

УДК 632.654/.938.1+582.681.71

ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ ПАУТИННОГО КЛЕЩА *TETRANYCHUS URTICAE* КОСН: ВЛИЯНИЕ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ЛИСТЬЕВ РАЗНЫХ ЯРУСОВ ОГУРЦА НА ПОВЕДЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ФИТОФАГА

В.А. Раздобурдин, Г.Е. Сергеев

Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург

Пищевая специализация фитофагов, обусловленная особенностями физиологии их питания и пищеварения, направлена на наиболее эффективное использование корма и является основой явлений устойчивости растений к консументам. Исследовалась пищевая специализация паутинного клеща – одного из главных вредителей огурца в теплицах. В теплице ВИЗР на контрастных по устойчивости к вредителю сортообразцах огурца Грибовчанка F1 (Россия) и Вр. к-2732 (Бангладеш, образец из Мировой коллекции ВИР) изучалось размещение особей клеща по ярусам листьев главного побега. В лабораторных условиях на высечках из листьев разных ярусов оценивалось избирательное поведение самок при питании, их плодовитость и развитие фитофага от яйца до имаго. Показано, что развитие клеща определяется генотипическими свойствами растений, но при различной его численности на сортообразцах вредитель количественно преобладает на листьях верхних ярусов. Установлено, что морфофизиологические особенности метамеров разных ярусов, обусловленные их возрастным состоянием, влияют на поведение и развитие фитофага, что может зависеть от генотипических свойств огурца. На обоих сортообразцах огурца предпочтительнее вредителем листовых пластинок для питания, плодовитость самок, а на Грибовчанке – и выживаемость ювенильных особей фитофага, возрастают от нижних ярусов листьев к верхним. В отличие от Грибовчанки, на Вр. к-2732, растения которого способны к образованию кукурбитаинов, связи выживаемости неполовозрелых особей с морфофизиологическим состоянием листьев не выявлено. Предполагается, что эти вещества вторичного обмена могут определять высокую смертность личинок клеща, но на плодовитость вредителя влияют существенно слабее. Условия для питания и развития фитофага, улучшающиеся от нижних ярусов листьев к верхним, в совокупности с особенностями поведения паутинного клеща создают предпосылки для вспышки роста его численности на растениях.

Ключевые слова: устойчивость огурца к паутинному клещу, онтогенетическая пищевая специализация вредителя.

Основой взаимоотношений растений и фитофагов является удовлетворение пищевых потребностей консументов. В процессе длительной сопряженной эволюции в системах «растение – фитофаги» автотрофы приобретали черты, обеспечивающие им самозащиту, предохранение от повреждений консументами. Приспособления фито-

фагов к растениям были направлены на наиболее эффективное их использование как источника пищи и среды обитания. Результатом коэволюции явилось: у растений – становление систем иммуногенетических механизмов, ограничивающих жизнедеятельность биотрофов; у фитофагов – формирование пищевой специализации, обеспе-

чивающей им относительно гомеостатические условия питания и стабилизацию поступления необходимых организму энергетических и пластических веществ (Вилкова, Шапиро, 1973; Шапиро 1985). Знание пищевой специализации фитофагов необходимо для понимания сущности их вредоносности, для разработки и совершенствования методов выявления устойчивых к вредителям форм растений в процессе селекции новых сортов и гибридов.

Пищевая специализация фитофагов имеет различные категории: гостальная, онтогенетическая, топическая [Слепян, 1973; Шапиро, 1985]. Гостальная специализация обуславливает способность биотрофа заселять и развиваться на растениях, относящихся к определенным систематическим группам. Онтогенетическая специализация фитофага связана с приуроченностью в питании к определенным возрастным периодам развития растения и его органов, обуславливающих их морфофизиологическое состояние. Топическая специализация обуславливает способность консумента получать полноценную пищу при условии его локализации на определенных органах растения (органотропность) и их тканях (гистотропность).

Паутинный клещ – широко распространенный вредитель огурца в теплицах, недобор урожая культуры от которого при отсутствии мер по защите растений может составлять 40–60% и более. Высокая плодовитость и сравнительно короткий преимагинальный период в онтогенезе вредителя, низкая в условиях теплиц естественная смертность на огурце, а также способность к партеногенезу обуславливают быстрый рост численности его популяций.

Методика исследований

Исследования проводились в теплице ВИЗР на вегетирующих растениях и в лабораторных условиях на двух сортаобразцах огурца: Грибовчанка F1 (Россия); Вр. к-2732 (Бангладеш, образец из Мировой коллекции ВИР). Данные сортаобразцы являются полярными по групповой устойчивости к вредителям, в том числе – к паутинному клещу. Растения пчелоопыляемого Вр. к-2732 способны к образованию кукурбитаценов – веществ вторичного обмена из группы тетрациклических тритерпеноидов, характерных для сем. Cucurbitaceae. Партенокарпический гибрид Грибовчанка генетически не способен к образованию этих веществ, теневыносливый, хорошо переносит резкие колебания температуры, сравнительно холодостойкий. В теплице растения выращивались в вегетационных сосудах, содержащих 5 л почвы. Растения формировались в один стебель – все боковые побеги удалялись. Уход за растениями проводился в соответствии с технологией возделывания огурца в теплицах. В соответствии с планом проведения экспериментов каждый сортаобразец был представлен двумя группами растений – по 5 и по 3 экземпляра. Паутинного клеща разводили на растениях бобов.

В целях изучения характера заселения паутинным клещом листьев по вертикали побега 5 растений каждого сортаобразца в фазе 1-го настоящего листа были заселены вредителем: на листовую пластинку помещали 5 самок фитофага. Через 45 суток на растениях в фазе начала плодоношения подсчитывалось количество взрослых самок клеща на листьях 2, 6, 10, 14, 18 и 22 яруса, считая от корня. Доля особей, обитающих на указанных модельных листьях, рассчитывалась от суммы самок вредителя на данных метамерах.

В лабораторных условиях на высечках из листовых пластинок изучалось поведение и развитие паутинного клеща на листьях указанных ярусов огурца. Для этого на трех растениях, которые клещом не заселялись, из центральной части модельных листьев разных ярусов с помощью пробкового сверла (диаметр – 15 мм) вырезались высечки.

По гостальной специализации паутинный клещ – полифаг, способен питаться на растениях более чем 200 видов из 30 семейств. Огурец в теплицах – наиболее благоприятное растение для питания клеща. По органотропности вредитель – филлофаг, обитает на листьях, преимущественно на нижней их стороне. Клещ обладает колюще-сосущим ротовым аппаратом и питается содержимым клеток мезофилла листа. Заселение огурца в теплицах паутинным клещом может происходить на любой стадии онтогенеза растения, начиная с фазы семядольных листьев. При этом на семядольных листьях вредитель предпочитает питаться вдоль краев нижней стороны листовой пластинки. На настоящих листьях клещи избирают для питания центральную часть у основания листовой пластинки между основными жилками [Раздобурдин, 1984].

Онтогенетическая пищевая специализация паутинного клеща изучена недостаточно. Следует также отметить, что лист огурца является достаточно обширным местом обитания для клещей, имеющих мелкие размеры (самка – 0.3 – 0.5 мм, личинка – 0.13 – 0.15 мм). Преимагинальное развитие особей вредителя, в течение которого они в стадии личинки наиболее уязвимы при действии неблагоприятных экологических факторов, как правило, проходит на том же листе, где самкой были отложены яйца. Целью наших исследований было изучение влияния морфофизиологических особенностей листьев, обусловленных их возрастным состоянием, местоположением на побеге огурца, на поведение и развитие паутинного клеща.

Часть высечек помещалась в 75%-ый спирт для фиксации и дальнейшего морфо-анатомического анализа. Остальные высечки верхней стороной листовой пластинки укладывались в чашки Петри на влажную вату. В каждой чашке Петри располагалось 12 высечек из листа одного яруса с 3-х растений (по 4 высечки с растения). На каждую высечку кисточкой помещалось по 1 взрослой самке вредителя.

В целях получения одновозрастных самок для опыта с растений бобов линяющие дейтонимфы клеща помещались на срезаемые листья бобов, размещенные на влажной вате в кювете. На этих листьях вышедшие молодые самки питались 3 дня, после чего они кисточкой помещались в чашки Петри на высечки из листьев разных ярусов изучаемых сортаобразцов огурца. Через сутки проводили учет численности самок на высечках и подсчет количества отложенных ими яиц. После этого все имаго с высечек были удалены, а через 4 дня на них проводился учет количества личинок вредителя, вышедших из яиц. Еще через 10 дней на высечках подсчитывалось количество молодых имаго. Поскольку яйца были отложены неоплодотворенными самками, все особи потомства были самцами. По количеству клещей, покинувших высечки (по элиминации особей), определялась предпочтительность фитофагом листьев разных ярусов для питания. Плодовитость самок на листьях оценивалась по количеству отложенных на высечки яиц. Доля яиц, из которых на 4-е сутки опыта вышли личинки, является косвенным показателем продолжительности эмбрионального развития вредителя. По доле яиц, из которых сформировались в конце опыта имаго, определялась выживаемость клеща.

Поскольку предпочтительность высечек могла зависеть от физиологического состояния фитофага, определяемого пищевой ценностью кормового растения, на котором ранее развивалась популяция клеща, оценка предпочтительности листьев вредителем и его плодовитости проводилась одновременно еще в одном варианте эксперимента. В этом варианте линяющие дейтоним-

фы вредителя с растений бобов помещались на срезанный лист огурца (Мальвина F1, лист среднего яруса), помещенный на влажную вату в кювету. На этом листе вышедшие молодые самки также питались 3 дня, после чего они кисточкой помещались в чашки Петри на высечки из листьев разных ярусов изучаемых сортов образцов огурца. Через 2-е суток в чашках Петри учитывалось количество самок клеща и определялась доля особей, покинувших высечки. Эти особи, как и в 1-ом варианте, погибали в воде. На высечках, независимо от наличия или отсутствия на них самок, подсчитывалось количество отложенных яиц. Затем определялось среднее количество яиц на 1 высечку и среднее их количество на 1 самку на тех высечках, где самки присутствовали. После учета яйца с высечек были удалены с помощью кисточки. Аналогичные учеты были проведены так же на 3-и и 4-е сутки опыта. Численность яиц на высечке – показатель плодовитости исходного количества самок клеща в чашке Петри, которых можно условно назвать локальной популяцией вредителя. Данный

Результаты и обсуждение.

С ярусным местоположением листа на побеге связано определенное его возрастное состояние. Каждый лист в процессе морфогенеза растения проходит основные этапы собственного органогенеза, на которых характер морфогенетических процессов подвергается количественным и

показатель представляется важным, поскольку в период времени между учетами неизвестно, когда особи клеща покинули высечки, и от этого могло зависеть количество яиц на высечках.

Показатели предпочтительности вредителем высечек для питания, плодовитости самок, продолжительности эмбрионального развития фитофага и выживаемости ювенильных особей являются критериями антиксенотического и антибиотического влияния тканей листа на клеща.

В течение эксперимента, проводимого при 23 – 26°C, чашки Петри были защищены от прямого света и по мере необходимости в них подливалась вода. Статистическая обработка данных проводилась по общепринятым методикам с использованием компьютерных программ: STAT (разработана в ВИЗР) и Statistica 6.0. При корреляционном анализе выполнялись предварительные линеаризующие преобразования переменных, исходно связанных нелинейно [Sergeev e. a., 2014].

качественным изменениям. Чем ближе расположен лист к точке роста побега, тем он онтогенетически моложе.

Анализ заселенности вегетирующих растений паутиным клещом показал, что на неустойчивом гибриде Грибовчанка численность вредителя была в 4 раза выше в сравнении с Вр. к-2732 (табл. 1).

Таблица 1. Заселение паутиным клещом листьев разных ярусов вегетирующих растений сортов образцов огурца, различающихся по устойчивости к вредителю

Ярус листа на главном побеге	Количество самок клеща на листе, экз. (среднее \pm ст. ошибка)		Доля особей на листе от их суммы на модельных листьях, % (среднее \pm ст. ошибка)	
	Грибовчанка F1	Вр. к-2732	Грибовчанка F1	Вр. к-2732
2	10.8 \pm 1.5	1.4 \pm 0.4*	2.4 \pm 0.5	1.2 \pm 0.4*
6	39.4 \pm 6.2	7.4 \pm 4.5*	8.5 \pm 1.6	5.8 \pm 1.4
10	68.8 \pm 21.5	23 \pm 14.6*	14 \pm 4.2	17.1 \pm 5.3
14	98.4 \pm 26.8	23.6 \pm 14.4*	19.2 \pm 2.6	17 \pm 9.5
18	151.2 \pm 15.6	18 \pm 8.5*	31.6 \pm 2	21.3 \pm 11
22	118.8 \pm 23	48.2 \pm 25.3*	24.6 \pm 4.1	37.6 \pm 6.9*
Сумма особей на листьях данных ярусов	488.6 \pm 61.6	121.2 \pm 49.2*	–	–

Примечание: * – средние значения интервала ошибки, которые не перекрываются с интервалом ошибки соответствующей средней в предыдущем столбце.

На обоих сортах образцах более 50% самок клеща обитало на верхних листьях (18 и 22 ярус). Двухфакторный дисперсионный анализ полученных данных показал, что на количество особей фитофага на листовых пластинках влияют как генотипические свойства огурца ($F = 45.52$; $p \leq 0.01$), так и местоположение листа на побеге ($F = 7.76$; $p \leq 0.01$). Совместное влияние данных факторов на заселенность листьев клещом также высоко достоверно ($F = 3.52$; $p \leq 0.01$). На всех листьях количество фитофага на неустойчивом сортообразце огурца было выше, чем на устойчивом. Однако, на Вр. к-2732, в сравнении с Грибовчанкой, доля особей вредителя от их суммы на модельных ярусах на листе 2-го яруса достоверно ниже, а на листе 22 яруса – выше. Следует отметить, что высокая численность клеща на верхних ярусах листьев сформировалась не только (скорее даже – не столько) за счет особей, преимагинальное развитие которых происходило на этих листовых пластинках. Значительная доля в этой численности может принадлежать мигрантам с нижних листьев, поскольку для недиапазирующих особей клеща характерен отрицательный геотаксис [Foott, 1965]. Известно, что расселение наряду с рождаемостью и смертностью определяет характер роста численности и плотности особей, является одной из важнейших функций популяции. Показано, что

на огурце расселительная активность паутинового клеща зависит от генотипических свойств растения, обуславливающих темпы роста численности и плотности популяции вредителя [Раздобурдин, 2006].

Предположительно, относительно высокая заселенность листа 22 яруса на устойчивом сортообразце в сравнении с неустойчивым обуславливается антиксенотическими свойствами листьев нижерасположенных ярусов, ускоряющими расселение особей вредителя вверх по побегу. Очевидно, такие свойства более характерны для огурца Вр. к-2732. Это подтверждается результатами лабораторных исследований, выполненных на высечках из листьев модельных ярусов (табл. 2 – 3). Показано, что на обоих сортах образцов огурца количество клещей, стремящихся сменить кормовой субстрат, на высечках из листьев нижних ярусов в сравнении с верхними в целом выше. На Вр. к-2732 эта тенденция выражена сильнее, чем на Грибовчанке.

Данные табл. 2 и 3 характеризуют различия в элиминации самок клеща на высечках и в их суточной плодовитости по вариантам опыта, включая вид кормового растения (бобы или огурец), на листьях которых происходило предварительное питание молодых имаго вредителя. Вышедшие из дейтонимф клещи питались на этих листьях 3

Таблица 2. Пищевое поведение и развитие паутинного клеща на высечках из листьев разных (предварительное питание самок фитофага - на листьях бобов)

Ярус листа на побеге	Грибовчанка F1	Вр. к-2732
	Элиминация клещей на высечках через 1 сутки, %	
2	0	33.3 ± 13.6*
6	0	41.7 ± 14.2*
10	0	16.7 ± 10.8*
14	8.3 ± 8.3	16.7 ± 10.8
18	0	8.3 ± 8.3
22	0	0
Среднее	1.4 ± 1.4	19.4 ± 4.7*
	Кол-во яиц на высечке, экз.	
2	4.5 ± 0.4	2.3 ± 0.6*
6	7.7 ± 0.3	2.9 ± 0.9*
10	8 ± 0.4	5.4 ± 0.8*
14	8.8 ± 0.5	5.4 ± 0.9*
18	8.8 ± 0.4	7.8 ± 0.8
22	7.7 ± 0.2	8.1 ± 0.3
Среднее	7.6 ± 0.2	5.3 ± 0.4*
	Кол-во яиц, отложенных самкой за 1 сутки, экз.	
2	4.5 ± 0.4	3 ± 0.5*
6	7.7 ± 0.3	4.6 ± 0.8*
10	8 ± 0.4	6 ± 0.4*
14	8.9 ± 0.6	6 ± 0.8*
18	8.8 ± 0.4	8.3 ± 0.3
22	7.7 ± 0.2	8.1 ± 0.3
Среднее	7.6 ± 0.2	6.1 ± 0.3*
	Выход личинок из яиц на 4-е сутки опыта, %	
2	73.2 ± 4.1	87.7 ± 6.2*
6	93.6 ± 2.8	92.7 ± 3.5
10	89 ± 5.6	92.6 ± 3.3
14	87.7 ± 6.2	83.8 ± 9.6
18	92.8 ± 2.3	96.7 ± 1.8
22	98.9 ± 1.1	91 ± 5.6*
Среднее	89.5 ± 1.8	90.7 ± 2.3
	Выживаемость неполовозрелых особей, %	
2	36.7 ± 6.9	3.5 ± 3.5*
6	62.6 ± 7	31.4 ± 7.8*
10	74.6 ± 7	27.7 ± 5.6*
14	73.2 ± 8.1	13.8 ± 4.3*
18	77.8 ± 5.4	9.6 ± 3*
22	88.5 ± 3.8	20.6 ± 4.1*
Среднее	68.4 ± 3.4	18.1 ± 2.7*

Примечание: * - средние значения интервала ошибки, которые не перекрываются с интервалом ошибки соответствующей средней в предыдущем столбце.

суток (10–15% от продолжительности жизни имаго самки в 20–30 дней), что, по-видимому, повлияло на их пищевое поведение в дальнейшем.

Известно, что поведенческая адаптация животных характеризуется с одной стороны относительным постоянством, с другой – изменчивостью в пределах видовой детерминированности поведения [Мантейфель, 1980]. Физиологическое состояние животного определяет его мотивацию и влияет на поведение [Анохин, 1968]. Для поведения членистоногих характерна стереотипность ответных реакций на действие факторов внешней среды в зависимости от получаемых стимулов, однако определенная пластичность поведения под влиянием предшествующего индивидуального опыта (обучение) также может достигать значительного уровня [Детьер, Стеллар, 1967]. Среди насекомых широко распространено влияние обучения на стадии имаго на поведение при питании и откладке яиц, обеспечивающего их приспособление к конкретным условиям окружающей среды. Это позволяет сокращать затраты времени и энергии членистоногих на поиск пищи или субстрата для яйцекладки. При этом адаптивная ценность

способности к обучению зависит от широты генетически детерминированной пищевой специализации насекомого [Резник, 1993]. На примере вредной черепашки (олигофаг) на пшенице показано, что на фоне видового стереотипа пищевого поведения вредителя в пределах сорта растений, их органов и тканей разнокачественное питание вызывает существенные отклонения в поисковой деятельности фитофага, продолжительности акта питания и отдельных звеньев этого процесса [Вилкова, 1979]. Известно также, что одной из универсальных форм приспособления организмов к пище является эволюционно сложившаяся адаптивная диссоциация ферментов [Уголев, 1961]. Пищеварительными железами продуцируются именно те ферменты, которые обеспечивают расщепление основной массы необходимых типичных для данного биотрофа пищевых продуктов, что отражает направление его пищевой специализации. Ферментные приспособления, выступающие как первичные регулирующие системы организма, и регуляцию уровня функциональной напряженности пищеварительных желез относят к наиболее существенным выражениям онтогенетических адаптаций фитофагов [Вилкова, Шапиро, 1973; Вилкова, 1979]. В отношении паутинного клеща известно, что его предпочтение одних и тех же сортов огурца может в определенной степени изменяться в зависимости от физиологического состояния вредителя, обусловленного, в частности, пищевой ценностью кормовых растений, на которых он развивался в течение нескольких поколений [Раздобурдин, 1985].

В опыте после предварительного питания клещей на листьях бобов элиминация особей с высечек, явно дифференцированная по ярусам листьев, уже через сутки была очевидна на Вр. к-2732, но практически отсутствовала на Грибовчанке (табл.2). Показано влияние генотипических свойств огурца и морфофизиологического состояния листа, связанного с местоположением метамера на побеге, на суточную плодовитость самок и выживаемость преимагинальных особей (табл. 2, 4).

На устойчивом сортообразце в сравнении с неустойчивым плодовитость самок, выживаемость личинок и нимф в целом были ниже. На обоих сортообразцах плодовитость клеща на листьях нижних ярусов ниже, чем на верхних, при этом по количеству яиц вредителя на 18 и 22-ом ярусах генотипы огурца фактически не различаются. На Грибовчанке выживаемость ювенильных особей клеща увеличивается от нижних ярусов листьев к верхним, на Вр.к-2732 такая тенденция не очевидна. По продолжительности эмбрионального развития фитофага сортообразцы огурца в целом не различаются. Однако результаты двухфакторного дисперсионного анализа данных показывают, что продолжительность развития яиц вредителя на листьях разных ярусов может отличаться (табл. 4).

Интересно, что на листе 2-го яруса доля яиц, из которых вышли личинки, на устойчивом сортообразце была достоверно больше, а на листе 22-го яруса – меньше. Низкая выживаемость клеща на Вр. к-2732 предположительно связана с высоким содержанием в листьях кукурбитацинов. Смертность вредителя была максимальной в период линьки личинок в нимфу. Поскольку выживаемость фитофага на этом сортообразце не коррелирует с ярусностью листьев, можно предположить, что либо концентрация кукурбитацинов не связана с возрастным состоянием ме-

Таблица 3. Пищевое поведение и плодовитость самок паутиного клеща на высечках из листьев разных ярусов двух сортообразцов огурца (предварительное питание самок фитофага – на листе огурца Мальвина F1)

Ярус листа на побеге	Грибовчанка F1		Вр.к - 2732		Грибовчанка F1		Вр.к - 2732	
	Через 2 суток		Через 3 суток		Через 4 суток		Через 4 суток	
Элиминация клещей на высечках, %								
2	16.7 ± 11.2	25 ± 13.1	33.3 ± 14.2	50 ± 15.1	50 ± 15.1	83.3 ± 11.2*		
6	0	8.3 ± 8.3	0	25 ± 13.1*	25 ± 13.1	66.7 ± 14.2*		
10	0	8.3 ± 8.3	8.3 ± 8.3	8.3 ± 8.3	16.7 ± 11.2	25 ± 13.1		
14	0	0	0	0	0	16.7 ± 11.2*		
18	0	0	8.3 ± 8.3	0	8.3 ± 8.3	18.2 ± 12.2		
22	0	0	0	0	0	0		
Среднее	2.8 ± 2	7 ± 3.1	8.3 ± 3.3	14.1 ± 4.2	16.7 ± 4.4	35.2 ± 5.7*		
Кол-во яиц клеща на высечке, экз.								
2	4 ± 0.7	4.7 ± 0.7	1.2 ± 0.3	2.1 ± 0.6*	1.4 ± 0.5	2.1 ± 0.7		
6	6.6 ± 0.4	6.5 ± 0.7	3.8 ± 0.3	3.1 ± 0.6	5.7 ± 0.4	4.2 ± 0.9*		
10	7.7 ± 0.3	7.4 ± 0.8	4.4 ± 0.4	3.3 ± 0.4*	8 ± 0.9	6.1 ± 0.7*		
14	7.7 ± 0.2	7.8 ± 0.3	4.3 ± 0.4	3.3 ± 0.3*	8.9 ± 0.5	6.3 ± 0.7*		
18	7.5 ± 0.3	7.6 ± 0.4	4.3 ± 0.5	4.5 ± 0.3	8.3 ± 1	7.8 ± 0.8		
22	7.2 ± 0.3	7.3 ± 0.3	4.8 ± 0.2	4.3 ± 0.4	9.2 ± 0.5	9.1 ± 0.5		
Среднее	6.8 ± 0.2	6.9 ± 0.3	3.8 ± 0.2	3.4 ± 0.2	6.9 ± 0.4	5.9 ± 0.4*		
Кол-во яиц, отложенных самкой за 1 сутки, экз.								
2	5.3 ± 0.3	5.8 ± 0.3	1.8 ± 0.2	3.6 ± 0.4*	1.8 ± 0.7	4.7 ± 1.3*		
6	6.6 ± 0.4	7.1 ± 0.4	3.8 ± 0.3	4.1 ± 0.5	5.9 ± 0.4	6.3 ± 1.1		
10	7.7 ± 0.3	8.1 ± 0.4	4.8 ± 0.2	3.5 ± 0.3*	8.5 ± 0.6	6.7 ± 0.7*		
14	7.7 ± 0.2	7.8 ± 0.3	4.3 ± 0.4	3.3 ± 0.3*	8.9 ± 0.5	6.5 ± 0.8*		
18	7.5 ± 0.3	7.6 ± 0.4	4.6 ± 0.4	4.5 ± 0.3	9.1 ± 0.7	8.9 ± 0.4		
22	7.2 ± 0.3	7.3 ± 0.3	4.8 ± 0.2	4.3 ± 0.4	9.2 ± 0.5	9.1 ± 0.5		
Среднее	7.1 ± 0.2	7.3 ± 0.2	4.2 ± 0.2	3.9 ± 0.1	7.8 ± 0.4	7.5 ± 0.3		

Примечание: * - средние значения интервала ошибки, которые не перекрываются с интервалом ошибки соответствующей средней в предыдущем столбце.

Таблица 4. Влияние генотипических свойств сортообразца огурца и морфофизиологического состояния листа на поведение и преимагинальное развитие паутиного клеща

Показатели поведения и развития фитофага	Значения критериев Фишера (F) и детерминация факторов, % (P)							
	Генотипические свойства огурца		Местоположение листа на побеге		Совместное влияние факторов		Неучтенные факторы	
	F	P	F	P	F	P	P	
Эксперимент с предварительным питанием самок клеща на листьях бобов								
Элиминация клещей с высечек	13.59***	75	1.75	10	1.88	10	5	
Кол-во яиц на высечке	41.93***	63	18.62***	28	4.65***	7	2	
Кол-во яиц на 1 самку	36.56***	58	22.35***	35	2.95**	5	2	
Продолжительность эмбрионального развития	0.25	5	2.62**	51	1.31	25	19	
Выживаемость преимагинальных особей	169.1***	86	6.9***	3	18.7***	10	1	
Эксперимент с предварительным питанием самок клеща на листьях огурца								
Элиминация клещей с высечек: - на 2-е сутки опыта	1.41	23	3.56***	57	0.28	4	16	
- на 3-и сутки опыта	1.35	13	7.29***	67	1.15	11	9	
- на 4-е сутки опыта	8.85***	39	11.42***	51	1.13	5	5	
Кол-во яиц на высечке: - на 2-е сутки опыта	0.15	1	13.83***	90	0.23	2	7	
- на 3-и сутки опыта	2.4	13	13.4***	78	1.96*	10	5	
- на 4-е сутки опыта	5.74**	16	28.31***	77	1.47	4	3	
Кол-во яиц на 1 самку: - на 2-е сутки опыта	2.23	15	11.62***	77	0.17	1	7	
- на 3-и сутки опыта	0.46	4	7.98***	55	4.95***	39	7	
- на 4-е сутки опыта	0.32	2	14.4***	77	2.96**	16	5	

Примечание: * - $p \leq 0.1$; ** - $p \leq 0.05$; *** - $p \leq 0.01$

тамера, либо их концентрация в листьях различна, но во всех метамерах превышает порог токсического действия на фитофага. На плодовитость клеща наличие в листьях кукурбитацинов, по-видимому, влияет значительно слабее.

Во 2-ом варианте опыта, где молодые самки вредителя предварительно питались на огурце, элиминация клещей на высечках происходила более медленно, чем в 1-ом варианте, заметно проявилась только на 3 - 4-е сутки и была так же более интенсивной на устойчивом сортообразце. При этом достоверные различия между сортообразцами огурца в количестве особей, покинувших высечки из листьев одних и тех же ярусов (в частности – 2, 6 и 14),

были очевидны только на 4-е сутки (табл. 3). В отличие от 1-го варианта, по плодовитости самок достоверных различий между сортообразцами в целом не выявлено. Однако влияние морфофизиологического состояния листа на количество откладываемых самкой яиц, обусловленного его ярусным местоположением на побеге, проявлялось на каждую дату учета (табл. 4). На обоих генотипах огурца очевидна тенденция повышения плодовитости вредителя от листьев нижнего яруса к верхним, наиболее отчетливая на 4-е сутки опыта. Различия между сортообразцами в плодовитости самок на листьях 2, 10 и 14-го ярусов выявлены на 3 - 4-е сутки эксперимента. При этом на Вр. к-2732 на листьях 10 и 14-го ярусов самки откладывали достоверно

меньше яиц, чем на Грибовчанке (как и в первом варианте опыта), а на листе 2-го яруса, напротив, достоверно больше.

Корреляции показателей избирательного поведения и развития паутинного клеща на листьях разных ярусов могут в определенной степени отражать связи факторов (или механизмов), определяющих антиксенотические и (или) антибиотические эффекты в жизнедеятельности вредителя. Оценка парных корреляций 6-ти наиболее характерных показателей поведения и развития паутинного клеща на листьях разных ярусов по каждому сортообразцу показала, что связь этих показателей зависит от генотипических свойств огурца (табл. 5).

В таблице 5 приведены только коэффициенты корреляции с числовыми значениями от 0.82 до 0.99, статистическая достоверность которых равна или больше 95%. Поскольку разность указанных значений коэффициентов не достоверна, в таблице коэффициенты приведены знаками «плюс» или «минус», в зависимости от направленности связи. В отличие от Грибовчанки, на Вр. к-2732 не выявлено достоверных корреляций продолжительности эмбрионального развития и выживаемости ювенильных особей вредителя ни с одним из рассматриваемых показателей, но плодовитость самок сильно связана с элиминацией осо-

бей. При этом последние показатели (плодовитость и элиминация) сильно коррелируют на обоих генотипах огурца во 2-ом варианте опыта, где клещи предварительно питались на огурце. На Грибовчанке, в отличие от Вр. к-2732, выживаемость неполовозрелых особей коррелирует с продолжительностью эмбрионального развития вредителя, а также с элиминацией особей и плодовитостью самок, зафиксированных во 2-ом варианте опыта.

Таким образом, на побеге огурца условия для питания и развития фитофага на листовых пластинках улучшаются от нижних ярусов листьев к верхним. Вследствие особенностей поведения паутинного клеща это создает предпосылки для вспышки роста численности вредителя на растении. Результаты проведенного эксперимента позволяют предполагать, что антиксенотические и антибиотические по отношению к клещу свойства метамеров, обуславливающие элиминацию клещей с высечек и плодовитость самок на Вр. к-2732, а на Грибовчанке – и выживаемость ювенильных особей, определяются действием либо одного фактора, либо разными, но сильно связанными между собой факторами. Очевидно, эти факторы могут быть обусловлены как морфо-анатомическими, так и физиологическими особенностями листьев, зависимыми от их возрастного состояния на побеге.

Таблица 5. Оценка парных корреляций показателей поведения и развития паутинного клеща на высечках из листьев разных ярусов огурца сортообразцов Вр. к-2732 и Грибовчанка F1.

Показатели поведения и развития вредителя		Грибовчанка F1					Вр. к-2732				
		1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
1	1 вариант: - элиминация особей с высечек	X					X				
2	- кол-во яиц на 1 самку		X				-	X			
3	- продолжительность эмбрионального развития			X					X		
4	- выживаемость неполовозрелых особей			+	X					X	
5	2 вариант: - элиминация особей с высечек на 4-е сутки				-	X	+	-			X
6	- кол-во яиц на 1 самку на 4-е сутки				+	(-)	-	+			(-)

Примечание: + - связь положительная; - - связь отрицательная; (-) - связь, идентичная на обоих сортообразцах.

Публикация подготовлена по результатам исследований в рамках проекта № 665-2014-0010 Государственного задания ФГБНУ ВИЗР на 2015-2017 гг. по Программе фундаментальных научных исследований государственных академий.

Plant Protection News, 2015, 3(85), p. 15 – 21

FEATURES OF FOOD SPECIALIZATION OF *TETRANYCHUS URTICAE*: THE INFLUENCE OF MORPHOPHYSIOLOGICAL CONDITION OF CUCUMBER LEAVES OF DIFFERENT CIRCLES ON THE BEHAVIOUR AND DEVELOPMENT OF PHYTOPHAGE

V.A. Razdoburdin, G.E. Sergeev

All-Russian Institute of Plant Protection, St Petersburg, Russia

The distribution of *Tetranychus urticae* K. on the greenhouse vegetating cucumber plants of the two varieties was studied on different circles of the plants. The varieties Gribovchanka F1 (Russia) and BP k-2732 (Bangladesh, from the VIR World collection) were tested. It was shown that the phytophage development was defined by the genotypic properties of plants, but the pest prevailed on leaves of the top circles independent of the mite number on the varieties. In vitro experiments with use of leaf cutting method established that the morphophysiological features of metamers of different circles and age influenced behavior and development of the pest. This influence could depend on the genotypic properties of cucumber. The pest voracity and fertility of females increased from the lower leaf circles to the top on both cucumber varieties, and survival of juvenile individuals of phytophage increased on Gribovchanka. Unlike Gribovchanka, BP k-2732 plants containing cucurbitacin did not reveal correlation between the survival of juvenile individuals and morphophysiological features of leaves. That compound of secondary metabolism could define the high mortality of mite larvae, but weakly influenced the pest fertility. The conditions for the phytophage feeding and development improving from the lower leaf circles towards the top together with features of the mite behavior create prerequisites for the quick growth of its populations on plants.

Keywords: cucumber; resistance; mite; *Tetranychus urticae*; ontogenesis; food specialization; pest.

Библиографический список (References)

- Анохин П.К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М.: Медицина, 1968. 547 с.
- Вилкова Н.А., Шапиро И.Д. Пищевая ценность сортов и ее значение в устойчивости растений к вредителям // Труды ВИЗР, 1973. вып. 37. С. 30–40.
- Вилкова Н.А. Иммуитет растений к вредителям и его связь с пищевой специализацией насекомых-фитофагов // Чтения памяти Н.А.Холодковского. Л.: Наука, 1979. т. 31б, С. 68–103.
- Детьер В., Стеллар Э. Поведение животных. Л.: Наука, 1967. 138 с.
- Мантейфель Б.П. Экология поведения животных. М., Наука, 1980, 219 с.
- Раздобурдин В.А. Специфика проявления устойчивости огурцов к паутинному клещу: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: 1984. 21 с.
- Раздобурдин В.А. Поведение паутинного клеща в связи с питанием на различных сортах огурца // Устойчивость с.-х. растений к вредителям и проблемы защиты растений. Сб. науч. тр., Л.: ВИЗР, 1985. С. 95–101.
- Раздобурдин В.А. Влияние плотности паутинного клеща *Tetranychus urticae* Koch (Acarina, Tetranychidae) на динамику его численности на различных генотипах огурца // Энтомол. обзор., 2006. т. 85, вып. 2. С. 337–350.
- Резник С.Я. Обучение в пищевой избирательности насекомых. В кн.: Пищевая специализация насекомых. СПб., Гидрометеиздат. 1993. С. 5–72.
- Слепян Э.И. Патологические новообразования и их возбудители у растений. Л.: Наука. 1973. 512 с.
- Уголев А.М. Пищеварение и его приспособительная эволюция. М.: Высшая школа, 1961. 304 с.
- Шапиро И.Д. Иммуитет полевых культур к насекомым и клещам. Л.: Наука, 1985. 321 с.
- Foott W.H. Geotactic responses of the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* Koch (Acarina; Tetranychidae) // Proc. Entomol. Soc. Ont., 1965, Vol. 95, pp. 106–108.
- Sergeev G.E., Serapionov D.A., Frolov A.N. Iterative linearization and correlation optimization approaches in simulation of insect population dynamics. In “Mathematical Modeling in Plant Protection”, Saint-Petersburg, 2014, pp 17–21. Edition of Federal Agency for Scientific Organizations (All-Russian Research Institute of Plant Protection; Agrophysical Research Institute; Saint Petersburg State University).

Translation of Russian References

- Anokhin P.K. Biology and neurophysiology of conditioned reflex. Moscow: Meditsina, 1968. 547 p. (In Russian).
- Vilkova N.A., Shapiro I.D. Nutrition value of grades and its value in plant resistance to pests. Trudy VIZR, Leningrad. 1973. N 37. P. 30–40. (In Russian).
- Vilkova N.A. Plant immunity to pests and its relation with food specialization of insect phytophages. In: Chteniya pamyati N.A. Kholodkovskogo. Leningrad: Nauka, 1979. V. 31b, P. 68–103. (In Russian).
- Dethier V., Stellar E. Animal behavior. Leningrad: Nauka, 1967. 138 p. (In Russian).
- Manteufel B.P. Ecology of animal behavior. Moscow, Nauka, 1980, 219 p. (In Russian).
- Razdoburdin V.A. Specifics of cucumber resistance manifestation to web mite. PhD Thesis. Leningrad: 1984. 21 p. (In Russian).
- Razdoburdin V.A. Behavior of web mite in relation to feeding on different cucumber grades. In: Ustoichivost' s.-kh. rastenii k vreditelyam i problemy zashchity rastenii. Sb. nauch. tr., Leningrad: VIZR, 1985. P. 95–101. (In Russian).
- Razdoburdin V.A. Influence of *Tetranychus urticae* Koch density (Acarina, Tetranychidae) on its population dynamics on different cucumber genotypes. Entomologicheskoe obozrenie, 2006. V. 85, N. 2. P. 337–350. (In Russian).
- Reznik S.Ya. Training in food selectivity of insects. In: Pishchevaya spetsializatsiya nasekomykh. St Petersburg, Gidrometeoizdat. 1993. P. 5–72. (In Russian).
- Slepyan E.I. Pathological neoplasms and their activators at plants. Leningrad: Nauka. 1973. 512 p. (In Russian).
- Ugolev A.M. Digestion and its adaptive evolution. Moscow: Vysshaya shkola, 1961. 304 p. (In Russian).
- Shapiro I.D. Immunity of field cultures to insects and mites. Leningrad: Nauka, 1985. 321 p. (In Russian).

Сведения об авторах

Всероссийский НИИ защиты растений, шоссе Подбельского, 3, 196608 Санкт-Петербург – Пушкин, Российская Федерация
 *Раздобурдин Виктор Алексеевич. Ведущий научный сотрудник, кандидат биологических наук, e-mail: vrazdoburdin@mail.ru
 Сергеев Глеб Евгеньевич. Ведущий научный сотрудник, кандидат биологических наук, e-mail: sergeev-gleb-marina@yandex.ru

* Ответственный за переписку

Information about the authors

All-Russian Institute of Plant Protection, Podbelskogo shosse, 3, 196608, St Petersburg – Pushkin, Russian Federation
 *Razdoburdin Viktor Alekseevich. Leading Researcher, PhD in Biology, e-mail: vrazdoburdin@mail.ru
 Sergeev Gleb Evgenievich. Leading Researcher, PhD in Biology, e-mail : sergeev-gleb-marina@yandex.ru

* Responsible for correspondence