

индуцированной устойчивости растений к фитофагам в практике защиты растений.

1.6. Значение морфофизиологического состояния растения и степени его повреждения фитофагами при формировании в растениях индуцированного иммунологического ответа

Одним из важных факторов, влияющих на характер проявления индуцированных иммуногенетических защитных механизмов, является этап онтогенеза повреждаемого растения (Вилкова, Шапиро, 1984; Naukioja et al., 1990; Karban, Niho, 1995).

Этап онтогенеза обуславливает морфофизиологическое состояние растения, которое в свою очередь определяет комплекс механизмов самозащиты от биотрофов и компенсаторно-приспособительные реакции автотрофа (Раздобурдин, 2012).

Известно, что в ходе индивидуального развития растения прохождение им отдельных этапов органогенеза связано не только с количественными, но и с качественными изменениями в характере морфогенетических процессов (Александров, 1966; Куперман, 1973). Эти изменения составляют основу всех переломных этапов в жизненном цикле растений (Рубин и др., 1975). Переход от одного этапа онтогенеза к другому сопровождается изменениями функционирования регуляторных систем. Смена систем регуляции имеет место в каждом растущем органе растения. Каждый орган, в частности лист, в рамках растительного организма как целого, претерпевает свой собственный онтогенез. Любые возрастные изменения, как растения, так и его частей (в частности листа) имеют иммунологическое значение (Раздобурдин, 2005).

Зависимость характера реакции фитофагов на кормовое растение в зависимости от онтогенетического состояния листьев и пищевой специализации фитофагов показано на примере поведения палочников (*Phasmidae*), а именно, продемонстрировано, что узкоспециализированные монофаги предпочитали заселять молодые, тогда как полифаги – старые листья кормового растения (Blüthgen, Metzner, 2007).

На примере хлопчатника показана диаметрально противоположная реакция яйцекладущих самок египетской хлопковой совки *Spodoptera littoralis* на поврежденные и неповрежденные гусеницами растения разного возраста. Так, если в условиях свободного выбора самки этого вида предпочитают откладывать яйца на поврежденные листья молодых (3-4 листа) растений, то при откладке яиц в период развития 8-10 настоящих листьев они явно предпочитают совершать откладку яиц на неповрежденные гусеницами растения (Anderson, Alborn, 1999).

Характер и интенсивность проявления индуцируемых защитных реакций растения в ответ на повреждение растительоядными членистоногими во многом зависит от исходной численности фитофагов и степени повреждения растения.

Степень вреда – это антропогенное понятие, определяемое нормой реакции растений на повреждение, т.е. уровнем физиологического ответа разных видов и сортов растений на различную интенсивность и длительность повреждения в конкретных условиях (Шапиро и др., 1986).

К настоящему времени, границы степени повреждения растений фитофагами, необходимые для индукции защитных химических реакций в растении еще не установлены. Существуют данные, показывающие, что слишком малого количества фитофага может оказаться недостаточным для активации в растении химических защитных реакций, даже если вредители будут находиться на растении продолжительное время. Подтверждением этому являются результаты, полученные при заселении 8^{-ми} недельной рассады брюссельской капусты гусеницами капустной белянки на три дня с последующей оценкой продуцирования такими проростками летучих соединений. В результате было выявлено, что нагрузка в 5 гусениц на растение на три дня являлась недостаточной, а отчетливая активация защитных химических реакций регистрируется при нагрузке 25 гусениц на растение, возрастает вместе с увеличением плотности фитофага и достигает максимума при 100 гусеницах на растение с продолжительностью питания три дня. Необходимо подчеркнуть, что

при данной оптимальной нагрузке на 1 и 2 дня проявление защитных химических реакций замечено не было (Mattiacci et al., 2001).

С точки зрения защитных химических реакций растений, индуцируемых повреждениями фитофагов, степень вреда – это нагрузка фитофагов на растение и ее продолжительность во времени. Некоторыми авторами предложено применение интегрального показателя, основанного на одновременном учете как числа используемых для индукции особей фитофага, так и продолжительности их пребывания на растении, т.е. экз./день (Karban, Niiho, 1995; Mattiacci et al., 2001). Отсюда следует, что одна и та же нагрузка может быть представлена по-разному. Так, например, нагрузка в 20 клеще-дней может быть представлена как 10 клещей на 2 дня или 5 клещей на 4 дня.

В литературе практически не встречается специальных работ, посвященных этому вопросу, и об общих закономерностях можно судить лишь на основе сопоставления экспериментальных данных различных авторов, касающихся других аспектов индуцированной устойчивости (Буров и др., 2012).

1.7. Практическое значение индуцированной устойчивости растений к вредителям

Возможность использования метода регуляции семиохимических взаимодействий для защиты культурных растений от вредных организмов, получает все большее признание в мировой науке и практике. По мере накопления знаний о защитных реакциях растений в ответ на действия вредителей, открываются возможности создания принципиально новых, экологически малоопасных и обладающих новым механизмом действия ХСЗР и использования их в системах интегрированной защиты растений. Это могут быть препараты на основе природных элиситоров или их аналогов для индукции защитных реакций, включая привлечение энтомофагов, а также препараты на основе структурных аналогов соединений, обеспечивающих непосредственную защиту растения (репеллентов, детеррентов).

Существуют работы, показывающие, что при обработке жасмоновой кислотой или метилжасмонатом, в растениях происходит синтез летучих соединений, аттрактивных для ряда энтомофагов, увеличивается липоксигеназная активность и индуцируется синтез ингибиторов протеаз, снижающих благоприятность растений для питания и развития фитофагов (Avdiushko et al., 1995; Thaler, 1999; Rodrigues-Saona, 2001; Feng et al., 2012; Lesley et al., 2013).

Снижение численности на растениях таких объектов как западный цветочный трипс *Frankliniella occidentalis*, совка карадрина *Spodoptera exigua*, листоед *Epitrix hirtipennis*, большая картофельная тля *Macrosiphus euphorbiae* и персиковая тля *Myzus persicae* и, как следствие, снижение поврежденности культуры комплексом данных вредителей на 60 % ниже контроля, продемонстрировано на примере экспериментов по обработке томатов жасмоновой кислотой в полевых условиях (Thaler, 1999; Thaler et al., 2001). При этом уже через три недели после обработки на опытном участке процент куколок совки *Spodoptera exigua*, зараженных эндопаразитом *Hyposoter exigua* был вдвое выше, чем в контроле (Thaler, 1999). Применение жасмоновой кислоты на хлопчатнике показало снижение заселения

растений хлопковой тлей *Aphis gossypii* и паутинным клещом *Tetranychus urticae* более чем на 60% и более, чем на 90% - калифорнийским трипсом *Frankliniella occidentalis* (Omer et al., 2001).

Результаты исследований по возможному использованию салициловой кислоты как экзогенного индуктора защитных химических реакций растений против растительноядных членистоногих крайне противоречивы. Ряд работ свидетельствует, что салициловая кислота, значение которой преимущественно связано с индуцированной устойчивостью к патогенам, может проявлять как ингибирующее, так и индуцирующее действие по отношению к защитным химическим реакциям, направленным против фитофагов (Pettersen et al., 1994; Bi et al., 1997; Engelberth et al., 2011).

Большая серия экспериментов лаборатории фитотоксикологии ВИЗР по поиску аналогов элиситоров грибного, бактериального и растительного происхождения выявила, что олигосахарид хитозан, являясь мембраноактивным веществом, способен индуцировать как салицилатный, так и жасмонатный пути метаболизма защитных химических реакций растения. Хитозан - это природный полиаминосахарид, получаемый из хитина краба, криля, грибов и насекомых (Тютюрев, 1999)

При взаимодействии с биомембранами хитозан индуцирует комплекс реакций в растениях, защищающих их от патогенов. Начинаются они образованием активных форм кислорода (O_2 и H_2O_2), которые играют центральную роль в интеграции разнообразного набора защитных ответов растений (усиление лигнификации, индукция фитоалексинов, увеличение активности фосфолипазы и липоксигеназы) (Тютюрев, 2008). Основной путь метаболизма, индуцируемый хитозаном – октодеканоеидный (жасмонатный). В этом пути линоленовая кислота высвобождается из мембранных фосфолипидов фосфолипазой и превращается в 12-оксофитодиеновую кислоту и жасмоновую кислоту – мощные индукторы транскрипции генов защиты. Однако хитозан является индуктором не только жасмонатного, но и салицилатного пути передачи сигнала для активации защитных реакций. Сочетание хитозана с другими сигнальными молекулами

может приводить к усилению либо салицилатного, либо жасмонатного пути метаболизма (Тютюрев, Евстигнеева, 1997).

В природных условиях хитозан распадается на экологически безопасный простой сахар глюкозамин и далее до CO_2 и H_2O (Тютюрев др., 1994).

Сочетание хитозана с биологически активными компонентами, усиливающими его биологическую активность, позволило создать ряд препаратов с торговой маркой ХитозарTM, которые нашли практическое применение для борьбы с ложно-мучнисто-росяными и мучнисто-росяными грибами, а также с ржавчинами и гнилями на таких культурах как пшеница, ячмень, огурцы, томаты, картофель (Тютюрев, 2000, 2002). Однако сведения об экзогенном применении хитозандержащих препаратов против вредителей немногочисленны (Буров, Юрченко, 2003; Селицкая и др. 2006; Кириллова, 2008) .

Актуальными остаются исследования, направленные на теоретическое обоснование и разработку практических рекомендаций по применению росторегулирующих препаратов в качестве индукторов устойчивости по отношению не только к различным заболеваниям растений, но и к растительноядным членистоногим. Накопленный практический материал свидетельствует об эффективности стратегии применения росторегулирующих препаратов в защите сельскохозяйственных культур от фитофагов. Такие данные продемонстрированы на винограде (Иванова и др., 1982), ячмене (Рябченко и др., 1988), плодовых (Paulson et al., 2005), лекарственных (Пушкина и др., 2005) и зерновых (Трепашко и др., 2005) культурах.

Одной из групп соединений, перспективных для практического применения в качестве индуктора системной индуцированной устойчивости являются гидроксикоричные кислоты (hydroxycinnamic acid – HCA). Эти соединения представляют собой серию транс-фенил-3-пропионовых кислот, имеющих различия в их кольцевом замещении. В растительном организме они обладают полифункциональным действием: с одной стороны активно участвуют в регуляции роста, регулируя уровень ауксинов, с другой – являются одним из биохимических агентов формирования самых разнообразных защитных реакций

растения в ответ на биогенные и абиогенные стрессы. Установлено, что гидроксикоричные кислоты принимают активное участие в образовании предшественников лигнина, усиливают репарационные процессы в тканях, повышая устойчивость растений к внедрению патогенов (Чурикова, Малеванная, 2004).

В настоящее время разрабатывается целая серия оригинальных препаратов на основе гидроксикоричных кислот, в частности Циркон (разработчик и производитель серии ННПП «НЭСТ-М»). Препарат зарегистрирован на 65-ти культурах как регулятор роста, корнеобразования, цветения и болезнеустойчивости (Малеванная, 2001). Применение Циркона значительно снижает степень поражения такими заболеваниями, как фитофтороз картофеля и томатов, пероноспороз огурца, парша картофеля и яблони, бактериоз и фузариоз овощных и цветочных культур, серая гниль земляники, мучнистая роса (особенно восприимчивых роз) и на черной смородине, вирусные заболевания. Обладает высокой корнеобразующей активностью. Способствует укоренению рассады и черенков, а так же ускоряет приживаемость при пересадках. Повышает всхожесть и скорость прорастания семян. Ускоряет цветение, рост и развитие растений. Повышает урожайность на 35-60% (Малеванная, Быховская, 2001).

В связи с тем, что гидроксикоричные кислоты не только регулируют ростовые процессы растений и являются антистрессорами к неблагоприятным внешним условиям, но и обладают иммуномодулирующей активностью к вредным организмам, является перспективным применение препаратов на их основе в практике возделывания сельскохозяйственных культур. Однако научное обоснование использования подобных препаратов в целях повышения устойчивости растений к фитофагам пока является недостаточным.

Весьма интересное направление применения феномена индуцированной устойчивости растений к фитофагам продемонстрировано растениеводами штата Мичиган (США), которыми было замечено, что деятельность одного вида фитофага может индуцировать иммунитет к другому, более вредоносному виду. Они отказались от обработок плантаций яблони против яблонного красно-

коричневого клеща, в результате чего избежали вспышки размножения европейского красного клеща (Dietrich et al., 1999). Примером антагонизма двух фитофагов является ситуация на виноградниках в Калифорнии, когда клещ Вильяма (*Eotetranychus willametei* Ewing) умышленно не подавлялся с целью индуцирования устойчивости против другого, более вредоносного тихоокеанского клеща (*Tetranychus pacificus* McGregor) (English-Loeb, Karban, 1988). Выпуск клеща Вильяма позволил избежать хронических вспышек тихоокеанского клеща, отказавшись при этом от применения пестицидов. Однако широкого применения этот метод не получил, так как возник ряд проблем, а в частности отсутствие массового разведения клеща Вильяма и неспособности многих фермеров отличать этих двух видов клещей.

Интенсивно развивающееся в настоящее время направление возможного использования явления индуцированной устойчивости растений связано с методами генной инженерии и биотехнологии. Благодаря достижениям в этих областях науки выделены не только гены, ответственные за осуществление тех или иных защитных реакций, в ответ на действие вредных организмов, но и разрабатываются возможности создания трансгенных растений, обладающих определенным набором защитных генов, и соответственно, усиленной самозащитой (Arimura, 2000; Liu, 2011; Suzuki et al., 2012). Разрабатываемая в настоящее время стратегия создания устойчивых сортов, основывается на положении о целесообразности конструирования сортов со сниженным уровнем соединений, обеспечивающих их конституциональную защиту, и с повышенной способностью к продукции соединений, ответственных за индуцируемую защиту. Предполагается, что первое позволит снизить привлекательность таких растений для фитофагов-специалистов, а второе повысит их сопротивляемость заселению неспециализированными фитофагами – генералистами (Буров и др., 2012).

Таким образом, реакции индуцированной устойчивости растений к вредителям – это иммуногенетические механизмы растений, возникшие в процессе коэволюции фитофагов с растениями, и проявляющиеся при повреждении

фитофагами как ответные реакции на нарушение целостности. Индуцирование защитных реакций растений на повреждающие воздействия по своей природе является одной из форм всеобщего семиохимического взаимодействия в экосистемах, выработанной в процессах сопряженной эволюции на межвидовом и биоценотическом уровнях.

Устойчивость растений к фитофагам можно повысить не только селекционными методами, но и определенными веществами (синтетическими иммуномодуляторами), активирующими иммунную систему растения. Для этого необходимо максимальное расширение экспериментальных работ, касающихся влияния используемых иммуномодуляторов не только на целевые объекты, но и на сопутствующие виды консументов первого и второго порядка и общую экологическую обстановку в агроценозах.

Глава 2 Материал и методы исследования

2.1. Объекты исследования

Модельное растение исследовательской работы - огурец посевной (*Cucumis sativus* L., сем. *Cucurbitaceae*, голландский гибрид *Фларри*). Особенности данного гибрида – “нежная” листовая структура, низкое содержание кукурбитацинов, высокая повреждаемость вредителями защищенного грунта. Огурец как жизненная форма - лиана. Для растения характерна отчетливо выраженная модульная морфофизиологическая организация, спецификой которой является циклический морфогенез (Пыженков, Малинина, 1994). Огурец на начальных этапах развития имеет лишь один побег и, по сути, является унитарным организмом. С началом образования боковых побегов унитарная организация растения переходит в модульную. Модульная организация - это не только особенность морфологии растения, но и особенность функционирования его систем регуляции. Известно, что конус нарастания главного побега у огурца постоянно находится на 2-ом этапе органогенеза, а заверченный цикл из 12 этапов органогенеза осуществляется боковыми побегами. После начала образования плодов растение, по существу, находится в 3-х состояниях - вегетативного роста, цветения и плодоношения (Раздобурдин, 2013).

Исследования проводились на растениях в двух морфофизиологических состояниях растения на начальном этапе органогенеза: фазе семядольных листьев и фазе первых двух настоящих листьев.

В отличие от растений с тонкими семядолями (например, клеверина обыкновенная *Risinus communis*), которые при выносе на поверхность почвы становятся фотосинтетически активными, огурец имеет мясистые семядоли, для которых характерно снабжение проростка питательными веществами до тех пор, пока их запас не будет израсходован и семядоли не отомрут и не отпадут (Эзау, 1980).

Для работы отбирали семядольные листья площадью 2,5-3 см², настоящие листья - 25-30 см². Листья в парах «опыт–контроль» были идентичны по морфофизиологическому состоянию.

Рассаду выращивали индивидуально в пластиковых стаканчиках емкостью 200 мл.

В качестве природных индукторов защитных химических реакций были избраны фитофаги: калифорнийский трипс *Frankliniella occidentalis* Pergande, паутинный клещ *Tetranychus urticae* Koch. и оранжерейная белокрылка *Trialeurodes vaporariorum* Westwood. Это полифаги по гостальной пищевой специализации.

Все указанные виды имеют колюще-сосущий ротовой аппарат, но различаются по гистотропности: паутинный клещ и калифорнийский трипс питаются преимущественно содержимым клеток мезофилла листа, а оранжерейная белокрылка – ассимилянтами из флоэмы проводящей системы. Данные виды экологически пластичны и характеризуются высокой плодовитостью и низкой в условиях теплиц смертностью. Продолжительность преимагинального периода в онтогенезе этих членистоногих сравнительно короткая, в связи с чем, поколения фитофагов во времени накладываются друг на друга. Для всех видов характерен колониальный образ жизни и агрегированность в пространственном размещении особей на растении.

В качестве консумента второго порядка в работе использовали энтомофага хищного клопа *Orius laevigatus* Fiebr.

Популяцию фитофагов разводили на растениях огурца, этого же гибрида, в условиях светового дня (16 часов) при температуре +24°±2°С.

Ориуса разводили на яйцах комнатной мухи, паутинном клеще, тли и цветочной пыльце (Степанычева, Щеникова, 2002) в условиях светового дня (16 часов) и температуре +24°±2°С. Для опытов была взята смешанная популяция имаго в возрасте 5-7 дней после окрыления.

Иммуномодуляторы, используемые в работе:

- хитозансодержащие индукторы болезнеустойчивости Хитозар М и Хитозар Ф, различающиеся составом сигнальных молекул и регулирующие защитные биохимические пути различного направления,

- регулятор роста и корнеобразования растений Циркон,

- иммуномодулятор Иммуноцитифит.

Хитозансодержащие индукторы болезнеустойчивости Хитозар М и Хитозар Ф, получены нами из лаборатории фитотоксикологии ФГБНУ ВИЗР. Данные препараты являются 7% водорастворимыми концентратами эмульсии (в.р.к.) по действующему веществу хитозану. В работе использовали 0,1%-ный по ДВ раствор препаратов.

Препарат Хитозар М - индуктор болезнеустойчивости растений преимущественно к мучнисто-росяным грибам. В его состав входит салициловая кислота и фосфористокислый калий, усиливающие устойчивость растений к данным патогенам.

Хитозар Ф - индуктор устойчивости растений к фитофторозу и другим грибам группы ложномучнисторосяных. Одним из компонентов данного препарата является арахидоновая кислота, индуцирующая путь защитных химических реакций от патогенов, при котором происходит синтез жасмоновой кислоты, являющейся элиситором реакций устойчивости растений как к патогенам, так и фитофагам.

Циркон – препарат разработан фирмой ННПП "НЭСТ М". Действующим веществом препарата является смесь гидроксикоричных кислот (раствор ГКК в спирте 0,1 г/л), получаемых из растительного сырья эхинацеи пурпурной. Биологическая активность циркона в значительной степени обусловлена антиоксидантными свойствами, характерными для фенольных соединений. Активация процессов роста и ризогенеза растений наблюдается на самых ранних этапах развития. Циркон в растениях выполняет функции регулятора роста, иммуномодулятора и антистрессового адаптогена (Малеванная, Быховская, 2001). Под действием препарата наблюдается значительное снижение повреждающего действия инфекции, степени интоксикации растения, стабилизируется

проницаемость клеточных мембран инфицированной ткани. Циркон стимулирует возникновение защитных реакций пораженной ткани, повышая в ней репарационные процессы (Малеванная, 2004). Препарат не опасен для человека, теплокровных животных, рыб, полезных насекомых и пчел (IV класс опасности), не накапливается в почвах, не загрязняет грунтовых и поверхностных вод, не фитотоксичен (Малеванная, 2001). Растения обрабатывали рабочим раствором 10 мкл Циркона на 200 мл воды (50 мкл/л).

Иммуноцитифит – это синтетический иммуномодулятор устойчивости растений к возбудителям болезней и стрессовым факторам, стимулируют формообразовательные процессы, повышает активность фотосинтеза, усиливает усвоение элементов питания, повышают качество урожая. Действующее вещество препарата - этиловый эфир арахидоновой кислоты. Препарат зарегистрирован Минсельхозом России на 27 сельскохозяйственных культурах и разрешен к использованию в сельском, коммунальном, личных подсобных хозяйствах. В работе использовали раствор препарата 1/4 таблетки на 200 мл воды. Раствор приготавливали непосредственно перед началом эксперимента.

2.2. Методы индуцирования защитных химических реакций в растении

Повреждение растений фитофагами

Ориентируясь на уже существующие в мировой практике методы, растения повреждали в фазу семядольных листьев или (в зависимости от цели эксперимента) в фазу первого настоящего листьев. Используя в качестве индуктора молодых самок паутиного клеща, личинок 2-ого возраста калифорнийского трипса, фитофагов помещали на растение с помощью кисточки. Заселение растений белокрылкой осуществляли путем выпуска имаго в стеклянные сосуды с растением в фазе первого настоящего листа (семядольные листья данный фитофаг практически не повреждает). При повреждении растений создавали два уровня нагрузки фитофагов на растение: низкую и высокую. Для паутиного клеща это 8 и 16 самок на растение, для калифорнийского трипса - 4 и 8 личинки на растение, для оранжерейной белокрылки – 10 и 25 имаго на растение. Период экспозиции фитофагов на растении составлял 3 суток. Трипсов и клещей удаляли вручную, имаго белокрылки – с помощью эксгаустера.

Растения дорастивали в течение 2 дней в изоляторах для предотвращения повторного заселения. Перед использованием растений в экспериментах поврежденные листья удаляли, чтобы исключить возможность влияния кайромонов или других продуктов жизнедеятельности фитофагов на реакцию тестируемых объектов, а также для возможности оценки ответные защитные химические реакции только системного действия. Для опытов на срезанных листьях брали неповрежденный лист, расположенный над поврежденным листом.

Контролем являлись неповрежденные листья и растения, морфофизиологическое состояние которых было аналогично опытным экземплярам. Неповрежденные растения выращивали в аналогичные сроки и в аналогичных условиях температуры, влажности и освещенности. Чистые растения держали в отдельном от поврежденных растений боксе, исключая обмен

информацией между заселенными и незаселенными растениями посредством летучих соединений (Shulaev et al.1997).

Обработка растений иммуномодуляторами

Растения обрабатывали с помощью лабораторного микроопрыскивателя раствором одного из избранных нами препаратов до смыкания капель. Листья обрабатывали с нижней и верхней стороны. Контрольные растения обрабатывали водой таким же способом. Через 48 часов растения использовали в экспериментах.

В работе оценивается только системная реакция: при обработке растений в фазу двух настоящих листьев обрабатывали первый настоящий лист, в то время как второй настоящий лист во время обработки изолировали полиэтиленовым экраном. В этом случае через 48 часов срезали необработанный лист (второй настоящий лист), который и использовали в экспериментах. Контролем являлся второй настоящий лист обработанных водой растений.

Препараты Хитозар М 7% в.р.к., Хитозар Ф 7% в.р.к., Циркон и Иммуноцитифит применяли для опрыскивания у растений семядольных листьев или (в зависимости от цели опыта) первого настоящего листа.

Тестирование препарата Циркон на предмет оценки влияния обработанных им растений огурца на поведение имаго калифорнийского трипса дополнительно осуществлялось двумя вариантами: «замачивание проростков семян» и «замачивание проростков семян + обработка первого настоящего листа».

Серия «замачивание проростков семян». Проростки семян замачивали в растворе Циркона 10 мкл на 200 мл воды (50 мкл/л) на 3 часа. Проростки всаживали в почву. Через 12-14 суток по достижению растениями 2-х настоящих листьев верхушечный лист срезали и, в сравнении с контролем, оценивали ольфакторную реакцию имаго трипса.

Серия «замачивание проростков семян + обработка первого настоящего листа». Проростки семян замачивали в растворе Циркона в воде 50 мкл/л на 3 часа. Всаживали их в почву. Через 12-14 дней, по достижению растениями 2-х настоящих листьев, проводили обработку первого настоящего листа этим же

препаратом в той же концентрации. Через неделю оценивали ольфакторную реакцию фитофагов калифорнийского трипса на необработанный второй настоящий лист.

2. 3. Методы оценки проявления индуцированных защитных реакций огурца посевного по дистантной и контактно-вкусовой ориентации консументов

Одним из критериев оценки проявления защитных химических реакций огурца на повреждение фитофагами и обработку растений иммуномодуляторами являлись дистантная и контактно-вкусовая ориентация консументов на растения.

Методы оценки дистантной ориентации тест-объектов

Оценку дистантной ориентации тест-объектов осуществляли с помощью ольфактометрических методов.

Ольфактометр 4^х-камерный (Рисунок 1) (Petterson, 1970) представляет собой круглый ($d=12\text{см}$) плоский ($h=2\text{см}$) сосуд из органического стекла с притертой крышкой, снабженного по бокам четырьмя каналами для подачи воздуха и одним отверстием в центре верхней стенки ольфактометра для откачки воздуха.

Соответственно 4-м боковым отверстиям, сосуд делили на четыре зоны наблюдения. Центральную зону – зону выпуска (5-я зона) – в наблюдении и анализе не учитывали.

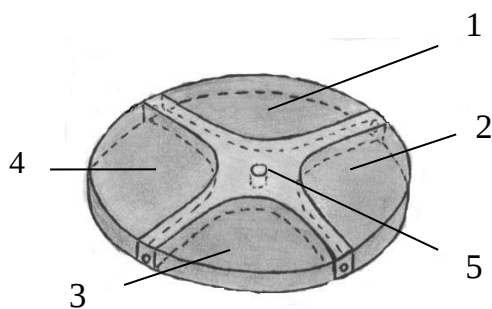


Рисунок 1. Четырехкамерный ольфактометр

1,2,3,4 - зоны наблюдения, 5-зона выпуска насекомых

Постоянная протяжка воздуха через камеры ольфактометра, одна из которых была соединена с цилиндром ($d=18\text{см}$, $h=25\text{см}$), а через 3 других поступал воздух, не содержащий аромата растений, обеспечивалась с помощью

всасывающей помпы. Таким способом оценивали выбор трипсами растений, поврежденных этим же вредителем (Рисунок 2).

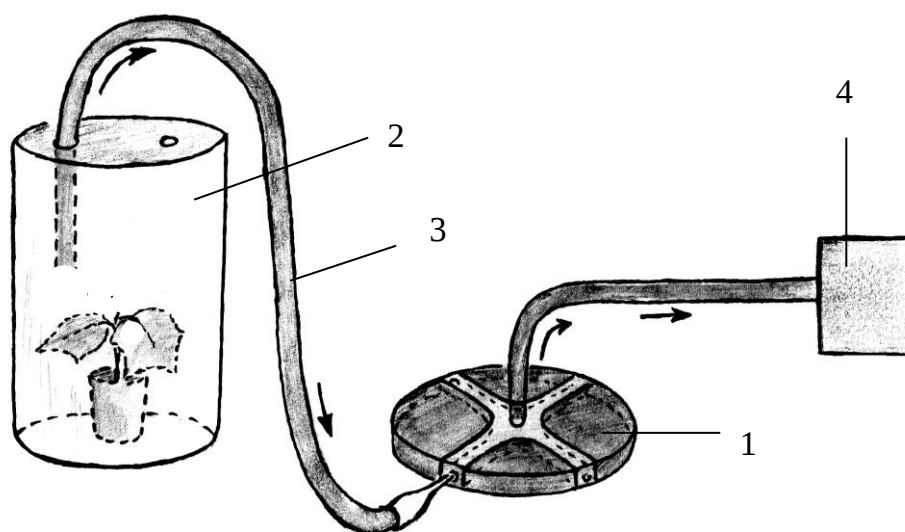


Рисунок 2. Схема ольфакторного эксперимента с помощью четырехкамерного ольфактометра.

(стрелкой показано направление движения воздуха)

1 – сосуд Петтерсона

2 – цилиндр с растением

3 – полимерная трубка

4 – вентилятор

В усложненном варианте ольфактометр соединяли с двумя цилиндрами, один из которых содержал поврежденное, а другой - неповрежденное растение (Юрченко и др., 2004) . Таким образом, осуществляли тестирование трипсов на предмет оценки предпочтения ими растений, поврежденных гетероспецифичным видом - паутиным клещом.

Скорость подаваемого в сосуд воздушного потока составляла 0,1 м/с. (Petterson, 1970).

Оценку реакции фитофагов проводили в 15-кратной повторности на индивидуальных особях, помещаемых в центральную зону ольфактометра на 10 минут.

Каждые 2,5 минуты ольфактометр поворачивали на 90° по часовой стрелке. Эксперимент проводили при температуре 20°- 23°.

В ходе опытов учитывали: первичную реакцию фитофагов (зону выбора), количество входов в зону, продолжительность пребывания фитофагов в зонах ольфактометра. В течение 1 часа до начала эксперимента трипсов и клещей держали без пищи.

Двухкамерный ольфактометр представляет собой цилиндрический сосуд длиной 20 и шириной 7см, разделенный продольной перегородкой на зону опыта и зону контроля, сообщающиеся между собой в передней части и позволяющую насекомым перемещаться из одной части в другую (Рисунок 3).

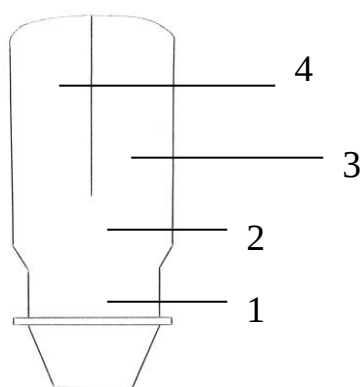


Рисунок 3 Схема двухкамерного ольфактометра.

1 - зона выпуска насекомых; 2 - нейтральная зона; 3 - зона опыта; 4 - зона контроля.

Длина неразделенного перегородкой пространства (нейтральная зона) – 10 см. Это ольфактометр с диффузным распространением запаха. Сосуды закрывали притертой крышкой, в углубление которой выпускали по 8 особей тестируемых насекомых, собранных эксгаустером и выдержанных голодом в течение 1 часа.

Учеты распределение насекомых по зонам через 10 минут (первичная реакция), через 30 минут, через 1 час и через 3 часа после выпуска.

В каждом варианте осуществлено по 10 повторностей.

Методика тестирования в данном ольфактометре разработана и апробирована сотрудниками лаборатории регуляторов роста, развития и поведения ГНУ ВИЗР (Shamshev et al, 2003). В данном виде ольфактометра проводили тестирование имаго калифорнийского трипса и имаго хищного клопа ориуса. Ольфакторную реакцию имаго фитофагов на поврежденные и интактные растения оценивали по индексу агрегации (ИА), который рассчитывали по формуле:

$$И\ A = (O - K / O + K) * 100 (\%)$$

где О - число особей в опытной зоне; К - число особей, находящихся в контрольной зоне. Положительный знак индекса при учете достоверных различий с контролем указывает на аттрактивное действие тестируемого образца, отрицательный – на репеллентное, при отсутствии достоверных различий между средними значениями в опыте и контроле – нейтральное действие (Закладной, 1983).

Методы оценки контактно-вкусовой ориентации тест-объектов

Оценку контактно-вкусовой ориентации имаго калифорнийского трипса и имаго оранжерейной белокрылки осуществляли в условиях свободного выбора в стеклянных цилиндрах ($d=18\text{см}$, $h=25\text{см}$), затянутых мельничным газом. В цилиндр помещали по одному контрольному и опытному растению, растущих в пластиковых 200мл стаканчиках, и выпускали определенное количество насекомых, собранных эксгаустером и выдержанных голодом 1 час. Имаго калифорнийского трипса и оранжерейной белокрылки выпускали в сосуды в количестве 30 особей. Через сутки проводили учет распределения фитофагов по растениям, при котором, также учитывали количество не прореагировавших насекомых, т. е. тех особей, которые находились внутри сосуда, но не растениях. Эксперименты проводили в 10 повторностях.

Оценку контактно-вкусовой ориентации паутиного клеща осуществляли в стеклянных кристаллизаторах (цилиндрах $d=50\text{см}$ и $h=15\text{см}$). На дно

кристаллизатора помещали слегка увлажненную бумажную салфетку, на которую выкладывали по кругу в порядке чередования срезанные листья с трех контрольных и трех опытных растений. В центр сосуда выпускали по 30 клещей. Сосуды затягивали пищевой пленкой для уменьшения увядания листьев. Учет распределения клещей проводили через 1 сутки.

2.4 Методы оценки численности потомства фитофагов при формировании в огурце посевном индуцированных химических реакций

Оценку влияния индуцированных химических реакций огурца на численность потомства паутинного клеща осуществляли по показателю плодовитости самок. Учитывая то, что срезка листьев может изменить характер реакции фитофага (Раздобурдин, Лабонина, 1982), исследования проводили не методом листовых высевок, а на растущих растениях. Для этого на растения помещали по 3 молодые самки и 1 самцу на первый или второй (в зависимости от цели опыта) настоящий лист. Через трое суток подсчитывали количество яиц на растении и рассчитывали среднюю дневную плодовитость в пересчете на самку, т.е. – яиц/самку/день. При тестировании хитозансодержащих индукторов дополнительно делали анализ возрастного и полового состава дочерней популяции фитофага. Для этого на растущие растения помещали по 3 самки и 1 самцу на второй настоящий лист. Через 3 дня, не срывая листьев и не удаляя родительских особей фитофага, подсчитывали количество яиц, и оставляли расти растения еще 11 дней. По истечению данного срока подсчитывали количество всех особей по возрастам и соотношение полов в дочерней популяции.

Оценку влияния индуцированных защитных химических реакций растений огурца на численность дочернего поколения калифорнийского трипса проводили по личинкам второго возраста. Для этого растущие растения (предварительно поврежденные или обработанные и чистые контрольные растения) по одному помещали в стеклянные цилиндры и выпускали туда по 10 самок калифорнийского трипса на одни сутки. После насекомых удаляли с помощью эксгаустера, а растения оставляли расти 10-14 дней до массового появления личинок второго возраста, которых подсчитывали и удаляли с растения с помощью кисточки.

Влияние индуцированных химических реакций огурца на численность дочернего поколения оранжерейной белокрылки оценивали по количеству личинок четвертого возраста на растении. Для этого растущие растения

(предварительно поврежденные или обработанные и чистые контрольные растения) по одному помещали в стеклянные цилиндры и выпускали по 10 имаго белокрылки на 1 сутки. После, насекомых удаляли с помощью эксгаустера, а растения оставляли расти до появления личинок четвертого возраста.

Для определения снижения численности потомства фитофагов (СЧП) использовали формулу: $\text{СЧП} = [(\text{кол-во особей в контроле} - \text{кол-во особей в опыте}) / \text{кол-во особей в контроле}] \times 100$ (Степанычева и др., 2007).

2.5. Определение летучих органических соединений в экстрактах листьев огурца посевного

Измельченные листья (3,5 г) помещали в 50 мл конические колбы и добавляли перегнанный гексан до верхнего края растительной массы, гомогенизировали. Экстракцию проводили в ультразвуковой ванне 15 мин. Экстракт декантировали и фильтровали через слой безводного сульфата натрия. Гексан отгоняли под вакуумом при 35 °С. Экстракт концентрировали под азотом, хранили при минус 18 °С. Образцы анализировали с использованием ГХ-МС спектрометрии. Работа выполнена на приборном комплексе GCMS-QP5000 Шимадзу (Япония)

Газохроматографическое разделение: температура испарителя 250°C; ввод пробы без деления потока с задержкой сброса 0,2 мин.; температурная программа: начальная температура колонки (DB-5, 30 м, 0,2мм x 0,32 мкм) 40°C, с выдержкой при этой температуре 1 мин., скорость подъема температуры 10°C/мин, конечная температура колонки 280°C, выдержка при конечной температуре 15 мин; газ-носитель гелий, расход газа-носителя через колонку 1 мм³/мин. Температура интерфейса и детектора 280°C. Объем вводимой пробы – 2 мкл. Масс-спектрометрический анализ: энергия ионизирующих электронов 70 эВ, температура интерфейса и ионного источника 280°C, режим идентификации по полному ионному току. Работа выполнена совместно с д.х.н. Савельевой Е.И в лаборатории общей токсикологии и гигиенического нормирования НИИ гигиены, профпатологии и экологии человека Федерального медико–биологического агентства.

Для обработки полученных результатов использовали стандартные методы статистического анализа. Достоверность различий средних проверяли по t-критерию или используя ANOVA анализ.

Глава 3. Семиохимические взаимодействия консументов с кормовым растением при повреждении огурца посевного фитофагами

Консортные отношения фитофагов на тепличной культуре огурца в условиях тепличного агроценоза имеют рыхлую структуру, которая является вероятностной, слабо консолидированной по трофическим связям (Раздобурдин, 2001). Временная последовательность появления видов фитофагов при онтогенетическом формировании консорций на посадках огурца в теплицах может быть различной. Чаще всего первым на растениях появляется паутинный клещ, затем табачный трипс или калифорнийский трипс. Очередность появления тли и тепличной белокрылки мало предсказуема. На начальных этапах формирования структуры тепличных консортных систем определяющую роль играет антропогенный фактор, в частности - качество проводимых санитарно-профилактических и карантинных мероприятий. Чем качественнее проводятся эти мероприятия, тем позднее в теплицах появляются вредители и тем менее предсказуема последовательность появления видов (Раздобурдин, 2006).

В теплицах заселение огурца фитофагами может происходить на любой стадии онтогенеза растения, начиная с фазы семядольных листьев. Онтогенетическая специализация фитофагов огурца проявляется в приуроченности их питания на листе в определенном морфофизиологическом состоянии, связанном с этапом органогенеза метамера (Раздобурдин, 2012). Зависимость формирования пространственной структуры консорции от особенностей онтогенетической пищевой специализации фитофагов становится очевидной по мере роста и развития растения-хозяина. На огурце в фазе семядольных листьев все членистоногие предпочитают питаться по краям с нижней стороны семядолей. В фазе «цветение - начало плодоношения» онтогенетическая специализация консументов, связанная с морфофизиологическим состоянием листа, проявляется достаточно отчетливо. В частности, оранжерейная белокрылка предпочитает питаться на молодых, еще формирующихся листовых пластинках верхних ярусов; паутинный клещ и табачный трипс - на сформировавшихся молодых листьях

верхних и средних ярусов, для которых характерен активный фотосинтез; бахчевая тля – на зрелых и уже стареющих листьях нижних ярусов. Следствием этого является ярусность в пространственном размещении на растении особей популяций, специфичная для разных видов вредителей (Раздобурдин, 2008).

В процессе жизнедеятельности организмы изменяют среду, в которой обитают. Это влияет на внутривидовые и межвидовые взаимодействия в консортных системах. Средообразующее воздействие фитофагов на консортную систему видоспецифично и определяется онтогенетической и топической специализацией и плотностью консументов (Раздобурдин, 2006).

3.1. Особенности семиохимических взаимодействий при повреждении огурца посевного калифорнийским трипсом

Калифорнийский трипс или западный цветочный трипс *Frankliniella occidentalis* Pergande (отр. *Thysanoptera*, сем. *Thripidae*) – один из опаснейших вредителей культур закрытого грунта во многих странах мира. В Ленинградской области он появился с 1986 года и сразу же приобрел статус серьезнейшего вредителя тепличных культур. Контроль численности калифорнийского трипса основан, как правило, на многократном применении пестицидов, что не всегда приносит положительные результаты. Проблема заключается в том, что калифорнийский трипс быстро приобретает устойчивость к инсектицидам, часто находится в цветках растения, а для прохождения стадии куколки преимущественно уходит в почву, что значительно снижает эффективность опрыскиваний химическими и микробиологическими препаратами (Великань, Иванова, 1995).

Калифорнийский трипс имеет колюще-сосущий ротовой аппарат. Нижняя часть головы и ротовые части насекомого образуют пологий конус, который прижимается к поверхности листа. Единственная хитинизированная мандибула выдвигается из конуса примерно на 11мкм, а две более тонкие максиллы – примерно на 27мкм. Толщина листа огурца варьирует от особенностей сорта и составляет примерно 150-160 мкм. В одной клетке эпидермиса при помощи мандибулы проделывается щель; однако мандибула не может проколоть другую стенку клетки. Ее прокалывают более длинные и тонкие максиллы, которые достигают клеток мезофилла, лежащих непосредственно под эпидермисом, и погружаются в них. Вещество из этих клеток насекомое высасывает при помощи глоточного насоса, вызывая их лизис и гибель; образующееся пустое пространство частично заполняется воздухом. В результате, трипс выедает мезофилл слой за слоем, образуя характерные круглые белесые пятнышки, расположенные на поверхности листа (Пайнтер, 1953).

Результаты наших экспериментов показали, что, питаясь на растениях огурца, калифорнийский трипс вызывает ответную реакцию растения, влияющую на ориентировочно-исследовательскую деятельность фитофагов при вторичном заселении поврежденного растения. Это имеет место, как по отношению к особям своего вида, так и к другим фитофагам, в частности к паутинному клещу.

Оценка влияния поврежденности растений калифорнийским трипсом на особей своего же вида, в условиях садкового эксперимента, показала, что первичное повреждение растений вызывает репеллентную реакцию имаго калифорнийского трипса, которая в наибольшей степени проявлялась при питании 8 личинок на растении, как на семядольных листьях, так и на первом настоящем листе, в течение 3 дней (Рисунок 4).

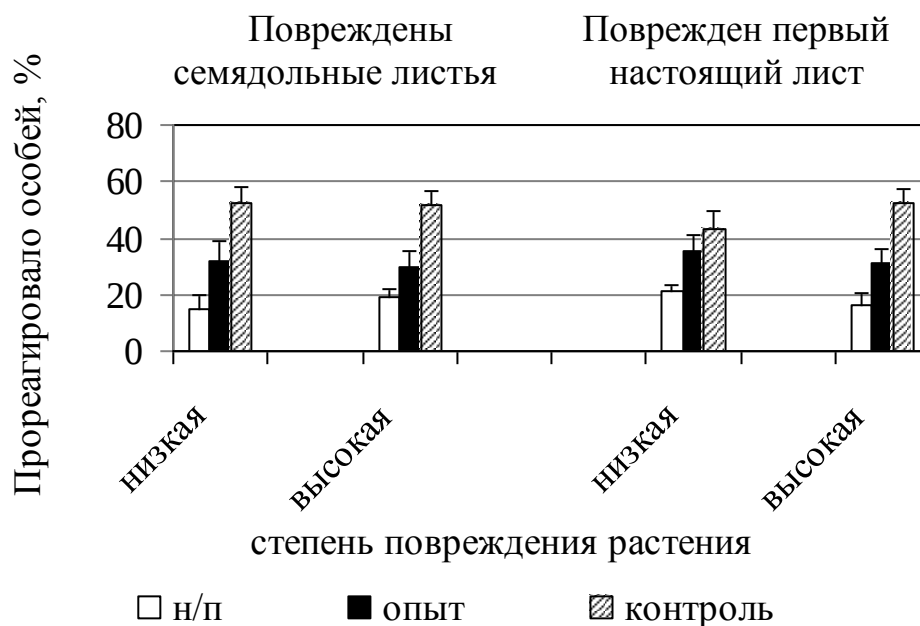


Рисунок 4. Контактно-вкусовая ориентация имаго калифорнийского трипса на растения огурца посевного, поврежденные этим же видом фитофага.

н/п – не прореагировало особей

опыт – особей на поврежденном растении

контроль – особей на неповрежденном растении

степень повреждения растения: низкая – при нагрузке фитофага 4 личинки на растение на 3 дня, высокая – 8 личинок на растение на 3 дня

Выявлено, что при вторичном заселении растений, поврежденных трипсом при нагрузке 8 личинок на растение на 3 дня, происходит снижение численности дочернего поколения данного вредителя. При повреждении семядольных листьев и при повреждении первого настоящего листа снижение численности потомства вредителя снизилось по сравнению с контролем на 35,1% и 36,1% соответственно (Рисунок 5).



Рисунок 5. Влияние повреждений калифорнийским трипсом огурца посевного на численность дочернего поколения данного фитофага.

степень повреждения листьев: низкая – при нагрузке фитофага 4 личинки на растение на 3 дня, высокая – 8 личинок на растение на 3 дня.

*- достоверность различий при $p \leq 0,05\%$

Сопоставляя данные поведенческой реакции трипса и оценки плодовитости самок, можно сделать предположение, что при повреждении семядольных листьев 4 личинками калифорнийского трипса в течение 3 дней происходит синтез летучих соединений, интенсивность которого возрастает с увеличением степени поврежденности. Вероятно, при питании 8 личинок трипса в течение 3 дней, включаются механизмы, направленные на снижение благоприятности

растения для фитофага, что проявляется в снижении, по сравнению с контролем, численности дочернего поколения. При повреждении первого настоящего листа активизация ответных реакций растения наблюдалась только при питании 8 личинок трипса в течение 3 дней, о чем свидетельствовало снижение, в сравнении с контролем, степени заселения поврежденных растений особями своего же вида и уменьшение на 36,1% численности дочернего поколения фитофага.

Результаты садковых экспериментов были подтверждены ольфактометрическими исследованиями дистантной и контактно-вкусовой ориентации имаго калифорнийского трипса.

Ольфакторными экспериментами показана четко выраженная репеллентная реакция имаго калифорнийского трипса на летучие соединения, системно индуцируемые растением, предварительно поврежденным особями этого же вида в фазе первого настоящего листа (Рисунок 6) и в фазе семядольных листьев (Таблица 1).

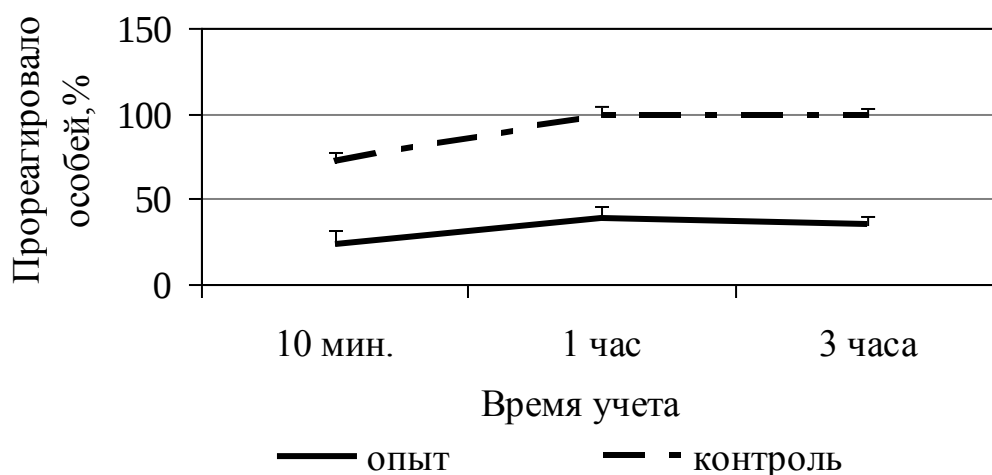


Рисунок 6. Ольфакторная реакция имаго калифорнийского трипса на intactные листья огурца посевного, при повреждении у растений первого настоящего листа этим же видом фитофага.

Таблица 1.

Ольфакторная реакция имаго калифорнийского трипса на неповрежденные настоящие листья огурца посевного, при повреждении у растения семядольных листьев этим же видом фитофага.

Показатели	Зона ольфактометра	Тестирование поврежденного растения	Тестирование интактного растения
Прореагировало особей, %	Опыт Контроль	20 80	40 60
Количество входов в зону, $X \pm Se, \%$	Опыт Контроль	$43,5 \pm 6,3$ s $56,5 \pm 7,3$	$63,7 \pm 8,5$ s $36,3 \pm 7,8$
Продолжительность пребывания в зоне, $X \pm Se$, мин.	Опыт Контроль	$1,85 \pm 0,7$ n $2,6 \pm 1,01$	$5,22 \pm 1,03$ s $1,6 \pm 0,8$

Опыт – камера ольфактометра, содержащая аромат растения

Контроль – камера ольфактометра, не содержащая аромата.

s – достоверное различие данных с контролем при уровне вероятности $p \leq 0,05$

n – отсутствие достоверных различий в опыте по сравнению с контролем при уровне вероятности $p \leq 0,05$

Репеллентная реакция калифорнийского трипса на предварительно поврежденные этим же вредителем растения, обнаружена также на томатах (Степанычева и др., 2007) и хлопчатнике (Agrawal et al., 1999; Agrawal, Colfer, 2000).

Оценка влияния повреждения растений огурца личинками калифорнийского трипса на ориентировочно-исследовательскую деятельность паутиного клеща и оранжерейную белокрылку показала, что, если для оранжерейной белокрылки было характерно отсутствие достоверных различий опыта с контролем (при уровне вероятности $p \leq 0,05$), то паутиный клещ продемонстрировал ярко выраженное предпочтение контроля опыту. Такая реакция фитофагов

наблюдалась не зависимо от степени повреждения растения трипсом и морфофизиологического состояния растения на момент повреждения (Рисунок 7).

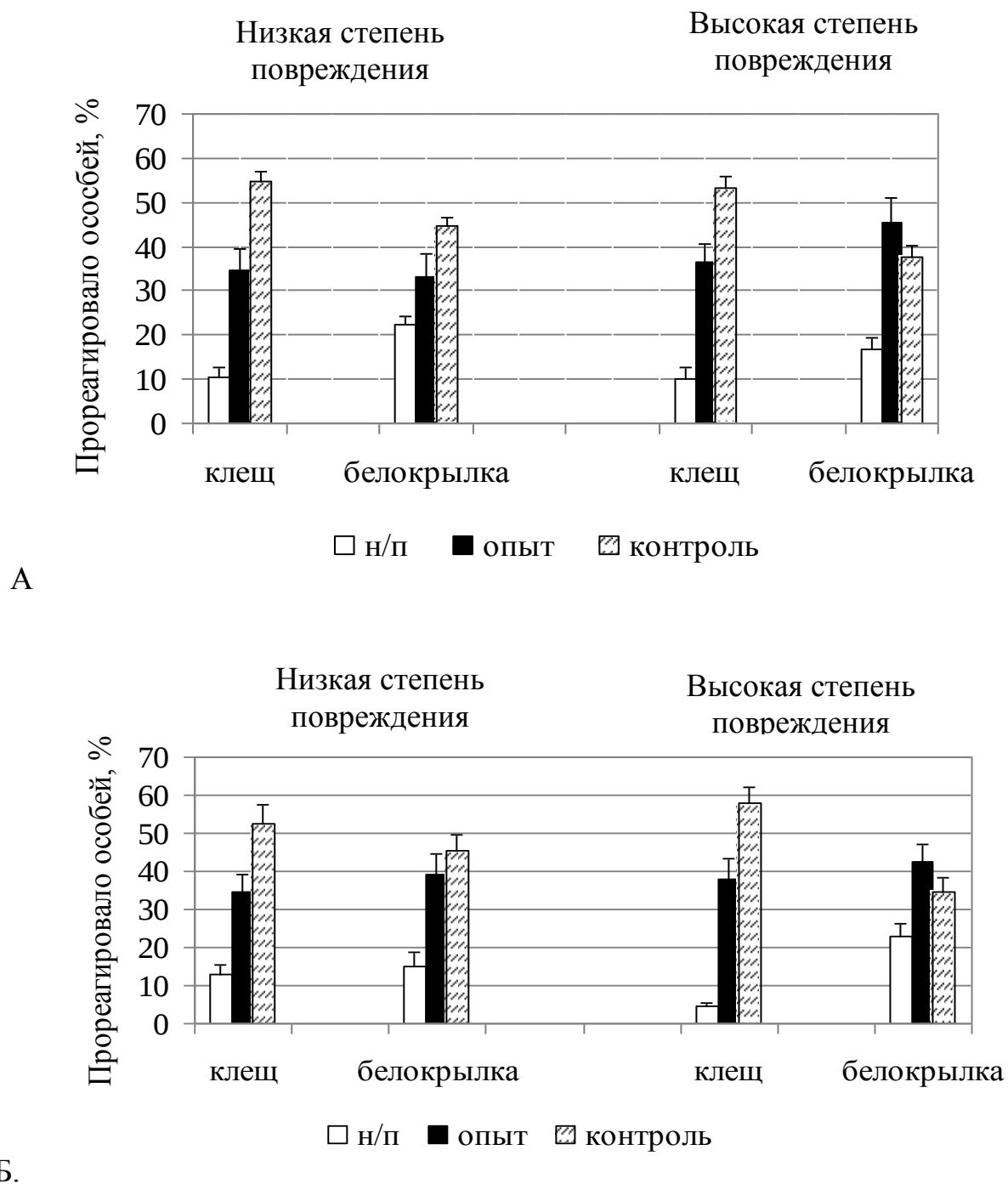


Рисунок 7. Контактно-вкусовая ориентация паутинного клеща и оранжерейной белокрылки на растения огурца посевного, поврежденные личинками калифорнийского трипса (А – повреждены семядольные листья, Б – поврежден первый настоящий лист); н/п – не прореагировало особей; опыт – особей на поврежденном растении, контроль – особей на неповрежденном растении

Есть основания полагать, что такая реакция паутинного клеща обусловлена с одной стороны - качественными и/или количественными различиями состава смесей летучих соединений, продуцируемых поврежденными трипсом и интактными растениями огурца, с другой стороны – хищнической способностью калифорнийского трипса на паутинном клеще (Trichilo, Leigh, 1986).

Вероятно, особенности состава летучих, индуцированных поврежденностью растений огурца личинками калифорнийского трипса, служат источником информации для паутинного клеща не только о наличии конкурента за пищевые ресурсы, но и о наличии своего хищника.

Снижение численности белокрылки наблюдалось при высокой поврежденности трипсом, как семядольных листьев, так и 1-ого настоящего листа. В отличие от белокрылки, снижение численности паутинного клеща имело место только в варианте с повреждением первого настоящего листа и не зависело от степени повреждения листовой пластинки (Рисунок 8).



Рисунок 8. Влияние повреждений растений калифорнийским трипсом на численность дочернего поколения паутинного клеща и оранжерейной белокрылки.

степень повреждения листьев: низкая – при нагрузке 4 личинки на растение на 3 суток, высокая – 8 личинок на растение на 3 суток.

*- достоверность различий при $p \leq 0,05\%$

Таким образом, выявлено антиксенотическое и антибиотическое воздействие всходов огурца посевного на калифорнийского трипса и паутинного клеща при повреждении растений личинками калифорнийского трипса. При отсутствии изменений в поведении оранжерейной белокрылки на поврежденных трипсом растениях, происходит снижение численности ее дочернего поколения. Наибольшее проявление ответной, на повреждение калифорнийским трипсом, реакции растений установлено при повреждении первого настоящего листа нагрузкой 8 личинок трипса на 3 дня.

3.2. Особенности семиохимических взаимодействий при питании на огурце посевном оранжерейной белокрылки

Оранжерейная белокрылка - *Trialeurodes vaporariorum* Westwood (отр. *Hemiptera*, сем. *Aleyrodidae*) – широко распространенный вредитель тепличных культур и комнатных растений. Это насекомое преимущественно заселяет нижнюю сторону листьев, нередко образуя скопления. Колюще-сосущий ротовой аппарат лишен челюстных и губных щупалец и представлен в виде членистого хоботка, отходящего от задней части головы (Бей-Биенко, 1971). Для белокрылки характерно питание содержимым флоэмы, в сосуды которой она встраивает свои стилеты по межклетникам, не повреждая клеток паренхимы (Бей-Биенко, 1971).

Литературные данные свидетельствуют, что флоэмососущие фитофаги индуцируют защитные реакции растений, влияющие на поведение и развитие фитофагов при вторичном заселении растений. Характер ответных реакций растений и особенности реагирования на них фитофагов различаются в зависимости от таксономической принадлежности растения и фитофага. В частности, при повреждении растений томатов белокрылкой *Bemisia argentifolii* выявлено снижение заселения растений особями этого же вида (Mayer et al., 2002), а так же снижение интенсивности откладки яиц и выживаемости личинок заселяющего эти же растения минера *Liriomiza trifolii* (Inbar et al., 1999). В тоже время, установлено, что повреждение растений томатов оранжерейной белокрылкой *Trialeurodes vaporariorum* не влияет на поведение особей этого же вида при вторичном заселении растений (Степанычева и др., 2007). Снижение выживаемости и плодовитости тли *Sipha flava* отмечено на растениях сорго *Sorghum halepense* при питании конспецифичного вида (Costa-Arbulu et al., 2001), однако, питание персиковой тли *Myzus persica* на персиковых деревьях способствовало образованию колоний фитофага (Sauge et al., 2006).

Наши исследования по оценке влияния питания оранжерейной белокрылки на растениях огурца на вторичное заселение растений, как особями своего же вида, так и другими фитофагами, в частности калифорнийским трипсом и паутинным

клещом, показала, что ответная реакция растений проявляется при нагрузке белокрылки 25 имаго на растение на 3 суток. Выявлено, что происходит репеллентное действие поврежденных растений на особей этого же вида фитофага (распределение белокрылки между опытом и контролем составило соответственно $34.7 \pm 2.7\%$ и $46.4 \pm 3.2\%$ от выпущенных особей) (Рисунок 9).

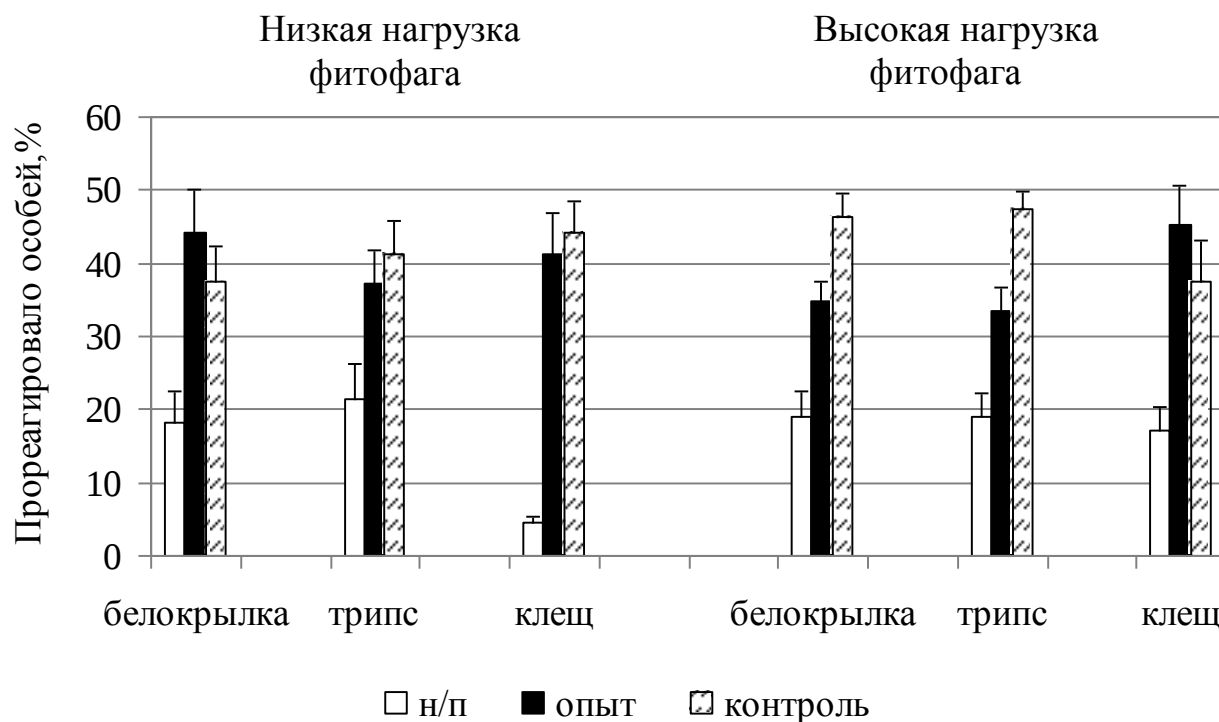


Рисунок 9. Контактно-вкусовая ориентация фитофагов на растения огурца посевного, предварительно заселенных оранжерейной белокрылкой..

низкая нагрузка фитофага – 10 имаго белокрылки на растение на 3 дня

высокая нагрузка фитофага - 25 имаго белокрылки на растение на 3 дня

н/п – не прореагировало особей

опыт – особей на поврежденном растении

контроль – особей на неповрежденном растении

Аналогичные результаты получены при тестировании имаго калифорнийского трипса: распределение насекомых между опытом и контролем составило соответственно $33.4 \pm 3.3\%$ и $47.5 \pm 2.4\%$ от выпущенных особей. Результаты

экспериментов показали, что на поведение паутинного клеща повреждение растений оранжерейной белокрылкой не влияет.

Нами выявлено, что при питании белокрылки на растениях огурца нагрузкой 25 имаго на растение на 3 дня и происходит снижение численности потомства белокрылки и трипса, что составило соответственно 35,9% и 31,3% (Рисунок 10).



Рисунок 10. Влияние питания имаго оранжерейной белокрылкой на растениях огурца посевного на численность дочернего поколения фитофагов.

степень повреждения растения: низкая – при нагрузке 10 имаго на растение на 3 дня; высокая – при нагрузке 25 имаго на растение на 3 дня.

Биохимические и молекулярно-генетические исследования показывают, что салицилат-зависимый сигнальный путь, характерный для ответных реакций растений при повреждении фитопатогенами, является ведущим при формировании устойчивости растений к флоэмо-сосущим насекомым, однако, активация жасмонат-зависимого сигнального пути защитных химических также имеет место (Zarate et al., 2007; Puthoff et al., 2010; Yang, 2011). В частности, установлено, что при повреждении арабидопсиса персиковой тлей *Myzus persicae*, сладкого перца белокрылкой *Bemisia tabaci* происходила транскрипция генов,

характерных, как при повреждении растения фитопатогенами, так и при повреждении фитофагами (Morgan, Thompson, 2001; Yang et al., 2011). Кроме того, об участии жасмоновой кислоты в формировании устойчивости растений к флоремо-сосущим вредителям свидетельствуют работы, демонстрирующие снижение численности популяции тлей на растениях, обработанных метилжасмонатом, и связывают это с увеличением в растениях уровня полифенольной оксидазы и ингибитора протеиназ трипсина (Boughton et al., 2006; El-Wakeil et al., 2010; Cao, et al. 2014).

Можно предположить, что выявленный характер ответной реакции растений на повреждение оранжерейной белокрылкой обусловлен факторами жасмонат-зависимого сигнального пути устойчивости, которые отрицательно влияют на контактно-вкусовую ориентацию трипса и белокрылки, а также снижают пищевые качества кормового растения, что выражается в снижении численности дочернего поколения данных фитофагов.

Таким образом, выявлено, что при питании оранжерейной белокрылки на растениях огурца посевого в фазу первого настоящего листа в количестве 25 имаго на растение в течение 3 суток, активируются защитные химические реакции, которые проявляются в антиксенотическом и антибиотическом воздействии поврежденных растений на данного фитофага и на калифорнийского трипса.

3.3. Особенности семиохимических взаимодействий фитофагов с кормовым растением при повреждении огурца посевного паутинным клещом

Паутинный клещ *Tetranychus urticae* Koch. (отр. *Trombidiformes*, сем. *Tetranychidae*) – один из наиболее часто встречаемых растительноядных членистоногих в тепличных агроценозах. Данный фитофаг преимущественно поселяется на нижней стороне листьев. Обладая колюще-сосущим ротовым аппаратом, паутинный клещ питается содержимым клеток эпидермиса и мезофилла листьев, однако полноценную пищу извлекает из клеток столбчатой паренхимы мезофилла. Как полифаг он способен жить за счет широкого круга кормовых растений, среди которых огурец является одной из наиболее благоприятных культур.

Способность паутинного клеща активизировать в растениях ответные на повреждение защитные реакции обнаружена в конце прошлого столетия (Sabelis, van de Baan, 1983; Sabelis, Dicke, 1985; Bruin et al., 1992; Takabayashi et al., 1991; 1994). Работы по изучению защитных химических реакций, индуцированных паутинным клещом, проводились на хлопчатнике (Karban, Carey, 1984; Harrison, Karban, 1986; Bruin et al., 1992; Agrawal, Colfer, 2000), томатах (Li et al., 2002; Ament et al., 2004; Kant et al., 2004;), лимской фасоли (Sabelis, van de Baan, 1983; Takabayashi et al., 1994; Ishiwari et al., 2007; Zhang et al., 2009; Sugimoto et al., 2013), яблонях (Takabayashi et al., 1991). Исследовательскими работами на огурце посевном установлено, что при повреждении паутинным клещом, в растениях увеличивается содержание кукурбитацина С, в результате чего, происходит снижение интенсивности роста популяции фитофага (Balkema-Boomstra et al., 2003), выявлены летучие соединения, привлекающие хищного клеща *Phytoseilius persimilis* (Takabayashi et al., 1994; Kappers et al., 2011), показано, что при обработке огурцов жасмоновой кислотой происходит синтез летучих соединений, таких же, как при повреждении растений паутинным клещом, но имеющих количественные различия (Kappers et al., 2010).

В нашей работе сосредоточено внимание на выявлении особенностей семиохимического взаимодействия вредителей огурца с кормовой культурой при повреждении растений паутинным клещом разными нагрузками фитофага в разные фазы роста растения. Исследования показали, что на начальном этапе заселения всходов огурца посевного паутинным клещом (8 экземпляров на семядольные листья на 3 дня) в растениях происходят ответные реакции, проявляющиеся в привлечении особей своего вида (распределение клещей при свободном выборе между поврежденными и неповрежденными растениями составило $60,4 \pm 10,3$ % и $39,6 \pm 5,1$ % соответственно) (Таблица 2).

Таблица 2.

Контактно-вкусовая ориентация и численность дочернего поколения паутинного клеща при повреждении всходов
огурца посевного этим же видом фитофага

Нагрузка фитофага, экземпляров/ растение на 3 суток	Доля прореагировавших особей, X±SE, %		ИА, %	Плодовитость, яиц/самку/день, X±SE, шт		СЧП, %	Численность дочернего поколения, Σ яиц и живых особей дочернего поколения, X±SE, шт		СЧП, %
	Опыт	Контроль		Опыт	Контроль		Опыт	Контроль	
Повреждение семядольных листьев									
8	60,4±10,3 s	39,6±5,1	20,8	11,5±4,2 n	12,6±3,3	8,7	110±15,1 n	123±11,8	10,6
16	37,7±8,3 s	62,2±7,4	-24,4	7,4±3,4 s	13,3±2,2	44,4	96±16,2 s	167±13,3	42,5
Повреждение первого настоящего листа									
8	55,6±4,2 n	44,4±8,2	11,2	12,1±0,8 s	14,6±1,1	17,1	105±15,1 s	148±11,1	29,1
16	32,4±6,4 s	67,7±4,6	-35,6	9,7±2,7 s	14,3±2,9	32,2	143±22,3 s	249±10,6	42,6

s – достоверное различие данных с контролем при уровне вероятности $p \leq 0,05$

n – отсутствие достоверных различий в опыте по сравнению с контролем при уровне вероятности $p \leq 0,05$

При увеличении степени повреждения листовой поверхности (с увеличением нагрузки фитофага от 8 до 16 клещей на семядольные листья на 3 дня) аттрактивная реакция данного фитофага меняется на репеллентную (распределение клещей между поврежденными и неповрежденными растениями составило $37,7 \pm 8,3$ % и $62,2 \pm 7,4$ % соответственно). При повреждении клещом первого настоящего листа изменения в поведении фитофага выявлены при питании на растении 16 клещей в течение 3 дней. В данном случае реакция фитофага имела репеллентный характер (распределение клещей между опытом и контролем составило $32,4 \pm 6,4$ % и $67,7 \pm 4,6$ % соответственно).

Сопоставление результатов поведенческой реакции с демографическими показателями, показало, что слабая поврежденность семядольных листьев огурцов паутиным клещом, повышающая привлечение фитофага к растению (индекс агрегации составил 20,8 %), не влияет на плодовитость самок и дальнейший рост численности дочернего поколения. Однако, аналогичная степень поврежденности паутиным клещом первого настоящего листа, при отсутствии влияния на поведение фитофага, понизила плодовитость самок вредителя на 17,1% и снизила численность дочерней популяции фитофага на 29,1%. Иная закономерность наблюдалась при высокой степени поврежденности паутиным клещом листовой поверхности. В данном случае, как при повреждении семядольных листьев, так и при повреждении первого настоящего листа, репеллентное действие растений на данного фитофага сопровождалось негативным действием растений на яйцекладущих самок, снижая их плодовитость в обоих вариантах на 42%.

Оценка системного действия защитных химических реакций растений огурца, индуцированных паутиным клещом, на поведение калифорнийского трипса и оранжерейной белокрылки показала, что повреждение клещом семядольных листьев нагрузкой 8 экземпляров на растение на 3 дня снижает дальнейшее заселение растений, как трипсом, так и белокрылкой (индекс агрегации трипса и белокрылки составил соответственно -37,4 % и -38,4) (Рисунок 11).

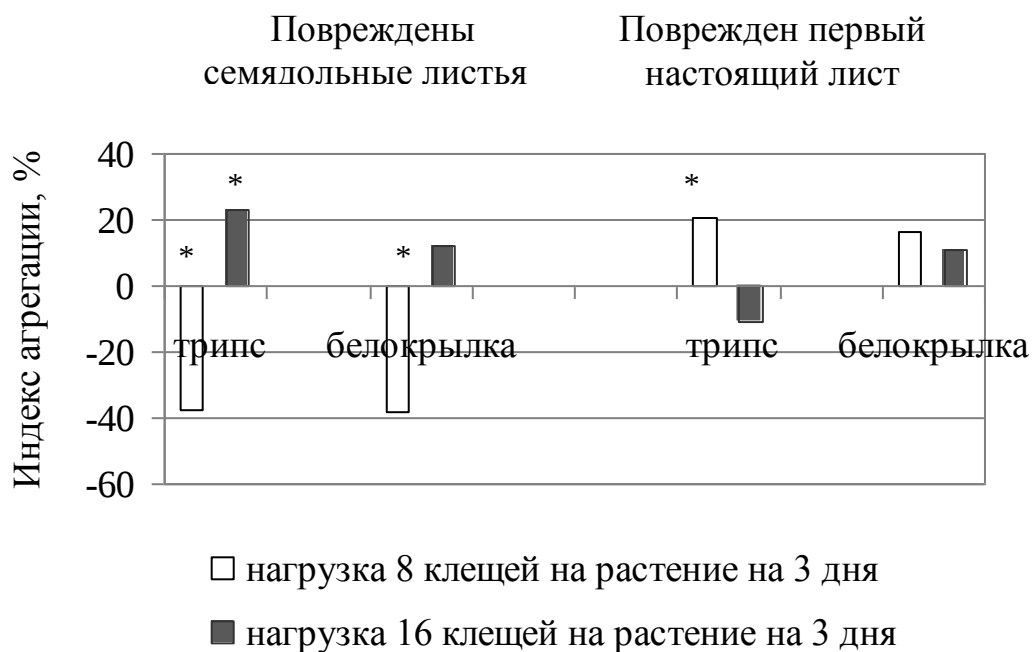


Рисунок 11. Контактно-вкусовая ориентация имаго калифорнийского трипса и оранжерейной белокрылки на растения огурца посевного, поврежденные паутинным клещом.

*- достоверное различие данных с контролем при уровне вероятности $p \leq 0,05$

При увеличении степени повреждения семядольных листьев паутинным клещом (16 клещей на растение на 3 дня) происходит привлечение калифорнийского трипса на поврежденные растения (индекс агрегации составил 22,8%), но отсутствуют изменения в реакции белокрылки. При повреждении паутинным клещом первого настоящего листа достоверное различие данных с контролем при уровне вероятности $p \leq 0,05$ установлено только при заселении растений калифорнийским трипсом. А именно, выявлена аттрактивная реакция насекомых на растения, поврежденные паутинным клещом нагрузкой 8 экземпляров на растение на 3 суток (индекс агрегации составил 19,2%).

Репеллентная реакция имаго калифорнийского трипса на растения огурца, предварительно поврежденные паутинным клещом в фазу семядольных листьев

(8 клещей на растение на 3 суток) подтверждена ольфактометрическими исследованиями в четырехкамерном ольфактометре (Таблица 3).

Таблица 3.

Ольфакторная реакция имаго калифорнийского трипса на растения огурца посевного, при повреждении паутиным клещом семядольных листьев.

Ольфактометрические показатели реакции имаго калифорнийского трипса (n=20)	Зоны ольфактометра		
	Поврежденное растение	Интактное растение	Контроль (без растения)
Прореагировало особей, %	10	40	50
Входов в зону, $X \pm Se$, %	$27,4 \pm 4,6$ n	$42,8 \pm 2,5$	$30,2 \pm 3,4$
Продолжительность пребывания в зоне, $X \pm Se$, мин.	$1,37 \pm 0,2$ s	$3,1 \pm 0,5$	$1,4 \pm 0,7$

s – достоверное различие данных с контролем при уровне вероятности $p \leq 0,05$

n – отсутствие достоверных различий в опыте по сравнению с контролем при уровне вероятности $p \leq 0,05$

Ярко выраженная аттрактивная реакция калифорнийского трипса на интактные листья с поврежденных паутиным клещом растений в фазу первого настоящего листа продемонстрирована и результатами исследований в двухканальном ольфактометре (Рисунок 12).

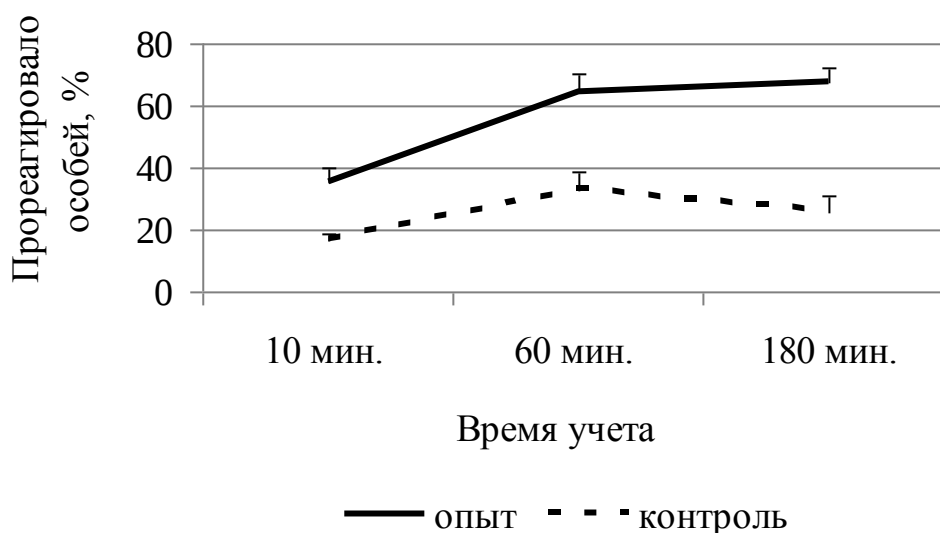


Рисунок 12. Ольфакторная реакция имаго калифорнийского трипса на intactные вторые настоящие листья огурца посевного при повреждении паутинным клещом первого настоящего листа растений.

Выявлено, что растения огурца, поврежденные паутинным клещом, оказывают антибиотическое воздействие на калифорнийского трипса и оранжерейную белокрылку. При повреждении семядольных листьев нагрузкой фитофага 8 экземпляра на растение 3 суток, а также при повреждении первого настоящего листа нагрузкой 16 экземпляров на растение на 3 суток, происходит достоверное (при уровне вероятности $p \leq 0,05$) снижение численности дочернего поколения данных вредителей (Рисунок 13).

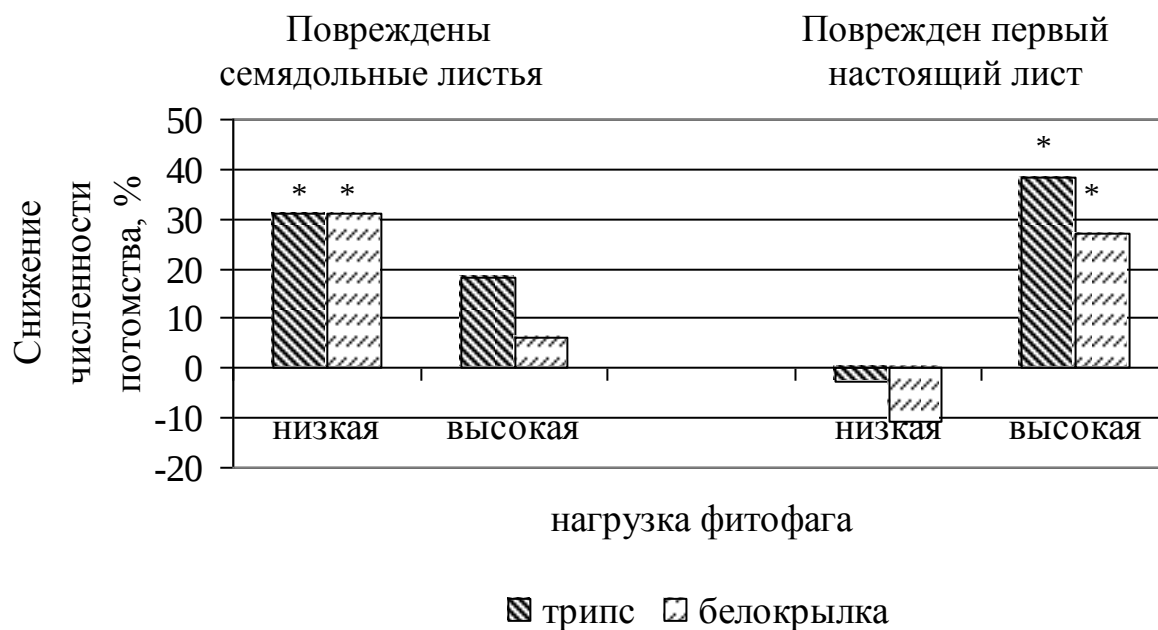


Рисунок 13. Влияние повреждений растений огурца паутиным клещом на численность дочернего поколения калифорнийского трипса и оранжерейной белокрылки.

*- достоверное различие данных с контролем при уровне вероятности $p \leq 0,05$

низкая нагрузка фитофага – 8 клещей на растение на 3 дня

высокая нагрузка фитофага – 16 клещей на растение на 3 дня

Есть основания полагать, что выявленные нами различия в поведенческой реакции паутиного клеща, калифорнийского трипса и оранжерейной белокрылки связаны с изменениями качественного и/или количественного состава смесей летучих соединений. Литературные данные свидетельствуют, что при повреждении паутиным клещом растений огурца существенно увеличивается синтез преимущественно пяти летучих соединений: – (*E*)- β -оцимена, (*3E*)-4,8-диметил-1,3,7-нонтриена (DMNT), 4,8,12-триметил-1,3,7,11-тридекатетраена (TMTT) и (*E*, *E*)- α -фарнезена (Takabayashi et al., 1994 a; Kappers, 2010), но не происходит синтеза летучего соединения линалула и родственных ему терпенов (Takabayashi et al., 1994 a), которые входят в состав летучих соединений, выделяемых при повреждении паутиным клещом растениями лимской фасоли и томатов и, как установлено, вызывает отрицательную ольфакторную реакцию

паутинного клеща (Dicke, 1986). Показано, что при повреждении растений томатов происходит синтез метитилсалицилата, 4,8,12-триметил-1,3,7,11-тридекатетраена (ТМТТ), транс- β -оцимена, транс-неролидола и линалула (Ament et al., 2004; Kant et al., 2004; Zhang et al., 2009), при повреждении лимской фасоли – (*E*)- β -оцимена, DMNT, 4,8,12-триметил-1,3,7,11-тридекатетраена (ТМТТ), линалула и метилсалицилата (Takabayashi et al., 1994 a). Существуют данные, показывающие, что с увеличением плотности паутинного клеща на растении возрастает и интенсивность эмиссии защитных веществ (Maeda, Takabayashi, 2001).

Молекулярно-генетическими исследованиями на томатах установлено, что уже через сутки при питании паутинного клеща в растении происходит активация генов, ответственных, как за жасмонат-, так и салицилат- и этилен-зависимые пути формирования иммунного ответа растения, а именно увеличивается синтез ингибиторов протеиназ, патогенез-зависимых PR-белков, увеличивается транскрипция генов, ответственных за фосфолипидный метаболизм и синтез летучих терпеноидов (Kant et al., 2004).

Мы можем предположить, что аналогичные реакции происходят и при повреждении паутинным клещом растений огурца. При этом превалирование того или иного сигнального пути зависит от фазы растения на момент повреждения и нагрузки фитофага при первичном повреждении. Об этом свидетельствует выявленная нами диаметрально противоположная реакция паутинного клеща на растения огурца (при повреждении семядольных листьев нагрузкой 8 и 16 экземпляров на растение), а также разнонаправленная реакция на поврежденные растения калифорнийского трипса (при повреждении клещом семядольных листьев и первого настоящего листа нагрузкой 8 экземпляров на растение).

Аттрактивная реакция паутинного клеща на уже поврежденные данным вредителем растения огурца, выявленная нами при предварительном заселении фитофагом растений в фазу семядольных листьев нагрузкой 8 экземпляров на растение, может быть объяснена предположением, что движение по направлению к уже поврежденным растениям является адаптивной ориентацией полифагов

(Larsson, 2001). Данное заключение сделано на основании исследований по изучению ольфакторной реакции скарабеев, в частности, жуков *Popillia japonica*, способных питаться более чем на 300 видах растений из разных таксономических групп (Larsson, 2001).

Аттрактивная реакция имаго калифорнийского трипса, выявленная в наших экспериментах, может быть объяснена способностью данного вредителя к хищничеству на паутином клеще. Вероятно, летучие соединения, синтезируемые растениями огурца, поврежденными в фазу семядольных листьев нагрузкой фитофага 16 экзemplаров на растение и в фазу первого настоящего листа нагрузкой клещей 8 экземпляров на растение, сигнализируют калифорнийскому трипсу о наличии дополнительного источника питания, тем самым, привлекая фитофага на растение.

Известно, что уровень хищничества калифорнийского трипса на паутином клеще относительно высок, в сравнении с очень близким по биологии и кругу кормовых растений виду - табачным трипсом *T. tabaci*. Установлено, что на хлопчатнике личинки калифорнийского трипса поедают до 1,1 яйца клеща /особь в сутки, тогда как личинки табачного трипса до 0,5 яйца /особь в сутки (Razdoburdin, 1995). Взрослые самки калифорнийского трипса способны поедать до 20 яиц клеща/особь в сутки (Trichilo, Leigh, 1986), тогда как случаи хищничества самок табачного трипса не установлены (Раздобурдин, Синельников, 1999, 2000).

Антибиотическое влияние растений, поврежденных паутиным клещом, на калифорнийского трипса, выявленное нами при повреждении растений огурца в фазу семядольных листьев нагрузкой клеща 8 экземпляров на растение и при повреждении первого настоящего листа нагрузкой 16 клещей на растение, было установлено и на других культурах, в частности на хлопчатнике: повреждение паутиным клещом семядольных листьев растений вдвое увеличило смертность фитофага и более, чем на 30% снизило общую поврежденность растений (Agrawal et al., 1999).

Учитывая временные особенности появления фитофагов в тепличных агроценозах, мы можем высказать ряд предположений. Паутинный клещ, появляясь преимущественно первым в теплицах, интенсивно заселяет растения, находящиеся в фазе семядольных листьев, при этом слабая степень повреждения растения только способствует привлечению фитофага к растениям, но негативно влияет на поведение и развитие калифорнийского трипса и оранжерейной белокрылки. По мере роста растения происходит увеличение степени повреждения паутинным клещом паутинным клещом листовой поверхности семядольных листьев и начинает повреждаться первый настоящий лист. Вероятно, на данном этапе происходят изменения в сигнальном обеспечении, и, как следствие, характере защитных химических реакций, индуцируемых паутинным клещом, что выражается в репеллентной реакции клеща и снижении численности его дочернего поколения, но происходит привлечение к растениям калифорнийского трипса. В дальнейшем, с ростом степени повреждения листовой поверхности настоящего листа (семядольные листья к данному времени теряют свое физиологическое значение и отмирают), в растении, вероятно, включаются защитные механизмы, направленные на снижение численности фитофагов: происходит снижение численности дочернего поколения, как паутинного клеща, так и калифорнийского трипса и оранжерейной белокрылки.

Снижение численности дочернего поколения паутинного клеща, калифорнийского трипса и оранжерейной белокрылки, происходящее при увеличении степени повреждения паутинным клещом настоящих листьев, может быть объяснено увеличением синтеза в растении кукурбитацина С. Существуют работы, показывающие, что индуцируемая устойчивость растений огурца к фитофагам связана с конституциональной особенностью его сортов, характеризующихся содержанием кукурбитацинов (Ponti, 1978; Agrawal, 2000 b; Balkema-Boomstra, 2003). Так, сорта огурцов, характеризующиеся повышенным содержанием кукурбитацина С, при повреждении паутинным клещом семядольных листьев, демонстрируют локальное увеличение этого терпеноида на 30%, а системно (в первом настоящем листе) – на 50%. При этом, почти в два раза

снижалась численность паутинного клеща, в сравнении с растениями с низким содержанием кукурбитаценов (Balkema-Boomstra, 2003).

Таким образом, наши исследования показали, что повреждение огурца посевного членистоногими-фитофагами (калифорнийским трипсом, оранжерейной белокрылкой и паутинным клещом) изменяет пищевое поведение и численность дочернего поколения вредителей при вторичном заселении поврежденных растений. Характер изменений может быть объяснен спецификой повреждения, наносимого фитофагами растению на разных фазах его развития. В ряде рассмотренных нами вариантах выявлено антиксенотическое и антибиотическое воздействие огурца посевного при повреждении фитофагами на вторично заселяющих растений членистоногих. Однако, на примере повреждения огурцов паутинным клещом показано, что в зависимости от фазы развития растения и нагрузки фитофага при первичном повреждении, может происходить привлечение членистоногих вредителей к растению. Учитывая это, требуется тщательная разработка научно обоснованной стратегии использования явления индуцированной устойчивости растений к фитофагам в защите растений.

3.4. Особенности семиохимических взаимодействий в системе «растение - фитофаг - энтомофаг»

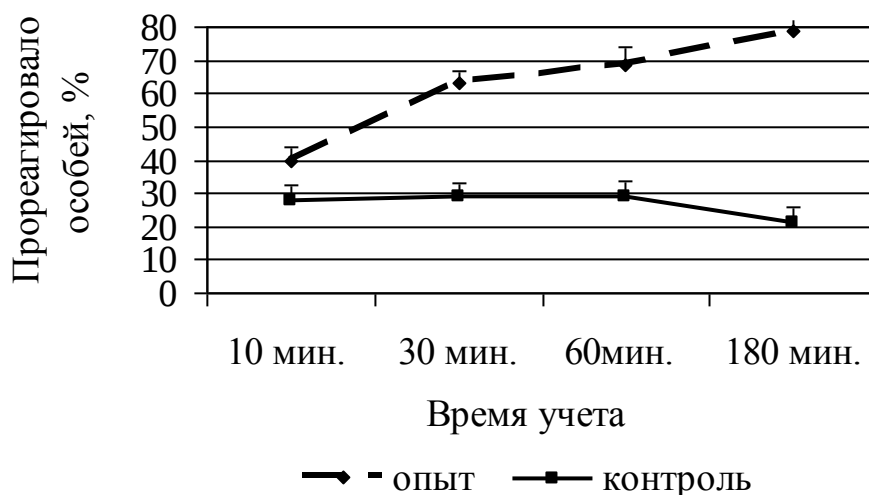
Хищные клопы рода Ориус (отр. *Hemiptera*, сем. *Anthocoridae*), одни из широко применяемых энтомофагов в тепличных агробиоценозах за рубежом (Sanchez et al., 1997; Michelakis, Amri, 1997) и в нашей стране (Великань, Иванова, 1995; Степанычева и др., 2004). Наиболее перспективен из них *Orius laevigatus* Fiebr., так как для него характерно отсутствие диапаузы, высокая плодовитость и относительно большая продолжительность жизни (Dissevelt et al., 1995). Имаго и личинки этого полифага способны питаться трипсами, тлями, клещами и тепличной белокрылкой (Zaki, 1989; Мокроусова, 2001), что существенно повышает его значимость при защите культур закрытого грунта.

Существуют экспериментальные доказательства показывающие, что при откладке яиц ориусом в ткани листьев растений томатов резко увеличивается синтез жасмоновой кислоты, что повышает устойчивость растений к калифорнийскому трипсу, проявляющаяся в снижении степени повреждения томатов данным фитофагом (Puysseleeyet al. 2011).

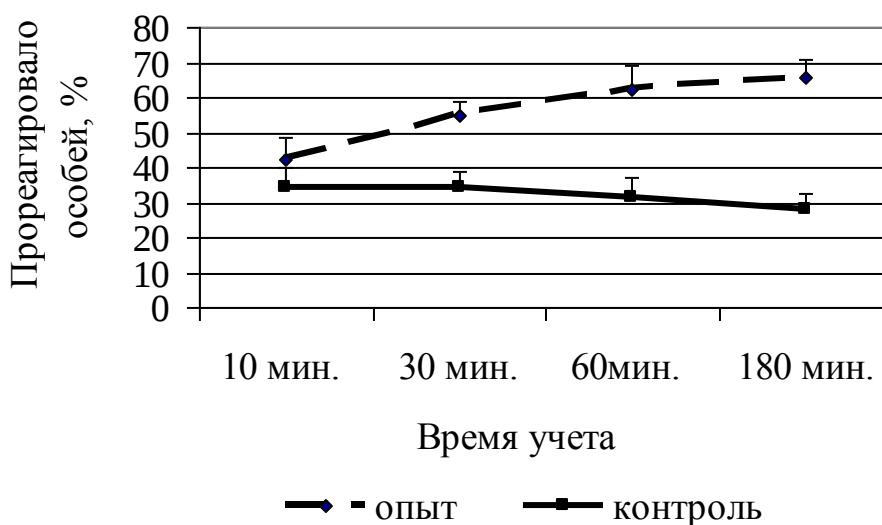
Наши исследования показали, что повреждение растений огурца, как паутиным клещом, так и калифорнийским трипсом индуцирует ответную реакцию растения, проявляющуюся в привлечении к поврежденным растениям хищного клопа ориуса. При этом установлено, что выделение поврежденными растениями летучих веществ, обладающих аттрактивным действием на энтомофага, происходит с вышерасположенных не поврежденных фитофагами листьев, а именно, имеет системный характер.

Об этом свидетельствуют ольфактометрические исследования, где неповрежденные настоящие листья первого яруса, взятые с растений поврежденных фитофагами на стадии семядольных листьев, интенсивнее привлекали клопов, по сравнению с аналогичными листьями, взятыми с неповрежденных растений. Это наблюдалось как в опытах с предварительным

повреждением растений клещом, так и в аналогичных опытах с предварительным заселением растений трипсом (Рисунок 14).



А.



Б.

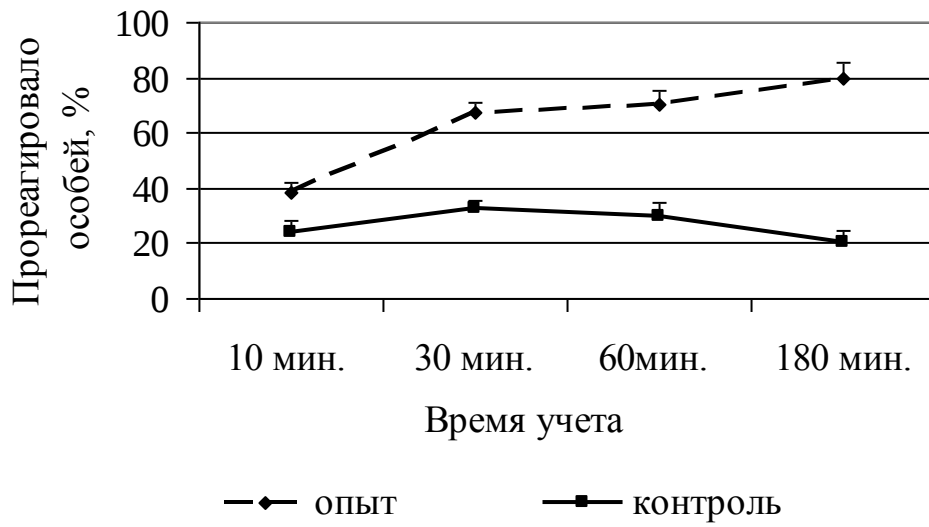
Рисунок 14. Контактная ориентация хищного клопа ориуса на intactные настоящие листья огурца посевного при повреждении фитофагами семядольных листьев растения

А - растения повреждены калифорнийским трипсом.

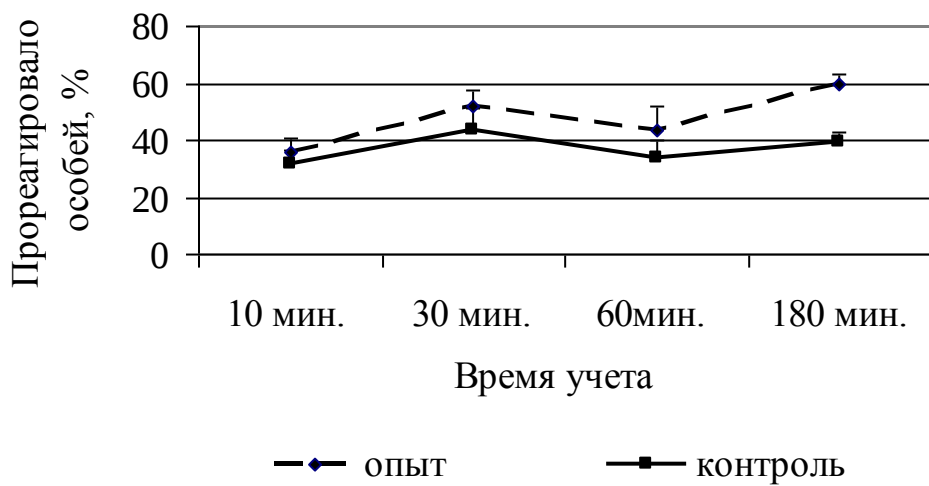
Б - растения повреждены паутинным клещом

Необходимо подчеркнуть, что при повреждении семядольных листьев трипсом через 3 часа после выпуска клопов в камеру ольфактометра с интактными настоящими листьями от поврежденных растений привлекалось около 80% клопов от общего числа прореагировавших насекомых, тогда как в варианте, где семядольные листья повреждали клещами, этот показатель был несколько меньшим и составлял 63 %.

При оценке реакции энтомофага на интактные вторые настоящие листья при повреждении фитофагами первого настоящего листа растений выявлены различия в динамике привлечения ориуса на листья в зависимости от видовой принадлежности фитофага. Так, при повреждении первого настоящего листа личинками калифорнийского трипса, энтомофаг проявил достоверное (при $p \leq 0,05\%$) предпочтение опыта контролю уже через 10 минут после выпуска (Рисунок 15 А), тогда как при тестировании листьев с растений поврежденных паутинным клещом аттрактивная реакция хищника имела место только через 3 часа после выпуска энтомофага (Рисунок 15 Б).



А.



Б.

Рисунок 15. Контактная ориентация хищного клопа ориуса на интактные вторые настоящие листья огурца посевного, при повреждении фитофагами первого настоящего листа растения.

А – растения повреждены калифорнийским трипсом.

Б – растения повреждены паутинным клещом.

Результаты исследований показывают, что в большей степени привлекают энтомофага летучие соединения с растений, поврежденных личинками калифорнийского трипса, нежели паутиным клещом. При этом в наименьшей степени привлекают ориуса растения, с поврежденным паутиным клещом первым настоящим листом (Рисунок 16).



Рисунок 16. Зависимость степени привлечения хищного клопа ориуса на интактные листья огурца посевного от видовой принадлежности трофически связанных фитофагов, повреждающих растение.

Результаты проведенных экспериментов еще раз подтвердили, что при общей схожести характера ответных реакций растения на повреждающее воздействие фитофагов, конкретные их проявления могут иметь существенные отличия. В нашем случае они могут быть обусловлены, как степенью специализации энтомофага (De Moraes et al., 1998; Kaori et al., 2000), так и спецификой характера повреждения, наносимого фитофагами растению на разных фазах его развития (Coleman, Jones, 1991). Это необходимо учитывать при поиске новых средств

защиты растений на основе семиохемиков и разработке беспестицидных методов борьбы с вредителями.

Таким образом, продемонстрировано, что повреждение огурца посевного, как паутиным клещом, так и калифорнийским трипсом, индуцирует защитные химические реакции, проявляющиеся в привлечении к поврежденным растениям трофически связанного с данными вредителями энтомофага – хищного клопа ориуса. Аттрактивная реакция хищного клопа ориуса на неповрежденные листья с предварительно поврежденных одним из фитофагов растений доказывает, что привлечение энтомофага определяется в первую очередь не кайромонами или следовыми веществами фитофагов, а летучими соединениями, системно выделяемыми поврежденными растениями и обладающими аттрактивным действием для энтомофага. Летучие соединения, выделяемые неповрежденными листьями с растений, поврежденных калифорнийским трипсом, имеют большую степень привлечения ориуса, чем растения, поврежденные паутиным клещом.

Глава 4. Возможность повышения устойчивости огурца посевного к фитофагам с помощью иммуномодуляторов

4.1. Семиохимические взаимодействия в системе "растение – фитофаг" под влиянием индукторов устойчивости, индуцирующих жасмонатый сигнальный путь формирования защитных реакций растений

Установлено, что жасмоновая кислота, ее метиловый эфир и другие ее производные, оказывают многостороннее действие при стрессах растений и является ключевым энзимом защитных химических реакций, направленных как против патогенов, так и против фитофагов (Avdiushko et al., 1995; Staswick, Lehman, 1999; Thaler et al., 2001).

Метиловый эфир жасмоновой кислоты, метил-цис-2-(2-пентен-1-ол)-3-оксоциклопентенил ацетат, также известный как метилжасмонат, и родственные ему соединения широко распространены в растениях. Жасмоновая кислота и ее производные соединения синтезируются из линоленовой кислоты. Метилжасмонат может передвигаться от участка первичной индукции во все органы или ткани растения, обеспечивая системную устойчивость растения к вредному организму (Тютерев, 2002).

Как вторичные индукторы, высвобождающиеся в растениях в ответ на атаку патогенов или фитофагов, жасмонаты влияют на экспрессию генов, активируя их транскрипцию, изменяя стабильность транскриптов, их трансляцию и посттрансляционную модификацию белков. Жасмонаты и метилжасмонаты индуцируют образование в растениях таких стресс-соединений как тионины, ферменты фенилпропаноидного пути синтеза фитоалексинов, липоксигеназу, системин. В тоже время они репрессируют синтез ряда белков растений (Тютерев, 2007).

Арахидоновая кислота, по имеющимся данным, индуцирует в растениях каскад реакций, связанных с синтезом жасмоновой кислоты, в свою очередь индуцирующей синтез *de novo* ряда летучих соединений с репеллентной для

многих фитофагов активностью (Тютюрев, 2002).

Существуют работы, демонстрирующие репеллентную реакцию фитофагов на растения, обработанные жасмоновой кислотой, в частности персиковой тли *Myzus persicae* и блошек *Epitrix hirtipennis* (Thaler et al., 2001), хлопковой тли *Aphis gossypii*, паутинного клеща *Tetranychus urticae* и калифорнийского трипса *Frankliniella occidentalis* (Omer et al., 2001).

Результаты наших исследований показывают, что избранные нами два препарата (Хитозар Ф 7% в.р.к. и Иммуноцитифит), имеющие в своем составе арахидоновую кислоту и, соответственно, индуцирующие биохимические пути метаболизма защитных реакций с участием жасмоновой кислоты, вызывают в огурце защитные реакции, влияющие на ориентировочно-исследовательскую деятельность и численность дочернего поколения калифорнийского трипса и оранжерейной белокрылки, но не влияют на паутинного клеща.

Выявлено, что обработка огурца данными индукторами приводит к системному синтезу летучих соединений, обладающих репеллентным для трипса и белокрылки действием. При этом необходимо заметить, что обработка Иммуноцитифитом вызывает статистически достоверную (при $p < 0,05$) репеллентную реакцию фитофагов только при обработке растений в фазу семядольных листьев, тогда как Хитозаром Ф – только при обработке первого настоящего листа (Рисунок 17 и 18).

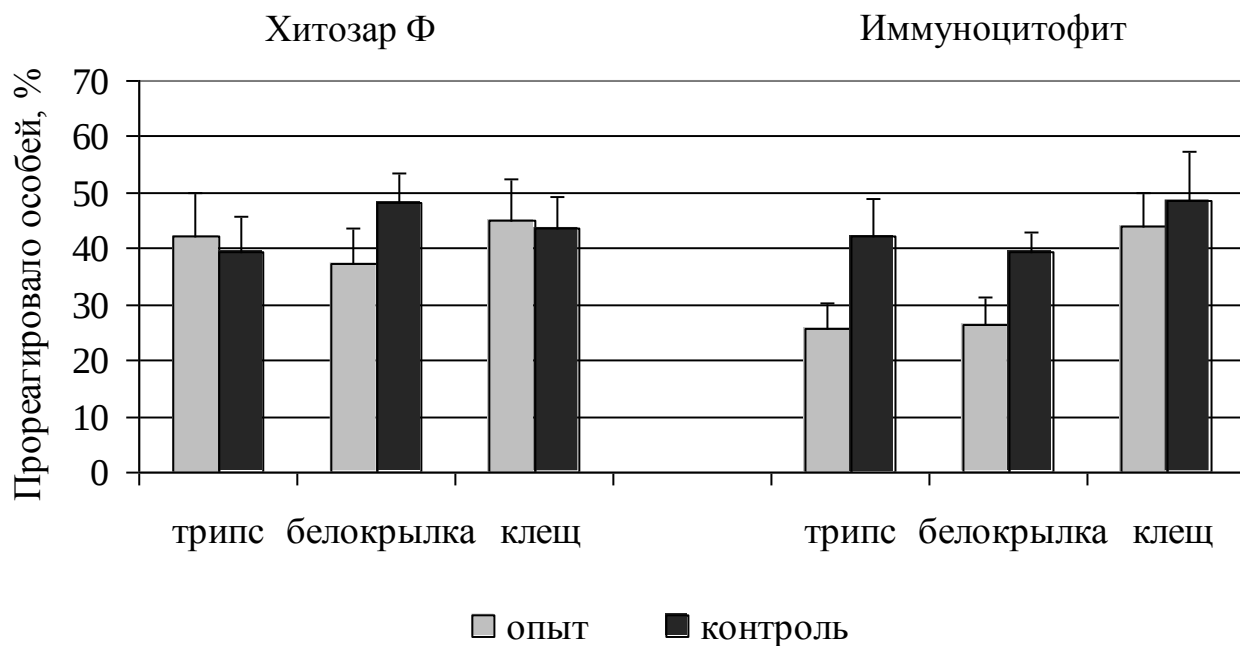


Рисунок 17. Системное действие Хитозара Ф 7% в.р.к. и Иммуноцитифита на привлечение к растениям огурца посевного фитофагов при обработке препаратами семядольных листьев.

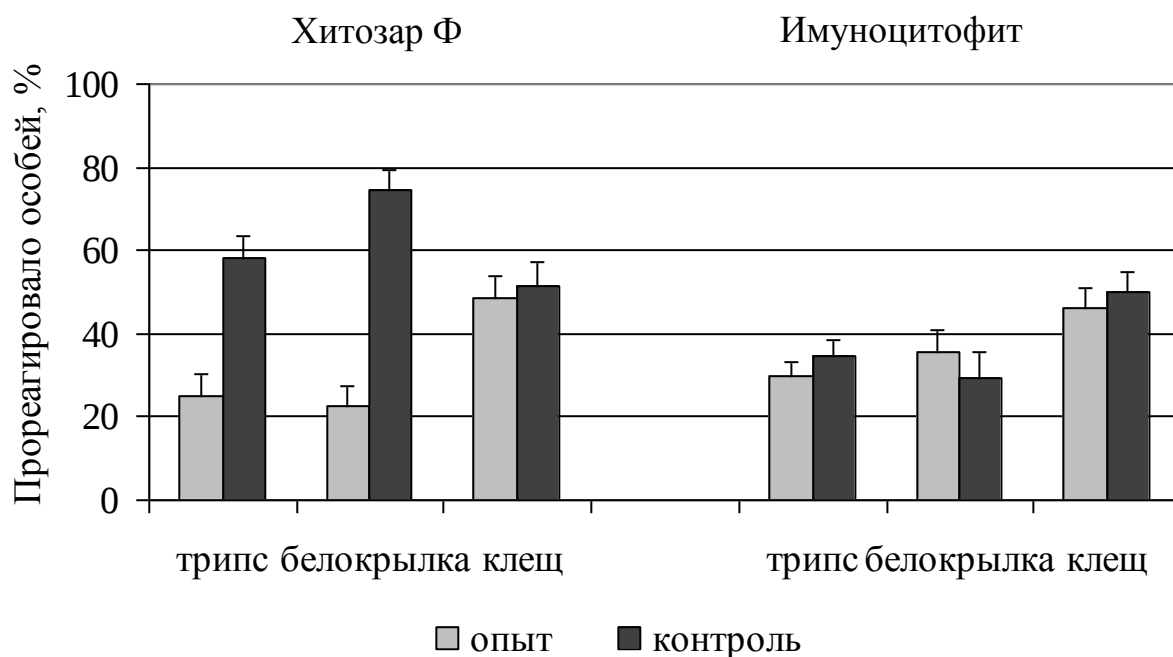


Рисунок 18. Системное действие Хитозара Ф 7% в.р.к. и Иммуноцитифита на привлечение к растениям огурца посевного фитофагов при обработке первого настоящего листа.

Сравнительный анализ индекса агрегации фитофагов показывает, что в большей степени репеллентная реакция калифорнийского трипса и оранжерейной белокрылки проявляется при обработке растений Хитозаром Ф, нежели Иммуноцитом, и составляет для трипса – 39,6% и для белокрылки – 53,2% (Рисунок 19).

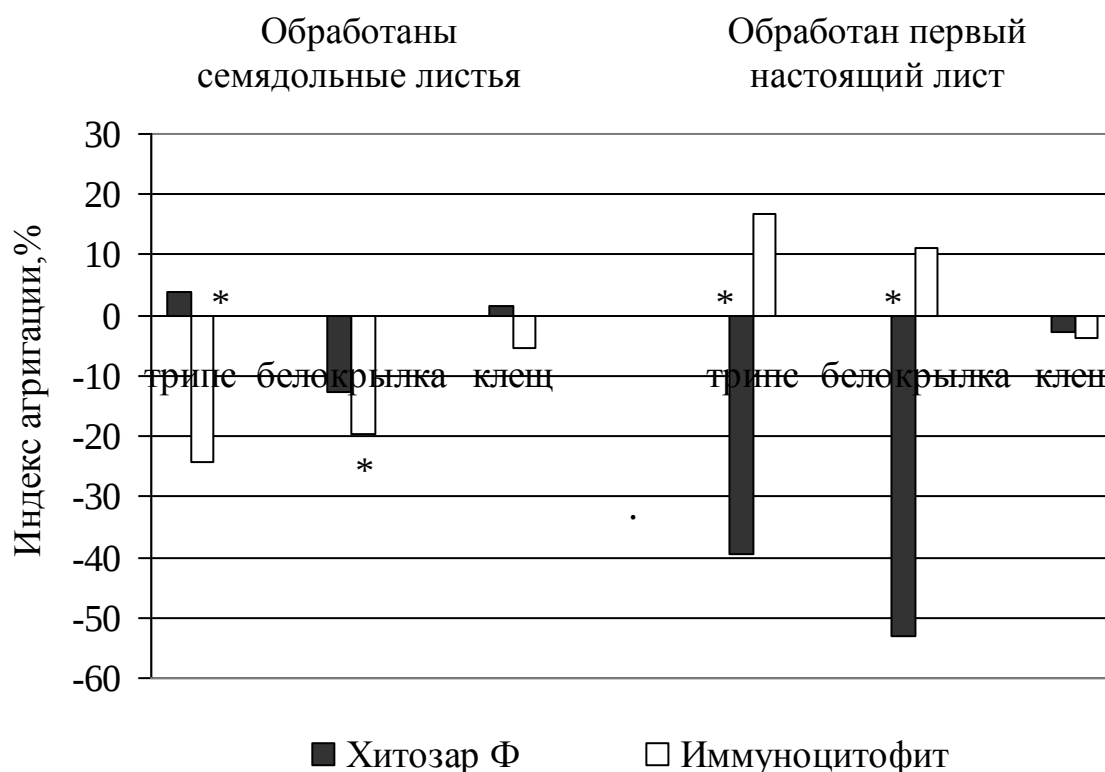


Рисунок 19. Системное влияние Хитозара Ф 7% в.р.к. и Иммуноцитофита на привлечение фитофагов к обработанным растениям огурца посевного.

*- достоверное различие данных с контролем при уровне вероятности $p \leq 0,05$

Детальное изучение ольфакторной реакции имаго калифорнийского трипса на необработанные листья с обработанных растений огурца Хитозаром Ф 7% в.р.к., выявило, что происходит не только системное репеллентное действие обработанных препаратом растений на трипса (Рисунок 20), но и угнетающее действие растений на фитофага, что выражалось в малой подвижности тестируемых особей.

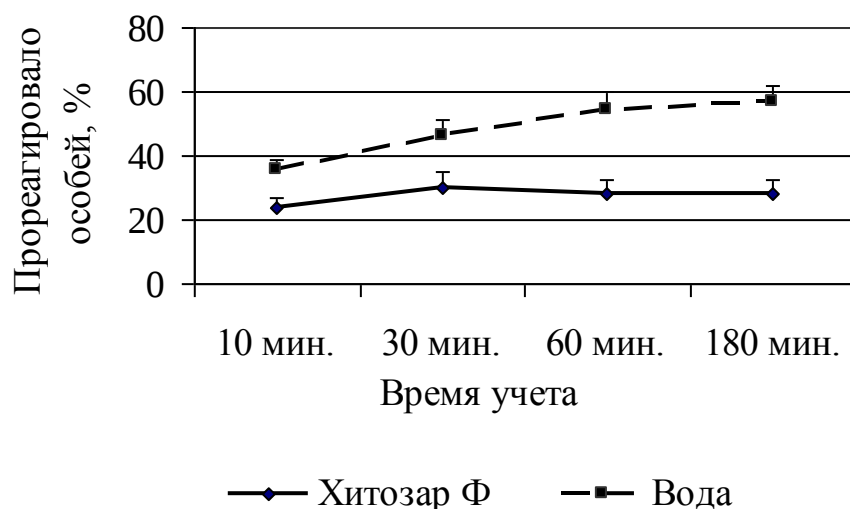


Рисунок 20. Системное действие Хитозара Ф 7% в.р.к. на ольфакторную реакцию имаго калифорнийского трипса при обработке первого настоящего листа огурца посевного.

Сравнительный анализ химического состава экстрактов листьев огурца с обработанных индуктором и водой растений показал, что репеллентная реакция калифорнийского трипса и оранжерейной белокрылки при обработке огурца Иммуноцитифитом, может быть объяснена появлением в обработанном растении 2-гексаналя и гексадеканаля, почти в 9 раз увеличением изопропил миристата и в 6 раз снижением содержания 9,12,15-октадекатриеналя в сравнении с контролем, а при обработке Хитозаром Ф – почти в 4 раза снижением содержания метилового эфира гексадекановой кислоты, почти в 2 раза увеличением октадекановой и пальмитиновой кислот и в 1,5 раза увеличением 9,12,15-октадекатриеновой кислоты (Таблица 4, 5).

Таблица 4.

Содержание летучих органических соединений в экстрактах необработанных настоящих листьях огурца посевного при обработке семядольных листьев препаратом Иммуноцитифит

Химическое соединение	Содержание в пробе, %	
	Опыт	Контроль
2-гексеналь	0.57	N
гексадеканаль	< 0.20	N
Изопропил мирилат	1.82	0.19
гексадец-1-ол	0.29	0.59
9,12,15-октадекатриеналь	1.65	11.4
Фталат (лабораторная примесь)	< 0.20	N
Изопропил пальмитат	0.87	N
Метилловый эфир 11,14,17-эйкозатриеновой кислоты	1.08	0.42
Фитол	3.32	2.53
Линоленовая кислота	73.0	75.2

N - соединение не обнаружено.

Содержание летучих органических соединений в экстрактах необработанных настоящих листьях огурца посевного при обработке первого настоящего листа препаратом Хитозар Ф

Химическое соединение	Содержание в пробе, %	
	Опыт	Контроль
β -ионон	0.04	0.14
Тетрадекановая (миристиновая) кислота	0.07	N
Метилловый эфир гексадекановой кислоты	0.06	0.27
9-гексадекановая кислота	0.78	0.95
н-гексадеканоидная (пальмитиновая) кислота	15.81	7.85
Жирные кислоты или их эфиры не идентифицированные	0.31	0.12
Фитол	2.30	3.35
(Z,Z,Z)-9,12,15-октадекатриеновая (линоленовая) кислота	69.81	40.81
Октадекановая кислота (стеариновая)	2.0	1.2

N - соединение не обнаружено.

Оценка влияния Хитозара Ф и Иммуноцитифита на численность потомства фитофагов выявила негативное воздействие обработанных растений на калифорнийского трипса и оранжерейную белокрылку, что проявляется в снижении численности их потомства (Рисунок 21).

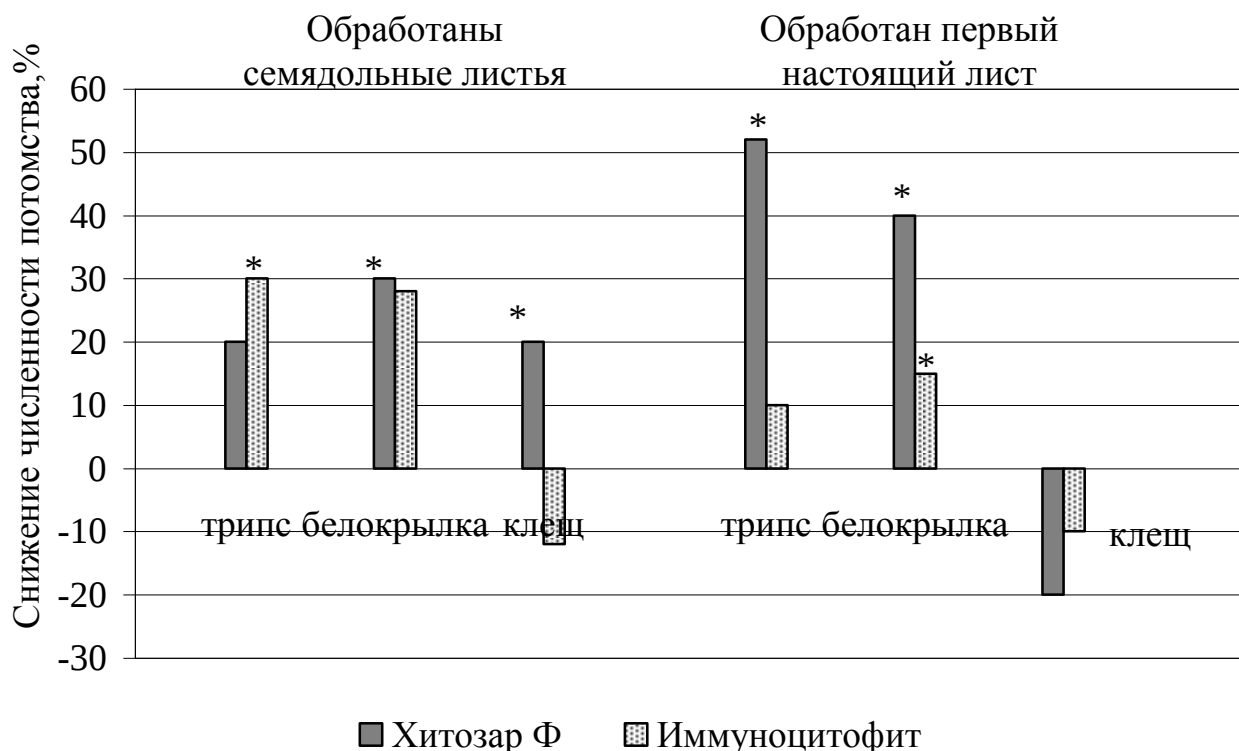


Рисунок 21. Системное действие Хитозара Ф 7% в.р.к. и Иммуноцитифита на численность потомства фитофагов при обработке огурца посевного.

*- достоверное различие данных с контролем при уровне вероятности $p \leq 0,05$

При этом зависимость активности препаратов от фазы растения на момент обработки была аналогичной при оценке ориентировочно-исследовательской деятельности фитофагов, а именно, наибольшее снижение численности потомства трипса и белокрылки происходило при обработке растений Хитозаром Ф первого настоящего листа.

Несколько иные закономерности наблюдались при оценке системного влияния Хитозара Ф на численность потомства паутинного клеща: обнаружена тенденция увеличения плодовитости самок, когда на растениях, обработанных в фазу первого настоящего листа, численность вредителя в опытном варианте превысила контроль на 17,5 %.

Оценка демографической структуры дочерней популяции паутинного клеща на растениях, предварительно обработанных Хитозаром Ф, показала, что доля самок в популяции опытного варианта несколько выше контроля (16% и 13%,

соответственно), следствием чего является повышенная доля яиц (в опыте и контроле 61% и 57%, соответственно). Учитывая, что смертность как личинок, так и взрослых особей существенно не отличается от контроля, то не сложно предположить и дальнейший рост численности популяции фитофага на обработанных Хитозаром Ф растениях (Приложение, диаграммы 1 и 2).

Сравнительная оценка ответной реакции огурца на обработку иммуномодуляторами с ответными реакциями огурца на повреждение фитофагами в ряде случаев выявила сходный характер реакции фитофагов. А именно, репеллентная реакция трипса и белокрылки, а также снижение численности их потомства, выявленные при обработке растений Хитозаром Ф и Иммуноцитифитом, наблюдались при повреждении растений калифорнийским трипсом, оранжерейной белокрылкой и паутинным клещом (при повреждении клещом семядольных и настоящих листьев нагрузкой фитофага 8 экземпляров на растение на 3 суток). Это дает основание предположить, что защитные реакции, вызываемые в растениях повреждениями этих вредителей, идут по жасмонатному сигнальному пути метаболизма.

4.2. Семиохимические взаимодействия в системе "растение – фитофаг" под влиянием индукторов устойчивости, индуцирующих салицилатный сигнальный путь формирования защитных реакций растений

Салициловая кислота играет существенную роль в защите растений от биотических и абиотических стрессов. Она присутствует в растениях всех семейств и является эндогенным регулятором роста и развития (Malamy et al., 1992). Установлено, что салициловая кислота является сигнальной молекулой, передающей из сайта первичной инфекции информацию, необходимую для формирования системной устойчивости растений к широкому кругу грибных, бактериальных и вирусных патогенов (Тютюрев, 2002). Салициловая кислота ингибирует активность каталазы и других железосодержащих ферментов, что приводит к повышению содержания в тканях перекиси водорода, обладающей как прямым разрушающим действием на патогена, так и способностью индуцировать работу ряда генов защиты растений (Тарчевский, 2000). Предполагается, что уровень салициловой кислоты в растениях после иммунизации увеличивается не в результате синтеза в верхних листьях, а в результате ее транспорта от места синтеза в нижних, обработанных индуктором листьях (Shulaev et al., 1994). Для достижения фитотоксичности салициловой кислоты растения в процессе эволюции приобрели механизмы перевода ее в неактивную форму – гликозидов – в реакции, катализируемой ферментом гликозил трансферазой. В ответ на заражение растений патогенами при действии гликозидазы салициловая кислота может вновь переходить в активную форму (Тютюрев, 2002).

Показано, что обработка растений лимской фасоли метилсалицилатом индуцирует синтез летучих соединений, привлекающих энтомофага паутиного клеща хищного трипса *Scolothrips takahashii* (Shimoda et al., 2002).

Результаты наших экспериментов по оценке контактно-вкусовой реакции фитофагов показали, что обработка растений препаратами, индуцирующими салицилат-зависимый сигнальный путь устойчивости, как Хитозаром М 7% в.р.к, так и Цирконом, системно увеличивает аттрактивность калифорнийского трипса

и оранжерейной белокрылки, но не влияет на поведенческую реакцию паутинного клеща.

Выявлены некоторые особенности влияния препаратов на фитофагов в зависимости от фазы развития растения на момент обработки.

Установлено, что Хитозар М системно повышает аттрактивность калифорнийского трипса и оранжерейной белокрылки при обработке огурца в фазу первого настоящего листа (индекс агрегации трипса и белокрылки на обработанных Хитозаром М растениях огурца составил 35,4% и 43,8% соответственно) (Рисунок. 22).

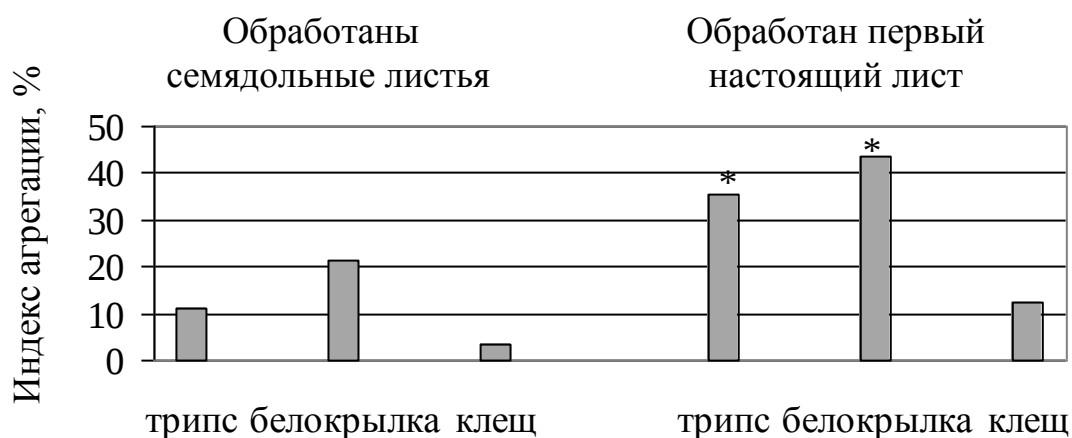


Рисунок 22. Системное действие Хитозара М 7% в.р.к на привлечение фитофагов к обработанным растениям огурца посевного.

*- достоверное различие данных с контролем при уровне вероятности $p \leq 0,05$

Вероятно, аттрактивная реакция калифорнийского трипса и тепличной белокрылки на растения, обработанные Хитозаром М 7% в.р.к, связана с изменениями в смеси летучих компонентов: уменьшением в 5 раз метилового эфира гексадекановой кислоты, увеличение в 2 раза н-гексадекановой кислоты, появлением 9,12,15-октадекатриен-1-ола и др., содержание которых в пробе при

обработке Хитозаром М семядольных листьев и первого настоящего листа почти одинаково, зато значительно отличается от контроля (Таблица 6).

Таблица 6.

Содержание летучих органических соединений в экстрактах необработанных листьев огурца посевного при обработке растений Хитозаром М.

Химическое соединение	Содержание в пробе, %		
	Опыт		Контроль
	обработка 1-го настоящего листа	обработка семядольных листьев	
Метилциклогексан	2.07	N	N
Кислота не идентифицированная	0.04	0.03	0.09
β -ионон	0.20	0.03	0.14
Тетрадекановая (миристиновая) кислота	0.17	0.03	N
Метиловый эфир гексадекановой кислоты	0.04	0.05	0.27
9-гексадекановая кислота	0.57	0.80	0.95
н-гексадеканоидная (пальмитиновая) кислота	13.69	16.10	7.85
Жирные кислоты или их эфиры не идентифицированные	0.22	0.97	0.12
Фитол	2.75	4.48	3.35
(Z,Z,Z)-9,12,15- октадекатриеновая (линоленовая) кислота	61.31	63.60	40.81
Октадекановая кислота (стеариновая)	2,2	2.0	1.2

N- соединение не обнаружено.

Оценка системного действия Хитозара М на поведенческую реакции имаго калифорнийского трипса, проводимая с помощью методов ольфактометрии,

выявила некоторые особенности поведения фитофага. Так, установлено, что обработка растений огурца Хитозар М оказывает на имаго калифорнийского трипса не только аттрактивное действие (Рисунок. 23), но и сильное возбуждающее действие, что проявлялось в частых взлетах насекомых внутри камер ольфактометра.

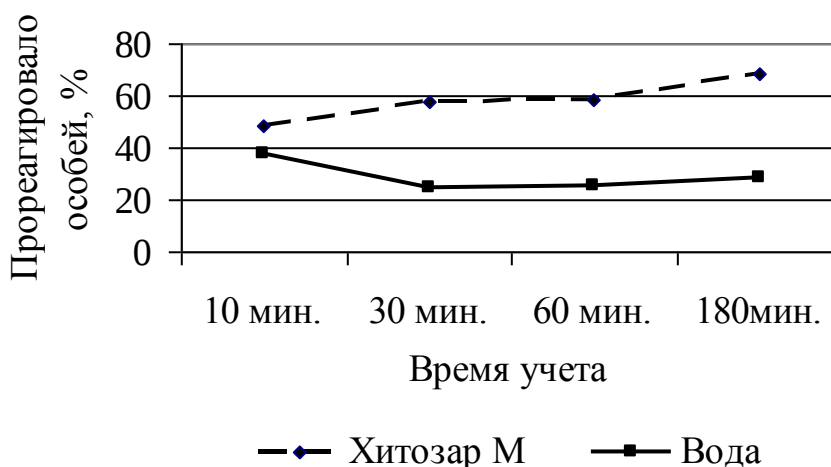


Рисунок 23. Ольфакторная реакция имаго калифорнийского трипса на интактные вторые настоящие листья огурца посевного при обработке первого настоящего листа растений Хитозаром М 7% в.р.к.

Несколько иные закономерности в поведении фитофагов обнаружены нами при оценке защитных реакций огурца в ответ на обработку растений препаратом Циркон. Оценка контактно-вкусовой ориентации фитофагов показала, что существенные различия в поведении фитофагов опытных вариантов с контрольными происходят при обработке семядольных листьев растений (Рисунок 24).

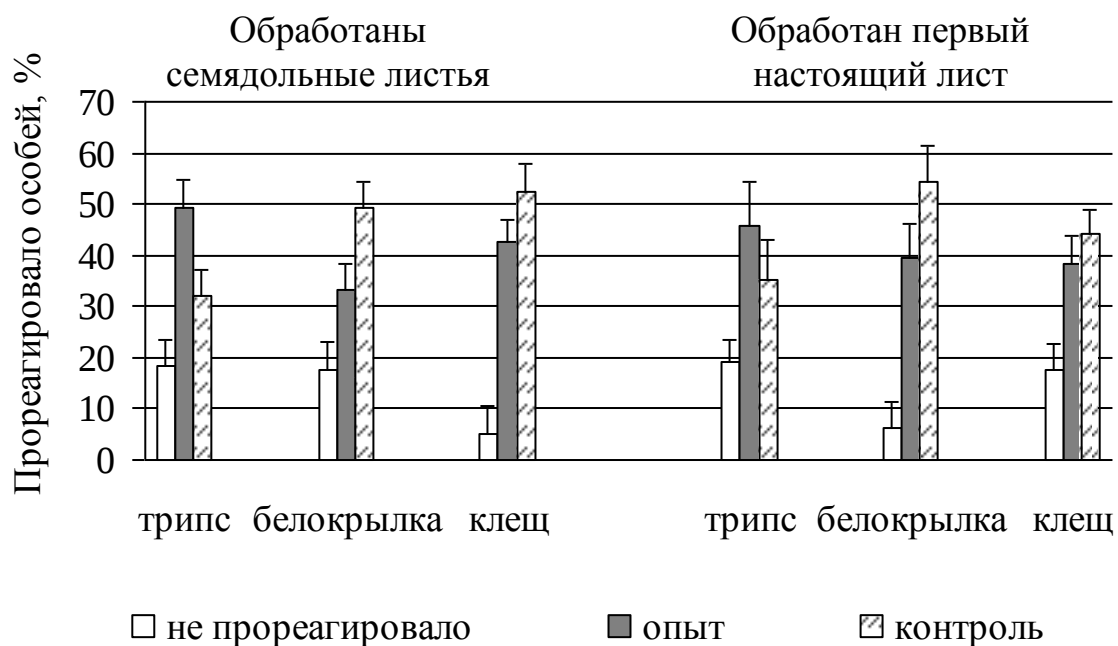


Рисунок 24. Системное действие Циркона на привлечение фитофагов к обработанным растениям огурца посевного.

При этом обнаружено, что обработка Цирконом семядольных листьев огурца существенно повышает аттрактивность имаго калифорнийского трипса (аналогично обработке Хитозаром М), но снижает заселение таких растений оранжерейной белокрылкой (хотя обработка растений Хитозаром М повлекла увеличение привлечения белокрылки на растения). Влияние Циркона на поведение паутинного клеща при обработке растений огурца не выявлено.

Химический анализ компонентного состава смеси летучих соединений, системно выделяемых растениями после обработки семядольных листьев Цирконом в сравнении с контролем (обработка растений водой) показал появление в опытной пробе 2-гексеналя, 2,6-нонадиеналя и гексадеканаля, почти в 4 раза увеличение 9,12,15-октадекатриеналя, в 2,5 раза увеличение пальмитиновой кислоты и уменьшение фитола (Таблица 7).

Содержание летучих органических соединений в экстрактах необработанных
настоящих листьев огурца посевного при обработке семядольных листьев
препаратом Циркон

Химическое соединение	Содержание в пробе, %	
	Опыт	Контроль
2-гексеналь	0.99	N
2,6-нонадиеналь	< 0.20	N
гексадеканаль	0.21	N
9,12,15-октадекатриеналь	2,29	0.59
Пальмитиновая кислота	28,42	11.4
Метилвый эфир 11,14,17-эйкозатриеновой кислоты	0,33	0.42
Фитол	0,87	2.53
Линоленовая кислота	62,0	75.23

N - соединение не обнаружено.

Предположение о том, что обработка растений огурцов Цирконом на ранних фазах морфогенеза культуры в наибольшей степени активизирует биохимические процессы растения, направленных на синтез летучих соединений, имеющих разную степень аттрактивности для фитофагов, подтвердили эксперименты, где обработка растений препаратом производилась путем замачивания в нем проростков семян огурца.

Ольфакторные исследования показали, что замачивание проростков семян в растворе Циркона в дальнейшем существенно увеличивает привлечение калифорнийского трипса на обработанные растения (Рисунок 25).

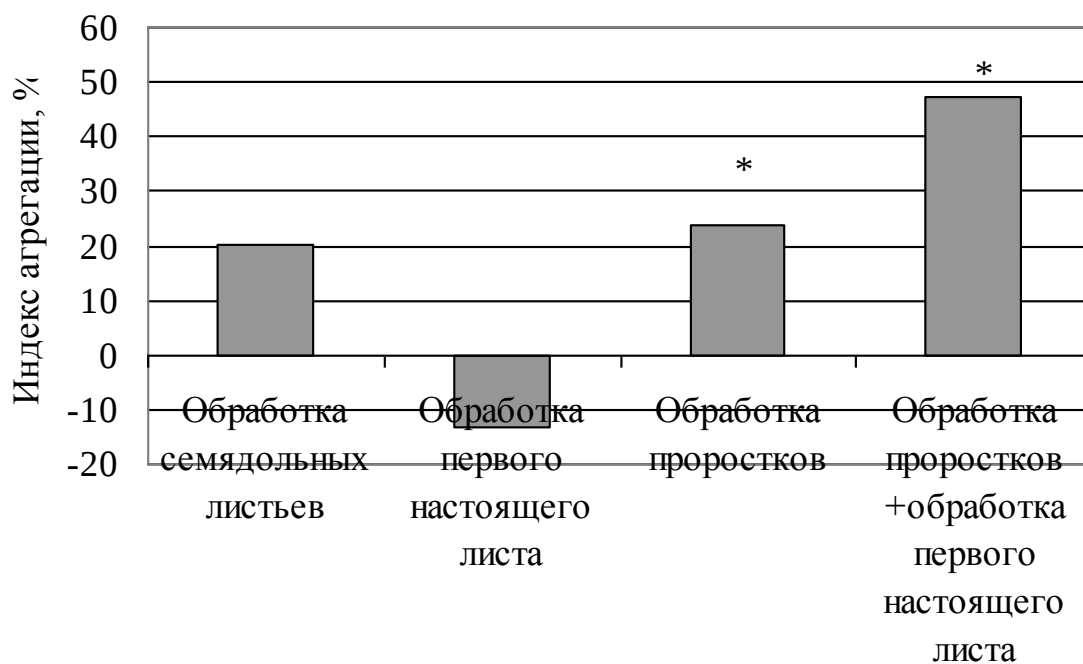


Рисунок 25. Системное действие Циркона на ольфакторную реакцию имаго калифорнийского трипса при обработке растений огурца посевного.

*- достоверное различие данных с контролем при уровне вероятности $p \leq 0,05$

При этом наибольшим аттрактивным для имаго калифорнийского трипса действием обладают растения, обработанные цирконом дважды: по схеме «замачивание проростков семян + обработка в фазу первого настоящего листа» (индекс агрегации трипсов составил 47,04 %). В ходе эксперимента было замечено, что насекомые во время опыта предпочитали находиться непосредственно на листьях, а не на стекле сосудов.

Оценка влияния избранных нами индукторов, активирующих салицилатный сигнальный путь метаболизма защитных химических реакций растений, на численность потомства фитофагов показала, что и Хитозар М, и Циркон проявили активность при обработке первого настоящего листа растений (Рисунок 26).



Рисунок 26. Системное действие Хитозара М 7% в.р.к. и препарата Циркон на численность дочернего поколения фитофагов при обработке растений огурца посевного.

*- достоверное различие данных с контролем при уровне вероятности $p \leq 0,05$

При этом выявлены особенности влияния индукторов в зависимости от вида вредителя. Так, обработка первого настоящего листа растений, как Хитозаром М, так и Цирконом вызывает существенное снижение численности дочернего поколения паутинного клеща (на 42,9% и 34,5% соответственно). На калифорнийского трипса обработка огурца Хитозаром М действует иначе и способствует статистически достоверному росту (на 22,4%) численности вредителя, тогда как обработка растений Цирконом на численность дочернего поколения данного фитофага не влияет. Однако, Циркон снижает на 25,4% численность дочернего поколения оранжерейной белокрылки, тогда как обработка растений Хитозаром М на численность дочернего поколения данного поколения не влияет.

Таким образом, результаты наших исследований показывают, что при обработке семядольных листьев Цирконом в растениях происходит системный синтез летучих соединений, обладающих репеллентным действием на оранжерейную белокрылку, но аттрактивным на калифорнийского трипса. При этом не происходит изменения численности потомства фитофагов. Иная закономерность наблюдалась при обработке растений в фазу двух настоящих листьев. При отсутствии системного действия Циркона на поведенческую реакцию фитофагов, выявлено снижение численности дочернего поколения оранжерейной белокрылки и плодовитости паутиного клеща в сравнении с контролем. Оценка действия Хитозара М на фитофагов показала, что при обработке семядольных листьев не происходит влияния препарата на тестируемых членистоногих, однако при обработке первого настоящего листа увеличивается аттрактивность калифорнийского трипса и оранжерейной белокрылки, но не изменяется поведение паутиного клеща. При этом снижается плодовитость паутиного клеща (на 42,9%), но увеличивается (на 22,4 %) численность дочернего поколения калифорнийского трипса и не происходит изменения численности оранжерейной белокрылки.

Диаметрально противоположная реакция калифорнийского трипса на обработку огурца иммуномодуляторами, а именно аттрактивная – при обработке растений Хитозаром М и Цирконом, индуцирующими салицилатный, и, репеллентная – при обработке растений Хитозаром Ф и Иммуноцитифитом, индуцирующими жасмонатный путь формирования устойчивости растений к биотрофам, а также увеличение численности дочернего поколения фитофага в первом случае, но снижение – во втором, дает основание предположить, что жасмонатный путь является преобладающим в развитии индуцированной устойчивости огурца к калифорнийскому трипсу.

Несколько иные выводы сделаны нами в отношении белокрылки. Литературные данные свидетельствуют, что салицилат-зависимый сигнальный путь, характерный для ответных реакций растений при повреждении фитопатогенами, является ведущим в обеспечении индуцированной устойчивости

растений к флоэмо-сосущим насекомым [Zarate et al., 2007; Puthoff et al., 2010; Yang, 2011]. Это подтверждает выявленная нами репеллентная реакция белокрылки на растения огурца при обработке семядольных листьев и снижение на 25,4% численности ее дочернего поколения при обработке первого настоящего листа Цирконом, индуцирующим салицилатный путь устойчивости. Однако, имеются работы, свидетельствующие о наличии нескольких сигнальных путей в растении при формировании индуцированной устойчивости к фитофагам, и в частности об участии жасмоновой кислоты в формировании устойчивости растений к флоэмо-сосущим вредителям [El-Wakeil et al., 2010; Cao, et al. 2014]. Вероятно, это объясняет выявленное нами системное репеллентное действие растений на оранжерейную белокрылку и снижение численности ее дочернего поколения при обработке огурца посевного Хитозаром Ф и Иммуноцитифитом, активирующими в растениях жасмонатный путь формирования защитных химических реакций. Это дает основание предположить, что защитные реакции огурца к оранжерейной белокрылке принадлежат и жасмонатному, и салицилатному пути формирования индуцированной устойчивости растений к биотрофам.

Несмотря на то, что ведущую роль в формировании индуцированной устойчивости растений к паутинному клещу (в частности, лимской фасоли и томатов) отводят жасмоновой кислоте [Ament et al., 2004; Zhang et al., 2009], выявленное нами снижение плодовитости паутинного клеща на обработанных Цирконом растениях огурца, равно как и при обработке Хитозаром М, дает основание предположить о возможном участии салицилатного пути в повышении индуцированной устойчивости огурца к данному фитофагу.

Сравнительная оценка ответной реакции растений огурца на обработку синтетическими индукторами, активирующими салицилатный путь формирования защитных химических реакций, с ответными реакциями растений огурца на повреждение фитофагами, показала, что аналогичные реакции фитофагов на индуцируемые Хитозаром М и Цирконом реакции растений

наблюдались при повреждении растений огурца паутиным клещом (при нагрузке клеща 16 экземпляров на семядольные листья и 8 экземпляров на первый настоящий лист на 3 суток), когда происходило антиксенотическое и антибиотическое воздействие поврежденных растений на паутинового клеща, но увеличивалось привлечение к растениям калифорнийского трипса и оранжерейной белокрылки. Это дает основание предположить, что при нагрузках фитофага 16 экземпляров на 3 дня на семядольные листья и 8 экземпляров на 3 дня на первый настоящий лист ответные защитные реакции в огурце посевном идут по салицилатному пути формирования.

В связи с тем, что индуцированные защитные реакции растений могут быть как прямыми (т.е. действующими непосредственно на фитофага), так и косвенными, стимулирующими активность консументов второго порядка — хищных и паразитических энтомофагов (Dicke, 1999), при оценке перспектив использования препаратов на основе индукторов устойчивости целесообразно одновременно оценивать их действие и на эти группы членистоногих. Именно в этой связи нами была проведена оценка действия индукторов болезнеустойчивости на поведенческие реакции хищного клопа ориуса.

Эксперименты по оценке системного влияния Хитозара М 7% в.р.к. и Хитозара Ф 7% в.р.к. на привлечение к обработанным растениям хищного клопа Ориуса статистически значимой реакции энтомофага не выявили ни в одном из вариантов (Таблица 8 и 9).

Таблица 8.

Системное действие Хитозара М на привлечение хищного клопа ориуса к растениям огурца посевного

Вариант	Распределение насекомых по камерам ольфактометров, $X \pm SE, \%$		
	10 мин	60 мин	180 мин
Опыт	$36,0 \pm 6.00$ n	$45,4 \pm 4.75$ n	$56,3 \pm 5.25$ n
Контроль	$40,6 \pm 3.88$	$51,6 \pm 6.0$	$43,8 \pm 5.25$

s – достоверное различие данных с контролем при уровне вероятности $p \leq 0,05$

n – отсутствие достоверных различий в опыте по сравнению с контролем при уровне вероятности $p \leq 0,05$

Таблица 9

Системное действие Хитозара Ф на привлечение хищного клопа ориуса к растениям огурца посевного

Вариант	Распределение насекомых по камерам ольфактометров, $X \pm SE, \%$		
	10 мин	60 мин	180 мин
Опыт	$39,1 \pm 11.25$ n	$45,4 \pm 8.88$ n	$50,0 \pm 3.38$ n
Контроль	$48,5 \pm 8.63$	$46,9 \pm 7.38$	$39,1 \pm 5.0$

s – достоверное различие данных с контролем при уровне вероятности $p \leq 0,05$

n – отсутствие достоверных различий в опыте по сравнению с контролем при уровне вероятности $p \leq 0,05$

Это свидетельствует, что за выявленную ранее аттрактивную реакцию энтомофага на поврежденные фитофагами растения ответственны другие специфические летучие соединения, продуцируемые именно поврежденным фитофагами, а не обработанным индукторами растением, что указывает на отсутствие полной идентичности индуцированных природными и синтетическими индукторами биохимических механизмов устойчивости растений к фитофагам (Юрченко и др., 2004).

Таким образом, полученные нами результаты демонстрируют, что иммуномодуляторы (или индукторы устойчивости) активируют защитные реакции растений не только к патогенам, но и к фитофагам. Выявленная нами зависимость характера проявления индуцируемых иммуномодуляторами химических реакций огурца от морфофизиологического состояния растения и видовой принадлежности фитофагов, показывает необходимость проведения детальных исследований при разработке научно обоснованной стратегии использования иммуномодуляторов как элемента интегрированной защиты растений.

Выводы

1. При повреждении огурца посевного паутинным клещом, калифорнийским трипсом и оранжерейной белокрылкой в растениях развиваются ответные химические реакции, которые проявляются в изменении поведения членистоногих вредителей и численности их дочернего поколения при повторном заселении растений. Характер изменений может быть объяснен спецификой повреждения, наносимого фитофагами растению на разных фазах его развития
2. Установлено, что при повреждении личинками калифорнийского трипса (8 особей в течение трех суток) происходит антиксенотическое и антибиотическое воздействие растений на имаго калифорнийского трипса и самок паутинного клеща (индекс агрегации: -27,8% для трипса и -22,7% для клеща, показатель снижения численности потомства: 36,1% для трипса, 37,1% для клеща). При отсутствии влияния повреждения растений трипсом на поведение белокрылки происходит снижение численности дочернего поколения данного фитофага на поврежденных трипсом растениях (снижение численности потомства составило 45,2%).
3. При повреждении огурца посевного оранжерейной белокрылкой (25 имаго на растение на трое суток) выявлено антиксенотическое и антибиотическое воздействие поврежденных растений на особей этого же вида фитофага и на имаго калифорнийского трипса (снижение численности потомства белокрылки и трипса составило соответственно 35,9% и 31,3%).
4. Питание паутинного клеща, как на семядольных листьях, так и на первом настоящем листе при нагрузке фитофага 16 экземпляров на растение на 3 дня приводит к репеллентному действию растений на особей этого же вида фитофага (индекс агрегации при повреждении семядольных листьев и первого настоящего листа составил соответственно -24,4% и -35,6%). При этом в обоих вариантах происходит снижение численности дочернего поколения на 42%.

5. Выявлена зависимость степени заселения огурца посевного калифорнийским трипсом и оранжерейной белокрылкой от нагрузки паутинного клеща на семядольные листья: при нагрузке клеща 8 экземпляров на 3 дня обнаружена репеллентная реакция данных вредителей на поврежденные растения, при нагрузке паутинного клеща 16 экземпляров на растение на 3 дня происходит привлечение на растения калифорнийского трипса, но отсутствует влияние на заселение поврежденных растений оранжерейной белокрылкой.
6. Привлечение энтомофага - хищного клопа *Orius laevigatus* к всходам огурца, поврежденным, как калифорнийским трипсом, так и паутинным клещом определяется в первую очередь не кайромонами или следовыми веществами фитофагов, а летучими соединениями, системно выделяемыми поврежденными растениями. Летучие соединения, выделяемые неповрежденными листьями с растений, поврежденных калифорнийским трипсом, имеют большую степень привлечения ориуса, чем с растений, поврежденных паутинным клещом.
7. При обработке огурца посевного иммуномодуляторами Хитозаром Ф 7% в.р.к. и Иммуноцитифитом, активирующими в растениях жасмонатный сигнальный путь формирования защитных химических реакций, происходит системное репеллентное действие растений на калифорнийского трипса и снижение численности его потомства. Наибольшие величины для данных показателей установлены при обработке растений Хитозаром Ф первого настоящего листа (индекс агрегации трипса составил -39,6%, снижение численности потомства трипса составило 53%). Это показывает, что жасмонатный путь формирования защитных химических реакций является преобладающим в обеспечении устойчивости огурца посевного к калифорнийскому трипсу.
8. Обработка всходов огурца посевного хитозансодержащими индукторами устойчивости, как Хитозаром М 7% в.р.к., так и Хитозаром Ф 7% в.р.к., не изменяет привлечение хищного клопа ориуса к растениям в отличие от

повреждения растений паутиным клещом и калифорнийским трипсом. Это указывает на различия биохимических механизмов защитных реакций растений к фитофагам, индуцированных повреждениями растительноядных членистоногих и иммуномодуляторами.

Практические рекомендации

Полученные в работе данные о специфичности иммунологического ответа огурца посевного на повреждение фитофагами и обработку растений иммуномодуляторами пригодны для разработки научно обоснованной стратегии использования явления индуцированной устойчивости растений в системе интегрированной защиты культуры.

Изложенные доказательства возможности применения индукторов устойчивости Хитозара Ф 7% в.р.к. и Имуноцитифита в качестве дополнительного компонента в системе интегрированной защиты огурца для снижения численности популяции калифорнийского трипса помогут усовершенствовать существующие системы защитных мероприятий в условиях защищенного грунта.

Список литературы

1. Агансонова, Н. Е. Реакция западного цветочного трипса *Frankliniella occidentalis* Perg. на растения, индуцированные повреждением фитопаразитическими корневыми нематодами, фитопатогеном или обработанные иммуномодуляторами / Н. Е. Агансонова, О. Г. Селицкая, В. Н. Буров // Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам: материалы 2-ой Всерос. конф. (29 сентября – 2 октября 2008 г.) – СПб., 2008. – С. 248–249.
2. Александров, В. Г. Анатомия растений / В. Г. Александров. – М.: Высшая школа, 1966. – 431 с.
3. Анисимов, А. И. Оценка возможности применения цветочной пыльцы для повышения эффективности хищных клопов ориусов в борьбе с калифорнийским трипсом / А. И. Анисимов, О. С. Юрченко, J. Hulshof // Биологические средства защиты растений, технологии их изготовления и применения. – СПб.: Инновационный центр защ. раст., 2005. – С. 222-234.
4. Анохин, П. К. Теория функциональной системы / П. К. Анохин. // Успехи физиологических наук. – М., 1970. – Т. 1. – С. 4–21.
5. Гречкин, А. Н. Липоксигеназная сигнальная система / А. Н. Гречкин, И. А. Тарчевский // Физиология растений. – 1999. – Т. 46, N 1. – С.132 – 142.
6. Бей-Биенко, Г. Я. Общая энтомология / Г. Я. Бей-Биенко. – М.: Высшая школа, 1971. – 479 с.
7. Буров, В. Н. Биологически активные вещества в защите растений / В. Н. Буров, А. П. Сазонов. – М.: Агропромиздат, 1987. – 198 с.
8. Буров, В. Н. Семиохемики в защите растений от сельскохозяйственных вредителей / В. Н. Буров, К. В. Новожилов // Труды РЭО. – СПб., 2001. – Т. 72. – С. 3–5.
9. Буров, В. Н. Защитные реакции растений прямого и косвенного действия в системе триотрофа / В. Н. Буров [и др.] // Вестник защиты растений. – 2002. – N 3. – С. 69–70.

10. Буров, В. Н. Реакция косвенной индуцированной защиты растений огурца на повреждение растительными членистоногими / В. Н. Буров [и др.] // Энтомол. обозрение. – 2005. – Т. 84, вып. 4. – С. 721–727.
11. Буров, В. Н. Индуцированная устойчивость растений к фитофагам / В. Н. Буров [и др.]. – М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2012. – 181с.
12. Вавилов, Н. И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям / Н. И. Вавилов // Теоретические основы селекции. – В 3-х т. – Т. 1. Общая селекция растений. – М.-Л., 1935. – С. 893–990.
13. Вавилов, Н. И. Избранные сочинения / Н. И. Вавилов. – М., 1966. – 559 с.
14. Великань, В. С. Биологические особенности трипсов на культурах защищенного грунта / В. С. Великань, Г. П. Иванова // Защита растений в условиях реформирования АПК: экономика, эффективность, экологичность. – СПб., 1995. – С. 36–37.
15. Вилкова, Н. А. К вопросу о пищевой специализации фитофагов в связи с устойчивостью к ним растений / Н. А. Вилкова, И. Д. Шапиро // Труды 13-ого Межд. энтомол. конгр. – Л., 1968. – Т. 2. – С. 412–413.
16. Вилкова, Н. А. Физиолого-биохимические основы иммунитета растений к вредителям / Н. А. Вилкова // Иммунитет сельскохозяйственных растений к вредителям. – М.: Колос, 1975. – С. 21–31.
17. Вилкова, Н. А. Иммунитет растений к вредителям и его связь с пищевой специализацией насекомых-фитофагов / Н. А. Вилкова // Чтения памяти Холодковского. – Л: Наука, 1979. – Т.31. – С. 63–103.
18. Вилкова, Н. А. Место индуцированного иммунитета в системе иммунологических барьеров растений, определяющих их устойчивость к вредителям / Н. А. Вилкова, И. Д. Шапиро // Биологические основы и пути практического применения использования индуцированного иммунитета к болезням и вредителям: тр. / ВИЗР. – 1981. – С. 21–28.
19. Вилкова, Н. А. Иммунологическая система защиты растений от вредителей / Н. А. Вилкова, И. Д. Шапиро // Научные основы защиты растений. – М., 1984. – С. 116–138.

20. Вилкова, Н. А. Биоценотическое значение иммунитета растений к вредителям в агроэкосистемах / Н. А. Вилкова // Проблемы энтомологии в России. – СПб., 1998. – Т. 1. – С. 64–65.
21. Вилкова, Н. А. Иммунитет растений к вредным организмам и его биоценотическое значение в стабилизации агроэкосистем и повышении устойчивости растениеводства / Н. А. Вилкова // Вестник защиты растений. – 2000. – N 2. – С. 3–5.
22. Вилкова, Н. А. Иммунитет растений к вредителям и его роль в биорегуляции агроэкосистем / Н. А. Вилкова, Л. С. Иващенко // Труды РЭО. – 2001. – Т. 72. С. 129–144.
23. Вилкова, Н. А. Современные проблемы иммунитета растений к вредителям / Н. А. Вилкова, А. В. Конарев // Вестник защиты растений. – 2010. – N 3. – С. 3–7.
24. Демакова, Т. В. Изучение кукурбитацинов и селекция огурца на отсутствие горечи: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / Демакова Татьяна Владимировна. – М., 1980. – 20 с.
25. Иванова, А. Эффективность регуляторов роста и их смесей в борьбе с филлоксерой в условиях винсовхоза «Бештау» / А. Иванова, Т. Ивахненко // Науч. тр. / Ставроп. СХИ. – 1982. – Вып. 45, т. 3. – С. 3–7.
26. Закладной, Г. А. Защита зерна и продуктов его переработки от вредителей / Г. А. Закладной. – М.: Колос, 1983. – 212 с.
27. Калабухов, Н.И. Значение некоторых особенностей поведения грызунов для поддержания энергетического баланса их организма / Н.И. Калабухов // Физиологические основы сложных форм поведения. – М. – Л., 1963. – С. 16–18.
28. Кириллова, О. С. Влияние хитозансодержащих индукторов болезнеустойчивости на динамику численности паутиного клеща / О. С. Кириллова, В. Н. Буров // Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам: материалы 2-ой Всерос. конф. (29 сентября – 2 октября 2008 г.). – СПб., 2008. – С. 255–256.

29. Кокряков, В. Н. Биология антибиотиков животного происхождения / В. Н. Кокряков. – СПб.: Наука, 1999. – 162 с.
30. Конарев, А. В. Белковые ингибиторы гидролаз в защитных механизмах растений / А. В. Конарев // Проблемы оптимизации фитосанитарного состояния растениеводства. – СПб., 1997. – С. 229.
31. Конарев, В.Г. Морфогенез и молекулярно-биологический анализ растений / В. Г. Конарев. – СПб.: ВИР, 2001. – 417 с.
32. Коржуев, П. А. Энергетические аспекты проблемы поведения / П. А. Коржуев // Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. – М., 1974. – С. 51–56.
33. Куперман, Ф. М. Морфофизиология растений / Ф. М. Куперман. – М.: Высшая школа, 1973. – 255 с.
34. Мазохин-Поршняков, Г. А. Обучаемость насекомых и их способность к обобщению зрительных образов / Г. А. Мазохин-Поршняков // Энтومол. обозрение. – 1968. – Т. 47, вып. 2. – С. 89–96
35. Малеванная, Н. Н. Циркон на службе растений / Н. Н. Малеванная // Гавриш. – 2001. – N 1. – С. 21.
36. Малеванная, Н. Н. Циркон – препарат для сельского хозяйства, полученный на основе нетрадиционного растительного сырья / Н. Н. Малеванная, Н. В. Быховская // Актуальные проблемы инноваций с нетрадиционными растительными ресурсами создания функциональных продуктов. – М., 2001. – С. 227–229.
37. Малеванная, Н. Н. Препарат циркон - иммуномодулятор нового типа / Н. Н. Малеванная // Применение препарата циркон в производстве сельскохозяйственной продукции: тез. докл. науч.- практ. конф. – М., 2004. – С. 17–20.
38. Медведев, С. С. Физиология растений / С. С. Медведев. – СПб.: Изд-во СПбГУ, 2004. – 335 с.
39. Мечников, И. И. Невосприимчивость в инфекционных болезнях. – СПб., 1903. – 604 с.

40. Мокроусова, Е. П. Возможность использования в борьбе с оранжерейной белокрылкой *Trialeurodes vaporariorum* Westw. хищного клопа *Orius laevigatus* Fieb. / Е. П. Мокроусова // Вестник защиты растений. – 2001. – N 1. – С.76–78.
41. Мокроусова, Е. П. Особенности совместного воздействия оранжерейной белокрылки и фитопатогена на некоторые генотипы томата / Е. П. Мокроусова, М. В. Патрикеева, И. В. Шамшев // Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам: материалы 2-ой Всерос. конф. (29 сентября – 2 октября 2008 г.). – СПб., 2008. – С. 216–217.
42. Одум, Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
43. Озерецковская, О. Л. Индуцирование устойчивости растений биогенными элиситорами фитопатогенов: обзор / О. Л. Озерецковская // Прикладная биохимия и микробиология. – 1994. – Т. 30, N 3. – С. 325–339.
44. Озерецковская, О. Л. Индуцированная устойчивость растений / О. Л. Озерецковская // Аграрная Россия. – 1999. – N 1. – С. 4–9.
45. Павлюшин, В. А. Фитосанитарная дестабилизация агроэкосистем/ В.А. Павлюшин, Н. А. [и др.]. – СПб.: НППЛ «Родные просторы», 2013. – 184 с.
46. Пайнтер, Р. Устойчивость растений к насекомым / Р. Пайнтер. – М.: Иностранная литература, 1953. – 442 с.
47. Пушкина, Г. П. Пути повышения эффективности защиты лекарственных культур от вредных организмов / Г. П. Пушкина, Л. М. Бушковская // Регуляция роста, развития и продуктивности растений: материалы 4-ой Междунар. науч. конф. – Минск, 2005. – С. 193–288.
48. Пыженков, В. И. Культурная флора. Тыквенные (огурец, дыня) / В. И. Пыженков, М. И. Малинина. – М.: Колос, 1994. – Т. 21. – 288 с.
49. Раздобурдин, В. А. К методике оценки огурцов на устойчивость к обыкновенному паутинному клещу / В. А. Раздобурдин, С. Н. Лабонина // Бюллетень ВИЗР. – 1982. – N 53. – С. 54–57.
50. Раздобурдин, В. А. Межвидовые взаимодействия паутинного клеща *Tetranychus urticae* К. к табачному трипсу *Thrips tabaci* Lind. на различных генотипах огурца. I. Влияние паутинного клеща на динамику численности

- табачного трипса / В. А. Раздобурдин, Е. А. Синельников // Энтومол. обозрение. – 1999. – Т. 78, вып. 2. – С. 296–306.
51. Раздобурдин, В. А. Межвидовые взаимоотношения паутиного клеща *Tetranychus urticae* К. и табачного трипса *Thrips tabaci* Lind. на различных генотипах огурца. II. Влияние паутиного клеща на поведение и пространственное распределение табачного трипса / В. А. Раздобурдин, Е. А. Синельников // Энтومол. обозрение. – 2000. – Т. 79, вып. 3. – С. 530–542.
 52. Раздобурдин, В. А. Влияние бахчевой тли *Aphis gossypii* Glov. (Homoptera, Aphididae) на поведение и динамику численности табачного трипса *Thrips tabaci* Lind. (Thysanoptera: Thripidae) на различных генотипах огурца в теплице / В. А. Раздобурдин // Труды РЭО. – 2001. – Т. 72. – С. 76–82.
 53. Раздобурдин, В. А. Влияние различных генотипов огурца на развитие паутиного клеща в зависимости от морфофизиологического состояния растений и плотности фитофага / В. А. Раздобурдин // Фитосанитарное оздоровление фитосистем. – 2005. – Т.1. – С. 553–555.
 54. Раздобурдин, В. А. Влияние плотности паутиного клеща на динамику его численности на различных генотипах огурца / В. А. Раздобурдин // Энтومол. обозрение. – 2006. – Т. 85, вып. 2. – С. 337–350.
 55. Раздобурдин, В. А. Сорт как фактор изменчивости стереотипа поведения членистоногих / В. А. Раздобурдин, Г. Е. Сергеев, С. В. Васильев // Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам: тез. докл. 2-ой Всерос. конф. (29 сентября – 2 октября 2008 г.). – СПб., 2008. – С. 232–235.
 56. Раздобурдин, В. А. Консортные взаимодействия в системе «растение – фитофаги» на примере различных генотипов огурца в теплицах / В. А. Раздобурдин // Вестник защиты растений. – 2012. – N 4. – С. 49–54.
 57. Раздобурдин, В. А. Особенности консортных взаимодействий в агроценозе огурца как модульного организма / В. А. Раздобурдин // Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем: материалы 3-ого Всерос. съезда по защ. раст. (16-20 декабря 2013). – СПб., 2013. – С. 344–346.

58. Рубин, Б. А. Биохимия и физиология иммунитета растений / Б. А. Рубин, Е. В. Арциховская, В. А. Аксенова. – М.: Высшая школа, 1975. – 320 с.
59. Рябченко, Н. А. Влияние регуляторов роста на повреждаемость ячменя / Н. А. Рябченко [и др.] // Защита растений. – 1988. – N 4. – С. 16–18.
60. Слоним, А. Д. Среда и поведение, формирование адаптивного поведения / А. Д. Слоним. – Л.: Наука, 1976. – 211 с.
61. Степанычева, Е. А. Возможность использования альтернативного корма для лабораторного разведения хищного клопа *Orius laevigatus* / Е. А. Степанычева, А. В. Щеникова // Информ. бюл. / ВПРС МОББ. – 2002. – N 33. – С. 49–52.
62. Степанычева, Е. А. Влияние насекомых-фитофагов с различным типом питания на индуцированную устойчивость растений томата / Е. А. Степанычева [и др.] // Евроазиатский энтомол. журнал. – 2007. – Т. 6, вып. 1. – С. 19–24.
63. Тарчевский, И. А. Элиситор-индуцируемые сигнальные системы и их взаимодействие / И. А. Тарчевский // Физиология растений. – 2000. – Т. 47, вып. 2. – С. 321–331.
64. Тарчевский, И.А. Сигнальные системы клеток растений / И.А. Тарчевский. – М.: Наука, 2002. – С. 294.
65. Трепашко, Л. И. Влияние регуляторов роста на динамику численности популяций вредных насекомых в агроценозе зерновых культур. / Л. И. Трепашко, С. В. Бойко, О. Ф. Слабожанкина // Регуляция роста, развития и продуктивности растений: материалы 4-й Междунар. науч. конф. – Минск, 2005. – С. 234–236.
66. Тютерев, С. Л. Индуцированная устойчивость растений к болезням и вредителям: достижения, механизмы и перспективы использования в растениеводческой практике / С. Л. Тютерев // Биологические основы и пути практического использования индуцированного иммунитета растений к болезням и вредителям: тр. / ВИЗР. – 1981. – С. 5–21.

67. Тютерев, С. Л. Хитозан – биологически активное экологически безопасное средство, повышающее устойчивость растений к болезням / С. Л. Тютерев [и др.]. – СПб., 1994. – 44 с.
68. Тютерев, С. Л. Механизм действия хитозана в качестве фитоактиватора болезнеустойчивости / С. Л. Тютерев, Т. А. Евстигнеева // Проблемы оптимизации фитосанитарного состояния растениеводства: сб. тр. / Всерос. съезда по защ. раст. (декабрь 1995 г.) – СПб., 1997. – С. 126–131.
69. Тютерев, С. Л. Научные основы использования химических активаторов болезнеустойчивости в защите растений от патогенов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 06.01.07 / Тютерев Станислав Леонидович. – СПб. – Пушкин, 1999. – 54 с.
70. Тютерев, С. Л. Научные основы индуцированной болезнеустойчивости растений / С. Л. Тютерев. – СПб., 2002. – 328 с.
71. Тютерев, С. Л. Индуцированный фитоиммунитет (молекулярные механизмы и возможности использования в растениеводстве) / С. Л. Тютерев // Проблемы экспериментальной ботаники. Купречевские чтения. – 2007. – Т. 4. – С. 5–54.
72. Тютерев, С. Л. Механизмы индуцированного иммунитета и возможности его использования в защите растений // Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам: тез. докл. 2-ой Всерос. конф. (29 сентября – 2 октября 2008 г.). – СПб., 2008. – С. 278–280.
73. Харборн, Дж. Введение в экологическую биохимию / Дж. Харборн. – М.: Мир, 1985. – 312 с.
74. Чурикова, В. В. К вопросу о механизме защитного действия Циркона / В. В. Чурикова, Н. Н. Малеванная // Применение препарата Циркон в производстве сельскохозяйственной продукции: тез. докл. конф. – М., 2004. – С. 3–4.
75. Шапиро, И. Д. Учение об иммунитете растений к вредителям: Конспект лекций для студентов по спец. 1504 "Защита растений" и слушателей фак. повышения квалификации / И. Д. Шапиро. – Л., 1979. – 43 с.

76. Шапиро, И. Д. Эколого-физиологические основы триотрофа и стратегия защиты растений / И. Д. Шапиро [и др.] // Вопросы экологической физиологии насекомых и проблемы защиты растений: тр. / ВИЗР. – Л., 1979. – С. 5–17.
77. Шапиро, И. Д. Иммуитет полевых культур к насекомым и клещам / И. Д. Шапиро. – Л.: Наука, 1985. – 321 с.
78. Шапиро, И. Д. Иммуитет растений к вредителям и болезням / И. Д. Шапиро, Н. А. Вилкова, Э. И. Слепян. – Л.: Агропромиздат, 1986. – С. 51–86.
79. Эзау, К. Анатомия семенных растений / К. Эзау. – М.: Мир, 1980. – Т. 2. – 55 с.
80. Юрченко, О. С. Влияние обработок всходов огурца хитозансодержащими индукторами болезнеустойчивости на ольфакторные реакции калифорнийского трипса *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) и хищного клопа *Orius laevigatus* (Fieber) (Heteroptera: Anthocoridae) / О. С. Юрченко [и др.] // Энтотол. обозрение. – 2004. – Т. 83, вып. 4. – С. 808–815.
81. Agrawal, A. A. Induced responses to herbivory in wild radish: effects on several herbivores and plant fitness / A. A. Agrawal // Ecology. – 1999. – Vol. 80, N 5. – P. 1713–1723.
82. Agrawal, A. A. Influence of prey availability and induced host plant resistance on omnivory by western flower thrips / A. A. Agrawal, C. Kobayashi, J. S. Thaler // Ecology. – 1999. – Vol. 80, N 2. – P. 518–523.
83. Agrawal, A. A. a Benefits and cost of induced plant defense for *Lipidium virginicum* (Brassicaceae) / A. A. Agrawal // Ecology. – 2000. – Vol. 81, N 7. – P. 1804 – 1813.
84. Agrawal, A. A. Consequences of thrips-infested plants for attraction of conspecifics and parasitoids / A. A. Agrawal, R. G. Colfer // Ecol. Entomol. – 2000. – Vol. 25, N 4. – P. 493–496.
85. Agrawal, A. A. b Host range evolution: adaptation and trade-offs in fitness of mites on alternative host / A. A. Agrawal // Ecology. – 2000 – Vol. 81, N 2. – P. 500–508.

86. Agrawal, A. A. Consequences of thrips-infested plants for attraction of conspecifics and parasitoids / A. A. Agrawal, R. G. Colfer // *Ecol. Entomol.* – 2000. – Vol. 25, N 4. – P. 493–496.
87. Alborn, T. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion / T. Alborn [et al.] // *Science*. – 1997. – Vol. 276. – P. 945–949.
88. Ament, K. Jasmonic acid is a key regulator of spider mite-induced volatile terpenoid and methyl salicylate emission in tomato / K. Ament [et al.] // *Plant Physiol.* – 2004. – Vol. 135, N 4. – P. 2025–2037.
89. Anderson P. Effects on oviposition behavioral and larval development of *Spodoptera littoralis* by herbivore induced changes in cotton plants / P. Anderson , H. Alborn // *Entomol. Exper. Appl.* – 1999. – Vol. 92. – P. 45–51.
90. Argandona, V. N. Ethylene production and peroxidase activity in aphid-infested barley / V. N. Argandona [et al.] // *J. Chem. Ecol.* – 2001. – Vol. 27. – P. 53–68.
91. Arimura G. Herbivory-induced volatiles elicit defense genes in lima bean leaves / G. Arimura [et al.] // *Nature*. – 2000. – Vol. 406. – P. 512–515.
92. Avdiushko, S. Effect of volatile methyl jasmonate on the oxylipin pathway in tobacco, cucumber and arabidopsis / S. Avdiushko [et al.] // *Plant Physiol.* – 1995. – Vol. 109, N 4. – P. 1227–1230.
93. Avdiushko, S. A. Methyl jasmonate exposure induced insect resistance in cabbage and tobacco / S. A. Avdiushko [et al.] // *Environm. Entomol.* – 1997. – Vol. 26. – P. 642–654.
94. Balbyshev, N. F. Hypersensitivity and egg drop: a novel mechanism of host plant resistance to Colorado potato beetle (*Coleoptera: Chrysomelidae*) / N. F. Balbyshev, J. H. Lorenzen // *J. Econom. Entomol.* – 1997. – Vol. 90. – P. 652–657.
95. Baldwin, I. T. Chemical changes rapidly induced by folivory / I. T. Baldwin // *Insect – plant interaction*. – Boca Raton, 1994. – P. 1–23.
96. Balkema-Boomstra, A.G. Role of cucurbitacin C in resistance to spider mite (*Tetranychus urticae*) in cucumber (*Cucumis sativus* L.) / A. G. Balkema-Boomstra [et al.] // *J. Chem. Ecol.* – 2003. – Vol. 29. – P. 225–234.

97. Bartlet, E. The ideal glucosinolate profile for pest resistance in oilseed rape / E. Bartlet, I. H. Williams, J. A. Pickett // IOBS/WPRS Bull. – 1999. – Vol. 22, N 10. – P. 13–17.
98. Beauverie, J. Essais d'immunization des vegetaus contre les maladies cryptogamiques / J. Beauverie // Compt. Rend. Hebdomadaires Sci. l'Acad. Sci. – Paris, 1901. – Vol. 133. – P. 107–110.
99. Bernasconi, M. L. Herbivore-induced emissions of maize volatiles repel the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis* / M. L. Bernasconi [et al.] // Entomol. Exper. Appl. – 1998. – Vol. 87. – P. 133–142.
100. Bi, I. L. Does salicylic acid act as a signal in cotton for induced resistance to *Helicoverpa zea* / I. L. Bi, J. B. Murphy, G. W. Felton // J. Chem. Ecol. – 1997. – Vol. 23. – P. 1805–1818.
101. Blüthgen, N. Contrasting leaf age preferences of specialist and generalist stick insects (*Phasmidae*) / N. Blüthgen, A. Merzner // Oikos. – 2007. – Vol. 116. – P. 1853–1862.
102. Blume, B. Receptor-mediated increase in cytoplasmic free calcium required for activation of pathogen defense in parsley / B. Blume [et al.] // Plant Cell. – 2000. – Vol. 12. – P. 1425–1440.
103. Bolter, C. Attraction of Colorado potato beetle to herbivore-damaged plants during herbivory and after its termination / C. Bolter [et al.] // J. Chem. Ecol. – 1997. – Vol. 23. – P. 1003–1023.
104. Boughton, A. Impact of chemical elicitor applications on greenhouse tomato plants and population growth of the green peach aphid, *Myzus persicae* / A. J. Boughton, K. Hoover, G. W. Felton // Entomol. Exper. Appl. – 2006. – Vol. 120. – P. 175–188.
105. Bouwmeester, H. J. Spider mite-induced (3S)-(E)-nerolidol synthase activity in cucumber and lima bean. The first dedicated step in acyclic C11-homoterpene biosynthesis / H. J. Bouwmeester [et al.] // Plant Physiol. – 1999. – Vol. 121. – P. 173–180.

106. Bruin, N. Plants are better protected against spider-mites after exposure to volatiles from infested conspecifics / N. Bruin, M. Dicke, M. Sabelis // *Experientia*. – 1992. – Vol. 48. – P. 525–529.
107. Bukovinszky, T. Variation in plant volatiles and attraction of the parasitoid *Diadegma semiclausum* (Hellen) / T. Bukovinszky [et al.] // *J. Chem. Ecol.* – 2005. – Vol. 31. – P. 461–480.
108. Cao, H. Jasmonate- and salicylate-induced defenses in wheat affect host preference and probing behavior but not performance of the grain aphid, *Sitobion avenae* / H. Cao, S. Wang, T. Liu // *Insect Sci.* – 2014. – Vol. 21. – P. 47–55.
109. Coleman, J. S. A phytocentric perspective of phytochemical induction by herbivores / J. S. Coleman, C. G. Jones // *Phytochemical induction by herbivores*. – N. – Y., 1991. – P. 3–46.
110. Chester, K. The problem of acquired physiological immunity in plants / K. Chester // *Quart. Rev. Biol.* – 1933. – Vol. 8. – P. 129–154.
111. Costa-Arbulu, C. Feeding by the aphid *Sipha flava* produces a reddish spot on leaves of *Sorghum halepense*: an induced defense / C. Costa-Arbulu [et al.] // *J. Chem. Ecol.* – 2001. – Vol. 27. – P. 273–283.
112. D'Alessandro, M. Advances and challenges in the identification of volatiles that mediate interactions among plants and arthropods / M. D'Alessandro, T. C. J. Turlings // *Analyst*. – 2006. – Vol. 131. – P. 24–32.
113. De Boer, J. G. The role of methyl salicylate in prey searching behavior of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* / J. G. De Boer, M. Dicke // *J. Chem. Ecol.* – 2008. – Vol. 30. – P. 255–271.
114. De Moraes, C. M. Herbivore -infested plants selective attract parasitoids / C. M. De Moraes [et al.] // *Nature*. – 1998. – Vol. 393. – P. 570–573.
115. Degen, T. High genetic variability of herbivore-induced volatile emission within a broad range of maize inbred lines / T. Degen, C. Marion-Poll, T. Turlings // *Plant Physiol.* – 2004. – Vol. 135. – P. 1928–1938.
116. Delledone, M., 1998. Nitric oxide functions as a signal in plant disease resistance / M. Delledone [et al.] // *Nature*. – 1998. – Vol. 394. – P.585–588.

117. Dick, M. How plants obtain predatory mites as bodyguards / M. Dick, M. W. Sabelis // Netherlands J. Zool. – 1985. – Vol. 38. – P. 148–165.
118. Dicke, M. Volatile spider-mite pheromone and host-plant kairomone, involved in spaced-out gregariousness in the spider mite *Tetranychus urticae*. / M. Dicke // Physiol. Entomol. – 1986. – Vol. 11. – P. 251–262.
119. Dicke, M. Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interactions / M. Dicke [et al.] // J. Chem. Ecol. – 1990. – Vol. 16. – P. 381–396.
120. Dicke, M. Local and systemic production of volatile herbivore-induced terpenoids: their role in plant-carnivore mutualism / M. Dicke // J. Plant Physiol. – 1994. – Vol. 143. – P. 465–472.
121. Dicke, M. Specificity of herbivore – induced plant defences / M. Dicke // Insect-plant interactions and induced plant defense. Novartis Foundation symposium 223. – Chichester, 1999. – P. 43–59.
122. Dicke, M. Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context / M. Dicke, J. J. A van Loon // Entom. Exper. Appl. – 2000. – Vol. 97. – P. 237–249.
123. Dissevelt, M. Comparison of different *Orius* species for control of *Frankliniella occidentalis* in glasshouse crops in the Netherlands / M. Dissevelt, K. Altena, W. J. Ravensberg // Meded. Fac. Landbouw. Gent. – 1995. – Vol. 60, N 30. – P. 839–846.
124. Dietrich, R.A. Induced plant defense responses: scientific and commercial development possibilities / R. A. Dietrich [et al.] // Insect-plant interactions and induced plant defense. Novartis Foundation symposium 223. – Chichester, 1999. – P. 205–222.
125. Dudareva, N. Plant volatiles: recent advances and future perspectives / N. Dudareva [et al.] // Crit. Rev. Plant Sci. – 2006. – Vol. 25. – P. 417–440.
126. Dugravot, S. Local and systemic responses induced by aphids in *Solanum tuberosum* plants / S. Dugravot [et al.] // Entom. Exper. Appl. – 2007. – Vol. 123. – P. 271–277.

127. Ebel, J. Elicitors of plant defense responses / J. Ebel, E. G. Cosio // Intern. Rev. Cytol. – 1994. – Vol. 148. – P. 1–36.
128. El-Wakeil, N. Jasmonic acid induces resistance to economically important insect pests in winter wheat / N. E. El-Wakeil, C. Volkmar, A. A. Sallam // Pest Manag. Sci. – 2010. – Vol. 66. – P. 549–554.
129. Engelberth, J. Low concentrations of salicylic acid stimulate insect elicitor responses in *Zea mays* seedlings / J. Engelberth, S. Viswanathan // J. Chem. Ecol. – 2011. – Vol. 37. – P. 263–266.
130. English-Loeb, G. M. Negative interaction between Willamette mites and Pacific mites: management strategies for grapes / G. M. English-Loeb, R. Karban // Entomol. Exper. Appl. – 1988. – Vol. 48. – P. 269–274.
131. Farland, D. Proteinase inhibitor-inducing factor in plant leaves / D. Farland, A. Ryan // Plant Physiol. – 1974. – N 54. – P. 706–708.
132. Farmer, E. E. Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves / E. E. Farmer, C. A. Ryan // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1990. – Vol. 87. – P. 7713 – 7716.
133. Farmer, E. E. Octadecanoid precursors of jasmonic acid activate the synthesis of wound-inducible proteinase inhibitors / E. E. Farmer, C. A. Ryan // Plant Cell. – 1992. – Vol. 4. – P. 129–134.
134. Felton, G. W. Cross-talk between the signal pathways for pathogen-induced systemic acquired resistance and grazing-induced insect resistance / G. W. Felton [et al.] // Insect-plant interactions and induced plant defense. Novartis Foundation symposium 223. – Chichester, 1999. – P. 166–172.
135. Feng, Y. Costs of jasmonic acid induced defense in aboveground and belowground parts of corn (*Zea mays* L.) / Y. Feng [et al.] // J. Chem. Ecol. – 2012. – Vol. 38. – P. 984–991.
136. Foissner, I. In vivo imaging of an elicitor-induced nitric oxide burst in tobacco / I. Foissner [et al.] // Plant J. – 2000. – Vol. 23. – P. 817–824.
137. Funk, C. J. Alkaline phosphatase activity in whitefly salivary glands and saliva / C. J. Funk // Arch. Insect Biochem. Physiol. – 2001. – N 46. – P. 165–174.

138. Garza, R. Hypersensitive response of beans to *Apion godmanni* (Coleoptera: Curculionidae) / R. Garza [et al.] // J. Econom. Entomol. – 2001. – Vol. 94. – P. 958–962.
139. Girling, R. D. Investigations into plant biochemical wound-response pathways involved in the production of aphid-induced plant volatiles / R. D. Girling [et al.] // J. Exper. Bot. – 2008. – Vol. 59, N 11. – P. 3077–3085.
140. Gouinguene, S. P. The effects of abiotic factors on induced volatile emission in corn plants / S. P. Gouinguene, T. C. J. Turlings // Plant Physiol. – 2002. – Vol. 129. – P. 1296–1307.
141. Green, T. R. Wound-induced proteinase inhibitor in plant leaves: a possible defense mechanism against insect / T. R. Green, C. A. Ryan // Science. – 1972. – Vol. 175. – P. 776–777.
142. Hahn, M. G. Microbial elicitors and their receptors in plants / M G. Hahn // Ann. Rev. Phytopathol. – 1996. – Vol. 34. – P. 378–412.
143. Harari, A. R. Mechanism of aggregation behavior in *Maladera matrida* Argaman (Coleoptera: Scarabaeidae) / A. R. Harari, D. Ben-Yakir, D. Rosen // J. Chem. Ecol. – 1994. – Vol. 20. – P. 361–371.
144. Hare, J. D. Ontogeny and season constrain the production of herbivore-inducible plant volatiles in the field / J. D. Hare // J. Chem. Ecol. – 2010. – Vol. 36. – P. 1363–1374.
145. Hare, J. D. Production of induced volatiles by *Datura wrightii* in response to damage by insects: effect of herbivore species and time / J. D. Hare, J. J. Sun // J. Chem. Ecol. – 2011. – Vol. 37. – P. 751–764.
146. Harrison, S. Behavioral responses of spider mites (*T. urticae*) in induced resistance of cotton plants / S. Harrison, R. Karban // Ecol. Entomol. – 1986. – Vol. 11. – P. 181–187.
147. Haukioja, E. Consequences of herbivore in the mountain birch (*Betula pubescence*): importance of functional organization of the tree / E. Haukioja, K. Ruohomaki, J. Suomela et al. // Oecologia. – 1990. – Vol. 82. – P. 238–247.

148. Hegde, M. Identification of semiochemicals released by cotton, *Gossypium hirsutum*, upon infestation by the cotton aphid, *Aphis gossypii* / M. Hegde [et al.] // J. Chem. Ecol. – 2011. – Vol. 37. – P. 741–750.
149. Hildebrand, D.F. Lipoxygenases / D. F. Hildebrand // Physiol. Plant. – 1989. – Vol. 76. – P. 249–253.
150. Hilker, M. How do plants «notice» attack by herbivorous arthropods? / M. Hilker, T. Meiners // Biol. Rev. – 2010. – Vol. 85. – P. 267–280.
151. Hol, W. G. S. Root damage and aboveground herbivore change concentration and composition of pirrolizidine alkaloids of *Senecio jacobaea* / W. G. S. Hol [et al.] // Basic Appl. Ecol. – 2004. – N 5. – P. 253–260.
152. Howe, G. A. An octadecanoid pathway mutant (JL5) of tomato is compromised in signaling for defence against insect attack / G. A. Howe [et al.] // Plant Cell. – 1996. – Vol. 8. – P. 2067–2077.
153. Inbar, M. H. Elicitors of plant defense systems reduce insect densities and disease incidence / M. H. Inbar [et al.] // J. Chem. Ecol. – 1998. – Vol. 24. – P. 135–149.
154. Inbar, M. H. The role of plant rapidly induced responses in asymmetric interspecific interactions among insect herbivores / M. H. Inbar [et al.] // J. Chem. Ecol. – 1999. – Vol. 25. – P. 1961–1979.
155. Ishiwari, H. Essential compounds in herbivore-induced plant volatiles that attract the predatory mites *Neoseiulus womersleyi* / H. Ishiwari, T. Suzuki, T. Maeda // J. Chem. Ecol. – 2007. – Vol. 33. – P. 1670–1681.
156. Jayaprakasam, B. Anticancer and anti-inflammatory activities of cucurbitacins from *Cucurbita andreana* / B. Jayaprakasam, N. Seeram, M. Nair // Cancer Lett. – 2003. – Vol. 189. – P. 11–16.
157. Kalberer, N. M. Attraction of a leaf beetle (*Oreina cacaliae*) to damage host plants / N. M. Kalberer, T. C. J. Turling, M. Rahier // J. Chem. Ecol. – 2001. – Vol. 27. – P. 647–661.
158. Kamel, A. M. Is there a relationship between the level of plant metabolites in cucumber and globe cucumber and the degree of insect infestation? / A. M. Kamel,

- S. E. El-Gengaihi // Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj. – 2009. – Vol. 37, N 1. – P. 144–156
159. Kant, M. R. Differential timing of spider mite-induced direct and indirect defenses in tomato plants / M. R. Kant [et al.] // Plant Physiol. – 2004. – Vol. 135. – P. 483–495.
 160. Kaori, S. Herbivore-species – specific interactions between crucifer plants and parasitic wasps (*Hymenoptera: Braconidae*) that are mediated by infochemicals present in areas damaged by herbivores / S. Kaori [et al.] // Appl. Entomol. Zool. – 2000. – Vol. 35, N 4. – P. 519–524.
 161. Kappers, I. F. Genetic variation in jasmonic acid- and spider mite-induced plant volatile emission of cucumber accessions and attraction of the predator *Phytoseiulus persimilis* / I. F. Kappers [et al.] // J. Chem. Ecol. – 2010. – Vol. 36. – P. 500–512.
 162. Kappers, I. F. Variation in herbivory-induced volatiles among cucumber (*Cucumis sativus* L.) varieties has consequences for the attraction of carnivorous natural enemies / I. F. Kappers [et al.] // J. Chem. Ecol. – 2011. – Vol. 37. – P. 150–160.
 163. Karban, R. Induced resistance of cotton seedlings to mites / R. Karban, J. R. Carey // Science. – 1984. – Vol. 225 – P. 53–54.
 164. Karban, R. Induced plant responses to herbivore / R. Karban, J. H. Myers // Ann. Rev. Ecol. System. – 1989. – Vol. 20. – P. 331–348.
 165. Karban, R. Induced resistance and susceptibility to herbivore: plant memory and altered plant development / R. Karban, C. Niiho // Ecology. – 1995. – Vol. 76. – P. 1220–1225.
 166. Karban, R. Future use of plant signals in agricultural and industrial crops / R. Karban // Insect-plant interactions and induced plant defense. Novartis Foundation symposium 223. – Chichester, 1999 – P. 223–238.
 167. Kielkiewicz, M. Phenolic acids in tomato plants induced by carmine spider mite (*Tetranychus cinnabarinus* Boisduval) feeding / M. Kielkiewicz // IOBC / WPRS Bull. – 2002. – Vol. 25, N 6. – P. 57–60.

168. Kos, M. Herbivore-mediated effects of glucosinolates on different natural enemies of a specialist aphid / M. Kos [et al.] // J. Chem. Ecol. – 2012. – Vol. 38. – P. 100–115.
169. Kuc, J. Induced immunity to plant disease / J. Kuc // Bioscience. – 1982. – Vol. 32. – P. 854–860.
170. Kutyniok, M. Crosstalk between above- and belowground herbivores is mediated by minute metabolic responses of the host *Arabidopsis thaliana* / M. Kutyniok, C. Müller // J. Exper. Bot. – 2012. – Vol. 63. – P. 6199–6210.
171. Kutyniok, M. Plant-mediated interactions between shoot feeding aphids and root-feeding nematodes depend on nitrate fertilization / M. Kutyniok, C. Müller // Oecologia. – 2013. – Vol. 173. – P. 1367–1377.
172. Kutyniok, M. Effects of root herbivory by nematodes on the performance and preference of a leaf-infesting generalist aphid depend on nitrate fertilization / M. Kutyniok, M. Persicke, C. Muller // J. Chem. Ecol. – 2014. – Vol. 40. – P. 118–127.
173. Landolt, P. J. Effect of host plant leaf damage on cabbage looper moth attraction and oviposition / P. J. Landolt // Entomol. Exper. Appl. – 1993. – Vol. 67. – P. 79–85.
174. Landolt, P. J. Apple fruit infested with codling moth are more attractive to neonate codling moth larvae and possess increased amounts of (E, E)- α -farnasene / P. J. Landolt [et al.] // J. Chem. Ecol. – 2000. – Vol. 26. – P. 1685–1699.
175. Larsson, M. C. Neural Interfaces to the Odour World of Scarab Beetles / M. C. Larsson. – Lund: Lund University. – 2001. – P. 146–151.
176. Lee, B. Foliar aphid recruits rhizosphere bacteria and primes plant immunity against pathogenic bacteria in pepper / B. Lee, S. Lee, C-m. Ryu // Ann. Bot. – 2012. – Vol. 110. – P. 281–290.
177. Lesley, E. Responses of herbivore and predatory mites to tomato plants exposed to jasmonic acid seed treatment / E. Lesley [et al.] // J. Chem. Ecol. – 2013. – Vol. 39. – P. 1297–1300.

178. Li, C. Y. Resistance of cultivated tomato to cell content-feeding herbivore is regulated by the octadecanoid signaling pathway // *Plant Physiol.* – 2002. – Vol. 130. – P. 494–503.
179. Lin, L. Responses of *Helicoverpa armigera* to tomato plants previously infested by ToMV or damaged by *H. armigera* / L. Lin [et al.] // *J. Chem. Ecol.* – 2008. – Vol. 34. – P. 353–361.
180. Liu, X. Wheat gene expression is differentially affected by a virulent russian wheat aphid biotype / X. Liu [et al.] // *J. Chem. Ecol.* – 2011. – Vol. 37. – P. 472–482.
181. Loughrin, J. H. Volatile compounds induced by herbivory act as aggregation kairomones for the Japanese beetle (*Popillia japonica* Newman) / J. H. Loughrin, D. A. Potter, T. R. Hamilton-Kemp // *J. Chem. Ecol.* – 1995. – Vol. 21. – P. 1457–1467.
182. Loughrin, J. H. Role of feeding induced plant volatiles in aggregative behaviour of the Japanese beetle (*Coleoptera: Scarabaeidae*) / J. H. Loughrin [et al.] // *Environm. Entomol.* – 1996. – Vol. 25. – P. 1188–1191.
183. Lynch, M. Host-plant-mediated competition via induced resistance: interactions between pest herbivores on potatoes / M. E. Lynch [et al.] // *Entomol. Appl.* – 2006. – Vol. 16, N 3. – P. 855–864.
184. Maeda, T. Production of herbivore-induced plant volatiles and their attractiveness to *Phytoseiulus persimilis* (*Acari: Phytoseiidae*) with changes *Tetranychus urticae* (*Acari: Tetranychidae*) density on a plant / T. Maeda, J. Takabayashi // *Appl. Entomol. Zool.* – 2001. – Vol. 36, N 1. – P. 47–52.
185. Malamy, J. Salicylic acid: a likely endogenous signal in the resistance responses of tobacco to viral infection / J. Malamy [et al.] // *Science.* – 1990. – Vol. 250. – P. 1002–1004.
186. Malamy, J. Salicylic acid and disease resistance / J. Malamy, D. F. Klessing // *Plant J.* – 1992. – Vol. 2. – P. 643–654.

187. Mandour, N. S. Effects of time after last herbivory on the attraction of corn plants infested with common arymworms to a parasitic wasp *Cotesia kariyai* / N. S. Mandour [et al.] // J. Chem. Ecol. – 2011. – Vol. 37. – P. 267–272.
188. Marak, H. B. Systemic, Genotype-specific induction of two herbivore-deterrent iridoid glycosides in *Plantago lanceolata* L. in response to fungal infection by *Diaporthe adunca* (Rob.) niessel / H. B. Marak, A. Biere, J. M. M Van Damme // J. Chem. Ecol. – 2002. – Vol. 28. – P. 2429–2448.
189. Mathieu, Y. Cytoplasmic acidification as an early phosphorylation-dependent response of tobacco cells to elicitors / Y. Mathieu [et al.] // Planta. – 1996. – Vol. 199. – P. 416–424.
190. Mattiacci, L. Induction of parasitoid attracting synomone in brussel sprouts plants by feeding of *Pieris brassicae* larvae: role of mechanical damage and herbivore elicitor / L. Mattiacci, M. Dicke, A. M. Posthumus // J. Chem. Ecol. – 1994. – Vol. 20. – P. 2229–2247.
191. Mattiacci, L. Glucosidase: an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps / L. Mattiacci, M. Dicke, M. A. Posthumus // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1995. – Vol. 92. – P. 2036–2040.
192. Mattiacci, L. Systemically induced plant volatiles emitted at the time of “danger” / L. Mattiacci [et al.] // J. Chem. Ecol. – 2001. – Vol. 27. – P. 2233–2252.
193. Mayer, R. Multitrophic interactions of the silverleaf whitefly, host plants, competing herbivores, and phytopathogens / R. T. Mayer [et al.] // Arch. Insect Biochem. Physiol. – 2002. – Vol. 51. – P. 151–169.
194. McAuslane, H. Influence of previous herbivore on behavioral and development of *Spodoptera exigua* larvae on glanded and glandless cotton / H. J. McAuslane, H. T. Alborn // Entomol. Exper. Appl. – 2000. – Vol. 97. – P. 283–291.
195. McCloud, E. Herbivore and caterpillar regurgitants amplify the wound-induced increases in jasmonic acid but not nicotine in *Nicotiana glauca* / E. S. McCloud, I. T. Baldwin // Planta. – 1997. – Vol. 203. – P. 430–435.

196. McConn, M. Jasmonate is essential for insect defense in *Arabidopsis* / M. McConn, R. [et al.] // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1997. – Vol. 94. – P. 5473 – 5477.
197. Meiners, T. Induction of plant synomones by oviposition of a phytophagous insect / T. Meiners, M. Hilker // *J. Chem. Ecol.* – 2000. – Vol. 26. – P. 221–232.
198. Meiners, T. Plants' defensive responses towards insect oviposition / T. Meiners, M. Hilker // *IOBC / WPRS Bull.* – 2002. – Vol. 25. – P. 165–168.
199. Michelakis, S. Integrated control of *Frankliniella occidentalis* in Grete-Greece / S. E. Michelakis, A. Amri // *IOBS / WPRS Bull.* – 1997. – Vol. 20, N 4. – P. 169–176.
200. Michereff, M. F. Volatiles Mediating a Plant-Herbivore-Natural Enemy Interaction in Resistant and Susceptible Soybean Cultivars / M. F. Michereff [et al.] // *J. Chem. Ecol.* – 2011. – Vol. 37. – P. 273–285.
201. Moran, P. J. Molecular responses to aphid in *Arabidopsis* in relation to plant defense pathways // P. J. Moran, G. A. Thompson // *Plant Physiol.* – 2001. – Vol. 125. – P. 1074–1085.
202. Musser R. O. Caterpillar labial saliva alters tomato plant gene expression / R. O. Musser [et al.] // *J. Chem. Ecol.* – 2012. – Vol. 38. – P. 1387–1401.
203. Neveu, N. Systemic release of herbivore-induced plant volatiles by turnips infested by concealed root-feeding larvae *Delia radicum* L. / N. Neveu [et al.] // *J. Chem. Ecol.* – 2002. – Vol. 28. – P. 1717–1732.
204. O'Donnell, P. J. Ethylene as a signal mediating the wound response of tomato plants / P. J. O'Donnell [et al.] // *Science.* – 1996. – Vol. 274. – P. 1914 – 1917.
205. Oluwafemi S. Behavioral responses of the leafhopper, *Cicadulina storeyi* China, a major vector of maize streak virus, to volatile cues from intact and leafhopper-damaged maize / S. Oluwafemi [et al.] // *J. Chem. Ecol.* – 2011. – Vol. 37. – P. 40–48.
206. Omer, A. D. Chemically-induced resistance against multiple pests in cotton / A. D. Omer [et al.] // *Intern. J. Pest Manag.* – 2001. – Vol. 47, N 1. – P. 49 – 54.

207. Pare, P.W. Plant volatile signals in response to herbivore feeding. / P. W. Pare, J. H. Tumlinson // Florida Entomologist. – 1996. – Vol. 79. – P. 93–103.
208. Pare, P.W. De novo biosynthesis of volatiles induced by insect herbivory in cotton plants / P. W. Pare, J. H. Tumlinson // Plant Physiol. – 1997. – Vol. 114. – P. 1161–1671.
209. Pare, P.W. Cotton volatiles synthesized and released distal to the site of insect damage / P. W. Pare, J. H. Tumlinson // Phytochemistry. – 1998. – Vol. 47. – P. 521–526.
210. Paulson, G. S. Effect of a plant growth regulator prohexadione-calcium on insect pests of apple and pear / G. S. Paulson, L. A. Hull, D.J. Biddinger // J. Econom. Entomol. – 2005. – Vol. 98, N 2. – P. 423–431.
211. Peters, R. Anti-inflammatory effects of the products from *Wilbrandia ebracteata* on carrageenan-induced pleurisy in mice / R. Peters, T. Saleh, M. Lora // Life Sci. – 1999. – Vol. 64. – P. 2429–2437.
212. Pettersson, J. Winter host component reduces colonization of summer host by the bird-cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera: Aphididae), and other cereal aphids in the field / J. Pettersson [et al.] // J. Chem. Ecol. – 1994. – Vol. 20. – P. 25–65.
213. Pickett, J. F. Exploiting behaviorally active phytochemicals in crop protection / J. F. Pickett, L. J. Wadhams, Ch. M. Woodcock // Phytochemistry and agriculture. – Oxford, 1993. – P. 62–75.
214. Pickett J. A. Switching on plant genes by external chemical signals / J. A. Pickett, G. M. Poppy // Trends Plant Sci. – 2001. – Vol. 6, N 4. – P. 137–139.
215. Pieters, C. M. Systemic resistance in Arabidopsis induced by biocontrol bacteria is independent of salicylic acid and pathogenesis-related gene expression / C. M. Pieters [et al.] // Plant Cell. – 1996. – Vol. 8. – P. 1225–1237.
216. Pieters, C. M. A novel signaling pathway controlling induced systemic resistance in Arabidopsis / C. M. Pieters [et al.] // Plant Cell. – 1998. – Vol. 10. – P. 1571–1580.

217. Ponti, O. M. B. Resistance in *Cucumis sativus* L. to *Tetranychus urticae* Koch. The genuineness of the resistance / O.M.B. Ponti // Euphytica. – 1978. – Vol. 27. – P. 435–439.
218. Potting, R. P. J. Host microhabitat location by stem-borer parasitoid *Cotesia flavipes*: the role of herbivore volatiles and locally and systemically induced plant volatiles / R. P. J. Potting, L. E. M. Vet, M. Dicke // J. Chem. Ecol. – 1995. – Vol. 21. – P. 525–539.
219. Puthoff, D. Tomato pathogenesis-related protein genes are expressed in response to *Trialeurodes vaporariorum* and *Bemisia tabaci* biotype B feeding / D. P. Puthoff [et al.] // J. Chem. Ecol. – 2010. – Vol. 36. – P. 1271–1285.
220. Puyssseleeyer, V. Oviposition *Orius laevigatus* increase tomato resistance against *Frankliniella occidentalis* by inducing the wound responses / V. Puyssseleeyer, M. Höfte, P. Clereq // Arthropod – Plant Interaction. – 2011. – Vol. 5. – P. 71–80.
221. Ray, J. Les maladies cryptogamiques des vegetaus / J. Ray // Revue Generale Bot. – 1901. – Vol. 13. – P. 145–151.
222. Razdoburdin, V. A. Spider mite *Tetranychus urticae* K. and thrips onion (*Thrips tabaci* L.) on the cucumber plant in glasshouse: interaction between pests / V. A. Razdoburdin // 13-th Intern. Congr. Plant Protect.: abstracts. – Hague, 1995. – P. 684.
223. Rodrigues-Saona, C. Exogenous methyl jasmonate induces volatiles emission in cotton plant. / C. Rodrigues-Saona [et al.] // J. Chem. Ecol. – 2001. – Vol. 27. – P. 679–695.
224. Rodrigues-Saona, C. *Ligus hesperus* feeding and salivary gland extracts induce volatile emissions in plants / C. Rodrigues-Saona [et al.] // J. Chem. Ecol. – 2002. – Vol. 28. – P. 1733–1747.
225. Rodriguez-Saona, C. R. Volatile emissions triggered by multiple herbivore damage: beet armyworm and whitefly feeding on cotton plants / C. Rodrigues-Saona, S. J. Crafts-Brandner, L. A. Canas // J. Chem. Ecol. – 2003. – Vol. 29. – P. 2539–2550.

226. Rodriguez-Saona, C. R. Induced plant responses to multiple damagers: differential effects on the performance of an herbivore and its parasitoid / C. R. Rodriguez-Saona, J. Chalmers, S. Raj [et al.] // *Oecologia*. – 2005. – Vol. 143. – P. 566–577.
227. Rodriguez-Saona, C. R. Molecular, biochemical, and organismal analyses of tomato plants simultaneously attacked by herbivores from two feeding guilds / C. R. Rodriguez-Saona [et al.] // *J. Chem. Ecol.* – 2010. – Vol. 36. – P. 1043–1057.
228. Rojas, J. C. Influence of host plant damage on host-feeding behavioral of *Mamestra brassicae* L. / J. C. Rojas // *Environm. Entomol.* – 1999. – Vol. 28. – P. 588–593.
229. Rojas, M.G. Tri-Trophic level impact of host plant linamarin and lotaustralin on *Tetranychus urticae* and its predator *Phytoseiulus persimilis* / M. G. Rojas, J. A. Morales-Ramos // *J. Chem. Ecol.* – 2010. – Vol. 36. – P. 1354–1362.
230. Rojo, E. Reversible protein phosphorylation regulates jasmonic acid-dependent and -independent wound signal transduction pathways in *Arabidopsis thaliana* / E. Rojo [et al.] // *Plant J.* – 1998. – Vol. 13. – P. 153–165.
231. Rose, U. S. R. Volatile semiochemicals released from undamaged cotton leaves / U. S. R. Rose [et al.] // *Plant Physiol.* – 1996. – Vol. 111. – P. 487–495.
232. Rose, U. S. R. Specificity of systematically released cotton volatiles as attractants for specialist and generalist wasps / U. S. R. Rose, A. Manukian, J. H. Tumlinson // *J. Chem. Ecol.* – 1998. – Vol. 24. – P. 303–319.
233. Ross, A. F. Systemic acquired resistance induced by localized virus infection in plants / A. F. Ross // *Virology*. – 1961. – Vol. 14. – P. 340–358.
234. Runyon, J. B. Volatile chemical cues guide host location by parasitic plants / J. B. Runyon, M. C. Mescher, C. M. De Moraes // *Science*. – 2006. – Vol. 313. – P. 1964–1967.
235. Ryals, J. A. Systemic acquired resistance / J. A. Ryals, S. Uknes, E. Ward // *Plant Physiol.* – 1994. – Vol. 104. – P. 1109–1112.

236. Ryan, C. A. Protease inhibitors in plants: genes for improving defense against insect and pathogens / C. A. Ryan // *Ann. Rev. Phytopathol.* – 1990. – Vol. 28. – P. 425–449.
237. Ryu, C. M. Plant growth-promoting rhizobacteria systemically protect *Arabidopsis thaliana* against Cucumber mosaic virus by a salicylic acid and NPR1-independent and jasmonic acid dependent signaling pathway / C. M. Ryu [et al.] // *Plant J.* – 2004. – Vol. 39. – P. 381–392.
238. Sabelis, M. W. Location of distant spider mite colonies by phytoseiid predators: demonstration of specific kairomones emitted by *Tetranychus urticae* and *Panonychus ulmi* / M. W. Sabelis, H. E. van de Baan // *Entomol. Exper. Appl.* – 1983. – Vol. 33. – P. 303–314.
239. Sabelis, M. W. Arrestment responses of the predatory mite, *Phytoseiulus persimilis*, to steep odour gradients of kairomones / M. W. Sabelis, J. E. Vermaat, A. Groeneveld // *Physiol. Entomol.* – 1984. – Vol. 9. – P. 437–446.
240. Sabelis, M. W. Long-range dispersal and searching behavioral / M. W. Sabelis, M. Dicke // *Spider mites: their biology, natural enemies and control.* – Amsterdam, 1985. – Vol. 1. – P. 141–160.
241. Sanchez, J. A. Response of the Anthocorids *Orius laevigatus* and *Orius albidipennis* and the Phytoseiid *Amblyseius cucumeris* for control of *Frankliniella occidentalis* in commercial crops of sweet peppers in plastics houses in Murcia (Spain) / J. A. Sanchez [et al.] // *IOBS / WPRS Bull.* – 1997. – Vol. 20, N 4. – P. 177–185.
242. Sauge, M. Genotypic variation in induced resistance and induced susceptibility in the peach *Myzus persicae* aphid system / M. H. Sauge [et al.] // *Oikos.* – 2006. – Vol. 113. – P. 305–313.
243. Schittko, U. Eating the evidence? *Manduca sexta* larvae can not disrupt specific jasmonate induction in *Nicotiana attenuata* by rapid consumption / U. Schittko, C. A. Preston, I. T. Baldwin // *Planta.* – 2000. – Vol. 210, N 2. – P. 343–346.

244. Schwartzberg, E. Pea aphids, *Acyrtosiphon Pisum*, suppress induced plant volatiles in broad bean, *Vicia Faba* / E. Schwartzberg, K. Böröczky, J. H. Tumlinson // J. Chem. Ecol. – 2011. – Vol. 37. – P.1055–1062.
245. Scott I. M. Response of a generalist herbivore *Trichoplusia ni* to jasmonate-mediated induced defense in tomato / I. M. Scott, J. S. Thaler, G. G. Scott // J. Chem. Ecol. – 2010. – Vol. 36. – P. 490–499.
246. Shamshev, I. Behavioural responses of western flower thrips (*Frankliniella occidentalis* (Pergande)) to extract from meadow-sweet (*Filipendula ulmaria* Maxim.): laboratory and field bioassays / I. Shamshev [et al.] // Arch. Phytopathol. Plant Protect. – 2003. – Vol. 36, N 2. – P. 111–118.
247. Shapiro, A. M. Hypersensitivity reaction of *Brassica nigra* L. (*Cruciferae*) kills eggs of *Pieris butterflies* (*Lepidoptera: Pieridae*) / A. M. Shapiro, J. E. Vay // Oecologia. – 1987. – Vol. 71. – P. 631–632.
248. Shimoda, T. Response of predatory insect *Scolothrips takahashi* toward herbivore-induced plant volatiles under laboratory and field conditions / T. Shimoda [et al.] // J. Chem. Ecol. – 1997. – Vol. 23. – P. 2033–2048.
249. Shimoda, T. Olfactory responses of two specialist insect predators of spider mites toward plant volatiles from lima bean leaves induced by jasmonic acid and/or methyl salicylate / T. Shimoda [et al.] // Appl. Entomol. Zool. – 2002. – Vol. 37, N 4. – P. 535–541.
250. Shiojiri, K. Oviposition preferences of herbivores are affected by tritrophic interaction webs / K. Shiojiri, J. Takabayashi, S. Yano // Ecol. Lett. – 2002. – Vol. 5. – P. 186–192.
251. Shulaev, V. Systemic movement of salicylic acid in virus inoculated tobacco / V. Shulaev, J. Leon, I. Raskin // Plant Physiol. – 1994. – Vol. 105, N 1. – P. 15.
252. Shulaev, V. Airborne signalling by methyl salicylate in plant pathogen resistance / V. Shulaev, P. Silverman, I. Raskin // Nature. – 1997. – Vol. 385. – P. 718–721.
253. Silva, R. Diamondback moth oviposition: effects of host plant and herbivory / R. Silva, M. J. Furlong // Entomol. Exper. Appl. – 2012. – Vol. 143. – P. 218–230.

254. Silva, R. How predictable are behavioral responses of insects to herbivore induced changes in plants Responses of two congeneric thrips to induced cotton plants / R. Silva [et al.] // PLoS One. – 2013. – Vol. 8, N 5. – P. 63611.1–63611.9.
255. Sout, M. J. Characterization of induced resistance in tomato plants / M. J. Sout, S. S. Duffey // Entom. Exper. Appl. – 1996. – Vol. 79. – P. 273–283.
256. Stanjek, V. Changes in the leaf surface chemistry of *Apium graveolens* (*Apiaceae*) stimulated by jasmonic acid and perceived by a specialist insect / V. Stanjek [et al.] // Helvetica Chimica Acta. – 1997. – Vol. 80. – P. 1408–1420.
257. Staswick, P. E. Jasmonic acid-signaled responses in plants / P. E. Staswick, C. C. Lehman // Induced plant defenses against pathogens and herbivores: biochemistry, ecology and agriculture. – St. Paul, 1999. – P. 117–136.
258. Stout, M. Characterization of induced resistance in tomato plants / M. J. Stout, S. S. Duffey // Entomol. Exper. App. – 1996. – Vol. 79, N 3. – P. 273 – 283.
259. Stout, M. J. Specificity of induced resistance in the tomato, *Lycopersicon esculentum* / M. J. Stout [et al.] // Oecologia. – 1998. – Vol. 113. – P. 74–91.
260. Stout, M. J. Signal interactions in pathogen and insect attack: systemic plant-mediated interactions between pathogens and herbivores of the tomato, *Lycopersicon esculentum* / M. J. Stout [et al.] // Physiol. Molec. Plant Pathol. – 1999. – Vol. 54. – P. 115–130.
261. Sugang, R. Null mutations of the *Dictyostelium cyclic* nucleotide phosphodiesterase gene block chemotactic cell movement in developing aggregates / R. Sugang [et al.] // Develop. Biol. – 1997. – Vol. 192. – P. 181–192.
262. Sugimoto, K. Induced defense in lima bean plants exposed to the volatiles from two-spotted spider mite-infested conspecifics independent of the major protein expression / K. Sugimoto [et al.] // J. Plant Interac. – 2013. – Vol. 8, N 3. – P. 219–224.
263. Sun, J. Cucurbitacin Q: a selective STAT3 activation inhibitor with potent antitumor activity / J. Sun [et al.] // Oncogene. – 2005. – Vol. 24. – P. 3236–3245.

264. Suzuki, H. Effects of elevated peroxidase levels and corn earworm feeding on gene expression in tomato / H. Suzuki [et al.] // J. Chem. Ecol. – 2012. – Vol. 38. – P. 1247–1263.
265. Takabayashi, J. Variation in composition of predator-attracting allelochemicals emitted by herbivore-infested plants: relative influence of plant and herbivore / J. Takabayashi [et al.] // Chemoecology. – 1991. – Vol. 2. – P. 1–6.
266. Takabayashi, J. a. Volatile herbivore-induced terpenoids in plant-mite interactions: variation caused by biotic and abiotic factors / J. Takabayashi, M. Dicke, M. A. Posthumus // J. Chem Ecol. – 1994. – Vol. 20. – P. 1329–1354.
267. Takabayashi, J. b. Leaf age affects composition of herbivore-induced synomones and attraction of predatory mites / J. Takabayashi [et al.] // J. Chem. Ecol. – 1994. – Vol. 20. – P. 373–386.
268. Tallamy, D. W. Phytochemical induction by herbivores / D. W. Tallamy, M. J. Raupp. – N.-Y., 1991. – P. 431–433.
269. Tallamy, D. Long- and short - term effect of cucurbitacin consumption on *Acalymma vittatum* (Coleoptera: Chrysomellidae) fitness / D. Tallamy, P. Gorski // Environm. Entomol. – 1997. – Vol. 26, N 3. – P. 672–677.
270. Thaler, J. S. Induced resistance in agricultural crop: effects of jasmonic acid on herbivore and yield in tomato plant / J. S. Thaler // Environm. Entomol. – 1999. – Vol. 28. – P. 30–37.
271. Thaler, J. S. Jasmonate-mediated induced plant resistance affects a community of herbivores / J. S. Thaler [et al.] // Ecol. Entomol. – 2001. – Vol. 26, N 3. – P. 312–324.
272. Thaler, J. S. Antagonism between jasmonate- and salicylate-mediated induced plant resistance: effects of concentration and timing of elicitation on defense-related proteins, herbivore, and pathogen performance in tomato / J. S. Thaler, A. L. Fidantsef, R. M. Bostock // J. Chem. Ecol. – 2002. – Vol. 28. – P. 1131–115.
273. Tooker, J. F. Jasmonate in lepidopteran eggs and neonates / J. F. Tooker, C. M. De Moraes // J. Chem. Ecol. – 2005. – Vol. 31. – P. 2753–2759.

274. Tooker, J. F. Jasmonate, salicylate, and benzoate in insect eggs / J. F. Tooker, C. M. De Moraes // J. Chem. Ecol. – 2007. – Vol. 33. – P. 331–343.
275. Trichilo, P. J. Predation on spider mite eggs by the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae), an opportunist in a cotton agroecosystem / P. J. Trichilo, T. F. Leigh // Environm. Entomol. – 1986. – Vol. 15. – P. 821–825.
276. Tumlinson, J. H. Plant production of volatiles semiochemicals in response to insect-derived elicitors. / J. H. Tumlinson, P. W. Pare, W. J. Lewis // Insect-plant interactions and induced plant defense. Novartis Foundation symposium 223. – Chichester, 1999. – P. 95–109.
277. Turlings, T. C. J. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host- seeking parasitic wasp / T. C. J. Turlings, J. H. Tumlinson // Science. – 1990. – Vol. 250. – P. 1251–1253.
278. Turlings, T. C. J. Systemic releases of chemical signals by herbivore-injured corn / T. C. J. Turlings, J. H. Tumlinson // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1992. – Vol. 89. – P. 8399–8402.
279. Van de Ven, W. T. G. Activation of novel signaling pathways by phloem feeding whiteflies / W.T.G van de Ven [et al.] // IOBC / WPRS Bull. – 2002. – Vol. 25, N 6. – P. 33–40.
280. Van den Boom, C. E. M. Qualitative and quantitative variation among volatile profiles induced by Tetranychus urticae feeding on plants from various families / C. E. M. Van den Boom [et al.] // J. Chem. Ecol. – 2004. – Vol. 30. – P. 69–89.
281. Van Loon, L. C. Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria / L. C. van Loon, P. Bakker, C. Pieters // Ann. Rev. Phytopathol. – 1998. – Vol. 336. – P. 453–483.
282. Van Wees, C. S. M. Differential induction of systemic resistance in Arabidopsis by biocontrol bacteria. / C.S. M. Van Wees [et al.] // Molec. Plant-Microbe Interact. – 1997. – Vol. 10. – P. 716–724.
283. Wang, X. The role of phospholipase D in signaling cascades / X. Wang // Plant Physiol. – 1999. – Vol. 120. – P. 645–651.

284. Walling, L. L. The myriad plant responses to herbivores / L. L. Walling // J. Plant Growth Regul. – 2000. – Vol. 99. – P. 195–216.
285. Wason, E. L. A Genetically-based latitudinal cline in the emission of Herbivore-Induced Plant Volatile Organic Compounds / E. L. Wason, A. A. Agrawal, M. D. Hunter // J. Chem. Ecol. – 2013. – Vol. 39. – P. 1101–1111.
286. Weiler, E. W. Octadecanoid and hexadecanoid signaling in plant defence / E. W. Weiler [et al.] // Insect-plant interactions and induced plant defense. Novartis Foundation symposium 223. – Chichester, 1999. – P. 191–204.
287. Whittaker, R. H. Allelochemicals chemical interactions between species / R. H. Whittaker, P. P. Feeny // Science. – 1971. – Vol. 171. – P. 757 – 770.
288. White, R. F. Acetylsalicylic acid (aspirin) induced resistance to tobacco mosaic virus in tobacco / R. F. White // Virology. – 1979. – Vol. 99. – P. 410–412.
289. Yang, J. Whitefly infestation of pepper plants elicits defence responses against bacterial pathogens in leaves and roots and changes the below-ground microflora / J. W. Yang [et al.] // J. Ecol. – 2011. – Vol. 99, N 1. – P. 46–56.
290. Zaki, F. N. Rearing of two predators, *Orius albidepennisi* (Reut.) and *Orius laevigatus* (Fieber) (*Heteroptera*, *Anthocoridae*) on some insect larvae / F. N. Zaki // J. Appl. Entomol. – 1989. – Vol. 107, N 1. – P. 107–109.
291. Zarate, S. I. Silverleaf whitefly induces salicylic acid defenses and suppresses effectual jasmonic acid defenses / S. I. Zarate, L. A. Kempema, L. L. Walling // Plant Physiol. – 2007. – Vol. 143. – P. 866–875.
292. Zehnder, G.W. Microbe-induced resistance against pathogens and herbivores: evidence of effectiveness in agriculture / G.W. Zehnder // Induced plant defenses against pathogens and herbivores. – 1999. – P. 335 – 355.
293. Zhang, P. J. Whiteflies interfere with indirect plant defense against spider mites in Lima bean / P. J. Zhang [et al.] // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2009. – Vol. 106, N 50. – P. 21202–21207.
294. Zhang, P. J. Jasmonate and ethylene signaling mediate whitefly-induced interference with indirect plant defense in *Arabidopsis thaliana* / P.J. Zhang [et al.] // New Phytologist. – 2013. – Vol. 197, N 4. – P. 1291–1299.

295. Zhang, S. The tobacco wounding-activated mitogen-activated protein kinase is encoded by SIPK / S. Zhang, D. F. Klessig // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1998. – Vol. 95. – P. 7225–7230.

Список иллюстрационного материала

Рисунок 1. Четырехкамерный ольфактометр

Рисунок 2. Схема ольфакторного эксперимента с помощью четырехкамерного ольфактометра.

Рисунок 3 Схема двухкамерного ольфактометра.

Рисунок 4. Контактно-вкусовая ориентация имаго калифорнийского трипса на растения огурца посевного, поврежденные этим же видом фитофага.

Рисунок 5. Влияние повреждений калифорнийским трипсом огурца посевного на численность дочернего поколения данного фитофага

Рисунок 6. Ольфакторная реакция имаго калифорнийского трипса на интактные листья огурца посевного, при повреждении у растений первого настоящего листа этим же видом фитофага.

Рисунок 7. Контактно-вкусовая ориентация паутинного клеща и оранжерейной белокрылки на растения огурца посевного, поврежденные личинками калифорнийского трипса

Рисунок 8. Влияние повреждений растений огурца посевного калифорнийским трипсом на численность дочернего поколения паутинного клеща и оранжерейной белокрылки.

Рисунок 9. Контактно-вкусовая ориентация фитофагов на растения огурца посевного, предварительно заселенных оранжерейной белокрылкой.

Рисунок 10. Влияние питания имаго оранжерейной белокрылкой на растениях огурца посевного на численность дочернего поколения фитофагов.

Рисунок 11. Контактно-вкусовая ориентация имаго калифорнийского трипса и оранжерейной белокрылки на растения огурца посевного, поврежденные паутинным клещом.

Рисунок 12. Ольфакторная реакция имаго калифорнийского трипса на интактные вторые настоящие листья огурца посевного при повреждении паутинным клещом первого настоящего листа растений.

Рисунок 13. Влияние повреждений растений огурца посевного паутиным клещом на численность дочернего поколения калифорнийского трипса и оранжерейной белокрылки.

Рисунок 14. Контактная ориентация хищного клопа ориуса на интактные настоящие листья огурца посевного при повреждении фитофагами семядольных листьев растения

Рисунок 15. Контактная ориентация хищного клопа ориуса на интактные вторые настоящие листья огурца посевного, при повреждении фитофагами первого настоящего листа растения.

Рисунок 16. Зависимость степени привлечения хищного клопа ориуса на интактные листья огурца посевного от видовой принадлежности трофически связанных фитофагов, повреждающих растение.

Рисунок 17. Системное действие Хитозара Ф 7% в.р.к. и Иммуноцитифита на привлечение к растениям огурца посевного фитофагов при обработке препаратами семядольных листьев.

Рисунок 18. Системное действие Хитозара Ф 7% в.р.к. и Иммуноцитифита на привлечение к растениям огурца посевного фитофагов при обработке первого настоящего листа.

Рисунок 19. Системное влияние Хитозара Ф 7% в.р.к. и Иммуноцитифита на привлечение фитофагов к обработанным растениям огурца посевного.

Рисунок 20. Системное действие Хитозара Ф 7% в.р.к. на ольфакторную реакцию имаго калифорнийского трипса при обработке первого настоящего листа огурца посевного.

Рисунок 21. Системное действие Хитозара Ф 7% в.р.к. и Иммуноцитифита на численность потомства фитофагов при обработке огурца посевного.

Рисунок 22. Системное действие Хитозара М 7% в.р.к. на привлечение фитофагов к обработанным растениям огурца посевного.

Рисунок 23. Ольфакторная реакция имаго калифорнийского трипса на интактные вторые настоящие листья огурца посевного при обработке первого настоящего

листа растений Хитозаром М 7% в.р.к.

Рисунок 24. Системное действие Циркона на привлечение фитофагов к обработанным растениям огурца посевного.

Рисунок 25. Системное действие Циркона на ольфакторную реакцию имаго калифорнийского трипса при обработке растений огурца посевного.

Рисунок 26. Системное действие Хитозара М 7% в.р.к. и препарата Циркон на численность дочернего поколения фитофагов при обработке растений огурца посевного.

Таблица 1. Ольфакторная реакция имаго калифорнийского трипса на неповрежденные настоящие листья огурца посевного, при повреждении у растения семядольных листьев этим же видом фитофага.

Таблица 2. Контактно-вкусовая ориентация и численность дочернего поколения паутинного клеща при повреждении всходов огурца посевного этим же видом фитофага

Таблица 3. Ольфакторная реакция имаго калифорнийского трипса на растения огурца посевного, при повреждении паутинным клещом семядольных листьев.

Таблица 4. Содержание летучих органических соединений в экстрактах необработанных настоящих листьях огурца посевного при обработке семядольных листьев препаратом Иммуноцитифит

Таблица 5. Содержание летучих органических соединений в экстрактах необработанных настоящих листьях огурца посевного при обработке первого настоящего листа препаратом Хитозар Ф.

Таблица 6. Содержание летучих органических соединений в экстрактах необработанных листьев огурца посевного при обработке растений Хитозаром М.

Таблица 7. Содержание летучих органических соединений в экстрактах необработанных настоящих листьев огурца посевного при обработке семядольных листьев препаратом Циркон.

Таблица 8. Системное действие Хитозара М на привлечение хищного клопа ориуса к растениям огурца посевного.

Таблица 9. Системное действие Хитозара М на привлечение хищного клопа ориуса к растениям огурца посевного.

Приложение 1.

Демографический состав дочерней популяции паутинного клеща после
обработки огурца посевного в фазу первого настоящего листа
хитозансодержащими индукторами устойчивости

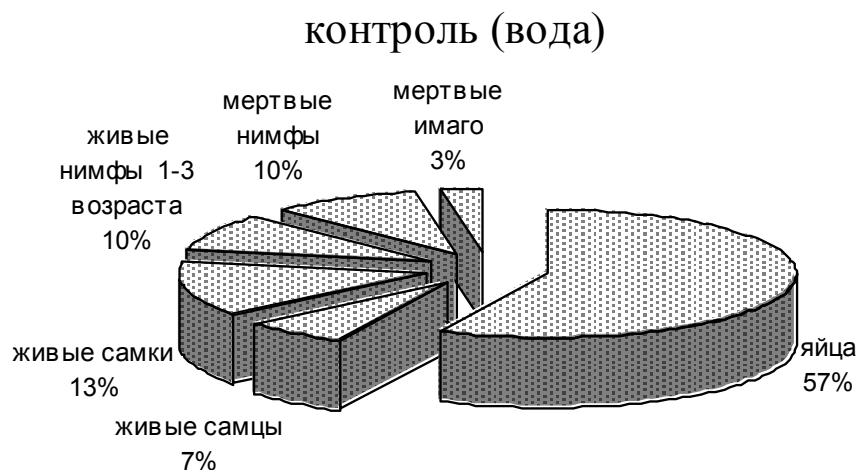


Диаграмма 1.

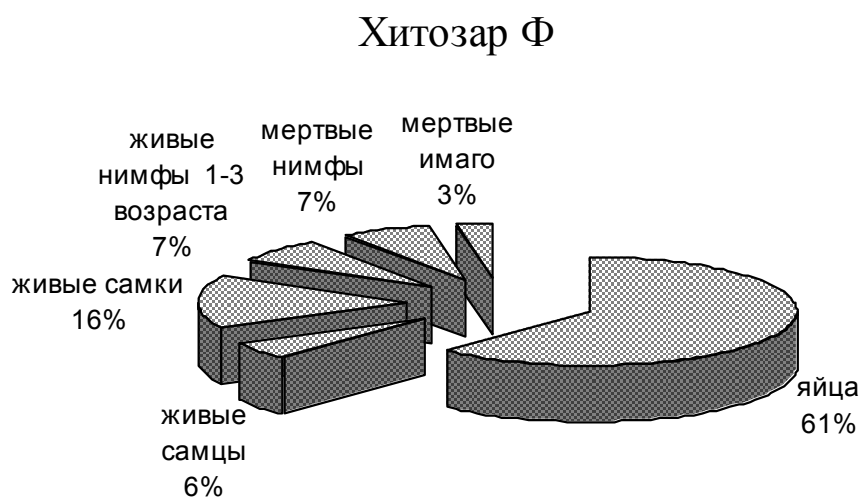


Диаграмма 2.

Хитозар М

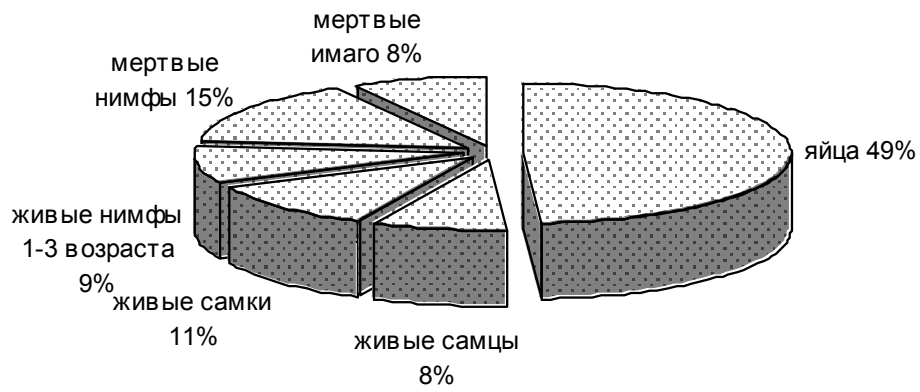


Диаграмма 3.