

ПРАКТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ИНДУЦИРОВАННОЙ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К ФИТОФАГАМ

Т.Д. Черменская*, М.О. Петрова, Е.А. Степанычева

*ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений», Санкт-Петербург, Россия**Эл. почта: tchermenskaya@yandex.ru*Статья поступила в редакцию 23.10.25; принята к печати 12. 25*

В обзоре обобщены зарубежные и отечественные, включая собственные, исследования по оценке проявлений индуцированного иммунитета растений. Рассмотрены подходы к изучению феномена индуцированной устойчивости растений с учетом межвидовых химических взаимодействий в биоценозах между представителями разных трофических уровней, участие и роль конкретных химических соединений в механизмах этих взаимодействий. Дана оценка возможностей использовать такие механизмы для разработки приемов и средств защиты сельскохозяйственных растений. Описаны методы изучения индуцированной устойчивости растений к фитофагам в условиях лабораторного и полевого эксперимента, способы воздействия на растения биотрофами (преимущественно фитофагами) и химическими веществами для активации ответных реакций. Уделено внимание критериям проявления исследуемых реакций, техническим возможностям изучения поведения членистоногих, даны обобщенные сведения оценки индуцированных реакций растений к фитофагам по биохимическим показателям. Без всестороннего изучения индуцированной устойчивости использование индукторов иммунитета в защите растений будет ограниченным. Разработка методов индуцированной защиты растений в качестве основы для создания и применения соединений, стимулирующих выработку растением биологически активных веществ с репеллентной, детеррентной, антифидантной активностями перспективна для снижения пестицидной нагрузки, сохранения биоразнообразия и рационального использования природных ресурсов.

Ключевые слова: индуцированный иммунитет, семиохемики, элиситоры, защитные белки

Practical aspects of studies of induced resistance of plants to phytophages

T.D. Chemenskaya*, M.O. Petrova, Ye.A. Stepanycheva

*All-Russia Research Institute of Plant Protection, Saint Petersburg, Russia**Email: tchermenskaya@yandex.ru

The review summarizes worldwide and domestic, including authors' own, studies on evaluating the manifestations of induced plant immunity. Approaches to studying this phenomenon are considered with account for the interspecies chemical interactions in biocenoses between representatives of different trophic levels and the contribution of specific chemical compounds to the mechanisms of these interactions. The possibilities to use such mechanisms for the development of means for protection of agricultural plants are evaluated. Methods of studying the induced resistance of plants to phytophages in laboratory and field experiments are described as well as the effects exerted on plants by biotrophs (mainly phytophags) and chemical substances resulting in response reactions. Attention is paid to the criteria of manifestation of the reactions under study and the technical possibilities of studying the behavior of pests. General information on evaluation of induced reactions of plants to phytophags by biochemical indicators is provided. The use of inducers of immunity for plant protection will be limited without a comprehensive study of induced resistance. The development of induced plant protection methods as a basis for devising and application of compounds that stimulate the production by plants of biologically active substances with repellent, deterrent, and antifeedant activities is promising for pesticide load reduction, biodiversity conservation, and natural resources management.

Keywords: induced plant immunity, semiochemicals, elicitors, protective proteins

Введение

Активное влияние человека на окружающую среду, в частности широкомасштабное применение пестицидов, приводит к нарушениям взаимодействия элементов биоценоза. Альтернативой современным пестицидам могут быть препараты на основе аналогов семиохемиков – природных соединений, обладающих биорегуляторной активностью. Представителями одной из таких групп, наряду с феромонами, аттрактантами и репеллентами насекомых, стали индукторы иммунитета растений, повышающие их устойчивость к биотическим стрессам благодаря индукции или активации механизмов индуцированного иммунитета.

Применение индукторов иммунитета растений может стать одним из ведущих приемов фитосанитарной оптимизации растениеводства. Однако для разработки общей стратегии такого рода необходимо дополнительное изучение взаимосвязи между конституциональной (врожденной) и индуцируемой биотическими факторами устойчивостью растений. Важно оценить ответные реакции фитофагов и фитопатогенов, одновременно присутствующих на обрабатываемом индукторами растении,

степень пищевой специализации фитофагов, влияние иммуномодуляторов на фауну вредных и полезных членистоногих, обитающих в защищаемых агробиоценозах.

Необходимой при изучении индуцированной устойчивости растений к фитофагам является оценка влияния защитных реакций растения на целевые объекты. Это, прежде всего, оценка поведения консументов как первого (фитофаги), так и второго порядка (энтомофаги), особенностей их поисковой деятельности при пищевом поведении, а также показателей их жизнедеятельности (жизнеспособность, плодовитость, рост, темпы развития, демографический состав популяции). В исследованиях индуцированной устойчивости растений к фитофагам важно оценивать ее влияния на рост, развитие и продуктивность защищаемой культуры.

Онтогенетическая модификация конституциональных свойств растений в ответ на повреждающее действие различных факторов составляет индуцированный иммунитет. Защитные реакции растения могут выражаться в ряде морфологических и биохимических изменений. Первые включают утолщение кутикулы, изменения в количественном и качественном составе трихом на листовых поверхностях, появление железистых образований и галлов. Вторые – усиление синтеза растением различных защитных ферментов и вторичных метаболитов, снижающих жизнеспособность и биотический потенциал вредителя или синтез летучих соединений с аттрактантной или репеллентной активностью не только по отношению к фитофагам, но и консументов второго порядка [32, 42, 48].

Ведущая роль в формировании ответных реакций растений принадлежит элиситорам – веществам с сигнальными функциями, запускающим химические реакции, в результате которых синтезируются защитные соединения [8]. Элиситорной активностью обладают некоторые компоненты секретов слюнных желез, секреты, выделяемые при откладке яиц, и другие продукты жизнедеятельности растительноядных насекомых [44].

При повреждении растений вредителями с грызущим или колюще-сосущим ротовым аппаратом в растительных тканях активизируются биохимические реакции, преимущественно связанные с синтезом жасмоновой кислоты и этилена [41, 54]. Флэомососущие насекомые вызывают у повреждаемого растения защитные химические реакции, связанные с синтезом салициловой кислоты и ее производных [4].

Особенностью ответной реакции растений на повреждение фитофагами является высокая степень ее видоспецифичности, которая зависит от систематической принадлежности как вредителя, так и растения, морфофизиологического состояния растения и степени и характера его повреждения фитофагами. Своеобразие ответа растения может выражаться одновременно в его защитном характере по отношению к одним организмам и восприимчивостью к другим. Показано, что индуцирование устойчивости растений к фитопатогенам может сделать растение восприимчивым для фитофагов. Так например, обработка иммуномодуляторами на основе хитозана, повышающими устойчивость растений к патогенам [15], приводила к увеличению привлекательности этих растений для трипса и оранжерейной белокрылки [21, 25]. Аналогичные эффекты наблюдались при использовании препаратов Иммуноцитифит и Циркон [7, 18]. А обработка растений томата бензотиадиазолом, усиливающая защиту от микромицета *Botrytis cinerea*, снижала устойчивость растений к свекловичной совке *Spodoptera exigua* и стимулировала развитие кукурузной совки *Helicoverpa zea* на опытных растениях [75, 79]. Кроме того, диаметрально противоположные ответные реакции растений могут проявляться как при повреждении одним видом фитофага разных видов растений, так и одного и того же вида растения, но разными видами членистоногих. Пищевая специализация вредителя существенно влияет на характер индуцированных реакций растения, а также на специфические особенности консортных взаимоотношений в системах «фитофаг-растение-фитофаг» и «фитофаг-растение-энтомофаг» [58].

Феномен индуцированной устойчивости растений схематически представлен на рис. 1.

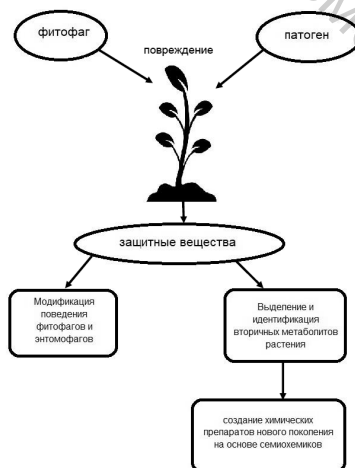


Рис. 1. Схема возникновения и практического применения индуцированной устойчивости растений.

Несмотря на уже имеющееся огромное количество публикаций по данной проблематике, единство в методах оценки индуцированных реакций отсутствует.

Цель данного обзора – проанализировать литературу, относящуюся к методам исследования и проявления индуцированной устойчивости растений к фитофагам, для дальнейшего практического применения в защите растений.

Лабораторные исследования – первый этап изучения индуцированной устойчивости

Лабораторные исследования, проводимые в строго контролируемых условиях, дают возможность оценить пригодность растения, первично повреждённого биотрофами или обработанного элиситорами, для роста и развития фитофагов. Выбор методики постановки лабораторного эксперимента зависит от цели, а также от биологических особенностей растения и фитофага.

Используемые растения выращивают в оптимальных для данной культуры условиях температуры, влажности и освещенности, так как только физиологически здоровое растение вырабатывает защитные барьеры в ответ на повреждение. Растительный материал должен быть выравнен по морфофизиологическому состоянию.

Важным требованием при выращивании опытных и контрольных растений является их пространственная изоляция, предотвращающая их досрочное заселение фитофагами. Поврежденные вредителями или обработанные индукторами растения могут оказывать влияние на произрастающие рядом (интактные растения). Это влияние обусловлено выделением летучих органических соединений, которые индуцируют в растениях биохимические реакции с определенной биологической активностью [84, 95-97].

Механические повреждения растений могут повлиять на характер изучаемых ответных реакций, поэтому результаты исследований, проведенных со срезанными листьями или высеками из листовых пластинок необходимо проверять в дальнейшем на вегетирующих растениях. При работе с вегетирующими растениями нередко требуется изолировать часть растения (лист, побег) с помощью полиэтиленовых экранов или садков, что предотвращает перемещение фитофагов с нижних ярусов, что позволяет оценить ответные реакции растения (например состав летучих компонентов или экстрагированных веществ) по верхним листьям (системное проявление защитных реакций). Аналогичный подход используют при работе с иммуномодуляторами.

При использовании фитофагов в качестве индукторов ответных реакций характер и направленность активируемых биохимических процессов зависит от систематического положения фитофага, стадии онтогенеза, строения ротового аппарата, типа и характера питания, пищевой специализации и других его особенностей [52, 83, 90]. Численность особей фитофагов на единицу листовой поверхности (нагрузка) подбирают экспериментально, так как она и степень повреждения растения определяют характер и интенсивность ответных реакций растения. Фитофаги должны быть выровнены по возрасту и соотношению полов. Кроме того, перед экспериментом необходимо выдержать их на «голодной диете» 1 час, чтобы простимулировать их к поиску кормового растения и его заселению. Как правило, фитофагов выпускают на растения в фазе семядольных листьев. Через определённое время, после нанесения повреждений фитофагов удаляют, а растения выращивают до двух настоящих листьев. После этого проводят тестирование на появление защитных реакций [20, 24].

В экспериментах по изучению системной индуцированной устойчивости с предоставлением насекомым возможности выбора субстрата для питания и развития потомства на растениях удаляют ранее поврежденные листья. Данный прием необходим для исключения возможного влияния следовых феромонов (или следов жизнедеятельности) на последующий выбор. На контрольных растениях листья аналогичного яруса также удаляют.

Длительность экспозиции после удаления вредителя, нанесшего повреждения, с поверхности растения для выработки индуцированных химических реакций зависит от индивидуальных особенностей тест-объектов.

При использовании нелетающих объектов в качестве индукторов заселение осуществляют вручную, а крылатых насекомых в равном количестве выпускают в изолированные садки с растениями.

При использовании фитопатогенов в качестве индукторов растения обрабатывают суспензией препарата с необходимым титром [20]. В ряде случаев, для лучшего проникновения инфекции поверхность листьев перед обработкой подвергают механическому воздействию. В качестве контроля служат растения, необработанные патогеном.

Концентрация рабочего раствора иммуномодуляторов существенно влияет на ответные реакции обрабатываемого растения, что необходимо учитывать при их использовании [14, 26, 29].

Также нельзя забывать, что принудительное индуцирование иммунных реакций у растения может негативно сказываться на его жизнеспособности [37, 40, 87, 91]. Способ обработки иммуномодуляторами также влияет на ответную реакцию растения и, соответственно, на жизнедеятельность фитофагов, присутствующих на нем. Чаще всего вегетирующие растения подвергают обработке в разные фазы онтогенеза [5, 20, 38].

Одним из проявлений индуцированной устойчивости растения к фитофагам является изменение их поведения при выборе кормового растения или субстрата для откладки яиц [32, 62]. При изучении поведения необходимо обращать внимание на дистантную и тактильную ориентации. При проведении лабораторных экспериментов важно исключить влияние положительного фототаксиса и обеспечить оптимальные условия содержания и развития тест-объектов.

Для изучения поведения насекомых и клещей используют электроантеннографию, ольфактометрию, а также электропенетрографию.

Метод электроантеннографии, совмещенной с газовой хроматографией, позволяет определить на какие компоненты летучей смеси веществ, выделяемых растением, реагирует вредитель [92].

Применение ольфактометров позволяет исследовать реакции тест-объекта на летучие соединения, нанесенные на диспенсор или выделяемые растением. В зависимости от конструкции ольфактометра, оценивают контактную или безконтактную реакцию членистоногих. При выборе модели, конструкции и материала, из которого изготовлен ольфактометр, учитывают морфологические и поведенческие особенности тест-объекта. Выделяют две группы ольфактометров – с использованием движущегося воздуха и в условиях неподвижного воздуха.

Ольфакторную реакцию тест-объектов оценивают по индексу агрегации (ИА, %), который рассчитывают по формуле:

$$ИА = \frac{O - K}{O + K} \times 100,$$

где: O – число особей в опытной зоне; K – число особей, находящихся в контрольной зоне.

Положительный знак результата указывает на аттрактивное (привлекательное) действие вещества, отрицательный – на репеллентное (отпугивающее) действие.

Электропенетрограф позволяет быстро подтвердить факт питания сосущих насекомых на растениях, осуществляя мониторинг в режиме реального времени. Принцип действия заключается в том, что насекомое и растение становятся частью электрической цепи, которая замыкается, когда ротовые части насекомого проникают в растение [93].

Для оценки свободного выбора летающими насекомыми используют различные виды садков. В садки размещают опытные и контрольные растения (или части растений) и выпускают определенное количество тестируемых насекомых [2, 14]. Размеры садка должны быть достаточными, чтобы исключить перемешивание запахов. Через определенное время, в зависимости от поставленных задач эксперимента, проводят учет распределения насекомых между вариантами.

О влиянии индуцированных реакций растений на поведение фитофагов и их физиологическую активность можно судить по таким показателям как выживаемость, плодовитость, динамика накопления массы тела, темпы роста и развития, соотношение полов в популяции, а также степень повреждения растения [1].

На основании полученных данных могут быть рассчитаны такие показатели.

1. Жизнеспособность тест-объектов

Смертность особей с учетом контроля (M), %

$$M = \frac{M_{оп} - M_{к}}{100 - M_{к}} \times 100,$$

где: M_{оп} – число погибших особей в опыте, %; M_к – число погибших особей в контроле, %.

или

$$M = \left(1 - \frac{X_{оп}}{X_{к}}\right) \times 100,$$

где: X_{оп} – численность/процент живых особей в опыте после обработки; X_к – численность/процент живых особей в контроле.

2. Выбор растений для питания и развития потомства

Индекс репеллентности (ИР), % [19]

$$ИР = \frac{K - O}{K + O} \times 100,$$

где: K – количество особей в контроле; O – количество особей в опыте.

Ингибирование яйцекладки (ИЯ), % [33]

$$ИЯ = \left(1 - \frac{O}{K}\right) \times 100,$$

где: O – количество яиц в опыте; K – количество яиц в контроле.

Индекс детеррентности (ИД), % [65]

$$ИД = \frac{K - O}{K + O} \times 100,$$

где: K – количество отложенных яиц в контроле; O – количество отложенных яиц в опыте.

Индекс стерилизации (ИС), %

$$ИС = 100 - \left(\frac{O}{K} \times 100\right),$$

где: О – среднее количество отродившихся личинок на 1 самку в опыте; К – среднее количество отродившихся личинок на 1 самку в контроле.

Индекс ингибирования питания (ИИП), %

$$\text{ИИП} = \frac{\text{Пк} - \text{По}}{\text{Пк} + \text{По}} \times 100,$$

где: Пк – поврежденная площадь листа в контроле; По – поврежденная площадь листа в опыте.

Снижение потребления пищи (СП), %

$$\text{СП} = 100 - \left(\frac{\text{По}}{\text{Пк}} \times 100 \right),$$

Поврежденную площадь листа выражают в процентах отношения поврежденной части к неповрежденной.

Снижение численности потомства (СЧП), %

$$\text{СЧП} = \frac{\text{К} - \text{О}}{\text{К}} \times 100,$$

где: К – количество яиц (личинок) в контроле; О – количество яиц (личинок) в опыте.

При работе с крупными фитофагами одним из показателей влияния индуцированных защитных реакций растений на вредителей может служить масса особей до и после эксперимента.

На основе данных показателей рассчитывают относительный рост фитофага по формуле:

Относительная скорость роста (ОСР), мг/день

$$\text{ОСР} = \frac{\text{Мф} - \text{Мисх}}{\text{N}} \times 100,$$

где: Мф – конечный вес гусениц; Мисх – начальный вес гусениц; N – число дней.

При учете площади поврежденной фитофагами поверхности рассчитывают коэффициент общего развития (роста) (КОР) фитофага:

$$\text{КОР} = \frac{\text{Мф} - \text{Мисх}}{\text{S}} \times 100,$$

где: Мф – конечный вес фитофага; Мисх – исходный вес фитофага; S – площадь съеденной поверхности.

Исследование индуцированной устойчивости в природных условиях

Полевые испытания – завершающий этап работы по изучению индуцированных защитных реакций растений к фитофагам, позволяющие проводить оценку прямого и опосредованного (через энтомофагов) влияния обработанных растений на фитофагов [12, 36]. В полевых исследованиях оценивают эффективность препаратов при их воздействии на природные популяции вредителей в различных экологических условиях [49], определяют нормы расхода и продолжительность действия препарата в разные периоды развития вредителя, а также оптимальные сроки их применения [69].

В качестве индукторов используют синтетические иммуномодуляторы (Эпин, Циркон, Альбит, Рибав-экстра, Цитодеф и другие). В России для практического применения зарегистрировано более 30 препаратов на основе таких природных и синтетических веществ, как поли-бета-гидроксимасляная, арахидоновая, янтарная, L-глутаминовая, параоксibenзойная, тритерпеновая, гиббереллиновая и ортокрезоксиускусная кислоты, хитозан, 24-эпибрассинолид, L-аланин, триаконтанол, дигидрокверцетин, проантоцианидин, пара-нитрофенолят натрия и другие [3].

При использовании садков (как изоляторов) в поле для индукции применимы как синтетические элиситоры, так и фитофаги.

Эффективности дозировок и продолжительность действия препаратов определяют в садковых экспериментах, а оптимальные сроки обработки устанавливают в мелкоделяночном и крупноделяночном опыте [89].

На стадии планирования полевой оценки индуцированной устойчивости необходимо подобрать участки, определить рабочие концентрации иммуномодуляторов, метод обработки опытных площадей, экспозицию и контролируемые показатели.

При выборе рабочего участка необходимо иметь представление об агроценозе в целом. Полевые эксперименты закладываются на участках с максимально равными почвенными условиями, состоянием растений, плотностью и возрастным составом вредителей.

В качестве исходной концентрации иммуномодуляторов принимают ту, которая была эффективна в лабораторных экспериментах. В дальнейшем изучают реакцию насекомых на растения, обрабатываемые серией дозировок (концентраций) – от минимальной до максимальной. Наиболее целесообразен метод подготовки концентраций с употреблением последовательной схемы разведения с использованием постоянного коэффициента [17, 75, 79].

Садковые эксперименты проводят в конкретной экологической обстановке. Возможны два варианта проведения садкового эксперимента. В первом варианте подбирают близко стоящие модельные растения, которые обрабатывают препаратом, изолируют садками, и затем внутрь садка выпускают насекомых. Данный метод позволяет варьировать временные интервалы между обработкой и выпуском насекомых, чтобы установить продолжительность действия препарата. Во втором варианте, на растения, изолированные в садках, выпускают насекомых и затем проводят обработку. В этом случае препарат

попадает непосредственно на покровы насекомых, что приближает условия обработки к производственным. В работе используются выровненные по возрасту особи из лаборатории популяции или отобранные в природе. Размеры садков зависят от видовых особенностей вредителя.

Мелкоделяночные эксперименты позволяют проводить сравнительную оценку влияния обработок растений на видовой состав и динамику численности вредной и полезной энтомофауны на основных этапах развития защищаемой культуры.

Перед обработками проводят мониторинг численности и возрастного состава популяции вредителей.

При работе с гетерогенными популяциями поливольтирных (дающих несколько генераций в год) видов, оптимальные сроки обработки подбираются опытным путем [16].

Защитный эффект от применения иммуномодуляторов проявляется не сразу, а через некоторый промежуток времени и зависит от природы индуктора устойчивости, его количества и от особенностей самого растения. Продолжительность действия после проникновения индуктора в растение составляет от двух недель до двух месяцев. Завершать эксперименты необходимо в период уборки урожая с полным анализом качества и количества получаемой продукции.

При оценке результатов полевых и производственных испытаний необходимо учитывать влияние индукторов устойчивости как на целевые, так и на нецелевые объекты, на общую экологическую обстановку, а также – на обрабатываемое растение.

При проведении крупноделяночных экспериментов необходимо проследить динамику численности вредителя на обработанных и контрольных участках. Учеты численности вредителя можно проводить при помощи различного типа ловушек [13, 24, 99] или методами, рекомендованными для конкретного вида фитофага. Критерием эффективности при этом является показатель снижения плотности популяции вредителя в опыте по отношению к контролю [85].

Результаты исследований индуцированной устойчивости растений дают возможность управлять численностью вредителей опираясь на ответные защитные реакции растений (табл. 1).

Ответными реакциями растений на внешние воздействия являются биохимические изменения. Детальное изучение которых дает возможность определить индуцируемые летучие соединения, влияющие на поведенческие реакции членистоногих; определить защитные вещества, отвечающие за устойчивость растений к фитофагам и влияющие на их демографические показатели, а также найти вещества, ответственные за запуск химических реакций, обеспечивающих защитное действие.

Табл. 1.

Ответные реакции растений на воздействие индукторов

| Культура | Индуктор (фитофаг, патоген, препарат) | Эффект | Ссылки |
|--------------------------------------|---|--|---------|
| Томат <i>Solanum lycopersicum</i> L. | Оранжевая белокрылка <i>Trialeurodes vaporariorum</i> Westw. | Репеллентное действие на особей этого же вида. | [34] |
| | Калифорнийский трипс <i>Frankliniella occidentalis</i> Perg. | Репеллентное действие и снижение численности дочернего поколения при вторичном заселении. | [22] |
| | Паутинный клещ <i>Tetranychus urticae</i> Koch | Активация генов, ответственных, как за жасмонат-, так и салицилат- и этилен-зависимые пути формирования иммунного ответа растения. | [46] |
| | Белокрылка <i>Bemisia argentifolii</i> Bellows & Perring | Снижение заселения растений особями этого же вида, снижение выживаемости и времени развития для фитофагов. | [59] |
| | Американская кукурузная совка <i>Helicoverpa zea</i> Boddie | Повышение уровня летучих соединений, замедление роста личинок. | [67] |
| | Табачная белокрылка <i>Bemisia tabaci</i> Genn. | Привлечение энтомофагов. | [82] |
| | <i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>tomato</i> (10^5 спор на мл ⁻¹) | Снижение пригодности растения для питания фитофагов. | [75] |
| | Жасмоновая кислота | Снижение плодовитости фитофагов, снижение активности и плодовитости хищных клещей. | [30] |
| | Жасмоновая кислота | Снижение численности фитофагов и энтомофагов и замедление развития. | [77-79] |
| | Салициловая кислота | Снижение численности фитофагов. | [77] |
| | Этиловый эфир арахидоновой кислоты («Иммуноцитифит») | Повышение аттрактивности растений для фитофагов (системное действие). | [18] |
| | Гидроксикоричные кислоты («Циркон») | Репеллентно-аттрактивное действие в зависимости от вида насекомого (системное действие). | [18] |

| Культура | Индуктор (фитофаг, патоген, препарат) | Эффект | Ссылки |
|----------------------------------|--|---|--------|
| Огурец <i>Cucumis sativus</i> L. | Калифорнийский трипс <i>Frankliniella occidentalis</i> | Репеллентное действие на фитофагов при вторичном заселении. Снижение численности потомства при вторичном заселении. Привлечение энтомофага. | [4] |
| | Оранжевая белокрылка <i>Trialeurodes vaporariorum</i> | Репеллентное действие на фитофагов при вторичном заселении. | [4, 6] |
| | Паутинный клещ <i>Tetranychus urticae</i> | Репеллентное действие и снижение численности дочернего поколения при вторичном заселении. | [4, 6] |
| | Табачная белокрылка <i>Bemisia tabaci</i> | Привлечение энтомофага. | [82] |
| | Этиловый эфир арахидоновой кислоты («Иммуноцитопит») | Снижение аттрактивности растений и снижение численности дочернего поколения вредителей. | [5] |
| | Гидроксикоричные кислоты («Циркон») | Репеллентное действие на фитофагов и снижение численности их дочернего поколения (системное действие). | [7] |

Индуктированные летучие соединения представляют собой источник информации, благодаря которому фитофаги определяют возможность использования данного растения как пригодного для питания и развития потомства [1].

После повреждения растение выделяет комплекс летучих соединений, включающий (Z)-3-гексеналь, (Z)-3-гексенол, (Z)-3-гексенил ацетат и некоторые другие соединения. В большинстве случаев индуцированные соединения относятся к ациклическим терпеноидам – (E)-бета-оцимен, (E)-бета-фарнезен, (E,E)-альфа-фарнезен, линалоол, (E)-4,8-диметил-1,3,7-нонтриен и (E,E)-4,8,12-триметил-1,3,7,11-тридекатетраен (рис. 2). Эти соединения присутствуют как в локальном, так и в системном ответе растения на повреждение. Существуют различия в составе метаболитов, продуцируемых в ответ на повреждение, которые определяются видом растения и фитофага. Качественный и количественный состав механически индуцированных летучих соединений не идентичен таковому при повреждении фитофагами [71].

Главными компонентами действующих механизмов защиты растений являются вещества белковой природы (PR-белки, липид-переносящие белки (ЛТБ) и растительные дефензины [23].

Основной путь метаболизма в растительных клетках при повреждении их фитофагами – октадеканойдный, при котором гидролитическое окисление жирных кислот приводит к синтезу жасмоновой кислоты, продукции этилена, а также 18-аминокислотного полипептида – системина и других веществ, вызывающих активацию ряда генов, ответственных за синтез ингибиторов протеиназ [2, 11].

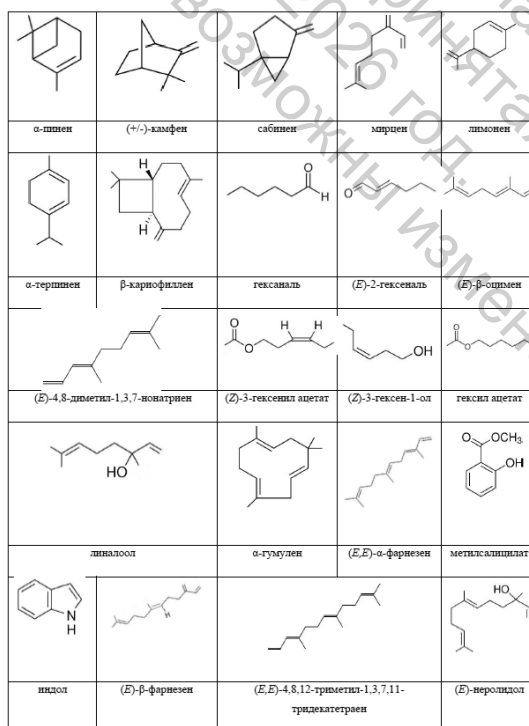


Рис. 2. Соединения, наиболее часто продуцируемые растениями в ответ на действие абиотических и биотических факторов

Одним из новых эффективных, высокоспецифичных и безопасных для человека и среды подходов для контроля численности вредных членистоногих является использование механизма РНК-интерференции – природного механизма, защищающего геном от вторжения чужеродных нуклеиновых кислот, избирательно подавляя экспрессию определенных генов вредного организма, что приводит к нарушению его развития или гибели [10].

Для выделения из растений летучих соединений, влияющих на поведенческие реакции фитофагов и энтомофагов, используют перегонку с водяным паром, экстракцию и адсорбцию [45]. Адсорбция позволяет накапливать летучие вещества пока они продуцируются и эмитируются растением в течение времени экспозиции.

Перегонку с водяным паром применяют для выделения эфирных масел растений. В эфирных маслах преобладают монотерпены, сесквитерпены и их производные. Эфирные масла в вегетативных органах поврежденных и неповрежденных растений собирают из свежего растительного материала [94].

Экстракцию используют при изучении как локальной, так и системной индукции. В первом случае проводят экстракцию из непосредственно поврежденных или обработанных элиситорами частей опытных растений и соответствующих элементов контрольных (неповрежденные или необработанные). Во втором – из неповрежденных частей поврежденных или обработанных растений и соответствующих частей контрольных [22].

Выбор метода количественного анализа диктуется поставленной задачей. Для идентификации и количественного определения вторичных метаболитов используют газовую (ГХ) и жидкостную хроматографию возможно в сочетании с масс-спектрометрическим детектированием (ГХ-МС; ВЭЖХ-МС) [20, 50, 68, 74].

Суть адсорбирующего метода состоит в сборе летучих соединений из воздушного пространства вокруг растения и концентрации их на адсорбент [80]. Этот метод не деструктивен и может использоваться на живых растениях в лаборатории или в поле [66]. Адсорбированные компоненты запаха термически десорбируются или элюируются органическим растворителем и вводятся в ГХ или ГХ-МС систему для разделения и анализа [57]. В дополнение к ГХ-МС можно использовать ИК- и ЯМР-спектрометрию, чтобы подтвердить идентичность определенных соединений.

В современной практике используются несколько видов адсорбентов для сбора летучих соединений – картриджи CN и NH₂, Chromosorb P и W, Sep-Pak C₁₈, Porapak Q, Tenax TA, Super Q, ХАД [55, 70]. Перед сбором летучих соединений требуется тщательная подготовка материалов и оборудования. Также необходимо помнить об экспозиции в несколько часов, чтобы дать растению возможность начать выработку защитных веществ [56].

При изучении локальной индукции неповрежденные, поврежденные и обработанные органы растения помещают в изолированные боксы, при системной индукции – неповрежденные части поврежденных или обработанных элиситорами растений изолируют и подвергают обработке воздухом [43, 46, 72].

Для выделения вторичных метаболитов из растений применяют экстракцию либо всех компонентов с последующим разделением экстракта на индивидуальные соединения, либо экстракцию конкретных веществ или классов [11]. При дальнейшем фракционировании используют различные варианты хроматографических и электрофоретических методов, а также метод противоточного распределения [53].

Основными биохимическими показателями индуцированного иммунитета растений является увеличение активности оксидативных ферментов – фенолоксидазы, пероксидазы, липоксигеназы, фенилаланин-аммонийлиазы и гидропероксидлиазы, а также ингибиторов протеаз и α -амилаз [8].

В настоящее время есть много подробно описанных методик определения указанных выше ферментов в растениях (табл. 2).

Табл. 2.

Определение биохимических показателей индуцированного иммунитета растений

| Показатель | Ссылка |
|-----------------------------|-------------------------|
| Ингибиторы протеаз | [8, 12, 28, 60, 64, 86] |
| Ингибиторы α -амилаз | [27, 35, 73] |
| Липоксигеназа | [51, 75, 79] |
| Пероксидазы | [39, 75, 79, 88, 98] |
| Полифенолоксидаза | [47, 60, 75, 79] |
| Фенилаланин-аммонийлиаза | [47, 51] |
| Гидропероксидлиаза | [47, 63] |
| Каталаза | [39, 51, 98] |
| Хитиназа | [61, 88] |
| РНК | [10, 31, 76, 81] |

Наиболее глубоким подходом к изучению индуцированной устойчивости растений к фитофагам является использование методов молекулярной биологии, которая позволяет понять, как растения

активируют свои защитные механизмы после нападения насекомых, распознавая сигналы, экспрессируя гены белков-эффекторов (PR-белки, ингибиторы протеаз), создавая токсины (алкалоиды) и физические барьеры, а также роль гормональной регуляции, что позволяет развивать индуцированную системную устойчивость и защиту для создания устойчивых сортов [8].

С практической точки зрения, получаемые сведения можно использовать для создания синтетических препаратов на основе веществ, повышающих сопротивляемость растения фитофагам, в том числе элиситоров, вызывающих эмиссию летучих веществ, репеллентных для фитофагов или аттрактивных для энтомофагов, усилителей эффективности биологической защиты, а также химических препаратов нового поколения на основе семиохемиков, продуцируемых растениями, обладающих не биоцидной, а сигнально-информационной активностью.

Заключение

Представленный обзор может помочь исследователям оптимизировать по времени, трудозатратам и целесообразности выбор подходящих методик для получения корректных результатов при изучении индуцированного иммунитета растений к фитофагам с целью мобилизации природных механизмов устойчивости растений для грамотного управления фитосанитарным состоянием агроэкосистем. Получение сведений о влиянии фитофагов на их кормовую базу создает возможность спрогнозировать численность вредителей и определить уровень вредоносности с дальнейшей оптимизацией защитных мероприятий, сокращающей пестицидную нагрузку на растения. Изучение летучих соединений растений станет перспективным для создания новых, экологически малоопасных средств защиты растений на основе природных соединений с элиситорной активностью для индукции защитных реакций.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Буров ВН, Петрова МО, Селицкая ОГ, Степанычева ЕА, Черменская ТД, Шамшев ИВ. Индуцированная устойчивость растений к фитофагам. М.: КМК; 2012.
2. Буров ВН, Петрова МО, Черменская ТД. К вопросу об ольфакторной ориентации оранжерейной белокрылки *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae). Энтомологический обзор. 2001;80(2):288-93.
3. Илларионов АИ, Деркач АА. Иммунологический метод защиты растений: современное состояние и перспективы его практического использования. Вестн Воронежского государственного аграрного университета. 2022;15(3):65-78. DOI: 10.53914/issn2071-2243_2022_3_65
4. Кириллова ОС. Семиохимические взаимодействия и индуцированные защитные реакции в растениях огурца при повреждении фитофагами. Дисс.... канд. биол. наук. Санкт-Петербург: ФГБНУ ВИЗР; 2015.
5. Кириллова ОС. Особенности действия Иммуноцитифита на западного цветочного трипса при обработке огурца посевного. Вестн защиты растений. 2016;3(89):81-2.
6. Кириллова ОС, Раздобурдин ВА. Особенности внутри- и межвидовых взаимодействий оранжерейной белокрылки *Trialeurodes vaporariorum* и обыкновенного паутинного клеща *Tetranychus urticae* на огурце. Вестн защиты растений. 2020;103(4):241-6. DOI: 10.31993/2308-6459-2020-103-4-14258
7. Кириллова ОС, Селицкая ОГ. Циркон как иммуномодулятор устойчивости огурца к фитофагам. Вестн защиты растений. 2015;1(83):58-62.
8. Конарев АВ. Молекулярные аспекты иммунитета растений и их коэволюции с насекомыми. Биосфера. 2017;9(1):79-99. DOI: 10.24855/biosfera.v9i1.325
9. Конарев АВ. Пищеварительные гидролазы хлебных клопов: Свойства, значение и возможные пути ограничения их активности. Вестн защиты растений. 2020;103(2):65-86. DOI: 10.31993/2308-6459-2020-103-2-13279
10. Конарев АВ. РНК-интерференция в изучении функций генов у тлей и других полужесткокрылых и борьбе с их вредными представителями. Вестн защиты растений. 2023;106(1):26-48. DOI: 10.31993/2308-6459-2023-106-1-15625
11. Кунгурцева ОВ, Черменская ТД, Чакаева АШ. Фунгицидная активность экстрактов растений флоры Кыргызстана. Микол фитопатол. 2018;52(4):291-98. DOI: 10.1134/S0026364818040074
12. Марданшин ИС, Шпирная ИА, Пусенкова ЛИ. Перспектива использования ингибиторного барьера в селекции картофеля на устойчивость к колорадскому жуку. Аграр вестн Урала. 2022;02(217):2-11. DOI: 10.32417/1997-4868-2022-217-02-2-11
13. Овсянникова ЕИ, Гричанов ИЯ, Крохалёв РС, Николаева ЗВ, Крюкова АВ, Вендило НВ. Комплекс плодояжков в садовых агроценозах Северо-Запада России. Аграр науч журн. 2024;10:47-59. DOI: 10.28983/asj.y2024i10pp47-59
14. Петрова МО, Черменская ТД, Лепп НВ. Индуцированная устойчивость растений баклажана к оранжерейной белокрылке *Trialeurodes vaporariorum* Westw. Известия СПбГАУ. 2015;39:83-7.

15. Поликсенова ВД. Индуцированная устойчивость растений к патогенам и абиотическим стрессовым факторам (на примере томата). Вестн БГУ. Сер. 2. 2009;1:48-60.
16. Раздобурдин ВА, Кириллова ОС, Козлова ЕГ. Взаимодействие в системе огурец – паутинный клещ *Tetranychus urticae* Koch (Acarina, Tetranychidae) – клещеядная галлица *Feltiella luboviae* Fedotova et Kozlova (Diptera, Cecidomyiidae) на фоне применения этиларахидоната. Энтомологический обзор. 2022;101(3):533-44. DOI: 10.31857/S0367144522030042
17. Рябчинская ТА, Зимина ТВ, Бобрешова ИЮ. Новый полифункциональный биологический препарат для повышения продуктивности и комплексной устойчивости картофеля к биотическим стрессам. Агрохимия. 2020;5:17-25. DOI: 10.31857/S0002188120050129
18. Степанычева ЕА, Петрова МО, Черменская ТД. Влияние иммуномодуляторов на поведение и развитие фитофагов. В кн.: Материалы VII международной научно-практической конференции «Агротехнический метод защиты растений от вредных организмов». Краснодар; 2015. С. 278-81.
19. Степанычева ЕА, Петрова МО, Черменская ТД. Биологическая активность эфирного масла *Litsea cubeba* и цитраля в отношении паутинного клеща *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae). Энтомологический обзор. 2023;102(2):260-9. DOI: 10.31857/S0367144523020065
20. Степанычева ЕА, Петрова МО, Щеникова АВ, Черменская ТД. Семioxимические взаимодействия между фитофагами и фитопатогеном *Pseudomonas syringae* pv. tomato на томатах *Solanum lycopersicum* L. С-х биол. 2016;51(5):731-38. DOI: 10.15389/agrobiology.2016.5.731rus
21. Степанычева ЕА, Черменская ТД, Петрова МО, Щеникова АВ. Влияние иммуномодуляторов на устойчивость растений томата к вредителям защищенного грунта. В кн.: Материалы Всероссийской научно-практической конференции «Индуцированный иммунитет сельскохозяйственных культур – важное направление в защите растений». Большие Вяземы, Московская область, 15-16 ноября 2006 г. Большие Вяземы - Санкт-Петербург; 2006. С. 42-4.
22. Степанычева ЕА, Черменская ТД, Петрова МО, Щеникова АВ, Буров ВН, Савельева ЕИ. Влияние насекомых-фитофагов с различным типом питания на индуцированную устойчивость растений томата. Евраз энтомологический журнал. 2007;6(1):19-24.
23. Финкина ЕИ, Мельникова ДН, Богданов ИВ, Овчинникова ТВ. Белки системы врожденного иммунитета растений, осуществляющие транспорт липидов: структура, функции и практическое применение. Acta Natur (русскоязычная версия). 2016;2(29):53-69.
24. Фролов АН, Грушевая ИВ, Конончук АГ. Современные типы ловушек для мониторинга чешуекрылых на примере кукурузного мотылька. СПб: Научные технологии; 2021.
25. Юрченко ОС, Селицкая ОГ, Буров ВН, Тютчев СЛ. Влияние обработок всходов огурца хитозансодержащими индукторами болезнестойчивости на ольфакторные реакции калифорнийского трипса *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) и хищного клопа *Orius laevis* (Fieber) (Heteroptera: Anthracoridae). Энтомологический обзор. 2004;83(4):808–15.

Общий список литературы / Reference List

1. Burov VN, Petrova MO, Selytskaya OG, Stepanycheva EA, Chermenskaya TD, Shamshev IV. [Induced plant resistance to phytophages]. Moscow: KMK; 2012. (In Russ.)
2. Burov VN, Petrova MO, Chermenskaya TD. [On olfactory orientation of the greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae)]. Entomologicheskoe Obozreniye. 2001;80(2):288-93. (In Russ.)
3. Illarionov AI, Derkach AA. [Immunological method of plant protection: current status and prospects for its practical use]. Vestnik Voronezhskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta. 2022;15(3)(74):65-78. (In Russ.)
4. Kirillova OS. [Semiochemical interactions and induced defense responses in cucumber plants under phytophagous damage]. PhD Theses. Saint Petersburg: FGBNU VIZR; 2015. (In Russ.)
5. Kirillova OS. [Impact characteristics of Immunocitofit to western flower thrips (*Frankliniella occidentalis*)]. Vestnik Zashchiti Rasteniy. 2016;3(89):81-2. (In Russ.)
6. Kirillova OS, Razdoburдин VA. [Features of conspecific and heterospecific interactions of greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* and spider mite *Tetranychus urticae*]. Vestnik Zashchiti rasteniy. 2020;103(4):241-6. (In Russ.) DOI: 10.31993/2308-6459-2020-103-4-14258
7. Kirillova OS, Selytskaya OG. [Zircon as an immunomodulator of cucumber resistance to phytophages]. Vestnik Zashchiti Rasteniy. 2015;1(83):58-62. (In Russ.)
8. Konarev AV. [Molecular aspects of plant immunity and their coevolution with insects]. Biosfera. 2017;9(1):79-99. (In Russ.)
9. Konarev AV. [Digestive hydrolases of wheat bugs: properties, significance and possible ways to limit their activity]. Vestnik Zashchiti Rasteniy. 2020;103(2):65-86. (In Russ.) DOI: 10.31993/2308-6459-2020-103-2-13279
10. Konarev AV. [RNA-interference in the study of gene functions in aphids and other hemipterans and the fight against their harmful representatives]. Vestnik Zashchiti Rasteniy. 2023;106(1):26-48. (In Russ.) DOI: 10.31993/2308-6459-2023-106-1-15625

11. Kungurtseva OV, Chermenskaya TD, Chakaeva ASH. [Fungicidal activity of plant extracts from Kyrgyzstan flora]. Mikologiya i Fitopatologiya. 2018;52(4):291-8. (In Russ.) DOI: 10.1134/S0026364818040074
12. Mardanshin IS, Shpirnaya IA, Pusenkova LI. [Prospects for using an inhibitory barrier in potato breeding for resistance to the Colorado potato beetle]. Agrarnyi Vestnik Urala. 2022;02(217):2-11. (In Russ.) DOI: 10.32417/1997-4868-2022-217-02-2-11
13. Ovsyannikova EI, Grichanov IYa, Krokhalov RS, Nikolaeva ZV, Kryukova AV, Vendilo NV. [Complex of codling moths in orchard agrocenoses of North-West Russia]. Agrarniy Nauchniy Zhurnal. 2024;10:47-59. (In Russ.) DOI: 10.28983/asj.y2024i10pp47-59
14. Petrova MO, Chermenskaya TD, Lepp NV. [Induced resistance of eggplant plants to greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* Westw.]. Izvestiya SPBGAU. 2015;39:83-7. (In Russ.)
15. Poliksenova VD. [Induced plant resistance to pathogens and abiotic stress factors (using tomato as an example)]. Vestnik BGU. Ser. 2. 2009;1:48-60. (In Russ.)
16. Razdoburdin VA, Kirillova OS, Kozlova EG. [Interactions in the system “cucumber plant – spider mite *Tetranychus urticae* Koch (Acarina, Tetranychidae) – predatory midge *Feltiella luboviae* Fedotova et Kozlova (Diptera, Cecidomyiidae)” treated with ethyl arachidonate]. Entomologicheskoye Obozreniye. 2022;101(3):533-44. (In Russ.) DOI: 10.31857/s0367144522030042
17. Riabchinskaya TA, Zimina TV, Bobreshova IYu. [New multifunctional biological preparation for increasing productivity and integrated resistance to biotic stresses]. Agrokimiya. 2020;5:17-25. (In Russ.) DOI: 10.31857/S0002188120050129
18. Stepanycheva YeA, Petrova MO, Chermenskaya TD. [The influence of immunomodulators on the behavior and development of phytophages]. In: Materialy VII Mezhdunarodnoy Nauchno-Prakticheskoy Konferentsii “Agrotekhnicheskii Metod Zashchity Rasteniy ot Vrednikh Organizmov”. Krasnodar; 2015. P. 278-81. (In Russ.)
19. Stepanycheva YeA, Petrova MO, Chermenskaya TD. [Biological activity of the *Litsea cubeba* essential oil and citral against the two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* Koch (Acar: Tetranychidae)]. Entomologicheskoye Obozreniye. 2023;102(2):260-9. (In Russ.) DOI: 10.31857/S0367144523020065
20. Stepanycheva YeA, Petrova MO, Shchenikova AV, Chermenskaya TD. [Allelochemicals: an interaction between phytophages and *Pseudomonas syringae* pv. tomato on tomato *Solanum lycopersicum* L. plants]. Selskokhoziystvennaya Biologiya. 2016;51(5):731-8. (In Russ.) DOI: 10.15389/agrobiology.2016.5.731rus
21. Stepanycheva YeA, Chermenskaya TD, Petrova MO, Shchenikova AV. [The influence of immunomodulators on the resistance of tomato plants to greenhouse pests]. In: Materialy Vserossiyskoy Nauchno-Prakticheskoy Konferentsii «Indutsirovanniy Immunitet Selskokhoziystvennikh Kultur – Vazhnoye Napravleniye v Zashchite Rasteniy». Saint Petersburg; 2006. P. 42-4. (In Russ.)
22. Stepanycheva YeA, Chermenskaya TD, Petrova MO, Shchenikova AV, Burov VN, Savelieva YeI. [Influence of phytophagous insects with different types of feeding on induced resistance of tomato plants]. Yevraziyskiy Entomologicheskii Zhurnal. 2007;6(1):19-24. (In Russ.)
23. Finkina YeI, Melnikova DN, Bogdanov IV, Ovchinnikova TV. [Proteins of the plant innate immune system that transport lipids: structure, functions and practical applications]. Acta Naturae (Russian Version). 2016;2(29):53-69. (In Russ.)
24. Frolov AN, Grushevaya IV, Kononchuk AG. Sovremennyye Tipy Lovushek dlia Monitoringa Cheshuyekrylykh na Primere Kukuruznogo Motylka. Saint Petersburg: Naukoyemkiye Tekhnologii; 2021.
25. Yurchenko OS, Selitskaya OG, Burov VN, Tiuterev SL. [Effects of cucumber treatments by chitosan-containing elicitors on the olfactory response of the western flower thrips *Frankliniella occidentalis* Pergande (Thysanoptera, Thripidae) and a predatory bug *Orius laevigatus* (Fieber) (Heteroptera: Anthocoridae)]. Entomologicheskoye Obozreniye. 2004;83(4):808–15.
26. Abbasi A, Khaleghi A, Khadivi AN. The effect of salicylic acid on physiological and morphological traits of cucumber (*Cucumis sativus* L. cv. Dream). Gesunde Pflanzen. 2020;72(2):155-62. DOI: 10.1007/s10343-019-00496-0
27. Abdolahi F, Mirmoayedi A, Seifkar M. Inhibition of digestive α -amylase from *Eurygaster integriceps* (Sunn pest) by a proteinaceous extract from wheat varieties Bezostaya, Gaspard and Darab. J Fund Appl Sci. 2016;8(2S):1759-70. DOI: 10.4314/jfas.v8i2s.433
28. Akbar SMD, Jaba J, Regode V, Kumar GS, Sharma HC. Plant protease inhibitors and their interactions with insect gut proteinases. In: The Biology of Plant-Insect Interactions. CRC Press; 2018. P. 1-47.
29. Ali J, Wei D, Mahamood M, Zhou F, King PJH, Zhou W, Shamsi IH. Exogenous Application of Methyl Salicylate Induces Defence in Brassica against Peach Potato Aphid *Myzus persicae*. Plants. 2023;12(9):1770. DOI: 10.3390/plants12091770
30. Ataide LM, Pappas ML, Schimmel BC, Lopez-Orenes A, Alba JM, Duarte MV, Pallini A, Schuurink RC, Kant MR. Induced plant-defenses suppress herbivore reproduction but also constrain predation of their offspring. Plant Sci. 2016;252:300-10. DOI: 10.1016/j.plantsci.2016.08.004
31. Bally J, McIntyre GJ, Doran RL, Lee K, Perez A, Jung H, Naim F, Larrinua IM, Narva KE, Waterhouse PM. In-plant protection against *Helicoverpa armigera* by production of long hpRNA in chloroplasts. Front Plant Sci. 2016;7:1453. DOI: 10.3389/fpls.2016.01453

32. de Bobadilla MF, Vitiello A, Erb M, Poelman EH. Plant defense strategies against attack by multiple herbivores. *Trends Plant Sci.* 2022;27(6):528-35. DOI: 10.1016/j.tplants.2021.12.010
33. Cruz-Estrada A, Ruiz-Sánchez E, Medina Baizabal IL, Balam-Uc E, Gamboa-Angulo M. Effect of *Eugenia winzerlingii* extracts on *Bemisia tabaci* and evaluation of its nursery propagation. *Phyton.* 2019;88(2):161-70. DOI: 10.32604/phyton.2019.05809
34. Darshanee HLC, Ren H, Ahmed N, Zhang Z, Liu YH, Liu TX. Volatile-mediated attraction of greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* to tomato and eggplant. *Front Plant Sci.* 2017;8:1285. DOI: 10.3389/fpls.2017.01285
35. Farhoodi N, Kazzazi M, Hosseiniaveh V, Arezi I. Inhibitory effect of proteinaceous seed extract of three Iranian wheat cultivars on *Eurygaster integriceps* (Sunn pest) digestive enzymes. *Arch Phytopathol Plant Protect.* 2019;52(15-16):1177-92. DOI: 10.1080/03235408.2019.1693886
36. Filgueiras CC, Martins AD, Pereira RV, Willett DS. The ecology of salicylic acid Signaling: Primary, secondary and tertiary effects with applications in agriculture. *Int J Mol Sci.* 2019;20(23):5851. DOI: 10.3390/ijms20235851
37. Ghorbel M, Brini F, Sharma A, Landi M. Role of jasmonic acid in plants: the molecular point of view. *Plant Cell Rep.* 2021;40(8):1471-94. DOI: 10.1007/s00299-021-02687-4
38. Haas J, Lozano ER, Haida KS, Mazaro SM, de Souza Vismara E, Poppy GM. Getting ready for battle: do cabbage seeds treated with jasmonic acid and chitosan affect chewing and sap-feeding insects? *Entomol Expt Appl.* 2018;166(5):412-9. DOI: 10.1111/eea.12678
39. Hanaka A, Lechowski L, Mroczek-Zdyrska M, Strubińska J. Oxidative enzymes activity during abiotic and biotic stresses in *Zea mays* leaves and roots exposed to Cu, methyl jasmonate and *Trigonotylus caelestialium*. *Physiol Mol Biol Plants.* 2018;24(1):1-5. DOI: 10.1007/s12298-017-0479-y
40. Hassoon AS., Abduljabbar IA. Review on the role of salicylic acid in plants. In: *Sustainable Crop Production*. IntechOpen, 2020. DOI: 10.5772/intechopen.89107
41. He Y, Borrego EJ, Gorman Z, Huang PC, Kolomiets MV. Relative contribution of LOX10, green leaf volatiles and JA to wound-induced local and systemic oxylipin and hormone signature in *Zea mays* (maize). *Phytochemistry.* 2020;174:112334. DOI: 10.1016/j.phytochem.2020.112334
42. Hu L, Zhang K, Wu Z, Xu J, Erb M. Plant volatiles as regulators of plant defense and herbivore immunity: molecular mechanisms and unanswered questions. *Curr Opin Insect Sci.* 2021;44: 82-8. DOI: 10.1016/j.cois.2021.03.010
43. Huang XZ, Chen JY, Xiao HJ, Xiao YT, Wu J, Wu JX., Zhou JJ, Zhang YJ, Guo YY. Dynamic transcriptome analysis and volatile profiling of *Gossypium hirsutum* in response to the cotton bollworm *Helicoverpa armigera*. *Sci Rep.* 2015;5:11867. DOI: 10.1038/srep11867
44. Kallure GS, Kumari A, Shinde BA, Giri AP. Characterized constituents of insect herbivore oral secretions and their influence on the regulation of plant defenses. *Phytochemistry.* 2022;193:113008. DOI: 10.1016/j.phytochem.2021.113008
45. Kanjana N, Ahmed MA, Shen Z, Li Y, Zhang L. Optimization of the determination of volatile organic compounds in plant tissue and soil samples: Untargeted metabolomics of main active compounds. *MethodsX.* 2024;13:102914. DOI: 10.1016/j.mex.2024.102914
46. Kant MR, Ament K, Sabelis MW, Haring MA, Schuurink RC. Differential timing of spider mite-induced direct and indirect defenses in tomato plants. *Plant Physiol.* 2004;135(1): 483-95. DOI: 10.1104/pp.103.038315
47. Kaur H, Salh PK, Singh B. Role of defense enzymes and phenolics in resistance of wheat crop (*Triticum aestivum* L.) towards aphid complex. *J Plant Interact.* 2017;12(1):304-11. DOI: 10.1080/17429145.2017.1353653
48. Kessler A. The information landscape of plant constitutive and induced secondary metabolite production. *Curr Opin Insect Sci.* 2015;8:47-53. DOI: 10.1016/j.cois.2015.02.002
49. Lankinen Å, Abreha KB, Masini L, Ali A, Resjö S, Andreasson E. Plant immunity in natural populations and agricultural fields: Low presence of pathogenesis-related proteins in *Solanum* leaves. *PLoS One.* 2018;13(11):e0207253. DOI: 10.1371/journal.pone.0207253
50. Li D, Baldwin IT, Gaquerel E. Navigating natural variation in herbivory-induced secondary metabolism in coyote tobacco populations using MS/MS structural analysis. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2015;112(30):E4147-55. DOI: 10.1073/pnas.1503106112
51. Lin D, Xu Y, Wu H, Liu X, Zhang L, Wang J, Rao Q. Plant defense responses induced by two herbivores and consequences for whitefly *Bemisia tabaci*. *Front Physiol.* 2019;10:346. DOI: 10.3389/fphys.2019.00346
52. Liu J, Chafi R, Legarrea S, Alba JM, Meijer T, Menken SBJ, Kant MR. Spider mites cause more damage to tomato in the dark when induced defenses are lower. *J Chem Ecol.* 2020;46(7):631-41. DOI: 10.1007/s10886-020-01195-1
53. Lo MM, Benfodda Z, Molinié R, Meffre P. Volatile organic compounds emitted by flowers: Ecological roles, production by plants, extraction, and identification. *Plants.* 2024;13(3):417. DOI: 10.3390/plants13030417

54. Lu J, Li J, Ju H, Liu X, Erb M, Wang X, Lou Y. Contrasting effects of ethylene biosynthesis on induced plant resistance against a chewing and a piercing-sucking herbivore in rice. *Mol Plant*. 2014;7(11):1–13. DOI: 10.1093/mp/ssu085
55. Makhoulf L, El Fakhouri K, Kemal SA, Aasfar A, Meftah Kadmiri I, El Bouhssini M. Advances in analytical techniques for assessing volatile organic compounds in pulse crops: a comprehensive review. *Front Hortic*. 2024;3:1394041. DOI: 10.3389/fhort.2024.1394041
56. Malone SC, Weaver DK, Seipel TF, Menalled FD, Hofland ML, Runyon JB, Trowbridge AM. Herbivore-induced volatile emissions are altered by soil legacy effects in cereal cropping systems. *Plant Soil*. 2020;455:171–86. DOI: 10.1007/s11104-020-04674-2
57. Materić D, Bruhn D, Turner C, Morgan G, Mason N, Gauci V. Methods in plant foliar volatile organic compounds research. *Appl Plant Sci*. 2015;3(12):1500044. DOI: 10.3732/apps.1500044
58. Matsishina NV, Sobko OA, Ermak MV. Food as a factor determining the physiological state of populations of the phytophagous pests of agricultural crops. *Vegetable Crops of Russia*. 2024;5:84–90. DOI: 10.18619/2072-9146-2024-5-84-90
59. Mayer RT, Inbar M, Mckenzie CL, Shatters R, Borowicz V, Albrecht U, Powell CA, Doostdar H. Multitrophic interactions of the silverleaf whitefly, host plants, competing herbivores, and pathogens. *Arch Insect Biochem Physiol*. 2002;51(4):151–69. DOI: 10.1002/arch.10065
60. Meitei AL, Bhattacharjee M, Dhar S, Chowdhury N, Sharma R, Acharjee S, Sarmah BK. Activity of defense related enzymes and gene expression in pigeon pea (*Cajanus cajan*) due to feeding of *Helicoverpa armigera* larvae. *J Plant Interact*. 2018;13(1):231–8. DOI: 10.1080/17429145.2018.1466373
61. Moravčíková J, Ujvariová N, Žur I, Gálová Z, Gregorová Z, Zimová M, Boszorádová E, Matušíková I. Chitinase activities in wheat and its relative species. *Agriculture (Poľnohospodárstvo)*. 2017;63(1):14–22. DOI: 10.1515/agri-2017-0002
62. Mostafa S, Wang Y, Zeng W, Jin B. Plant responses to herbivory, wounding, and infection. *Int J Mol Sci*. 2022;23(13):7031. DOI: 10.3390/ijms23137031
63. Nilsson AK, Fahlberg P, Johansson ON, Hamberg M, Andersson MX, Ellerström M. The activity of hydroperoxide lyase 1 regulates accumulation of galactolipids containing 12-oxo-phytodienoic acid in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*. 2016;67(17):5133–44. DOI: 10.1093/jxb/erw278
64. Olanca B, Koksel H, Ozderen NT, Ozay DS. Determination of wheat bug (*Eurygaster* spp.) damage in durum wheat (*Triticum durum* L.) by electrophoresis and rapid visco analyser. *J Cereal Sci*. 2016;72:69–74. DOI: 10.1016/j.jcs.2016.10.001
65. Oz V, Erler F. Evaluation of oviposition deterrent activity of four oily substances against winterform females of pear psylla, *Cacopsylla pyri*. *Bull Insectol*. 2021;74(2): 285–90.
66. Park I, Schwarzländer M, Hinz HL, Schaffner U, Eigenbrode SD. A simple approach to evaluate behavioral responses of insect herbivores to olfactory and visual cues simultaneously: the double stacked y-tube device and portable volatile collection system. *Arthropod-Plant Interact*. 2019;13(1):139–49. DOI: 10.1007/s11829-018-9663-4
67. Paudel S, Lin PA, Foolad MR, Ali JG, Rajote EG, Felton GW. Induced plant defenses against herbivory in cultivated and wild tomato. *J Chem Ecol*. 2019;45(8):693–707. DOI: 10.1007/s10886-019-01090-4
68. Pavela R, Stepanycheva E, Shchenikova A, Chermenskaya T, Petrova M. Essential oils as prospective fumigants against *Tetranychus urticae* Koch. *Ind Crops Prod*. 2016;94:755–61. DOI: 10.1016/j.indcrop.2016.09.050
69. Pérez-Llorca M, Muñoz P, Müller M, Munné-Bosch S. Biosynthesis, metabolism and function of auxin, salicylic acid and melatonin in climacteric and non-climacteric fruits. *Front Plant Sci*. 2019;10:136. DOI: 10.3389/fpls.2019.00136
70. Quintana-Rodriguez E, Morales-Vargas AT, Molina-Torres J, Ádame-Alvarez RM, Acosta-Gallegos JA, Heil M. Plant volatiles cause direct, induced and associational resistance in common bean to the fungal pathogen *Colletotrichum lindemuthianum*. *J Ecol*. 2015;103(1):250–60. DOI: 10.1111/1365-2745.12340
71. Rodriguez-Saona C, Crafts-Brandner SJ, Pare PW, Henneberry TJ. Exogenous methyl jasmonate induces volatile emissions in cotton plants. *J Chem Ecol*. 2001;27(4):679–95. DOI: 10.1023/a:1010393700918
72. Rose USR, Manukian A, Heath RR, Tumlinson JH. Volatile semiochemicals released from undamaged cotton leaves. A systemic response of living plants to caterpillar damage. *Plant Physiol*. 1996;111(2):487–95. DOI: 10.1104/pp.111.2.487
73. Saadati M, Toorchi M. The study of plant protein accumulation in gut of insect using proteomics technique: Wheat–sun pest interaction. *J Saudi Soc Agricult Sci*. 2017;16(3):205–9. DOI: 10.1016/j.jssas.2015.06.005
74. Shahid I, Rizwan M, Mehnaz S. Identification and quantification of secondary metabolites by LC-MS from plant-associated *Pseudomonas aurantiaca* and *Pseudomonas chlororaphis*. *Bio-protocol*. 2018;8(2):e2702. DOI: 10.21769/BioProtoc.2702
75. Stout MJ, Fidantsef AL, Duffey SS, Bostock RM. Signal interactions in pathogen and insect attack: systemic plant-mediated interactions between pathogens and herbivores of the tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Physiol Mol Plant Pathol*. 1999;54(3–4):115–30. DOI:10.1006/PMPP.1998.0193

76. Thakur N, Munday JK, Upadhyay SK. RNAi – Implications in entomological research and pest control. In: RNA Interference; 2016. P. 341-70. DOI: 10.5772/61814
77. Thaler JS, Fidantsef AL, Bostock RM. Antagonism between jasmonate- and salicylate-mediated induced plant resistance: effects of concentration and timing of elicitation on defense-related proteins, herbivore, and pathogen performance in tomato. J Chem Ecol. 2002;28(6):1131-59. DOI: 10.1023/a:1016225515936
78. Thaler JS, Olsen EL, Kaplan I. Jasmonate-induced plant defenses and prey availability impact the preference and performance of an omnivorous stink bug, *Podisus maculiventris*. Arthropod-Plant Interact. 2015;9(2):141-8. DOI: 10.1007/s11829-015-9357-0
79. Thaler JS, Fidantsef AL, Duffey SS, Bostock RM. Trade-offs in plant defense against pathogens and herbivores: a field demonstration of chemical elicitors of induced resistance. J Chem Ecol. 1999;25(7):1597-1609. DOI: 10.1023/A:1020840900595
80. Tholl D, Hossain O, Weinhold A, Röse UR, Wei Q. Trends and applications in plant volatile sampling and analysis. TPJ. 2021;106(2):314-25. DOI: 10.1111/tpj.15176
81. Thompson MC, Feng H, Wuchty S, Wilson AC. The green peach aphid gut contains host plant microRNAs identified by comprehensive annotation of *Brassica oleracea* small RNA data. Sci Rep. 2019;9:18904. DOI: 10.1038/s41598-019-54488-1
82. Tian M, Xu L, Jiang J, Zhang S, Liu T, Xu Y. Host plant species of *Bemisia tabaci* affect orientational behavior of the ladybeetle *Serangium japonicum* and their implication for the biological control strategy of whiteflies. Insects. 2020;11(7):434. DOI: 10.3390/insects11070434
83. Timilsena BP, Mikó I. Know your insect: The structural backgrounds of regurgitation, a case study on *Manduca sexta* and *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Sphingidae, Noctuidae). Res Ideas Outcom. 2017;3(6):e11997. DOI: 10.3897/rio.3.e11997
84. Tumlinson JH, Pare PW, Lewis WJ. Plant production of volatiles semiochemicals in response to insect-derived elicitors. In: Insect-plant interactions and induced plant defense. Novartis Foundation Symp 223. Chichester; 1999. P. 95-109.
85. Uesugi A, Morrell KA, Poelman EH, Raaijmakers CE, Kessler A. Modification of plant-induced responses by an insect ecosystem engineer influences the colonization behaviour of subsequent shelter-users. J Ecol. 2016;104(4):1096-105. DOI: 10.1111/1365-2745.12587
86. Vaccino P, Ingegno B, Pansa M, Copta T, Tavella L. Common wheat and cereal bug interactions: kernel quality depletion and immunodetection of damage. J Agric Sci. 2016;155(2):193-204. DOI: 10.1017/S0021859616000162
87. Van Butselaar T, van den Ackerveken G. Salicylic acid steers the growth-immunity tradeoff. Trends Plant Sci. 2020;25(6):566-76. DOI: 10.1016/j.tplants.2020.02.002
88. Van der Westhuizen A, Qian XM, Botha AM. Differential induction of apoplastic peroxidase and chitinase activities in susceptible and resistant wheat cultivars by Russian wheat aphid infestation. Plant Cell Rep. 1998;18(1-2):132-7. DOI: 10.1007/s002990050545
89. Wang W, Zhou P, Mo X, Hu L, Jin N, Chen X, Yu Z, Meng J, Erb M, Shang Z., Gatehouse AMR, Wu J, Lou Y. Induction of defense in cereals by 4-fluorophenoxyacetic acid suppresses insect pest populations and increases crop yields in the field. Proc Natl Acad Sci USA. 2020;117(22):12017-28. DOI: 10.1073/pnas.2003742117
90. Wang XW, Li P, Liu SS. Whitefly interactions with plants. Curr Opin Insect Sci. 2017;19:70-5. DOI: 10.1016/j.cois.2017.02.001
91. Wang Y, Mostafa S, Zeng W, Jin B. Function and mechanism of jasmonic acid in plant responses to abiotic and biotic stresses. Int J Mol Sci. 2021;22(16):8568. DOI: 10.3390/ijms22168568
92. Weeks ENI, Logan JG, Birkett MA, Caulfield JC, Gezan SA, Welham SJ, Brugman VA, Pickett JA, Cameron MM. Electrophysiologically and behaviourally active semiochemicals identified from bed bug refuge substrate. Sci Rep. 2020;10(1):1-14. DOI: 10.1038/s41598-020-61368-6
93. Wu B, Chun E, Xie R, Knox GW, Gu M, Qin H. Real-time feeding behavior monitoring by electrical penetration graph rapidly reveals host plant susceptibility to crapemyrtle bark scale (Hemiptera: Eriococcidae). Insects. 2022;13(6):495. DOI: 10.3390/insects13060495
94. Yang L, Nuerbiye A, Cheng P, Wang JH, Li H. Analysis of floral volatile components and antioxidant activity of different varieties of *Chrysanthemum morifolium*. Molecules. 2017;22(10):1790. DOI:10.3390/molecules22101790
95. Yu X, Zhang W, Zhang Y, Zhang X, Lang D, Zhang X. The roles of methyl jasmonate to stress in plants. Functional Plant Biol. 2019;46(3):197-212. DOI: 10.1071/FP18106
96. Zhang G, Zhao F, Chen L, Pan Y, Sun L, Bao N, Zhang T, Cui CX, Qiu Z, Zhang Y, Li Y, Lin X. Jasmonate-mediated wound signalling promotes plant regeneration. Nat Plants. 2019;5(5):491-7. DOI: 10.1038/s41477-019-0408-x
97. Zhang W, Hu Y, Liu J, Wang H, Wei J, Sun P, Wu L, Zheng H. Progress of ethylene action mechanism and its application on plant type formation in crops. Saud J Biol Sci. 2020;27(6):1667-73. DOI: 10.1016/j.sjbs.2019.12.038

98. Zhao H, Sun X, Xue M, Zhang X, Li Q. Antioxidant enzyme responses induced by whiteflies in tobacco plants in defense against aphids: Catalase may play a dominant role. PLoS One. 2016;11(10):e0165454. DOI: 10.1371/journal.pone.0165454
99. Zhukovskaya MI, Grushevaya IV, Miltzen AA, Selitskaya OG, Shchenikova AV, Frolov AN, Tóth M. To attract a moth: wind tunnel and field testing of plant odor and light stimuli and their combination for *Ostrinia nubilalis*. Acta Phytopathol Entomol Hun. 2024;59(1):108-20. DOI: 10.1556/038.2024.00197

Статья опубликована на сайте журнала "Биосфера"
до корректуры и верстки как принятая к печати
в № 1 тома 18 за 2026 год.
В окончательной версии возможны изменения