

УДК 632.654/938.1+582.681.71

## РЕАКЦИИ ОГУРЦА ПРИ ПОВРЕЖДЕНИИ СЕМЯДОЛЬНЫХ ЛИСТЬЕВ ОБЫКНОВЕННЫМ ПАУТИННЫМ КЛЕЩОМ *TETRANYCHUS URTICAE* KOCH.

В.А. Раздобурдин, О.С. Кириллова

Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург

Изучение взаимодействий в системах «растение – фитофаг» необходимо для понимания механизмов устойчивого функционирования агроэкосистем. В условиях вегетационного опыта в теплице на 4-х генотипах огурца исследовали влияние на рост семядольных листьев паутинного клеща при 3-х значениях его плотности (6, 18 и 54 особи на растение). Установлено, что изменения в размерах и темпах роста семядольных листьев зависят от генотипических свойств растений и от плотности фитофага. Исходная численность 18 клещей на растении в дальнейшем приводила к максимальному в опыте воспроизводству вредителя. Выявленная положительная корреляционная связь между показателями интенсивности роста семядольных листьев и воспроизводства паутинного клеща предполагает зависимость плодовитости самок вредителя от особенностей органогенеза семядолей. Показано, что определенное значение для развития вредителя имеет наличие кукурбитаминов в семядольных листьях; в эксперименте негативное влияние этих веществ вторичного обмена на численность паутинного клеща не зависело от плотности фитофага.

**Ключевые слова:** генотипы огурца, рост семядольных листьев, плотность и воспроизводство фитофага.

В течение всей жизни растение приспосабливается к изменяющимся условиям внешней среды. Его адаптация в онтогенезе обеспечивается за счет модификационной изменчивости путем перестройки в пределах нормы реакции комплекса физиолого-биохимических и морфо-анатомических признаков растительного организма.

Фитофаги для растений являются одним из факторов внешней среды. Особенности ответных реакций растений на повреждающее воздействие биотрофов связаны с тем, что они, как автотрофы, являются продуцентами органического вещества на планете и создают экологическую базу для существования различных форм живых организмов. Эти реакции имеют приспособительный характер и являются результатом сопряженной эволюции взаимодействующих организмов. Степень их выраженности зависит от специфики наносимых повреждений, силы и продолжительности воздействия повреждающего агента, а также существенно меняется в онтогенезе, что обусловлено возрастными различиями в обмене веществ, направленностью синтетических и органообразовательных процессов [Куперман Ф.М., 1973; Слепян, 1973; Вилкова, 1975; Рубин и др., 1975]. Наибольшую чувствительность к неблагоприятным факторам растения проявляют, как правило, на стадии всходов и первых этапах роста; диапазон и характер адаптивных реакций в онтогенезе специфичен для вида, экотипа, сорта растения [Жученко, 1988].

Паутинный клещ *Tetranychus urticae* Koch. – один из наиболее часто встречаемых видов растительноядных членистоногих в тепличных агроценозах. В связи с быстрыми

темпами развития и, как следствие, приобретением резистентности ко многим биоцидным препаратам, данный фитофаг приобрел статус опасного вредителя овощных и декоративных культур в защищенном грунте. Поиск путей, снижающих прессинг пестицидов на вредителя весьма актуален, а исследования его взаимоотношений с кормовым растением необходимы для разработки экологически безопасных методов управления численностью фитофага, сохраняющих сложные биоценоотических связи и регуляторные механизмы в тепличных агроэкосистемах.

Как полифаг паутинный клещ способен жить за счет широкого круга видов кормовых растений, среди которых огурец – один из наиболее благоприятных. В настоящее время в научной литературе имеется большое количество публикаций, посвященных различным аспектам взаимоотношений огурца с паутинным клещом. Однако, взаимоотношения фитофага с растениями в начальный период их роста и развития изучены недостаточно, но такие исследования необходимы для понимания закономерностей становления и функционирования консортных систем, роли механизмов устойчивости растения и биоэкологических особенностей вредителя в этих процессах. Целью наших исследований являлось изучение особенностей взаимодействия растения и паутинного клеща, реакций автотрофа в ответ на повреждение вредителем в ювенильный период онтогенеза огурца. В частности, оценивалось влияние фитофага на рост семядольных листьев и воздействие ответных реакций растений на развитие вредителя.

### Методика исследований

Исследования проводились в теплице ВИЗР на растениях 4-х образцов огурца: Апрельский F1, Гинга F1, Изумрудный поток F1 и Вязниковский 37. Первые 2 образца партенокарпические, остальные – пчелоопыляемые. В отличие от остальных, гибрид Изумрудный поток – длинноплодный. Образцы различались по наличию в семядольных листьях кукурбитаминов, определенному органолептическим методом. Эти вещества содержались в семядолях гибрида Изумрудный поток и сорта Вязниковский 37.

Растения выращивались в горшках с 0,5 л почвы. Заселение растений паутинным клещом в 3 вариантах его плотности проводили на 4 сутки после разворачивания семядольных листьев. На верхнюю сторону каждого семядольного листа кисточкой помещали по 3, 9 или 27 самок вредителя (на каждое растение,

соответственно, по 6, 18 или 54 особи). Паутинного клеща предварительно разводили на растениях бобов, с которых для опыта брались случайные самки, но одинаковой окраски. Контрольные растения фитофагом не заселяли. Количество растений в каждом варианте плотности вредителя составляло: Апрельский F1, Гинга F1 и Вязниковский 37 – 9, Изумрудный поток – 6. После заселения растений клещом с интервалом в одни сутки было проведено 3 учета количества самок фитофага на верхней стороне семядольных листьев. Через 5 и 8 суток после заселения фитофагом на растениях подсчитывали количество клещей и определяли долю особей, оставшихся на растении, от исходного их количества. Через 1, 2, 3 и 5 суток после заселения растений клещом измеряли длину и ширину семядольных листьев.

На 14-е сутки на растениях подсчитывали количество самок клеща дочернего поколения, развившихся из яиц, отложенных исходными самками на семядольных листьях. Степень повреждения листьев вредителем оценивали по 5-балльной шкале: 0 баллов – поврежденный листа нет; 1 балл – повреждено до 25% поверхности листа; 2 балла – повреждено до 50%; 3 балла – повреждено до 75%; 4 балла – повреждено более 75% поверхности

### Результаты исследований

Семядольные листья – первые листовые органы растения, формируются еще до образования апекса и не являются метамерами. В фазе семядольных листьев растение переходит с гетеротрофного питания за счет материнского семени на автотрофное. С фазы развернутых семядольных листьев до фазы 1-го настоящего листа для проростка растения характерно мезотрофное питание. Исследованиями на хлопчатнике установлено, что на семядольных листьях для паутинного клеща более значимы продукты фотосинтеза, чем содержащиеся в них запасные вещества материнского семени [Karban, Thaler, 1999].

Семядольные листья огурца после их развертывания растут 8–11 дней, далее их рост останавливается, но они могут сохраняться на растении почти в течение всей его жизни [Болотских, Даус, 1983]. У тыквенных культур ко времени образования на проростке 1-го настоящего листа в семядольных листьях происходит активное образование и накопление промежуточных продуктов распада белков, жиров и углеводов – ди- и трикарбоновых кислот (лимонной, яблочной, янтарной, фумаровой, малоновой). В семядольных листьях огурца отмечено также высокое содержание аскорбиновой кислоты [Белик, 1967]. Показано, что удаление одного семядольного листа через 2 дня после появления всходов сильно задерживает рост проростков, но почти не влияет на дифференциацию почек и бутонизацию. После образования настоящих листьев через 2–3 недели после всходов удаление даже обоих семядольных листьев не влияет на рост и развитие растений [Белик, 1970].

Несмотря на сравнительно короткую продолжительность активного роста семядольных листьев, их размер, как и размеры других вегетативных органов у растений, является экологически пластичным признаком. В таблице 1 приведены данные по длине семядольных листьев изучаемых образцов огурца, которые измеряли в течение 5 суток до образования на растениях 1-го настоящего листа. Показано, что длина семядольных листьев модельных образцов обусловлена генотипом и варьировала в зависимости от плотности клеща. По длине семядолей – от самых коротких до самых длинных, образцы располагались в следующей последовательности: Апрельский, Вязниковский 37, Гинга, Изумрудный поток. На 5-е сутки после начала эксперимента у первых 3-х образцов длина семядольного листа положительно коррелировала с его шириной во всех вариантах эксперимента, в том числе и на контрольных растениях ( $r = 0.73-0.94$ ;  $p \leq 0.05$ ). На гибриде Изумрудный поток положительная корреляция длины и ширины семядольных листьев наблюдалась только в контрольном варианте ( $r = 0.95$ ;  $p \leq 0.05$ ); на растениях, заселенных клещом, достоверной связи длины семядолей с их шириной не выявлено. Согласно результатам двухфакторного дисперсионного анализа данных, в эксперименте воздействие плотности фитофага на длину семядольных листьев достоверно проявлялось на третьи

сутки после заселения семядолей клещом (табл.1). Как видно из рисунка 1, в отличие от остальных образцов, на гибриде Гинга рост семядольных листьев в меньшей степени зависел от плотности паутинного клеща.

Статистическая обработка полученных данных проводилась по общепринятым методикам с использованием компьютерной программы Statistica 6.0.

сутки после заселения семядолей клещом (табл.1). Как видно из рисунка 1, в отличие от остальных образцов, на гибриде Гинга рост семядольных листьев в меньшей степени зависел от плотности паутинного клеща.

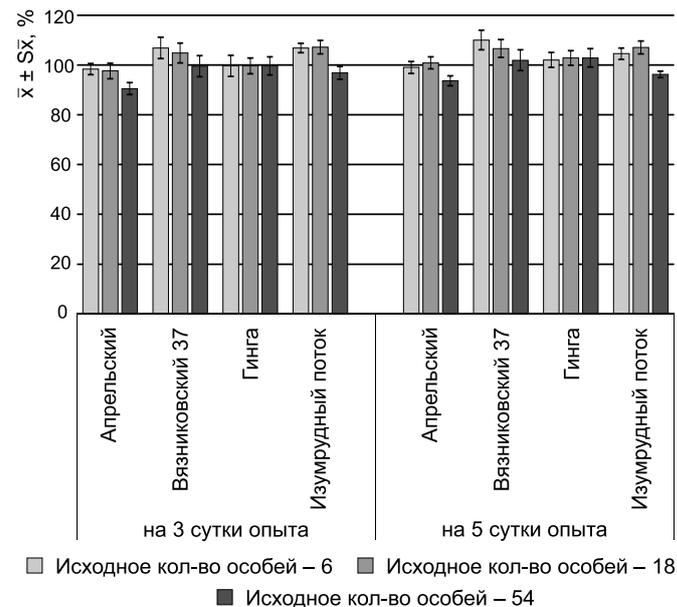


Рисунок 1. Длина семядольных листьев, заселенных паутинным клещом, в сравнении с контролем на различных генотипах огурца

Установлено, что темпы роста семядольных листьев, как и их длина, зависели от генотипических свойств огурца и плотности фитофага, однако влияние этих факторов на относительный прирост семядолей в длину в период наблюдений проявлялось только с 1 по 3 сутки (табл. 2). При этом действие плотности вредителя на данный показатель с высокой достоверностью выявлено только на гибридах Апрельский и Гинга. Изменения в темпах роста семядольных листьев модельных образцов огурца, по-видимому, связаны с особенностями их органогенеза, с процессами метаболизма в тканях семядолей при повреждении вредителем.

На 5-е сутки после начала эксперимента растения находились в фазе 1-го настоящего листа. Формирование настоящего листа (как в дальнейшем и 2-го листа) на растениях изучаемых образцов во всех вариантах опыта происходило достаточно дружно – визуальных отличий не выявлено. Доля клещей, оставшихся на растении от их исходного количества, мало зависела от генотипических свойств огурца и плотности вредителя и составляла около 60–70%. (рис. 2). Поскольку в опыте были использованы самки фитофага, не выровненные по возрасту, их элиминация, по-видимому, соответствовала естественной смертности особей. Только на гибриде Апрельский, отличающемся наиболее короткими семядольными листьями, в варианте с 54 исходными особями была заметна более

Таблица 1. Длина семядольных листьев образцов огурца при различной плотности паутинного клеща

Образец	Исходное кол-во клещей на растении, экз	Длина семядольного листа, мм (среднее ± ст. ошибка)			
		Через 1 сутки	Через 2 суток	Через 3 суток	Через 5 суток
Апрельский F1	0 (контроль)	–	–	46.4 ± 1	49.8 ± 1.2
	6	40.3 ± 1.1	43.2 ± 1.4	45.6 ± 1	49.3 ± 1.2
	18	40.4 ± 1	42.7 ± 1	45.3 ± 1.4	50.2 ± 1.2
	54	39.3 ± 0.8	42 ± 1	42 ± 1.1	46.6 ± 1
Вязниковский 37	0 (контроль)	–	–	44.1 ± 2.5	47.1 ± 2.3
	6	43.1 ± 1.9	45.7 ± 1.5	47.1 ± 1.9	51.8 ± 1.8
	18	41.8 ± 1.5	45.2 ± 1	46.2 ± 1.8	50.2 ± 1.7
	54	42 ± 1.4	43.4 ± 1.7	43.9 ± 1.8	48 ± 2
Гинга F1	0 (контроль)	–	–	49.9 ± 1.9	53.8 ± 2.1
	6	44.4 ± 1.6	46.6 ± 1.5	49.7 ± 2.1	54.9 ± 1.6
	18	43.1 ± 1.2	47.2 ± 1.2	49.7 ± 1.6	55.3 ± 1.5
	54	45.3 ± 1.5	48.4 ± 1.6	49.7 ± 1.8	55.3 ± 2
Изумрудный поток F1	0 (контроль)	–	–	53.2 ± 1.5	59.8 ± 1.4
	6	48 ± 1.1	53 ± 0.9	56.8 ± 1	62.5 ± 1.4
	18	48.3 ± 1.9	52.7 ± 0.8	57 ± 1.4	64 ± 1.5
	54	44 ± 1.1	48.7 ± 1.2	51.5 ± 1.4	57.5 ± 0.8
Безотносительно к плотности клеща					
Апрельский		40 ± 0.5	42.6 ± 0.6	44.9 ± 0.6	49.1 ± 0.6
Вязниковский 37		42.3 ± 0.9	44.8 ± 0.8	45.3 ± 1	49.3 ± 1
Гинга F1		44.3 ± 0.8	47.4 ± 0.8	49.7 ± 0.9	54.8 ± 0.9
Изумрудный поток		46.6 ± 0.9	51.4 ± 0.7	54.6 ± 0.8	61.1 ± 0.8
Безотносительно к генотипическим особенностям огурца					
Исходное кол-во клещей - 0		–	–	47.8 ± 1.1	51.7 ± 1.2
Исходное кол-во клещей - 6		43.6 ± 0.9	46.6 ± 0.9	49.2 ± 1.1	53.9 ± 1.1
Исходное кол-во клещей - 18		42.6 ± 0.8	46.4 ± 0.8	48.9 ± 1.1	54.1 ± 1.2
Исходное кол-во клещей - 54		42.5 ± 0.7	45.4 ± 0.9	46 ± 1	51.3 ± 1.2
Результаты 2-х факторного дисперсионного анализа					
Влияние фактора генотипических свойств огурца (1), F		10.99***	21.78***	<b>22.21***</b> (22.42***)	<b>36***</b> (33.61***)
Влияние фактора плотности клеща (2), F		0.88	1.46	<b>2.76**</b> (4.09**)	<b>2.98**</b> (4.34**)
Совместное влияние факторов (1 x 2), F		0.88	1.04	<b>0.72</b> (0.6)	<b>0.78</b> (0.89)

Примечание: – - учет не проводился; ( ) - коэффициенты F при исключении из анализа контрольных вариантов;

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

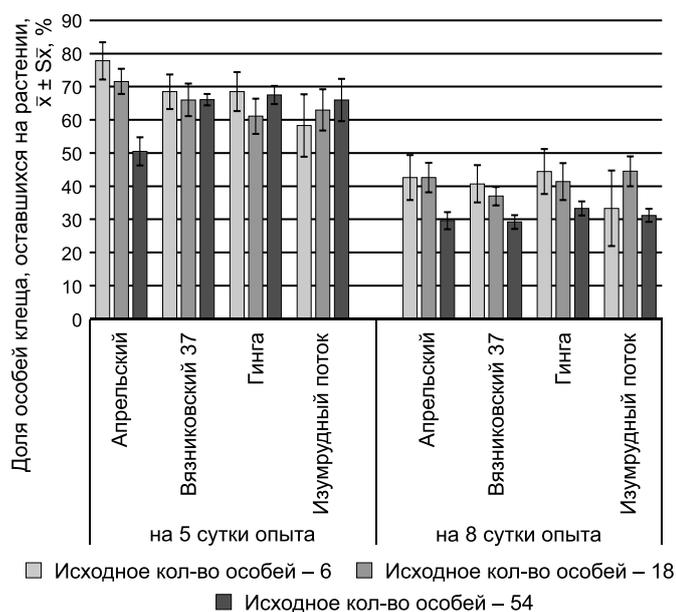


Рисунок 2. Элиминация исходных особей паутинного клеща на различных образцах огурца

существенная элиминация самок в сравнении с вариантами низкой их плотности.

На 8–е сутки эксперимента количество самок на растениях составляло 30–40% от их исходной численности (рис. 2). В целом, очевидно, что клещи в период роста семядольных листьев не стремились покинуть растения даже в условиях высокой собственной плотности. Это дает основание предположить, что клещи становятся частью системы «продуцент – консумент» и приобретают более тесные связи с растением в сравнении с другими основными видами вредителей огурца в теплицах (трипсы, тли, тепличная белокрылка), значительно более мобильными на стадии имаго.

На пятые и последующие сутки опыта происходило отрождение личинок из яиц, отложенных самками клеща на семядольных листьях. Поскольку растения были компактными (черешки листьев и междоузлия короткие), личинки, несмотря на их слабую мобильность, имели возможность расселения с семядолью на настоящие листья, где развивались до имаго. На 14 сутки после заселения растений клещом был проведен учет численности самок вредителя дочернего поколения и поврежденности листьев фитофагом. Численность молодых клещей в опыте является одним из интегральных показателей влияния растений на

Таблица 2. Прирост длины семядольного листа (в %) в зависимости от плотности паутинного клеща на различных образцах огурца

Образец	Исходное кол-во клещей на растении, экз.	Увеличение длины семядоли (% , среднее ± ст. ошибка) в период:	
		1–3 сутки	3–5 сутки
Апрельский F1	0 (контроль)	–	7.3 ± 0.9
	6	13.1 ± 1.4	8.3 ± 1.4
	18	12.1 ± 2.1	11.1 ± 2
	54	7 ± 1.3	12.3 ± 2.3
Вязниковский 37	0 (контроль)	–	7.2 ± 1.3
	6	9.5 ± 1.6	10.1 ± 1
	18	10.7 ± 2.1	9.1 ± 2.5
	54	5.7 ± 1.8	9.7 ± 2.6
Гинга F1	0 (контроль)	–	8.3 ± 1.4
	6	11.6 ± 1.4	11.1 ± 1.9
	18	15.2 ± 1.7	11.6 ± 1
	54	9.5 ± 1.5	11.4 ± 0.9
Изумрудный поток F1	0 (контроль)	–	12.5 ± 1.6
	6	18.7 ± 3.2	10 ± 1.9
	18	16.2 ± 2.4	12.4 ± 2.6
	54	17.1 ± 0.6	11.9 ± 2
Безотносительно к плотности клеща			
Апрельский F1		10.7 ± 1	9.6 ± 0.9
Вязниковский 37		8.6 ± 1.1	9 ± 1
Гинга F1		12.1 ± 1	10.5 ± 0.7
Изумрудный поток F1		17.4 ± 1.3	12 ± 1
Безотносительно к генотипическим особенностям огурца			
Исходное кол-во клещей - 0		–	8.4 ± 0.7
Исходное кол-во клещей - 6		12.7 ± 1	9.9 ± 0.8
Исходное кол-во клещей -18		13.1 ± 1.1	10.9 ± 1
Исходное кол-во клещей -54		9.2 ± 1	11.5 ± 1
Результаты 2-х факторного дисперсионного анализа:			
Влияние фактора генотипических свойств огурца (1), F		9.85***	<b>1.88</b> (0.6)
Влияние фактора плотности клеща (2), F		5.01***	<b>1.97</b> (0.62)
Совместное влияние факторов (1 x 2), F		0.85	<b>0.5</b> (0.36)

Примечание: – - учет не проводился; ( ) – коэффициенты F при исключении из анализа контрольных вариантов;

\* -  $p \leq 0.1$ ; \*\* -  $p \leq 0.05$ ; \*\*\* -  $p \leq 0.01$ .

жизнедеятельность вредителя. На дату учета численность потомства была обусловлена количеством яиц, отложенных исходными самками только на семядольных листьях, а также выживаемостью и скоростью развития неполовозрелых особей при питании на настоящих листьях. Плодовитость самок, как и развитие личинок и нимф, в той или иной мере могла зависеть от плотности фитофага, влияние которой на численность потомства отражает показатель количества молодых самок, приходящееся на 1 исходную самку (воспроизводство).

В литературе по данной проблематике имеются сведения, показывающие, что повреждение семядольных листьев влияет на иммунный статус растения. В частности, на хлопчатнике показано, что как искусственные повреждения семядольных листьев (царапины, нанесенные порошком корунда), так и повреждения семядолей паутинным клещом, приводили к снижению роста численности популяции этого вредителя [Karban, Carey, 1984; Karban, 1985]. Кроме того, повреждение семядольных листьев хлопчатника паутинным клещом в дальнейшем способствовало снижению поврежденности растений гусеницами свекловичной совки [Karban, 1988] и меньшей поражаемости возбудителем вертициллиозного увядания [Karban et al., 1987].

Результаты нашего исследования показывают, что чис-

ленность потомства клеща существенно зависела от генотипических свойств огурца. На гибридах Гинга и Апрельский количество молодых клещей, как во всех вариантах плотности фитофага, так и безотносительно к плотности, было выше в сравнении с образцами Вязниковский 37 и Изумрудный поток (табл. 3). На всех образцах численность особей потомства на растениях коррелировала с поврежденностью листьев ( $r = 0.76-0.9$ ,  $p = 0.001$ ). Это позволяет рассматривать сорт Вязниковский 37 и гибрид Изумрудный поток как устойчивые к вредителю в сравнении с гибридами Апрельский и Гинга.

Известно, что устойчивость растений к вредителям может определяться различными механизмами иммуногенетических барьеров: атрептического, морфологического, ростового, органогенетического, физиологического, ингибиторного [Павлюшин и др., 2013]. Иммуногенетические свойства огурца в отношении паутинного клеща, в частности, могут определяться устойчивостью крахмала в листьях к расщеплению ферментами вредителя [Способ оценки устойчивости...: пат. 2137355, 1998], а также морфо-анатомическими особенностями листовых пластинок [Раздобурдин, Сергеев, 2016]. Иммунологическое значение могут иметь вещества вторичного обмена растений, относящиеся к разным классам химических соединений. Как указывалось выше, сорт Вязниковский 37 и гибрид

Таблица 3. Численность потомства и воспроизводство паутиного клеща на различных образцах огурца в зависимости от исходной плотности вредителя на семядольных листьях

Образец	Исходное кол-во клещей на растении, экз.	Кол-во клещей на растении, экз. (среднее ± ст. ошибка)	Поврежденность листьев растений клещом, балл (среднее ± ст. ошибка)	Кол-во дочерних самок, приходящееся на 1 исходную самку, экз. (воспроизводство) (среднее ± ст. ошибка)
Апрельский F1	6	31.1 ± 4.1	1.5 ± 0.1	5.2 ± 0.7
	18	122.1 ± 9.8	2.7 ± 0.2	6.8 ± 0.5
	54	195.8 ± 13.7	3.2 ± 0.1	3.6 ± 0.3
Вязниковский 37	6	16.3 ± 2	1 ± 0.1	2.7 ± 0.3
	18	69.2 ± 9	1.8 ± 0.2	3.9 ± 0.5
	54	119.7 ± 11.6	2.6 ± 0.2	2.2 ± 0.2
Гинга F1	6	37.4 ± 4.3	1.3 ± 0.1	6.2 ± 0.7
	18	160.8 ± 18.5	2.3 ± 0.1	8.9 ± 1
	54	256.3 ± 24.7	3.1 ± 0.1	4.7 ± 0.5
Изумрудный поток F1	6	23.7 ± 3.8	1 ± 0.1	3.9 ± 0.6
	18	76.8 ± 10.9	1.4 ± 0.2	4.3 ± 0.6
	54	144.7 ± 13.1	2.6 ± 0.2	2.7 ± 0.2
Безотносительно к плотности клеща				
Апрельский F1		116.3 ± 14.3	2.5 ± 0.2	5.2 ± 0.4
Вязниковский 37		68.4 ± 9.5	1.8 ± 0.2	2.9 ± 0.2
Гинга F1		151.5 ± 20.2	2.2 ± 0.2	6.6 ± 0.5
Изумрудный поток F1		81.7 ± 13.2	1.6 ± 0.2	3.6 ± 0.3
Безотносительно к генотипическим особенностям огурца				
Исходное кол-во клещей - 6		27.5 ± 2.3	1.2 ± 0.1	4.6 ± 0.4
Исходное кол-во клещей -18		110 ± 9.1	2.1 ± 0.1	6.1 ± 0.5
Исходное кол-во клещей -54		182.2 ± 12.6	2.9 ± 0.1	3.4 ± 0.2
Результаты 2-х факторного дисперсионного анализа:				
Влияние фактора генотипических свойств огурца (1), F		26.7***	20.4***	22.25***
Влияние фактора плотности клеща (2), F		137.8***	134.8***	20.05***
Совместное влияние факторов (1 x 2), F		4.4***	1.5	1.34

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

Изумрудный поток отличаются от остальных образцов наличием в семядолях кукурбитацинов. Известно, что присутствие в листьях огурца кукурбитацинов – веществ вторичного обмена из класса тетрациклических тритерпеноидов может негативно влиять на рост численности популяции паутиного клеща [DePonti, 1978; Agrawal et al., 1999; Balkema-Boomstra et al., 2003]. У генотипов огурца, способных к образованию кукурбитацинов, содержание этих веществ в семядольных листьях может быть в 8–10 раз выше в сравнении с настоящими листьями [Agrawal et al., 1999].

Известно, что количество кукурбитацинов в растении зависит от генотипа огурца и может повышаться в неблагоприятных условиях – при интенсивной инсоляции, сильном понижении ночной температуры, при недостатке влаги [Демакова, 1980]. Показано, что вызванное недостатком влаги привядание семядольных листьев генотипа огурца, способного к образованию кукурбитацинов, приводит к повышению содержания этих веществ в 2 раза [Haynes, Jones, 1975]. На проростках разных сортов огурца, испытывающих водный стресс, выживаемость паутиного клеща снижалась только на генотипах, содержащих кукурбитацины [Gould, 1978]. Повреждение паутиным клещом семядольных листьев таких генотипов огурца может влиять на иммунологический статус растения. Так, повреждение фитофагом только семядольных листовых пластинок вызывало повышение концентрации кукурби-

тацинов непосредственно в семядолях на 30%, а в первом настоящем листе – на 50%. На растениях с поврежденными семядолями повышение содержания этих терпеноидов снижало численность паутиного клеща почти в 2 раза в сравнении с контролем. При этом повреждение клещом семядольных листьев генотипов огурца, не способных к синтезу этих веществ, не влияло на развитие вредителя [Agrawal et al., 1999]. Однако, имеются данные, показывающие, что через 5–10 поколений вредитель может адаптироваться к кукурбитацинам, что проявлялось в отсутствии различий в плодовитости самок на растениях, содержащих и не содержащих эти терпеноиды [Agrawal, 2000].

Согласно полученным данным, воспроизводство вредителя в дочернем его поколении на всех изучаемых нами генотипах огурца максимально при средней его исходной плотности на семядольных листьях (18 особей) и минимально – при наибольшей плотности (54 особи). Только на гибриде Изумрудный поток воспроизводство клеща при средней и минимальной его плотности статистически было одинаковым. По-видимому, в условиях проведения опыта в целом средняя исходная плотность клеща являлась оптимальной для развития вредителя. Зависимость воспроизводства фитофага от его плотности в эксперименте соответствует «принципу Олли», согласно которому, как низкая степень агрегации особей, так и высокая степень могут негативно влиять на численность популяции. Известно, что в процессе развития популяций образование

агрегаций особей может быть обусловлено различными причинами. Степень агрегации, при которой наблюдается оптимальный рост и выживание популяции, зависит от вида организма и условий среды [Одум, 1975].

Для паутинного клеща характерны колониальный образ жизни, агрегированность в пространственном размещении его особей на растениях и периодическое перенаселение в микропопуляциях. В нашем эксперименте популяции клеща, как и системы «растение – фитофаг», находились в начальной стадии их становления, а различная степень агрегации начальных особей вредителя создана искусственно. Сопоставление данных по интен-

сивности роста семядольных листьев в условиях различной плотности паутинного клеща и по воспроизводству фитофага в дочернем его поколении в вариантах по всем образцам огурца показывает, что между этими показателями имеется положительная корреляционная связь. Коэффициент линейной корреляции указанных показателей, взятых на каждом образце в процентах относительно варианта с минимальной плотностью вредителя (столбцы 1 и 2 – в табл. 4), составляет 0.72 ( $p = 0.01$ ). Регрессия нелинейная, коэффициент криволинейной корреляции равен 0.83 ( $p = 0.001$ ).

Таблица 4. Влияние плотности паутинного клеща на семядольных листьях на их рост и воспроизводство фитофага в дочернем его поколении на различных образцах огурца

Образец	Исходное кол-во клещей на растении, экз.	Прирост семядольного листа в длину за 1–3 суток опыта		Кол-во дочерних самок, приходящееся на 1 исходную самку, экз. (воспроизводство)	
		мм	(1) Относительно варианта с минимальной плотностью клеща, %	экз.	(2) Относительно варианта с минимальной плотностью клеща, %
Апрельский F1	6	5.3	100	5.2	100
	18	4.9	92.5	6.8	130.8
	54	2.7	50.9	3.6	69.2
Вязниковский 37	6	4	100	2.7	100
	18	4.4	110	3.9	144.4
	54	1.9	47.5	2.2	81.5
Гинга F1	6	5.3	100	6.2	100
	18	6.6	124.5	8.9	143.5
	54	4.4	83	4.7	75.8
Изумрудный поток F1	6	8.8	100	3.9	100
	18	8.7	98.9	4.3	110.3
	54	7.5	85.2	2.7	69.2

В таблице 5 приведены корреляции показателей воспроизводства фитофага с показателями исходной численности самок клеща на растениях и прироста семядольных листьев в длину за 1–3 суток опыта на гибриде Апрельский. Показано, что коэффициенты частной корреляции ниже коэффициентов парной корреляции. При этом частное влияние интенсивности роста семядольных листьев заметно снижает корреляцию воспроизводства вредителя

с его начальной численностью на семядолях. Напротив, частное влияние исходной численности фитофага снижает корреляцию воспроизводства клеща с показателями роста семядольных листьев менее существенно. Это дает основание предположить, что особенности роста семядольных листьев, реакции их тканей в ответ на повреждение клещом могут влиять на количество отложенных яиц, составляющих основу будущей численности фитофага.

Таблица 5. Парные корреляции показателей воспроизводства паутинного клеща в дочернем поколении с численностью исходных самок фитофага на семядольных листьях и с показателями прироста длины семядольного листа за 1–3 суток опыта (гибрид Апрельский)

Показатели	Коэффициенты парной корреляции		Коэффициенты частной корреляции	
	Численность самок на семядольных листьях, экз.	Прирост семядольного листа в длину за 1–3 сут., мм	12(3)	13(2)
	2	3		
Корреляция показателей 2 и 3 – $r = -0.5^{***}$				
Воспроизводство паутинного клеща	-0.47**	0.66***	-0.22*	0.56***

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

Согласно результатам исследований показатель воспроизводства фитофага во всех вариантах плотности клеща выше на генотипах огурца, не содержащих кукурбитацины. Влияние этих веществ на развитие вредителя очевидно. Однако, воздействие кукурбитацинов на воспроизводство клеща в зависимости от его плотности не выявляется. Так, на сорте Вязниковский 37 показатели воспроизводства паутинного клеща по 3 вариантам исходной его плотности в сравнении с гибридом Гинга состав-

ляли 43.5, 43.8 и 46.8% соответственно.

Таким образом, изучение взаимоотношений в системе «огурец – паутинный клещ» в ювенильный период онтогенеза растений показало, что взаимодействия в консорции определяются генотипом автотрофа, в частности, могут быть обусловлены его реакциями в ответ на повреждение фитофагом. Установлено, что изменения в темпах роста семядольных листьев вследствие питания вредителя при различной его плотности зависят от генотипических

свойств огурца и способны влиять на дальнейшую численность фитофага. Выявленная положительная корреляционная связь между показателями интенсивности роста

семядольных листьев и воспроизводства паутинного клеща предполагает зависимость плодовитости самок вредителя от особенностей органогенеза семядолей.

### Библиографический список (Reference)

- Белик В.Ф. Биологические основы культуры тыквенных (огурец, арбуз, дыня, тыква): автореф. дис. ... докт. биол. наук / Белик Владимир Филиппович. Л.: 1967. 66 с.
- Белик В.Ф. Физиология овощных и бахчевых культур. / В кн. Физиология сельскохозяйственных растений в 12 томах, под. ред. Рубина Б.А. М.: изд. Московского ун-та. 1970. т.8. С. 208–330.
- Болотских А.С. Промышленное производство огурцов / А.С. Болотских, Е.Г. Даус // М.: Колос. 1983. 205 с.
- Вилкова Н. А. Физиолого-биохимические основы иммунитета растений к вредителям / Н. А. Вилкова // Иммунитет сельскохозяйственных растений к вредителям. М.: Колос. 1975. С. 21–31.
- Демакова Т. В. Изучение кукурбитацинов и селекция огурца на отсутствие горечи: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / Демакова Татьяна Владимировна. М. 1980. 20 с.
- Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений (эколого-генетические основы) / А.А. Жученко // Кишинев. Штиинца. 1988. 767 с.
- Куперман Ф. М. Морфобиология растений / Ф. М. Куперман // М.: Высшая школа. 1973. 255 с.
- Одум Ю. Основы экологии / Ю. Одум. // М.: Мир. 1975. 740 с.
- Павлюшин В.А. Фитосанитарная дестабилизация агроэкосистем / В.А. Павлюшин, Н.А. Вилкова, Г.И. Сухорученко, Л.И. Неведова, С.Р. Фасулати // СПб.: НППЛ «Родные просторы». 2013. 184 с.
- Раздобурдин В.А. Особенности пищевой специализации паутинного клеща *Tetranychus urticae* Koch: Морфо-анатомическое строение листьев различных по устойчивости к фитофагу сортов огурца / В.А. Раздобурдин, Г.Е. Сергеев // Вестник защиты растений. 2016. N. 1 (87). С. 14–22.
- Рубин Б. А. Биохимия и физиология иммунитета растений / Б. А. Рубин, Е. В. Арциховская, В. А. Аксенова // М.: Высшая школа. 1975. 320 с.
- Слепян Э.И. Патологические новообразования и их возбудители у растений / Э.И. Слепян // Л.: Наука. 1973. 512 с.
- Способ оценки устойчивости растений к паутинному клещу: пат. 2137355 Рос. Федерация / Н.В. Буринская, Н.А. Вилкова, В.А. Раздобурдин; за-
- явитель и патентообладатель Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений. № 98114315/13; заявл. 27.07.1998; опубл. 20.09.1999, Бюл. N 26. 3 с.
- Agrawal A. A. Polymorphism in plant defense against herbivore: Constitutive and induced resistance in *Cucumis sativus*. / A.A. Agrawal, P.M. Gorsky, D.W. Tallamy // J. Chem. Ecol. 1999. Vol. 25. P. 2285–2304.
- Agrawal A.A. Host range evolution: Adaptation of mites and trade-offs in fitness on alternate hosts / A.A. Agrawal // Ecology. 2000. Vol. 81. P. 500–508.
- Balkema-Boomstra A.G. Role of cucurbitacin C in resistance to spider mite (*Tetranychus urticae*) in cucumber (*Cucumis sativus* L.) / A. G. Balkema-Boomstra, S. Zijlstra, F.W.A. Verstappen., H. Inggamer, P.E. Mercke, M.A. Jongsma, H.J. Bouwmeester // J. Chem. Ecol. 2003. Vol. 29. P. 225–234.
- De 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.
- Gould F. Resistance of cucumber to *Tetranychus urticae*: Genetic and environmental determinants. J. Econ. Ent. 1978. Vol. 71. P. 680–683.
- Haynes, R.L., and C.M. Jones. Wilting and damage to cucumber by spotted and striped cucumber beetles / R.L. Haynes, C.M. Jones. // HortSci. 1975. Vol. 10. P. 256–266.
- Karban R. Resistance against spider mites in cotton induced by mechanical abrasion / R. Karban // Ent. Exp. et appl. 1985. Vol. 37. Issue 2. P. 137–141.
- Karban R. Resistance to beet armyworms (*Spodoptera exigua*) induced by exposure to spider mites (*Tetranychus turkestanii*) in cotton / R. Karban // The American Midland Naturalist. 1988. Vol. 119. Issue 1. P. 77–82.
- Karban R. Induced resistance of cotton seedlings to mites / R. Karban, J. R. Carey // Science. 1984. Vol. 225 P. 53–54.
- Karban R. Plant phase change and resistance to herbivory. / R. Karban, J.S. Thaler // Ecology. 1999. Vol. 80. P. 510–517.
- Karban R. Induced resistance and interspecific competition between spider mites and vascular wilt fungus in cotton plants / R. Karban, R. Adamchak, W.C. Schnathorst // Science. 1987. Vol. 235. P. 678–680.

### Translation of Russian References

- Burinskaya N.B., Vilkova N.A., Razdoburdin V.A. A method of evaluating the resistance of plants to spider mite: Pat. 2137355 Rus. Federation.; All-Russian research Institute of Plant Protection. No. 98114315/13; Appl. 27.07.1998; publ. 20.09.1999, bull. No. 26. 3 p. (In Russian).
- Belik V.F. Biological basis of *Cucurbita* growing (cucumber, watermelon, melon, pumpkin). Abstract of DSc Thesis in Biology. Leningrad: 1967. 66 p. (In Russian).
- Belik V.F. Physiology of vegetable and melon. In: Physiology of agricultural plants in 12 volumes (ed. Rubin B.A.). Moscow: Moscow University. 1970. V. 8. P. 208–330. (In Russian).
- Bolotskikh A.S., Dause E.G. Industrial production of cucumbers. Moscow: Kolos. 1983. 205 p. (In Russian).
- Demakova T.V. The study of cucurbitacins and breeding cucumber on the lack of bitterness. Abstract of PhD Thesis in Agriculture. Moscow. 1980. 20 p. (In Russian).
- Kuperman F.M. Morphophysiology of plants. Moscow: Vysshaya shkola. 1973. 255 p. (In Russian).
- Odum E.P. Fundamentals of ecology. Moscow: Mir. 1975. 740 p. (In Russian).
- Pavlyushin V.A., Vilkova N.A., Sukhoruchenko G.I., Nefedova L.I., Fasulati S.R. Phytosanitary destabilization of agroecosystems. St. Petersburg: Rodnye prostory. 2013. 184 p. (In Russian).
- Razdoburdin V.A., Sergeev G.E. Peculiarities of food specialization of the spider mite *Tetranychus urticae* Koch: Morphoanatomical structure of leaves of cucumber grade samples differing by resistance to the phytophage. Vestnik zashchity rastenii. 2016. N 1(87). P. 14–22. (In Russian).
- Rubin B.A., Artsikhovskaya E.V., Aksenova V.A. Biochemistry and physiology of plant immunity. Moscow: Vysshaya shkola. 1975. 320 p. (In Russian).
- Slepyan E.I. Pathological neoplasms and their activators in plants. Leningrad: Nauka. 1973. 512 p. (In Russian).
- Vilkova N.A. Physiological and biochemical basis of plant immunity to pests. In: Immunity of agricultural plants to pests. Moscow: Kolos. 1975. P. 21–31. (In Russian).
- Zhuchenko A.A. Adaptive potential of cultivated plants. Kishinev. Shtiinsa. 1988. 767 p. (In Russian).

Plant Protection News, 2017, 2(92), p. 15–22

## RESPONSES OF CUCUMBER TO COTYLEDONOUS LEAF DAMAGE BY SPIDER MITE *TETRANYCHUS URTICAE*

V.A.Razdoburdin, O.S.Kirillova

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

The study of «plant – phytophage» interactions is necessary to understand the mechanisms of sustainable functioning of agroecosystems. The influence of the spider mite at three densities (6, 18 and 54 individuals per plant) on the growth of seed leaves was studied at the greenhouse conditions for four genotypes of cucumber. It is established that changes in the size and growth of cotyledons depends on the genotypic properties of plants and density of the herbivore. Initial numbers 18 individuals per plant led in the future to a maximum pest reproduction in the experiment. There was a positive correlation between dates of intensity of cotyledon growth and reproduction of spider mites. It involves the dependence of the pest female fecundity on

characteristics of cotyledon organogenesis. It is shown that the presence of cucurbitacins in the cotyledons has a certain role in the pest development; the negative impact of these secondary metabolism substances on the number of spider mites did not depend on the phytophage density in the experiment.

**Keywords:** cucumber; genotype; cotyledon growth; population density; reproduction; phytophage.

---

**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  
Кириллова Ольга Сергеевна. Младший научный сотрудник,  
кандидат биологических наук, e-mail: ol-yurchenko@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 Victor Alekseevich. Leading Researcher, PhD in Biology,  
e-mail: vrazdoburdin@mail.ru  
Kirillova Olga Sergeevna. Junior Researcher, PhD in Biology,  
e-mail: ol-yurchenko@yandex.ru

\* Responsible for correspondence