

УДК 632.654/.938.1+582.681.71

ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ ПАУТИННОГО КЛЕЩА *TETRANYCHUS URTICAE* КОСН: МОРФО-АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТЬЕВ РАЗЛИЧНЫХ ПО УСТОЙЧИВОСТИ К ФИТОФАГУ СОРТООБРАЗЦОВ ОГУРЦА

В.А. Раздобурдин, Г.Е. Сергеев

Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург

На сортообразцах огурца Грибовчанка F1 и Вр. к-2732, различающихся по устойчивости к паутинному клещу, показано, что морфофизиологические особенности листьев разных ярусов, обусловленные их возрастным состоянием, влияют на пищевое поведение и развитие вредителя. С целью выяснения значения особенностей морфо-анатомической структуры листьев в устойчивости огурца к фитофагу проводился сравнительно-анатомический анализ поперечных срезов листовых пластинок различных ярусов на главном побеге, включающий определение размерных параметров мезофилла, нижнего и верхнего эпидермиса, числа устьиц и трихом на единицу поверхности листа. Установлены различия между генотипами огурца по толщине столбчатой и губчатой паренхимы листьев, по коэффициенту палисадности мезофилла, толщине нижнего эпидермиса, плотности, длине и ширине устьиц на нижнем эпидермисе, по плотности его опушения. На обоих сортообразцах толщина листовой пластинки, эпидермиса, губчатой, столбчатой паренхимы, толщина клеток столбчатой паренхимы на листьях верхних ярусов меньше, чем на нижних. Анализ корреляции показателей пищевого поведения и развития паутинного клеща на листьях с параметрами морфо-анатомической структуры листовых пластинок позволяет предполагать, что толщина нижнего эпидермиса и губчатой паренхимы имеет иммунологическое значение. Исследования показали, что онтогенетическая пищевая специализация паутинного клеща проявляется в его приуроченности в питании к молодым формирующимся листьям, морфо-анатомическая структура которых слабо препятствует пищедобывательной деятельности вредителя.

Ключевые слова: морфофизиология и анатомия листа, морфологический иммуногенетический барьер.

Огурец относится к растениям лиановидной жизненной формы с выраженной модульной морфофизиологической организацией. Конус нарастания главного побега растения – индетерминантный, до конца вегетации остается на 2 этапе органогенеза, а репродуктивные побеги развиваются в пазухах настоящих листьев и проходят все 12 этапов морфогенеза. На побеге каждый его лист находится на определенном этапе собственного органогенеза и в той или иной мере отличается по морфофизиологическому состоянию от других. Исследования пищевого поведения и развития паутинного клеща на листьях разных ярусов главного побега огурца показали, что морфофизиологические особенности метамера, обусловленные его возрастным состоянием, могут влиять на вредителей [Раздобурдин, Сергеев, 2015]. Так, на различных по устойчивости к паутинному клещу сортообразцах Грибовчанка F1 и Вр.

к-2732 установлено: листья нижних ярусов в сравнении с верхними меньше предпочитают фитофагом для питания; на нижних листьях снижается плодовитость вредителя. На Грибовчанке (в отличие от Вр. к-2732) на листьях нижних ярусов выживаемость ювенильных особей ниже, чем на верхних. Степень проявления по отношению к вредителю иммунологических свойств листа зависит от представленности механизмов устойчивости растения.

В комплексе механизмов иммуногенетической системы, защищающих от биотрофов растение на всех уровнях его организации, обеспечивающих охрану структурной и функциональной целостности автотрофа, большую роль играют механизмы морфологического барьера [Вилкова и др., 2003]. На хлопчатнике показано, что морфо-анатомические особенности тканей листьев существенно влияют на взаимоотношения растений с паутинным клещом.

Клещи при питании на листе предпочитают центральную зону на нижней стороне листовой пластинки и полноценную пищу получают в столбчатой паренхиме мезофилла. При этом вредитель прокалывает стилетами барьерные слои (кутикулярный слой эпидермиса, эпидермис и слой губчатой паренхимы), прежде чем стилеты достигнут столбчатой ткани. В тех случаях, когда суммарная высота барьерных слоев листа превышает длину стилетов, фитофаг питается содержимым клеток губчатой паренхимы. Это приводит к снижению плодовитости клещей в 2–5 раз,

Материалы и методы

Исследования проводились в лабораторных условиях. Растения для эксперимента выращивались в теплице ВИЗР в вегетационных сосудах, содержащих 5 л почвы, и формировались в один стебель – все боковые побеги удалялись по мере их образования. Уход за растениями в течение опыта проводился в соответствии с технологией возделывания огурца в теплицах. Каждый сорт-образец огурца был представлен тремя растениями. На растениях в фазе начала плодоношения из центральной части модельных листьев (2, 6, 10, 14, 18 и 22 яруса на побеге) брались высечки и помещались в 75%-ый спирт. Зафиксированные в спирте высечки использовались для морфо-анатомического анализа листьев. Поперечные срезы делались с помощью лезвия безопасной бритвы. Препараты изготавливались по общепринятой методике ботанической микротехники [Прозина, 1960]. Для обесцвечивания срезов использовалась жавелевая вода, для окрашивания – метиленовый синий. С каждого модельного листа делалось 2–3 препарата (по каждому сортообразцу огурца – 7–9). На срезах на

повышению их смертности в 1.5 раза, увеличению продолжительности развития вредителя от яйца до имаго в 1.5–2 раза [Талипов, 1976]. В литературе имеются данные по длине колющих стилетов взрослой самки *Tetranychus urticae* K.: 139.4 мк [Лебедев, 1958]; 132 мк [Sances et al., 1979]. С целью выяснения значения механизмов морфологического барьера в устойчивости огурца к паутинному клещу нами на сортообразцах Грибовчанка и Вр. к-2732 изучалась морфо-анатомическая структура листьев разных ярусов.

микроскопе МБИ-15 с помощью окуляр-микрометра измерялась: толщина листа, верхнего и нижнего эпидермиса, толщина слоев столбчатой и губчатой паренхимы, толщина клеток столбчатой паренхимы. Для изучения структур нижней и верхней поверхности листа высечки обесцвечивались в жавелевой воде. Затем с помощью микроскопа измерялись длина и ширина устьиц, количество устьиц и волосков опушения на 1 мм². Учет волосков опушения проводился на поверхности высечек между жилками. Учитывались только те волоски, которые в своем основании в эпидермисе имели цистолиты (известковые слоистые тела).

Статистическая обработка полученных данных проводилась с использованием пакетов прикладных компьютерных программ: Statistica 6.0 и STAT (разработана в ВИЗР). При корреляционном анализе выполнялись предварительные линеаризующие преобразования переменных, исходно связанных нелинейно [Sergeev et al., 2014].

Результаты и обсуждение

На огурце, как и на хлопчатнике, листья дорсоventральные, мезофилл листовой пластинки дифференцирован на столбчатую и губчатую паренхиму. Столбчатая паренхима представлена 2-мя слоями клеток, расположенных перпендикулярно поверхности листовой пластинки. Губчатая паренхима состоит из 3–4-х рядов клеток разнообразной формы, часто неправильных, с боковыми выростами, соединяющими клетки между собой. На момент взятия высечек из листовых пластинок на растениях листья всех ярусов имели окраску, типичную для сортообразцов огурца (на Грибовчанке – зеленую, на Вр. к-2732 – темно-зеленую). Цвет листьев Вр. к-2732, а также более округлая пятиугольная их форма указывают на гигрофильность сортообразца. Темно-зеленый цвет листьев определяется высоким содержанием хлорофилла *a*, округлая форма листовой пластинки – более равномерным развитием жилок, что характерно для форм огурца из географических районов с влажным климатом [Филлов, 1965]. По площади листьев одних и тех же ярусов изучаемые сортообразцы визуально не различались. Известно, что таксономическую специфику растений и особенности их экологии отражает количественное соотношение столбчатой и губчатой паренхимы в листе. Столбчатая ткань обычно сильнее развита в листовых пластинках светолюбивых растений. В сравнении со столбчатой паренхимой, клетки губчатой паренхимы отличаются более высоким содержанием крахмала. Губчатая паренхима, обеспечивая транспирацию и газообмен, также регулирует соотношение между активностью синтеза и оттока ассимилятов [Гамалей, 1980]. В таблице 1 приведены размерные значения показателей морфо-анатомических структур листовых пластинок 6 модельных ярусов. По средней толщине листовой пластин-

ки анализируемые сортообразцы огурца практически не отличаются. Достоверные различия между генотипами растений выявлены: по толщине столбчатой и губчатой паренхимы, по коэффициенту палисадности мезофилла, по толщине нижнего эпидермиса, по длине, ширине устьиц и их плотности на нижнем эпидермисе, по плотности его опушения. При этом на огурце Вр. к-2732 толщина столбчатой паренхимы больше, губчатой – меньше, коэффициент палисадности – выше, чем на Грибовчанке. На обоих генотипах огурца суммарная толщина нижнего эпидермиса и губчатой паренхимы (на Грибовчанке – 84.5 мк, на Вр.к-2732 – 76.3 мк) меньше длины стилетов клеща. Размерные значения показателей структуры листа зависят от его местоположения на побеге, от яруса метамера (табл. 1–2). Характер связи на изучаемых сортообразцах параметров различных морфо-анатомических структур, размерные значения которых обусловлены местоположением листа на побеге, представлен в данных таблицы 3. В таблице приведены только коэффициенты с числовыми значениями от 0.82 и выше, статистическая достоверность которых равна или больше 95%. При этом доля идентичных сильных связей между показателями структуры листа от количества выявленных на каждом из сортообразцов достоверных корреляций составляет 66–70%.

На обоих анализируемых сортообразцах огурца показано, что толщина листовой пластинки, эпидермиса, губчатой, столбчатой паренхимы и клеток последней уменьшается от листьев нижнего яруса к верхним. В частности, толщина губчатой паренхимы листа 22 яруса в сравнении со 2-м ярусом на обоих сортообразцах огурца различается в 2 раза. Известно, что морфофизиологическое состояние листа на побеге определяется стадией собственного онто-

Таблица 1. Морфо-анатомическая структура листа огурца в зависимости от его местоположения на главном побеге

№	Показатели морфо-анатомической структуры листа	Генотип огурца	Ярус листа на главном побеге (среднее ± ст. ошибка)						22	В среднем по ярусам	На Вр. к-2732 относительно Грибовчанки, %
			2	6	10	14	18	22			
1	Толщина листа, мкм	Грибовчанка	275 ± 8,8	204,3 ± 6,4	181,3 ± 2,2	200,5 ± 5,9	161,7 ± 4	136,3 ± 4,7	193 ± 7,3	103	
		Вр.к-2732	241,1 ± 4,6*	217,3 ± 3,8*	202,5 ± 1,4*	194,1 ± 4,2	182,4 ± 2,5*	131,3 ± 2,6	198,7 ± 5,3		
2	Толщина верхнего эпидермиса, мкм	Грибовчанка	25,1 ± 1,1	25,3 ± 1,6	23,1 ± 1	21 ± 0,6	15,7 ± 1,1	13,9 ± 0,6	20,9 ± 0,8	105,7	
		Вр.к-2732	27,4 ± 1,2	22,9 ± 0,7*	21,5 ± 0,8	26,6 ± 0,8*	17,3 ± 0,4*	13,3 ± 0,6	22,1 ± 0,8		
3	Толщина 1-го слоя столбчатой паренхимы, мкм	Грибовчанка	85,84 ± 2,2	73,7 ± 1,7	67,5 ± 1,1	62,2 ± 1,3	50,6 ± 1,4	36,7 ± 1,3	63,8 ± 2,5	112,4	
		Вр.к-2732	86,1 ± 2,9	83,9 ± 2*	77,1 ± 2,9*	71,9 ± 1,5*	57,8 ± 1*	40,3 ± 0,7*	71,7 ± 2,6*		
4	Толщина клетки 1-го слоя столбчатой паренхимы, мкм	Грибовчанка	30,1 ± 1,6	23,4 ± 1,1	20,6 ± 0,7	18,5 ± 0,8	15,5 ± 0,8	11 ± 0,4	15,4 ± 0,8	105,8	
		Вр.к-2732	32,3 ± 1,2	25,4 ± 1,4	22,3 ± 1	19,2 ± 0,8	16,9 ± 1	11,1 ± 1	16,3 ± 0,9		
5	Толщина 2-го слоя столбчатой паренхимы, мкм	Грибовчанка	46,6 ± 3	39,6 ± 1,1	33,4 ± 1,5	36,2 ± 1,8	32 ± 1,8	24,1 ± 1,5	35,8 ± 1,3	111,2	
		Вр.к-2732	45 ± 1,4	43,3 ± 1,8*	42,4 ± 1,4*	41,1 ± 1,1*	36,8 ± 1,6*	25,7 ± 1,2	39,8 ± 1,1*		
6	Толщина клетки 2-го слоя столбчатой паренхимы, мкм	Грибовчанка	35,8 ± 2,4	32,4 ± 2	30,5 ± 1,6	23,1 ± 0,8	20,4 ± 0,6	15,4 ± 0,4	20,3 ± 1	106,4	
		Вр.к-2732	38 ± 3,1	35,2 ± 1,1	29,4 ± 2,2	27,2 ± 1,8*	25,1 ± 0,8*	15 ± 0,8	21,6 ± 1,1		
7	Суммарная толщина столбчатой паренхимы, мкм	Грибовчанка	133,1 ± 2,8	114,7 ± 2,2	100,9 ± 2,1	98,3 ± 2,9	82,6 ± 2,7	60,9 ± 2,4	100 ± 3,7	111,5	
		Вр.к-2732	131,1 ± 3,2	127,1 ± 2,8*	119,5 ± 3,1*	113 ± 1,4*	94,6 ± 2*	66 ± 1,5*	111,5 ± 3,5*		
8	Толщина губчатой паренхимы, мкм	Грибовчанка	105,1 ± 4,7	67,7 ± 2	52,9 ± 1,2	72,3 ± 3	55 ± 3,5	50,1 ± 3,1	68,9 ± 3,4	85,9	
		Вр.к-2732	76,3 ± 2,1*	67 ± 5	58,1 ± 2,3*	52,3 ± 1,9*	55,6 ± 1,6	38,3 ± 1,7*	59,2 ± 2,2*		
9	Толщина нижнего эпидермиса, мкм	Грибовчанка	19,4 ± 0,6	17,3 ± 0,8	15,4 ± 0,5	15,8 ± 0,6	11,6 ± 0,9	13 ± 0,4	15,6 ± 0,5	109,6	
		Вр.к-2732	21,6 ± 1,1*	17,6 ± 0,7	18,5 ± 0,8*	16,4 ± 0,6	14,7 ± 0,9*	11,3 ± 0,6*	17,1 ± 0,6*		
10	Коэффициент палисадности	Грибовчанка	1,28 ± 0,05	1,71 ± 0,04	1,91 ± 0,05	1,38 ± 0,07	1,56 ± 0,12	1,26 ± 0,08	1,51 ± 0,05	127,2	
		Вр.к-2732	1,73 ± 0,08*	1,96 ± 0,11*	2,08 ± 0,1*	2,17 ± 0,09*	1,72 ± 0,07	1,77 ± 0,08*	1,92 ± 0,04*		
11	Верхний эпидермис: длина устьица, мкм	Грибовчанка	26,6 ± 1,1	31 ± 1,2	23,8 ± 0,6	27,7 ± 0,9	17,8 ± 0,6	16,4 ± 0,2	24 ± 0,7	97,9	
		Вр.к-2732	26,1 ± 0,6	25,1 ± 0,4*	24,8 ± 1	22,9 ± 0,4*	22,4 ± 0,7*	19,6 ± 0,5*	23,5 ± 0,3		
12	Верхний эпидермис: ширина устьица, мкм	Грибовчанка	13,8 ± 0,5	15,9 ± 0,5	13,4 ± 0,3	14 ± 0,4	13,3 ± 0,4	13,1 ± 0,5	13,9 ± 0,2	97,8	
		Вр.к-2732	13,1 ± 0,3	13,3 ± 0,3*	14,6 ± 0,3*	13,9 ± 0,3	12,5 ± 0,3*	13,8 ± 0,3	13,6 ± 0,1		
13	Верхний эпидермис: плотность устьиц, экз/мм ²	Грибовчанка	44,3 ± 12,7	85,5 ± 9,5	194,8 ± 14,8	156,8 ± 12,4	285 ± 20,8	195,4 ± 11,5	161,5 ± 11,5	100	
		Вр.к-2732	47,5 ± 6,4	123,5 ± 11,8*	104,5 ± 11,8*	131,5 ± 7,6*	213,8 ± 17,4*	351,5 ± 28,8*	161,6 ± 13		
14	Верхний эпидермис: плотность волосков опушения, экз./мм ²	Грибовчанка	3,5 ± 0,2	1,5 ± 0,2	1,3 ± 0,2	2 ± 0,2	4,1 ± 0,3	8,7 ± 0,6	3,4 ± 0,3	50	
		Вр.к-2732	2 ± 0,1*	1,1 ± 0,1*	1,2 ± 0,2	1,2 ± 0,1*	1,8 ± 0,3*	2,9 ± 0,2*	1,7 ± 0,1*		
15	Нижний эпидермис: длина устьица, мкм	Грибовчанка	26,2 ± 1	28,3 ± 0,8	20,8 ± 0,3	22,4 ± 0,8	19 ± 0,6	16,6 ± 0,5	22,1 ± 0,4	96,4	
		Вр.к-2732	24,9 ± 0,6	20,9 ± 0,7*	23,1 ± 0,6*	21,2 ± 0,5	21 ± 0,5	16,7 ± 0,4	21,3 ± 0,3*		
16	Нижний эпидермис: ширина устьица, мкм	Грибовчанка	15,3 ± 0,4	16,2 ± 0,2	14,2 ± 0,4	14,8 ± 0,3	13,8 ± 0,3	13,5 ± 0,5	14,6 ± 0,2	95,2	
		Вр.к-2732	14 ± 0,3*	13,7 ± 0,3*	14,5 ± 0,3	13,9 ± 0,3	14,1 ± 0,4	13,4 ± 0,4	13,9 ± 0,1*		
17	Нижний эпидермис: плотность устьиц, экз./мм ²	Грибовчанка	38 ± 9,5	182,4 ± 11,4	270,8 ± 20	166,3 ± 14,8	353,4 ± 20,5	358,3 ± 16,3	224,2 ± 15,4	122,6	
		Вр.к-2732	109,3 ± 11*	209 ± 12,8*	185,3 ± 18,7*	228 ± 23,3*	332,5 ± 18,3	589 ± 25,6*	274,8 ± 19,7*		
18	Нижний эпидермис: плотность волосков опушения, экз./мм ²	Грибовчанка	1,7 ± 0,2	1,1 ± 0,2	1,2 ± 0,3	1,3 ± 0,2	1,8 ± 0,2	5,4 ± 0,3	2 ± 0,2	75	
		Вр.к-2732	1,6 ± 0,2	0,7 ± 0,1*	1 ± 0,2	1,1 ± 0,2	1,3 ± 0,2*	3 ± 0,2*	1,5 ± 0,1*		

Примечание: * – средние значения интервала ошибки не перекрываются с интервалом ошибки соответствующей средней в предыдущей строке.

Таблица 2. Влияние генотипических свойств сортообразца огурца и местоположения листа на побеге на морфо-анатомическую структуру листовых пластинок (результаты двухфакторного дисперсионного анализа)

№ пп	Показатели морфо-анатомической структуры листа	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	
1	Толщина: – листа	0.1	0.1	123.3***	91	10.9***	8	0.7
2	– верхнего эпидермиса	2.09	3.7	49.39***	87	4.4***	7.6	1.8
3	– 1-го слоя столбчатой паренхимы	35.7***	18.8	151.8***	79.7	2.1*	1.1	0.5
4	– клеток 1-го слоя столбчатой паренхимы	3.82*	5.3	67.85***	93.1	0.2	0.3	1.4
5	– 2-го слоя столбчатой паренхимы	12.82***	27.1	31.19***	66	2.22*	4.7	2.1
6	– клеток 2-го слоя столбчатой паренхимы	3.1*	9.1	29.34***	85.9	0.71	2.1	2.9
7	– столбчатой паренхимы в целом	44.1***	19.9	171.9***	77.6	4.4***	2	0.5
8	– губчатой паренхимы	25.25***	28.3	53.67***	60	9.46***	10.6	1.1
9	– нижнего эпидермиса	7.76***	17.9	31.96***	73.6	2.69**	6.2	2.3
10	Коэффициент палисадности	66.14***	79.3	12.14***	14.6	4.11***	4.9	1.2
11	Верхний эпидермис: – длина устьица	0.94	1.3	55.89***	74.4	17.33***	27	1.3
12	– ширина устьица	2.9*	10.8	4.99***	32.3	6.56***	42.5	6.5
13	– плотность устьиц	0.04	0.1	57.45***	78.1	15.05***	20.5	1.4
14	– плотность опушения	169.4***	56	95.9***	31.7	36***	11.9	0.3
15	Нижний эпидермис: – длина устьица	7.02***	9.1	52.91***	68.6	16.17***	21	0.1
16	– ширина устьица	10.77***	53.1	3.97***	19.6	4.56***	22.4	4.9
17	– плотность устьиц	19.5***	14.3	100.2***	73.6	15.4***	11.3	0.7
18	– плотность опушения	28.92***	26.8	69.54***	64.5	8.43***	7.8	0.9

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

Таблица 3. Матрица знаков достоверных парных корреляций между 18 морфологическими показателями листьев разных ярусов: у сортообразца Вр.к-2732 (выше диагонали с номерами показателей) и у Грибовчанки (ниже диагонали)

№ пп	Показатели морфо-анатомической структуры листа	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1	Толщина: листа	1	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)		+		–		(+)		(–)		(–)
2	– верхнего эпидермиса	(+)	2	(+)		(+)		(+)	(+)				(–)				(–)		(–)
3	– нижнего эпидермиса	(+)	(+)	3	+	(+)	(+)	(+)	(+)		+		(–)		(+)		(–)		(–)
4	– губчатой паренхимы	(+)			4	(+)	(+)	(+)	+		+		–		(+)		(–)		(–)
5	–1-го слоя столбчатой паренхимы	(+)	(+)	(+)	(+)	5	(+)	(+)	(+)		+		(–)		(+)		(–)		(–)
6	– клетки 1-го слоя столбчатой паренхимы	(+)	+	(+)	(+)	(+)	6	(+)	(+)		+		–		(+)		(–)		(–)
7	– 2-го слоя столбчатой паренхимы	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	7	(+)		+		–	–	(+)		(–)	–	(–)
8	– клетки 2-го слоя столбчатой паренхимы	(+)	(+)	(+)		(+)	(+)	(+)	8		+		–		(+)		–		(–)
9	Коэффициент палисадности									9		+							
10	Длина устьиц на верхнем эпидермисе		+								10		–		(+)		(–)		–
11	Ширина устьиц на верхнем эпидермисе		+								+	11							
12	Плотность устьиц на верхнем эпидермисе		(–)	(–)		(–)							12		–		(+)		(+)
13	Плотность волосков опушения на верхнем эпидермисе										–	–		13				(+)	
14	Длина устьиц на нижнем эпидермисе	(+)	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	+		–	14		(–)		(–)
15	Ширина устьиц на нижнем эпидермисе	+	+			+	+	+	+	+	+	+		–	+	15			
16	Плотность устьиц на нижнем эпидермисе	(–)	(–)	(–)	(–)	(–)	(–)	(–)		(–)	(–)	(+)		(+)	(–)	–	16		(+)
17	Плотность волосков опушения на нижнем эпидермисе									–	–		(+)	–	–			17	
18	Ярус листа	(–)	–	(–)	(–)	(–)	(–)	(–)	(–)				(+)	(–)	(–)	–	(+)		18

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

гене́за и связями с растением, с возрастным состоянием всего растительного организма [Кефели, 1994]. Ярусное изменение параметров морфо-анатомических структур листьев обоих сортообразцов огурца в целом соответствует известному в физиологии растений «закону Заленского». Чем выше по стеблю расположен лист, тем мельче его клетки, сильнее развита столбчатая паренхима, гуще сеть проводящих пучков, больше устьиц на единицу поверхности при меньших их размерах [Полевой, 1989].

Высокие значения плотности устьиц и волосков опушения на эпидермисе листьев 18-го и, особенно, 22-го яруса, очевидно свидетельствуют о том, что рост их ли-

стовых пластинок еще не закончен. Продолжительность периода роста листа огурца, в течение которого по сигмоидной закономерности увеличивается его площадь – 2–3 недели [Уоиринг, Филлипс, 1984]. Рост листовой пластинки обеспечивается делением клеток и их увеличением в размерах растяжением. Растущие клетки характеризуются высокой фотосинтетической активностью, поэтому максимальные показатели фотосинтеза приурочены к периоду роста листа [Гамалей, 1980]. В губчатой паренхиме деление и растяжение клеток прекращаются раньше, чем в палисадной [Уоринг, Филлипс, 1984]. Фотосинтетическая активность листа начинает несколько снижаться,

когда площадь листовой пластинки составляет 0.4–0.8 от конечной [Полевой, 1989]. Ассимиляты, образующиеся в процессе фотосинтеза, молодые растущие листья расходуют почти полностью на собственные потребности, но при достижении 30–50% своего нормального размера они уже экспортируют продукты фотосинтеза на нужды всего растения [Жученко, 1988].

Поскольку паутинный клещ питается преимущественно содержимым клеток мезофилла, от их возрастного состояния может зависеть доступность пищи для фитофага. В период роста клетки имеют сравнительно тонкую первичную оболочку. После окончания их роста начинается формирование вторичной оболочки, которое включает образование новых слоев целлюлозы и лигнификацию. Лигнин придает оболочке жесткость [Эзау, 1980]. Очевидно, что вредителю легче прокалывать стилетами тонкие оболочки растущих клеток, чем оболочки клеток, закончивших рост.

Как указывает К.Эзау [1980], ткани листа дифференцируются и созревают в базипетальном направлении. Известно, что топическая пищевая специализация паутинного клеща на огурце проявляется в преимущественной избираемости для питания определенных частей листовой пластинки. Наиболее предпочитаемой зоной является центральная часть листовой пластинки, у основания листа между основными жилками [Раздобурдин, 1984]. По-видимому, в пределах листа в данной зоне ткани мезофилла являются относительно более молодыми. На формирующихся листовых пластинках это для питания клеща может быть более значимым, чем на зрелых листьях. Так, показано, что на обоих сортообразцах огурца на полностью сформировавшихся листьях особи вредителя размеща-

ются по зонам листа в целом более равномерно, чем на листовых пластинках растущих метамеров. При этом на Грибовчанке корреляция среднего расстояния между микроочагами клеща на листовой пластинке с численностью на ней особей фитофага как на молодых, так и на зрелых листьях была отрицательной, а на Вр. к-2732 – положительной на молодых и отрицательной на зрелых. Среднее расстояние между особями в микроочагах не зависело от численности вредителя на листе и от генотипических свойств огурца, но на зрелых метамерах это расстояние было больше, чем на молодых [Раздобурдин и др., 2014].

Модельные листья на изучаемых сортообразцах различаются по физиологическому состоянию, что обусловлено этапом онтогенеза метамеров. Это затрудняет интерпретацию связи данных по избирательному поведению и развитию фитофага на листьях разных ярусов с морфо-анатомическими особенностями листовых пластинок. В таблице 4 представлены результаты корреляции показателей избирательного поведения при питании и развития паутинного клеща на высечках из листьев разных ярусов, количественные значения которых приведены в предыдущей публикации [Раздобурдин, Сергеев, 2015], с показателями морфо-анатомической структуры листовых пластинок. Приведены только коэффициенты с числовыми значениями от 0.82 и выше, статистическая достоверность которых равна или больше 95%. На обоих генотипах огурца не выявлено связи показателей поведения и развития фитофага с плотностью опушения листьев. Следует отметить, что С.Я.Поповым с соавторами [2009] также не выявлено связи устойчивости огурца к паутинному клещу *Tetranychus atlanticus* McG. с плотностью опушения листовых пластинок. В таблице 4 наибольший интерес

Таблица 4. Знаки достоверных парных корреляций между показателями морфо-анатомической структуры листьев разных ярусов и показателями избирательного поведения при питании и развития паутинного клеща на высечках из этих листьев

№ пп	Показатели морфо-анатомической структуры листа	Показатели поведения и развития вредителя												
		Грибовчанка						Вр. к-2732						
		1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	
1	Толщина: – листа			–	–		(–)	+	–				+	(–)
2	– верхнего эпидермиса				–		(–)							(–)
3	– нижнего эпидермиса				–		(–)	+	–				+	(–)
4	– губчатой паренхимы				–			+					+	–
5	– 1-го слоя столбчатой паренхимы			–	–	(+)	(–)	+	–				(+)	(–)
6	– клетки 1-го слоя столбчатой паренхимы			–	–	(+)	(–)	+	–				(+)	(–)
7	– 2-го слоя столбчатой паренхимы			–	–		(–)	+	–				+	(–)
8	– клетки 2-го слоя столбчатой паренхимы				–	(+)	(–)	+	–				(+)	(–)
9	Коэффициент палисадности													
10	Верхний эпидермис: – длина устьица							+	–				+	–
11	– ширина устьица													
12	– плотность устьиц						(+)						–	(+)
13	– плотность волосков опушения													
14	Нижний эпидермис: – длина устьица				–		(–)							(–)
15	– ширина устьица				–		–							
16	– плотность устьиц				–		(+)		+				–	(+)
17	– плотность волосков опушения													
18	Ярус листа				+	(–)	(+)	–	+				(–)	(+)

Примечание: показатели поведения и развития вредителя (см. табл. 5 в предыдущей публикации – [Раздобурдин, Сергеев, 2015]: 1 – элиминация клещей с высечек в 1 варианте опыта; 2 – суточная плодовитость самок в 1 варианте; 3 – продолжительность эмбрионального развития клеща в 1 варианте; 4 – выживаемость ювенильных особей в 1 варианте; 5 – элиминация клещей с высечек во 2 варианте на 4-е сутки; 6 – суточная плодовитость самок во 2 варианте на 4-е сутки; + – связь положительная; – – связь отрицательная; (+), (–) – связь, идентичная на обоих сортообразцах.

представляют связи показателей пищевой избирательности клеща, его плодовитости и выживаемости с толщиной нижнего эпидермиса и губчатой паренхимы листа. Эти связи могут быть функциональными непосредственно (не обуславливаемыми лишь связями с другими существенными характеристиками).

На листьях всех модельных ярусов обоих генотипов огурца суммарная толщина нижнего эпидермиса и губчатой паренхимы меньше длины стилетов фитофага. Тем

не менее, анализ частной корреляции, сравнение частных коэффициентов с парными, позволяет предполагать, что толщина указанных тканей листовой пластинки имеет иммунологическую значимость. Частное влияние каждой из этих структур листа в его антиксеногическом и антибиотическом воздействии на фитофага при исключении влияния другой снижается (табл. 5). Парные коэффициенты во всех случаях выше частных.

Таблица 5. Парные корреляции показателей избирательного поведения при питании и развития паутинного клеща на листьях разных ярусов с толщиной нижнего эпидермиса и губчатой паренхимы листовой пластинки и соответствующие парным коэффициентам частные корреляции

Показатели поведения и развития вредителя	Коэффициенты парной корреляции		Коэффициенты частной корреляции	
	Толщина нижнего эпидермиса	Толщина губчатой паренхимы	12(3)	13(2)
1	2	3		
Грибовчанка F1 (корреляция толщины нижнего эпидермиса и губчатой паренхимы – $r = 0.8^*$)				
Плодовитость самок (2-й вариант опыта)	– 0.89**	– 0.81*	– 0.69	– 0.36
Выживаемость ювенильных особей	– 0.84**	– 0.91**	– 0.45	– 0.73*
Вр. к-2732 (корреляция толщины нижнего эпидермиса и губчатой паренхимы – $r = 0.94^{***}$)				
Элиминация клещей с высечек (1-й вариант опыта)	0.82**	0.89**	– 0.11	0.61
Элиминация клещей с высечек (2-й вариант опыта)	0.91**	0.98***	– 0.16	0.88**
Плодовитость самок (1-й вариант опыта)	– 0.84**	– 0.79*	– 0.47	0.00
Плодовитость самок (2-й вариант опыта)	– 0.93***	– 0.85**	– 0.73*	0.19

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

Таким образом, на огурце толщина нижнего эпидермиса и губчатой паренхимы листа может иметь определенное иммунологическое значение во взаимоотношениях растения и паутинного клеща. В большей степени это относится к устойчивому сортообразцу (Вр. к-2732), несмотря на то, что Грибовчанка и Вр. к-2732 по суммарной толщине данных тканей листа мало различаются. Как отмечалось выше, в мезофилле листовых пластинок столбчатая паренхима, выполняющая основную нагрузку по ассимиляции углекислоты, на Вр. к-2732 представлена значительно, чем на Грибовчанке (табл. 1). При этом продуктивность Грибовчанки в несколько раз выше. По-видимому, этот гибрид отличается высокой интенсивностью фотосинтеза

в клетках не только столбчатой, но и губчатой паренхимы листьев, и вклад последней в продуктивность растения весьма значителен. В этом случае содержимое клеток губчатой паренхимы листьев Грибовчанки – достаточно ценная пища для паутинного клеща, добыча которой, в сравнении со столбчатой тканью, связана с меньшими энергетическими затратами вредителя при питании. Проведенные исследования показали, что онтогенетическая пищевая специализация паутинного клеща проявляется в его приуроченности в питании к молодым листьям с высокой фотосинтетической продуктивностью, морфо-анатомическая структура которых слабо препятствует пищедобывающей деятельности фитофага.

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.

Библиографический список (References)

- Вилкова Н.А., Асякин Б.П., Нефедова Л.И., Верещагина А.Б., Иванова О.В., Раздобурдин В.А., Фасулати С.Р., Юсупов Т.М. Методы оценки сельскохозяйственных культур на групповую устойчивость к вредителям. СПб.: ВИЗР. 2003. 112 с.
- Гамалей Ю.В. Мезофилл // Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск: Карелия, 1980. С. 97–124.
- Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений (эколого-генетические основы). Кишинев, Штиинца, 1988. 767 с.
- Кефели В.И. Физиологические основы конструирования габитуса растений. М.: Наука. 1994. 268 с.
- Лебедев В.А. Об устойчивости хлопчатника к повреждениям паутинным клещиком *Tetranychus urticae* K. // Сборник работ аспирантов. Отделение биол. наук., вып. 1. Ташкент. 1958. С. 137–147.
- Полевой В.В. Физиология растений. М.: Высшая школа. 1989. 464 с.
- Попов С.Я., Слотин В.В., Борисов А.В., Кондряков А.В. Оценка устойчивости гибридов и сортов огурца к паутинному клещу *Tetranychus atlanticus* McGregor. // Известия ТСХА. 2009. вып. 3. С. 110–122.
- Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа. 1960. 206 с.
- Раздобурдин В.А. Специфика проявления устойчивости огурцов к паутинному клещу: автореф. ... канд. дис. Л.: 1984. 21 с.
- 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.
- Раздобурдин В.А., Сергеев Г.Е., Васильев С.В. Размещение паутинного клеща *Tetranychus urticae* Koch (Acarina, Tetranychidae) на листовых пластинках различных сортообразцов огурца // Энтомол. обзор., 2014. Т. 93, вып. 1. С. 30–42.
- Раздобурдин В.А., Сергеев Г.Е. Особенности пищевой специализации паутинного клеща *Tetranychus urticae* Koch: влияние морфофизиологического состояния листьев разных ярусов огурца на поведение и развитие фитофага // Вестник защиты растений, 2015. 3(85). С. 15–21.
- Талипов Ф.С. Паразитарная специфичность и патогенность паутинного клеща – вредителя хлопчатника: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: 1976. 25 с.
- Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. М.: Мир. 1984. 512 с.

- Филов А.И. Экологическая изменчивость растений культурных видов семейства тыквенных // Бахчевые культуры. Научн. труды, 1965. т.3. С. 3–22.
- Эзау К. Анатомия семенных растений. В двух томах. М.: Мир, 1980, т. 1. 218 с., т. 2. 558 с.
- Sances F.V., Wyman J.A., Ting J.P. Morphological responses of strawberry leaves to infestations of twospotted spider mite // J. Econ. Entomol., 1979. vol. 72, N 52. pp. 710–713.
- 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

- Ezau K. Anatomy of seed plants. Moscow: Mir, 1980. Vol. 1. 218 p., vol. 2. 558 p. (In Russian).
- Filov A.I. Ecological variability of cultural plant species of Cucurbitaceae // In: Bakhchevye kul'tury. Nauchnye trudy. 1965. Vol. 3. P. 3–22. (In Russian).
- Gamalei Yu.V. Mesophyll // In: Atlas of ultrastructure of plant tissues. Petrozavodsk: Kareliya, 1980. P. 97–124. (In Russian).
- Kefeli V.I. Physiological bases of designing plant habitus. Moscow: Nauka. 1994. 268 p. (In Russian).
- Lebedev V.A. On resistance of cotton to damage by *Tetranychus urticae* K. // In: Sbornik rabot aspirantov. Otdelenie biol. nauk. N 1. Tashkent. 1958. P. 137–147. (In Russian).
- Polevoi V.V. Physiology of plants. Moscow: Vysshaya shkola. 1989. 464 p. (In Russian).
- Popov S.Ya., Slotin V.V., Borisov A.V., Kondryakov A.V. Evaluation of resistance of hybrids and grades of cucumber to *Tetranychus atlanticus* McGregor. // Izvestiya TSKhA. 2009. N 3. P. 110–122. (In Russian).
- Prozina M.N. Botanic microtechnics. Moscow: Vysshaya shkola. 1960. 206 p. (In Russian).
- Razdoburdin V.A. Specifics of manifestation of cucumber resistance to spider mite. PhD Abstract. Leningrad. 1984. 21 p. (In Russian).
- Razdoburdin V.A. The influence of *Tetranychus urticae* Koch (Acarina, Tetranychidae) density on its population dynamics on various cucumber genotypes // Entomologicheskoe obozrenie. 2006. Vol. 85, N 2. P. 337–350. (In Russian).
- Razdoburdin V.A., Sergeev G.E. Peculiarities of food specialization of *Tetranychus urticae* Koch: the influence of morphophysiological condition of cucumber leaves of different circles on behaviour and development of phytophage // Vestnik zashchity rastenii. 2015. N 3(85). P. 15–21. (In Russian).
- Razdoburdin V.A., Sergeev G.E., Vasiliev S.V. Distribution of *Tetranychus urticae* Koch (Acarina, Tetranychidae) on sheets of various cucumber grade samples // Entomologicheskoe obozrenie. 2014. Vol. 93. N 1. P. 30–42. (In Russian).
- Talipov F.S. Parasitic specificity and pathogenicity of spider mite – pest of cotton. PhD Abstract. 1976. 25 p. (In Russian).
- Vilkova N.A., Asyakin B.P., Nefedova L.I., Vereshchagina A.B., Ivanova O.V., Razdoburdin V.A., Fasulati S.R., Yusupov T.M. Methods of assessment of crops on group resistance to pests. St. Petersburg: VIZR. 2003. 112 p. (In Russian).
- Waring F., Phillips I. Plant growth and differentiation. Moscow: Mir. 1984. 512 p. (In Russian).
- Zhuchenko A.A. Adaptive potential of cultural plants (ecology-genetic bases). Kishinev. Shtiintsa, 1988. 767 p. (In Russian).

Plant Protection News, 2016, 1(87), p. 22–28

PECULIARITIES OF FOOD SPECIALIZATION OF *TETRANYCHUS URTICAE* KOCH: MORPHOANATOMIC STRUCTURE OF LEAVES OF CUCUMBER GRADE SAMPLES DIFFERING BY RESISTANCE TO THE PHYTOPHAGE

V.A. Razdoburdin, G.E. Sergeev

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

The study of cucumber grade samples Gribovchanka F1 and Vr. k-2732 differing by resistance to the spider mite has shown that the morphophysiological features of leaves of different circles and age influence on food behavior and development of the pest. The comparative anatomic analysis of cross cuts of leaf plates of various circles was carried out for the purpose of clarification of morphoanatomic leaf feature value for resistance of cucumber to the phytophage. The analysis included determination of dimensional parameters of the mesophyll, the lower and upper epidermis, the number of stomata and trichomes on leaf surface unit. Distinctions between cucumber genotypes by thickness of paxillate and cancellate parenchyma of leaves, by coefficient of mesophyll palisadity, by thickness of the lower epidermis, by density, length and width of stomata on the lower epidermis, by density of its pubescence were found. The thickness of leaf plate, epidermis, paxillate and cancellate parenchyma, and thickness of cells of paxillate parenchyma was less on leaves of the upper circles, than on leaves of the lower circles. The correlation between food behaviour and development of the spider mite on leaves and morphoanatomic structure of leaf plates was analyzed; it is assumed that the thickness of lower epidermis and cancellate parenchyma has an immunological value. The research has showed that the ontogenetic food specialization of the spider mite lies in its feeding on young leaves; the morphoanatomic structure of these leaves poorly prevents from the pest feeding.

Keywords: morphophysiology; morphology; anatomy; plant leaf; immunogenetics.

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

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

* Ответственный за переписку

* Responsible for correspondence