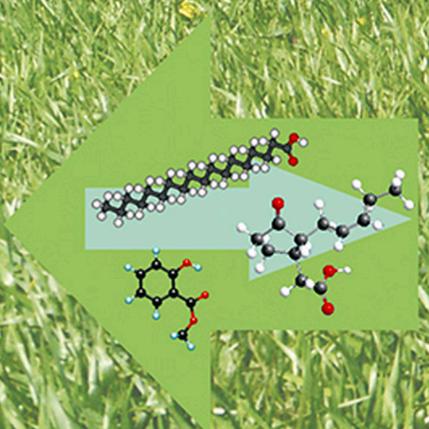


В.Н. Буров, М.О. Петрова, О.Г. Селицкая,
Е.А. Степанычева, Т.Д. Черменская, И.В. Шамшев

ИНДУЦИРОВАННАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ФИТОФАГАМ



УДК 581.2+632
ББК 28.588+44.7
И 60

И 60 **Буров В.Н., Петрова М.О., Селицкая О.Г., Степанычева Е.А.,
Черменская Т.Д., Шамшев И.В.**

Индукцированная устойчивость растений к фитофагам. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. — 181 с., илл.

В книге рассматриваются вопросы, связанные с изучением феномена индуцированной фитофагами прямой и косвенной устойчивости растений, биохимических основ индуцированных реакций химической защиты растений, взаимодействия конститутивной и индуцированной устойчивости, а также молекулярно-генетические механизмы индуцированной устойчивости. Обсуждаются перспективы практического использования индукторов иммунитета в защите растений.

Библиогр. 460 назв.

Burov V.N., Petrova M.O., Selitskaya O.G., Stepanycheva E.A., Chermenskaya T.D., Shamshev I.V. Induced plant resistance to phytophages. — Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2012. — 181 p., figs.

The book deals with different problems concerning study of the phenomenon of direct and indirect plant resistance induced by phytophages, including biochemical basics of the induced responses of plant chemical defence, interactions between constitutive and induced resistances, and molecular genetics mechanisms of the induced resistance. Prospects for practical application of immunity inductors in plant protection are discussed.

Глава 1. ФЕНОМЕН ИНДУЦИРУЕМОЙ ФИТОФАГАМИ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

Индукция защитных реакций растений на повреждающие воздействия по своей природе является одной из форм всеобщего семиохимического взаимодействия в биоэкосистемах, которая выработалась в процессах сопряженной эволюции на межвидовом и биоценотическом уровнях. Одним из важнейших проявлений индуцированной устойчивости является обеспечение целостности и нормального функционирования повреждаемого растения и биоценотической регуляции, направленной на стабилизацию целостных экосистем и обеспечению их существования.

Подобно тому, как ответная реакция на локальное заражение патогеном или на вакцинацию растения или животного проявляется в снижении вероятности повторного заражения и развития патологического процесса, основным проявлением ответной реакции растений на повреждение, наносимое определенным видом фитофага, зачастую является снижение степени благоприятности этого растения для дальнейшего развития фитофага этого или родственного ему вида. Результатом защитной реакции растения становится или отказ фитофага от контакта с этим растением и от его использования для питания и яйцекладки, или изменение ряда демографических показателей, характерных для данного вида фитофага, например, замедление темпов индивидуального роста, развития и накопления массы тела, снижение плодовитости и, как правило, значительное увеличение смертности, приводящее в конечном итоге к снижению коэффициента роста численности популяции. Многочисленные примеры, свидетельствующие о подобном существенном влиянии наносимых фитофагами повреждений на последующее их развитие на повреждаемых растениях, касаются многих видов как конспецифических, так и гетероспецифических членистоногих, повреждающих широкий круг как древесных, так и травянистых растений. Так, резко выраженное снижение интенсивности яйцекладки и увеличение смертности преимагинальных стадий развития на древесных растениях (лиственница, сосна, ольха, ива и др.), ранее сильно поврежденных фитофагами, уже давно было отмечено для ряда видов развивающихся на них чешуекрылых и жесткокрылых, в частности, листоверток, смолевок, кольчатого шелкопряда и др. (Baltensweiler et al.,

1977; Rhoades, 1983). В ряде случаев именно защитные реакции поврежденных деревьев являются основной причиной периодического спада численности и цикличности размножения массовых вредителей древесных, как это было показано на примере пяденицы *Epirrita autumnata*, повреждающей березу *Betula pubescens* (Haukioja, Hakala, 1975; Haukioja, Hanhimaki, 1985), листоедов *Melasma lapponica*, повреждающих иву *Salix borealis* (Zvereva et al., 1998) и на ряде других видов фитофагов вредителей леса.

Снижение плодovitости, увеличение смертности, снижение размеров и массы тела развивающихся особей, а также увеличение продолжительности их развития при питании на уже поврежденных растениях регистрировалось в экспериментальных и природных условиях и для ряда вредителей сельскохозяйственных растений, таких как свекловичная муха, *Pegomya betae* (Rottger, Klinghauf, 1976), гессенская муха, *Mayetiola destructor* (Kanno, Harris, 2002), паутинные клещи (Karban, Carey, 1984), совки *Spodoptera exigua* и *Helicoverpa zea* (Stout et al., 1996) и др.

Подобная способность поврежденных растений к самозащите путем отрицательного влияния на жизнеспособность и коэффициент размножения повреждающих их организмов свидетельствует о существенном сходстве между реакциями индуцированной защиты растений по отношению как к фитофагам, так и к фитопатогенам. В то же время имеется и ряд существенных моментов, в значительной степени отличающих индуцированную защиту против фитофагов от подобных же реакций в ответ на воздействие фитопатогенов. В первую очередь это связано с тем, что защитные реакции растения на повреждения фитофагами не ограничиваются прямым отрицательным влиянием на физиологические и демографические показатели вредителей. Существенно, что в результате повреждений, нанесенных фитофагами, растения влияют на ряд их поведенческих реакций. В первую очередь, в условиях свободного выбора, эта реакция может выражаться в отказе фитофагов от прямого контакта с поврежденными растениями и предпочтении ими ранее неповрежденных (интактных) растений в качестве мест яйцекладки и питания, что характерно для многих видов чешуекрылых, жесткокрылых и других растительноядных насекомых и клещей. В то же время, поврежденные растения становятся менее благоприятными не только для развития первично появившихся на них особей фитофага, но зачастую становятся значительно менее привлекательными и для дру-

гих, позднее заселяющих это растение конспецифичных, а иногда и гетероспецифичных, фитофагов. В свою очередь это приводит к резкому сокращению интенсивности дальнейшего их заселения и размножения на поврежденных растениях. Более того, реакции индуцируемой защиты могут проявляться не только на уровне межвидового семиохимического взаимодействия типа «растение–фитофаг», но и в рамках биоценотического взаимодействия на уровне триотрофа «растение–фитофаг–энтомофаг». Это имеет место в тех многочисленных случаях, когда наносимое растению повреждение вызывает изменения поведенческих реакций не только фитофагов, но и трофически связанных с ними энтомофагов, о чем подробнее будет сказано ниже.

Именно в связи с многообразием ответных реакций растений на повреждение, вызываемые фитофагами, в отличие от реакций на повреждение патогенами, в настоящее время выделяют две основные группы реакций индуцированного иммунитета растений к растительноядным членистоногим, а именно — прямую (induced direct defense), или внутреннюю (intrinsic), индуцированную устойчивость и косвенную (induced indirect defense), или внешнюю (extrinsic), индуцированную устойчивость (Dicke, Sabelis, 1988; Fernandes, 1994). Схематически эти взаимоотношения представлены на рис. 1.

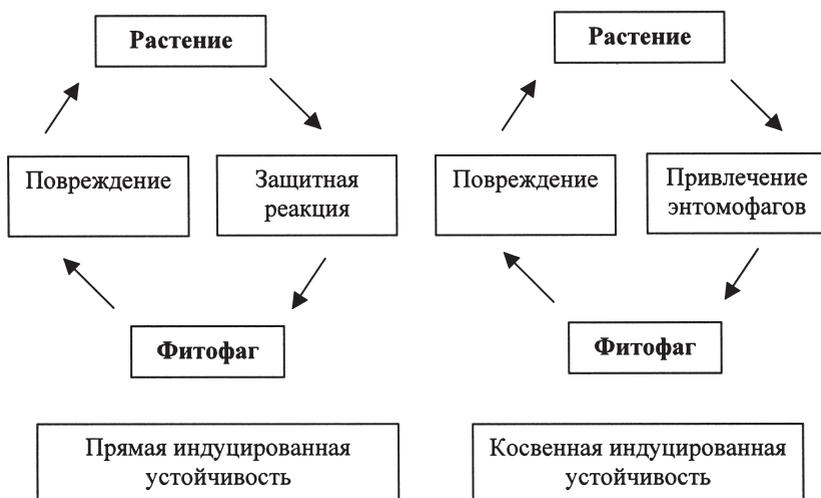


Рис. 1. Реакции прямой и косвенной индуцированной защиты растений, вызываемые фитофагами.

Важно подчеркнуть, что большинство исследованных видов растений обладают способностью к проявлению защитных реакций в ответ не только на повреждения фитофагами, но и на различные другие стрессорные воздействия, в том числе на механические повреждения, т.е. способностью откликаться на эти воздействия индуцированными ответами.

Однако необходимо иметь в виду, что важнейшим показателем, позволяющим отличить реакции растений на воздействие биотических факторов, в частности на повреждения, индуцированные фитофагами или фитопатогенами, от реакций на различного вида повреждения, нанесенные абиотическими факторами, например, механическим путем, является многообразие и достаточно высокая степень видоспецифичности первых из них, которая выражается в способности различных видов фитофагов (фитопатогенов) индуцировать у одного и того же вида растения совершенно различные типы проявляемого ответа (Felton et al., 1994; Stout et al., 1994; Heil, Bostock, 2002). В результате, природа и интенсивность индуцированных биотическими факторами защитных реакций может значительно отличаться не только от реакций на механические повреждения, но и находиться в большой зависимости от вида вредителя и типа наносимого им повреждения. Особенно наглядно это может быть продемонстрировано на примерах косвенной индуцированной устойчивости. Растения одного и того же вида, поврежденные разными видами фитофагов, приобретают способность избирательно привлекать к себе энтомофагов, трофически связанных именно с видом, наносившим повреждение.

Одним из первых примеров такого рода являлись экспериментальные данные М. Сабелиса и М. Дике (Sabelis, Dicke, 1985), которые показали, что листья яблони, альтернативно поврежденные одним из двух видов растительноядных клещей (*Panonychus ulmi* или *Tetranychus urticae*), становятся в разной степени привлекательными для разных видов хищных клещей, обитающих совместно с ними. В частности, повреждения, нанесенные растениям клещами *P. ulmi*, резко увеличивают привлекательность листьев для хищных клещей *Amblyseius finlandicus* и *A. andersoni*, а листья, поврежденные паутиным клещом, *T. urticae*, становятся наиболее аттрактивными для другого вида трофически связанного с ним хищника *Phytoseiulus persimilis*. Позднее к аналогичным выводам пришли и ряд других авторов, оценивавших феномен косвенной индуцируемой устойчивости на фасоли, хлопчатнике, кукурузе, табаке и других культурах.

При изучении характера и механизмов реакций индуцируемой защиты растения необходимо четко представлять критерии, по которым эти реакции можно отличать от реакций врожденного (конституционного) иммунитета. Существенные отличия, характеризующие эти реакции, связаны как с составом и свойствами защитных веществ, о чем будет сказано ниже, так и с источниками, локализацией и динамикой их выделения (табл. 1).

Таблица 1

Сравнительная характеристика конститутивной и индуцируемой фитофагами реакции химической защиты

Показатель	Конститутивная	Индуцированная
Вызываемая ответная реакция	Негативное влияние на поведение и развитие фитофага	Негативное влияние на фитофага, позитивное влияние на энтомофага
Начало ответа	Непосредственно с начала нанесения повреждения	С лаг-периодом от нескольких часов до нескольких дней
Продолжительность ответа	Сохраняется и после прекращения повреждения	Исчезает через несколько дней или недель
Локализация и распространение активного начала	Генерализовано по тканям и органам растений	Локально в месте повреждения с последующим распространением по восходящим или нисходящим путям
Специфичность	Широкая или узкая	Как правило узкая как для фитофагов, так и для энтомофагов
Зависимость от фотопериода	Отсутствует	Индуцируется преимущественно во время фотопазы

Использование меченых предшественников позволило проследить локализацию мест синтеза и динамику эмиссии летучих листьями хлопчатника, как поврежденными, так и неповрежденными фитофагами (Pare, Tumlinson, 1998). Интересно, что обработка механически поврежденных растений оральными секретами приводит к увеличению выделения летучих, аналогично повреждениям фитофагами (Turlings at al., 1990; Pare, Tumlinson, 1997).

Фитофаги, такие как гусеницы чешуекрылых, могут вызывать немедленное, но непродолжительное увеличение выделения растительных запахов, являющихся конститутивным элементом защиты, равно как образование и последующее выделение других веществ через более длительный период, как ответ на повреждение (индуцирование). Так гусеницы совки *Spodoptera exempta*, питающиеся на хлопчатнике, вызывают немедленное выделение первой группы соединений

(«летучие зеленых листьев» (green leaf volatiles (GLVs)), включающей Z-3-гексеналь, Z-3-гексенил ацетат и терпены альфа-пинен и карофиллен, а также стимулируют синтез де ново и выделение через некоторое время другой партии терпенов. Эмиссия индуцируемых фитофагами смесей летучих, сходных со смесями, выделяемыми при механическом повреждении, отличается большей примитивностью и меньшей сложностью компонентного состава, чем эмиссия смесей с доминированием новых компонентов.

Как правило, растения, не отвечающие на повреждение выделением смесей с новыми доминантными компонентами, характеризуются наличием конститутивных вторичных метаболитов, выполняющих роль сильных элементов прямой защиты. Примером этому могут быть растения сем. Solanaceae (томаты, картофель) и Cruciferae (капуста, рапс и др.), являющиеся хорошо известными продуцентами алкалоидов или глюкозинолатов, обеспечивающих их высокую устойчивость ко многим видам насекомых. Они выделяют сходные смеси в ответ на повреждения фитофагами и механическое повреждение (Mattiacci et al., 1995, 2001; Bolter et al., 1997; Dicke, 1999a,б). Такие растения часто используются в пищу ограниченным числом фитофагов-специалистов (например, колорадский жук или капустные белянки). Напротив, ряд видов растений характеризуется способностью в ответ на повреждение фитофагами выделять новые компоненты, доминирующие в смесях и не появляющиеся в них после механических повреждений. Примерами таких растений могут быть фасоль (Dicke et al., 1990), кукуруза (Turlings et al., 1990) или гербера (Gols et al., 1999). Растения этой группы не имеют таких высокоспецифичных вторичных метаболитов и могут использоваться в пищу более широким кругом различных видов фитофагов. Фитофаги-специалисты могут реагировать позитивно на вещества индуцированной защиты, в то время как генералисты — отрицательно (Karban, Baldwin, 1997; Landout et al., 1999). Например, колорадский жук — специалист, связанный с небольшим числом видов родственных растений, позитивно отвечает на растения картофеля, поврежденные его личинками или обработанные секретами их слюнных желез, волицитином или метилжасмонатом. Он одинаково реагирует на конститутивные и индуцированные защитные вещества (Bolter et al., 1997).

Таким образом, прямая и косвенная реакции индуцированной защиты проявляются только в результате повреждений, вызываемых биотическими агентами (например, фитофагами в процессе их пита-

ния, или при откладке яиц в глубину тканей растения) и по характеру действия на членистоногих существенно отличаются от повреждений, наносимых как механическим путем (срезание, соскабливание, укол и др.), так и в результате других стрессорных воздействий (недостаток влаги, температурные стрессы и др.). Особенности ответных защитных реакций растений на воздействие фитофагов является их большое разнообразие, что определяется как видовой принадлежностью фитофагов, так и характером наносимых ими повреждений. Обладая разным уровнем видоспецифичности, они могут быть направлены как против отдельных видов фитофагов, так и против целых комплексов вредных объектов.

1.1. Прямая индуцированная устойчивость

Как уже отмечалось выше, прямая индуцированная устойчивость растений к фитофагам характеризуется возникновением новых или резким усилением ранее существовавших (врожденных, т.е. конститутивных) защитных реакций, направленных непосредственно на фитофага, наносящего повреждение или на группу трофически и таксономически близких ему видов. Как правило, она может проявляться или в уменьшении степени заселяемости растения фитофагами вплоть до полного их отказа от питания или яйцекладки на поврежденном растении, или в увеличении смертности фитофагов и их потомства, а также в снижении их репродуктивного потенциала.

В связи с тем, что любому растению свойственен тот или иной уровень базовой (конститутивной) устойчивости к фитофагам, феноменологически выявить факт их способности проявлять реакцию прямой индуцированной защиты в ответ на повреждающее воздействие возможно только путем биотестов, основанных на тщательном сравнении характера поведенческих реакций (аттрактантно-репеллентные эффекты), а также на сравнении успешности параллельного развития фитофага на неповрежденных или в разной степени поврежденных им (или близким ему по характеру наносимых повреждений видом) растениях. При этом для достоверного разделения ответных реакций фитофагов, обусловленных конститутивной защитой растения, от реакций, обусловленных его прямой индуцированной защитой, необходимо учитывать две вышеупомянутые особенности, различающие эти типы реакций между собой. Так, прежде всего, необходимо иметь в виду, что если начало проявления реак-

ций, связанных с прямой конститутивной защитой, как правило, наблюдается непосредственно с момента нанесения повреждения (изменение поведенческих реакций) или вскоре после него (изменения демографических показателей), то индуцируемые защитные реакции начинают проявляться с некоторой задержкой, иногда составляющей от несколько дней до недель после нанесения повреждения. Кроме того, особенностью реакций конститутивной защиты является их генерализованное проявление, не приуроченное непосредственно к месту нанесения повреждения, в то время как реакции индуцированной защиты, как правило, имеют и локальный, и системный характер, последовательно проявляясь сначала в поврежденных, и лишь затем в неповрежденных органах и тканях растения (локальная и системная защитные реакции, соответственно).

Рядом авторов было экспериментально показано, что реакция прямой индуцированной устойчивости помимо локального, т.е. ограниченного непосредственным местом повреждения, может иметь и системный характер, при котором сигнал о повреждении какой-то части или органа растения может распространяться на другие органы, или даже на все растение, вызывая те же признаки ответной реакции в местах, отдаленных от места повреждения (Karban, Myers, 1989). Существенно, что системное действие индуцируемой защитной реакции может быть прослежено не только в пространстве, но и во времени, проявляясь на более поздних этапах развития растения. Например, в экспериментальных условиях повреждение рядом вредителей семядольных листьев огурца, фасоли, томата и хлопчатника вызывает четко выраженное угнетающее действие на фитофагов, развивающихся позднее уже на настоящих листьях (Mattiacci et al., 2001; Rodrigues-Saona et al., 2001; Юрченко, Буров, 2005). Подобным же образом системное проявление индуцированной защитной реакции наблюдается и при повреждении настоящих листьев различных ярусов или даже различных органов одного и того же растения. Так повреждения бутонов хлопчатника гусеницами совков способны вызывать защитную реакцию в неповрежденных листьях этих растений (Rose, Tumlinson, 2004). Повреждения личинками фитофагов корней растений, по данным ряда авторов, может вызывать ответную защитную реакцию, проявляющуюся на уровне листьев (Schmelz et al., 1999). Аналогичную реакцию могут вызывать и повреждения корней, наносимые галловыми нематодами (Буров и др., 2006; Агансонова и др., 2008).

Именно на учете этих особенностей основаны методические подходы при лабораторной оценке индуцированных защитных реакций по характеру поведения и развития фитофагов на интактном (неповрежденном) растении и на растении, ранее поврежденном конспецифическим или гетероспецифическим видом фитофага. Обычно при лабораторной оценке прямой индуцированной устойчивости по поведенческим реакциям используются или метод «свободного выбора» фитофагом между предлагаемыми ему интактными и предварительно поврежденными растениями, или один из ольфактометрических методов (реакция либо на изолированные органы интактных и поврежденных растений, либо на продуцируемые неповрежденными и поврежденными растениями летучие вещества). Аналогичная оценка по демографическим показателям предполагает сравнительный анализ успешности развития фитофага на интактном и поврежденном растении по таким показателям, как плодовитость, выживаемость на отдельных фазах развития, общая продолжительность развития и др. В ряде случаев одновременно учитываются динамика накопления массы тела и изменение его размеров.

К настоящему времени феномен прямой индуцируемой устойчивости растений к фитофагам можно считать присущим всему растительному царству. Он продемонстрирован на растениях более 40 различных семейств и количественно оценен более чем на 100 экспериментальных моделях «растение–фитофаг». Наиболее детальные работы в этом направлении были осуществлены на таких моделях как «хлопчатник — паутиный клещ, *Tetranychus urticae*» (Karban, Carey, 1984; Karban, Chikako Niiho, 1995), «томаты — совка *Helicoverpa zea* и ряд сосущих вредителей» (Stout et al., 1998), «виноградная лоза — клещ *Eotetranychus willamette* и клещ *T. pacificus*» (English-Loeb, Karban, 1988), «табак — совка *Heliothis virescens* (De Moraes et al., 2001), «пшеница — оранжевый комарик, *Sitodiplosis mossellana*» (Ding et al., 2000), «пшеница — злаковая тля, *Sitobion avenae*» (Leszczynski, Dixon, 1990), «*Arabidopsis* sp. — гусеницы белянки *Pieris rapae*» (Van Poesche et al., 2001), «огурец — паутиный клещ и оранжевая белокрылка, *Trialeurodes vaporariorum*» (Буров и др., 1998), а также — на ряде видов древесных растений, таких как «сизая ель, *Picea glauca* — смолевка *Pissodes strobi*» (Alfaro, 1995), «ива *Salix borealis* — ивовый листоед, *Melasoma lapponica*» (Raupp, Sadof, 1991) и др.

Существенно, что феномен прямой индуцированной защитной реакции растений был установлен по отношению к членистоногим-

фитофагам, характеризующимся практически всеми типами питания и всеми типами строения ротовых аппаратов, включая не только грызущих и флэмо- или ксилемососущих насекомых и клещей, например, представители отрядов Homoptera (Leszczynski, Dixon, 1990; Anderson, Peters, 1994), Thysanoptera (Shimoda et al., 1997), семейства Tetranychidae (Brody, Karban, 1989), но и ряд внутритканевых паразитов растений, таких как минирующие моли, некоторые виды минирующих мух и др. В частности удалось показать, что повреждения растений пшеницы злаковыми тлями (Homoptera, Aphididae) вызывают значительные изменения состава продуцируемых ими вторичных метаболитов, оказывающих, в свою очередь, отрицательное влияние на предпочитаемость тлями этих растений (Leszczynski, Dixon, 1990). Аналогичные результаты были получены и на примере системы «томаты — виды белокрылок семейства Aleurodidae», включая *Bemisia argentifolii* и *Trialeurodes vaporariorum* (Inbar et al., 1998, 1999; Van de Ven et al., 2002; Мокроусова, 2006 и др.) (табл. 2).

Большая серия работ, проведённых рядом исследователей на такой группе многоядных фитофагов, как совки, продемонстрировала многообразие ответных реакций растений на вызываемые ими повреждения. Так, результатом повреждений, наносимых растениям гусеницами совки *Spodoptera littoralis* может явиться влияние на интенсивность дальнейшей откладки самками яиц на повреждённое растение, а также влияние на последующее развитие потомства, включая биомассу потребляемой гусеницами пищи на ранее повреждённых растениях, возрастание продолжительности развития гусениц на таких растениях, увеличения их смертности, снижение массы тела куколок и имаго и др.

Как правило, в большинстве описанных случаев прямой индуцированной устойчивости, отмечается одновременное сочетание нескольких показателей ее проявления, т.е. как реакции избегания фитофагом поврежденных растений (отказ от яйцекладки или питания на них), так и различная степень угнетения развития особей, заселяющих поврежденное растение. В лабораторных и полевых экспериментах на американском хлопчатнике растения, поврежденные калифорнийским трипсом в фазе двух настоящих листьев, не только оказываются менее благоприятными для уже развивающихся на них насекомых, но и в дальнейшем резко снижают свою привлекательность для этого вредителя (Agrawal, Colfer, 2000). Аналогичным образом самки гессенской мухи, *Mayetiola destructor*, избегают откла-

дывать яйца на растения пшеницы, уже поврежденные личинками этого вида, а смертность вновь отрождающихся личинок прогрессивно увеличивается с увеличением интенсивности уже нанесенного повреждения (Kanno, Harris, 2002).

Таблица 2

Основные виды растений, оцененные на наличие реакций прямой индуцированной химической защиты по отношению к фитофагам

Растение	Фитофаг	Характер реакции	Автор
Картофель	Колорадский жук <i>Leptinotarsa decemlineata</i>	Синтез ингибиторов протеиназ. Выделение аттрактивных летучих.	Green, Ryan, 1972 Landolt et al., 1999
Хлопчатник	Паутинные клещи <i>Tetranychus urticae</i> , <i>T. turkestanii</i>	Увеличение смертности трипсов и клещей на поврежденных растениях. Снижение интенсивности яйцекладки клещей	Karban, Carey, 1984 Bruin et al., 1992
Табак	Совка <i>Heliothis virescens</i>	Выделение летучих с репеллентной активностью	De Moraes et al., 2001
Томаты	Совки <i>Helicoverpa zea</i> , <i>Spodoptera exigua</i> . Минер <i>Liriomyza trifolii</i> . Клещ <i>Aculops lycopersicy</i>	Увеличение активности ингибиторов протеиназ и устойчивости к тлям, клещам и гусеницам	Stout et al., 1998 Stout, Duffey, 1996 Inbar et al., 2001
Свекла	Свекловичная муха <i>Pegomya betae</i>	Увеличение смертности личинок	Rottger, Klinghauf, 1976
Тыква	Коровка <i>Epilachna tredecimnotata</i>	Ингибирование питания, детеррентный эффект	Carroll, Hoffman, 1980
Соя	Паутинный клещ <i>T. urticae</i>	Снижение плодовитости	Hildebrand et al., 1986
Лук	Луковая муха <i>Delia antiqua</i>	Снижение интенсивности заселения	Hausmann, Miller, 1989
Рис	Цикада <i>Nilaparvata lugens</i>	Детеррентное действие	Zhang et al., 1999
Бобы	Тли <i>Aphis fabae</i> и <i>Megoura viciae</i>	Снижение интенсивности развития	Hick et al., 1997
Огурец	Клещи, трипсы	Снижение интенсивности роста популяции	Balkema-Boomstra et al., 2003
Сорго	Тля <i>Sipha flava</i>	Снижение плодовитости	Costa-Arbulu et al., 2001

Примером того же рода могут быть и имаго горчичного листоеда, *Phaedon cochleariae*, практически не откладывающие яйца на поврежденные их же личинками листья китайской капусты, *Brassica chinensis*, и не питающиеся на этих растениях (Rostas, Hilker, 2002). Следует подчеркнуть, что во всех перечисленных случаях экспериментально доказано, что детеррентный эффект обеспечивался химическим сигналом, исходящим не от ранее заселявших растение особей фитофагов или продуктов их жизнедеятельности, а непосредственно от повреждаемых растений.

В других экспериментах, проведенных на клещах, было обнаружено, что индукция защитной реакции может быть вызвана не только своим (конспецифичным), но и близкородственным, или даже таксономически отдаленным (гетероспецифическим) видом фитофага. Так, плодовитость и скорость нарастания численности паутинового клеща, *T. urticae*, при его содержании на всходах хлопчатника, предварительно поврежденных клещами как этого вида, так и *T. turkestanii*, оказывается значительно меньшей, чем на контрольных, т.е. неповрежденных растениях (табл. 3).

Таблица 3

Сравнительная численность паутиных клещей *Tetranychus urticae*, развивающихся на неповрежденных (контроль) и поврежденных конспецифичным и гетероспецифичным видами (опыт) проростках хлопчатника

Вариант (характер исходного повреждения растений)	Численность <i>T. urticae</i> к концу эксперимента, экз.			Коэффициент увеличения численности, %
	Имаго	Яиц	Всего	
Неповрежденные (контроль)	140	100	240	80
Повреждены <i>T. urticae</i>	75	40	115	38
Повреждены <i>T. turkestanii</i>	70	50	120	40

Примечание: повреждение — путем первичной подсадки по 16 самок каждого вида на 5 дней на семядольные листья; оценка защитной реакции растения — через 12 дней вторичная подсадка по 3 самки *T. urticae* на настоящие листья тех же растений; учет численности их потомства — ещё через 14 дней (по материалам Karban, Carey, 1984).

Аналогичным образом, повреждения, нанесенные паутиным клещом на фазе семядольных листьев, оказывают существенное влияние на заселение и дальнейшее развитие на этих растениях и другого гетероспецифичного фитофага калифорнийского трипса, вдвое

увеличивая его смертность и более чем на 30% снижая общую поврежденность растений (Agrawal et al., 1999).

Повреждения растений томатов гусеницами совки *Helicoverpa zea* резко повышают устойчивость этих растений к гусеницам гетероспецифического вида совок *Spodoptera exigua*. Питание гусениц младших возрастов этой совки на поврежденных растениях сопровождается заметным увеличением их смертности и снижением скорости роста и развития по сравнению с гусеницами, питающимися на неповрежденных растениях (Stout, Duffey, 1996). Одновременно с этим зарегистрировано и увеличение резистентности поврежденных гусеницами совок растений к тлям *Macrosiphum euphorbia* и к паутинным клещам (Stout et al., 1998).

В то же время имеются примеры и совершенно другого рода, когда повреждение растения фитофагом оказывает негативное влияние на выживаемость и плодовитость особей того же вида, практически не снижая своей привлекательности для них, или наоборот, слабо влияют на демографические показатели развития личиночных фаз фитофага, но оказывают резко выраженное репеллентное действие для яйцекладущих самок. Первое, например, было отмечено в экспериментах с тлями *Sipha flava*, повреждающими растения сорго *Sorghum halepense* (Costa-Arbulu et al., 2001), а второе — при изучении реакции листоеда *Leptinotarsa juncta* на растения пасленовых *Solanum carolinense*, поврежденные другим видом листоеда *Epitrix fuscula* (Wise, Weinberg, 2002), а также при оценке реакции самок луковой мухи, *Delia* (= *Hylemia*) *antiqua*, которые в период яйцекладки в значительно меньшей степени привлекаются к неповрежденным растениям, чем к поврежденным, или зараженным патогенами (Hausmann, Miller, 1989).

Особенный интерес представляют случаи асимметрического взаимодействия фитофагов с растениями, которые описаны в экспериментах М. Инбара с сотрудниками (Inbar et al., 1999a) на примере взаимодействия белокрылки *Bemisia argentifolii*, минера *Liriomyza trifolii* и совки *Helicoverpa zea* с растениями томатов. Так, если повреждение растений белокрылкой оказывает существенное влияние на заселяющих эти же растения минеров, примерно на 30% снижая интенсивность их яйцекладки и выживаемость личинок, то на поврежденных минерами растениях не обнаруживается аналогичного реципрокного влияния на белокрылок. Повреждения, наносимые гусеницами совки, значительно снижают интенсивность заселения

минерами и их выживаемость, но не оказывают отрицательного действия на развитие белокрылки. Выявленные в этих экспериментах возможности разнонаправленного влияния наносимых фитофагом повреждений на характер развития одновременно присутствующего конспецифического или гетероспецифического вида фитофагов требуют особенно тщательного анализа этого феномена при использовании иммуномодуляторов и оценке возможной комплексной эффективности защитных мероприятий в результате их применения.

1.2. Видоспецифичность реакций прямой индуцированной устойчивости

В настоящее время трудно дать однозначный ответ на вопрос об уровне видоспецифичности реакций прямой индуцированной защиты и диапазоне видов фитофагов, против которых она направлена. О широте этого диапазона могут свидетельствовать немногочисленные, но достаточно убедительные материалы, иллюстрирующие примеры индукции защитных реакций растений к членистоногим в ответ на повреждения, наносимые позвоночными животными, такими как олени (Danell, Hus-Danell, 1985; Roininen et al., 1997), зайцы (Hjalten, Price, 1996) и др. Очевидно, этот диапазон может существенно меняться в зависимости от многих факторов, таких как видовая принадлежность фитофага, вид или сорт растения, локализация места нанесения повреждения, фаза развития фитофага и растения и, вероятно, ряд других, пока еще не установленных. В настоящее время еще не до конца выяснены и механизмы, позволяющие объяснить многочисленные примеры как диаметрально противоположной реакции отдельных видов растений на повреждения, наносимые разными видами фитофагов, которая связана со способностью растений продуцировать разные химические вещества в ответ на разные типы повреждений («специфичность характера индукции» по определению Stout et al., 1998), так и особенностью реакции разных видов растений на повреждения одним и тем же видом фитофага (специфичность ответа).

К случаям первого рода относится влияние повреждений, альтернативно наносимых одному и тому же виду растения разными видами фитофагов, на развитие каждого из этих фитофагов.

Примерами случаев второго рода (когда растения разных видов, повреждаемые одним и тем же видом фитофага, отвечают диамет-

ОГЛАВЛЕНИЕ

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ТЕРМИНОЛОГИЯ	3
ВВЕДЕНИЕ	7
Глава 1. ФЕНОМЕН ИНДУЦИРУЕМОЙ ФИТОФАГАМИ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ.....	13
1.1. Прямая индуцированная устойчивость	19
1.2. Видоспецифичность реакций прямой индуцированной устойчивости.....	26
1.3. Зависимость реакции прямой индуцированной защиты от характера наносимых повреждений.....	31
1.4. Зависимость характера защитной реакции от пищевой специализации фитофага	32
1.5. Зависимость ответной реакции растения от этапа его развития и возраста	36
1.6. Зависимость ответной реакции растения от абиотических факторов	38
1.7. Влияние плотности популяции фитофага на характер ответной реакции повреждаемого растения	39
1.8. Косвенная индуцированная устойчивость	42
Глава 2. БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИНДУЦИРОВАННЫХ РЕАКЦИЙ ХИМИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ В ОТВЕТ НА ПОВРЕЖДЕНИЕ ФИТОФАГАМИ	50
2.1. Элиситоры — сигнальные вещества, активирующие ответную реакцию на повреждение фитофагами.....	52
2.2. Биохимические механизмы прямой и косвенной индуцированной устойчивости	57
2.2.1. Ответные реакции растений на воздействие элиситоров.....	57
2.2.2. Биохимические механизмы прямой индуцированной устойчивости растений к фитофагам	60
2.2.3. Фитохемики и их роль в прямом и косвенном индуцированном иммунитете	64
2.2.4. Растения — фитохемики.....	67
2.2.5. Биохимические механизмы косвенной индуцированной устойчивости	77
2.2.6. Реакция на повреждение разных частей (органов) растения.....	82

2.2.7. Межсортовые различия конститутивной и индуцированной устойчивости.....	82
2.2.8. Влияние летучих соединений на соседние растения.....	84
Глава 3. ВЗАИМОСВЯЗЬ КОНСТИТУТИВНОЙ И ИНДУЦИРОВАННОЙ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ.....	89
3.1. Локальная и системная устойчивость	94
3.2. Роль вторичных метаболитов в индуцируемой устойчивости.....	100
3.3. Основные пути метаболизма, ведущего к продукции защитных веществ.....	106
3.3.1. Биосинтетические пути, индуцируемые фитофагами	106
3.3.2. Системная приобретенная устойчивость	107
3.3.3. Индуцированная системная устойчивость.....	108
3.3.4. Ответ на повреждение.....	110
Глава 4. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ИНДУЦИРОВАННОЙ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К ФИТОФАГАМ.....	111
4.1. Системинный и просистеминный сигнальные пути биосинтеза индуцированных биохемиков.....	114
4.2. Роль жасмонатов в индукции защитных реакций	121
4.3. Окта- и гексадеканойды в защитных реакциях растений... ..	127
4.4. Взаимодействие жасмонатного и салицилатного путей	130
Глава 5. ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ИНДУЦИРОВАННОЙ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ В БОРЬБЕ С СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫМИ ВРЕДИТЕЛЯМИ.....	137
Примеры полевых экспериментов по использованию элиситоров жасмонатного типа для повышения прямой и косвенной индуцированной устойчивости	138
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	143
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	145
УКАЗАТЕЛЬ ТАКСОНОВ	177