

ПОВЕРХНОСТЬ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ КАК ФАКТОР, ВЛИЯЮЩИЙ НА РАЗВИТИЕ ПАУТИННОГО КЛЕЩА НА ОГУРЦЕ

В.А. Раздобурдин*, О.С. Кириллова

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург

* ответственный за переписку, e-mail: vrazdoburdin@mail.ru

В лабораторных условиях проводили сравнительную оценку развития яиц паутинного клеща на верхней и нижней сторонах семядольных листьев огурца Гинга F1 и Вязниковский 37. Исследования выполняли на семядольных листьях, срезанных с растений и помещенных на влажную вату в чашки Петри. Для работы использовали яйца вредителя, отложенные самками в течение пяти часов. Показано, что на неповрежденных вредителем листьях на их нижней стороне яйца клеща развиваются медленнее, чем на верхней. Это может быть вызвано особенностями газообмена абаксиальной и адаксиальной сторон листа в норме. Наличие повреждений на нижней стороне листовых пластинок, нанесенных клещом в течение 1 суток, также увеличивает продолжительность эмбриогенеза. По-видимому, это обусловлено защитными реакциями тканей растения в ответ на повреждение вредителем, которые на нижней стороне семядольных листьев проявляются в большей степени и связаны с выделением летучих соединений, негативно влияющих на развитие яиц фитофага. Предполагается, что указанные реакции в большей степени характерны для клеток губчатой паренхимы мезофилла, чем для палисадной.

Ключевые слова: *Tetranychus urticae*, семядольные листья, абаксиальная сторона, адаксиальная сторона, развитие яиц клеща

Поступила в редакцию: 15.05.2019

Принята к печати: 02.12.2019

В процессе совместной эволюции фитофагов и их кормовых растений действие отбора было направлено на сохранение и совершенствование организмов, поддержание устойчивости взаимосвязей продуцентов и консументов в экологических системах. Главнейшим направлением приспособительной эволюции у растений являлось развитие системы иммунологических барьеров от консументов, а у фитофагов – адаптации к наиболее оптимальному использованию пищевых ресурсов, развитие механизмов защиты от отрицательных воздействий растений. Иммуногенетические свойства как растений-продуцентов, так и консументов являются важнейшими условиями стабильности сосуществования организмов в цепях питания, обеспечивая устойчивость функционирования экологических сообществ (Павлюшин и др., 2016). Система иммунологических конституциональных и индуцированных барьеров растений в определенной мере обеспечивает их самозащиту от фитофагов на всех этапах онтогенеза. Функции иммунитета растения как детерминанта экосистемы определяют специфику взаимодействий консументов различных уровней, закономерности формирования и жизнедеятельности консорциев разных типов. Знания о механизмах иммуногенетических барьеров, характера их действия на биофагов необходимы для понимания особенностей функционирования систем триотрофа «растения – консументы первого порядка – консументы второго порядка (энтомофаги)» – основных трофических цепей, определяющих потоки вещества и энергии в экосистеме. В функционировании экосистем одну из важных ролей играют информационно-химические взаимодействия между продуцентами и консументами (Буров, Новожилов, 2001; Pickett, Khan, 2016).

Паутинный клещ *Tetranychus urticae* (Koch) – широко распространенный вредитель овощных и декоративных культур в защищенном грунте, среди которых огурец – наиболее благоприятное для него кормовое растение. Этот

фитофаг обитает преимущественно на нижней стороне листьев, что является характерной чертой его пищевой специализации, в частности – топической специфичности. Заселение огурца паутинным клещом может происходить на любой стадии развития растений, начиная с фазы семядольных листьев. На двух различающихся по устойчивости к паутинному клещу сортаобразцах огурца нами изучались особенности поведения и развития вредителя на растениях в начальный период их вегетации (Раздобурдин, Кириллова, 2018). Было показано, что на вегетирующих растениях в фазе семядольных листьев самки вредителя в условиях свободного выбора предпочитали откладывать яйца на нижнюю сторону листовых пластинок. Однако, в условиях принудительного содержания клещей на адаксиальной и абаксиальной сторонах листа самки на нижней поверхности откладывали в 1.5–2 раза меньше яиц, чем на верхней. При этом установлено, что скорость развития яиц клеща была ниже на абаксиальной стороне, в сравнении с верхней стороной листовой пластинки.

Полученные данные позволяют предполагать, что особенности эмбриогенеза паутинного клеща при развитии фитофага на верхней и нижней сторонах семядольных листьев могут быть связаны с летучими соединениями, выделяемыми растением. Эмиссия летучих веществ может являться одним из ответов растения на откладку яиц фитофагами (Hilker, Meiners, 2006). Предположительно, в наших опытах такая реакция огурца вызвана секреторными выделениями клеща, попадающими на листовую поверхность при откладке яиц самками, или повреждениями тканей листа в результате питания самок. Известно, что при повреждении фитофагами в растительных тканях индуцируются ответные защитные реакции, сопровождающиеся эмиссией летучих соединений, таких как этилен, метилжасмонат или метилсалицилат. Они в свою очередь обладают свойствами элиситоров и могут индуцировать защитные реакции и экспрессию генов защиты не только

в непосредственно повреждаемых, но и в находящихся в прямом соседстве с ними растениях (Shulaev et al., 1997; Бузов и др., 2012). Знания о механизмах ответных реакций автотрофа на повреждения фитофагами необходимы при создании методов выявления устойчивых к вредителям форм растений в целях селекции новых сортов и

гибридов и разработке систем управления фитосанитарным состоянием агробиоценозов. В связи с этим исследования особенностей взаимоотношений паутинного клеща и огурца на начальных этапах онтогенеза растений были продолжены.

Материалы и методы

Исследования проводили в лабораторных условиях на растениях двух сортообразцов огурца – Гинга F1 и Вязниковский 37. Сортообразцы различаются по конституциональному гормональному статусу: Гинга – партенокарпический гибрид с женским типом цветения, Вязниковский 37 – пчелоопыляемый сорт. Кроме того, в отличие от сорта Вязниковский 37, Гинга F1 не способен к синтезу кукурбитацинов (веществ вторичного обмена из класса тетрациклических тритерпеноидов), что детерминировано генетически. Работа выполнена на семядольных листовых пластинках, срезанных с незаселенных паутинным клещом растений в фазу развернутых семядольных листьев. Паутинного клеща разводили на растениях бобов, в опытах использовали самок вредителя с типичной серо-зеленой окраской и выраженными темными пятнами по бокам тела. Для изучения развития фитофага на семядольных листьях проводили следующие эксперименты.

Влияние стороны семядольного листа, не поврежденного паутинным клещом, на развитие яиц вредителя изучали на обоих сортообразцах огурца. Срезанные листья помещали в чашки Петри на влажную вату, по 6 штук только верхней или только нижней стороной вверх. Предварительно в отдельные чашки Петри на срезанные с бобов листья на 5 часов помещали самок клеща, при этом убирала яйца, случайно перенесенные кисточкой вместе с имаго. Затем имаго клещей удаляли, а отложенные яйца кисточкой переносили на семядольные листья огурца: на каждый лист – по 10 яиц. На листьях, расположенных нижней стороной вверх, яйца размещали вдоль краев по периметру листовых пластинок – в местах, наиболее предпочитаемых клещом при питании. На верхней стороне листьев, где клещи не проявляют какого-либо предпочтения к месту питания, яйца фитофага размещали случайным образом. Суммарное количество яиц в каждом варианте – 60. Эксперимент проводили при температуре +21–23 °С. Наблюдения за развитием яиц проводили в течение 8 суток. Долю вышедших личинок на дату учета определяли от их суммарного количества на листе на 8-е сутки эксперимента (ретроспективно). По окончании опыта определяли выживаемость яиц.

Оценку возможности выделения растением в ответ на откладку клещом яиц летучих соединений, способных влиять на эмбриогенез фитофага, изучали на сорте Вязниковский 37. С этой целью с растений срезали семядольные листья и размещали их нижней стороной вверх на влажную вату в чашки Петри. На каждый лист кисточкой помещали по 5 самок вредителя. При этом яйца, случайно перемещенные вместе с имаго клеща, удаляли. Через 5 часов самок с семядольных листьев убирала и подсчитывали

количество отложенных ими яиц. Затем в одном варианте (опыт) все яйца на листьях кисточкой переносили с места их откладки, выбранного самками, на другое место – в 5–10 мм от исходного. В другом варианте (контроль) яйца фитофага оставались на листовых пластинках в местах, где они были отложены самками. Количество повторностей в каждом варианте – 10; суммарное количество яиц в опытном варианте – 76, в контрольном – 68. Наблюдения за развитием яиц проводили в течение 8 суток. Долю вышедших личинок на дату учета определяли от их суммарного количества на 8-е сутки эксперимента. По окончании эксперимента, который проводили при температуре +21–23 °С, учитывали также выживаемость яиц.

Влияние повреждений фитофагом на выделение семядольными листьями летучих веществ, воздействующих на яйца клеща, оценивали на обоих изучаемых сортообразцах, но отдельно по времени. Сначала эксперимент был проведен на сорте Вязниковский 37, затем – на гибриде Гинга. С растений срезали листья и размещали их нижней стороной вверх на влажную вату в чашки Петри. На каждом сортообразце в опытном варианте на листовые пластинки кисточкой помещали по 5 самок клеща; листья в контрольном варианте самками вредителя не заселяли. Через 1 сутки клещей и отложенные ими яйца с листьев удаляли. Предварительно в отдельные чашки Петри на срезанные с бобов листья помещали самок клеща, убирала случайно перенесенные кисточкой яйца. Через 5 часов имаго клещей удаляли, а отложенные яйца кисточкой переносили на семядольные листья огурца: на каждый в опытном и контрольном варианте – по 10 яиц. На листьях яйца размещали вдоль краев по периметру листовых пластинок – в местах, наиболее предпочитаемых клещом при питании на их нижней стороне. На обоих сортообразцах количество повторностей в каждом варианте – 18; суммарное количество яиц как в опытном, так и в контрольном вариантах – 180. Эксперименты проводили при температурах +22–23 °С – на сорте Вязниковский 37 и +20–21 °С – на гибриде Гинга. Наблюдения за развитием яиц проводили в течение 8 (Вязниковский 37) и 9 суток (Гинга F1). Соответственно, долю вышедших личинок на дату учета определяли от их суммарного количества на сорте Вязниковский 37 – на 8-е сутки, а на гибриде Гинга – на 9 суток эксперимента. По окончании опытов определяли выживаемость яиц.

Во всех экспериментах чашки Петри были защищены от прямого солнечного света. Статистическую обработку полученных данных проводили методом дисперсионного анализа с использованием компьютерной программы Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение

Ранее было показано, что на нижней стороне семядольных листьев яйца паутинного клеща развиваются медленнее, чем на верхней (Раздобурдин, Кириллова, 2018). При этом в опыте исходное количество яиц было получено от самок на модельных семядольных листовых пластинках за 4 часа, в течение этого времени клещи питались, повреждая ткани листьев. После удаления имаго фитофага проводили наблюдения за выходом из яиц личинок. Таким образом, динамика выхода личинок оценивалась на семядольных листьях, поврежденных фитофагом. В связи с этим, на двух сортообразцах огурца нами был проведен аналогичный эксперимент, но с неповрежденными фитофагом семядольными листьями: на нижнюю и верхнюю сторону листовых пластинок помещали яйца, отложенные самками вредителя на листьях бобов за 5 часов. Выход личинок из яиц происходил на 6 день и продолжался в течение 2 суток. Результаты опыта показали, что на верхней стороне листовых пластинок огурца личинки из яиц начали выходить более активно, чем на нижней, однако выживаемость яиц на адаксиальной и абаксиальной

поверхности листьев оказалась практически одинаковой (табл. 1). На динамику отрождения личинок влияли сортовые свойства растений, это особенно заметно на нижней стороне листовых пластинок. Так, на дату второго учета на верхней стороне листьев доля вышедших из яиц личинок на сорте Вязниковский 37 и на гибриде Гинга была фактически одинаковой (соответственно 46.1 и 44.9%), а на нижней различалась примерно в два раза (19.2 и 53.6%). Зависимость выживаемости яиц от сортовых особенностей огурца не выявлена.

Отличия в действии летучих веществ на эмбриогенез вредителя на абаксиальной и адаксиальной поверхности семядольных листьев могут быть связаны с различиями в количестве и (или) составе этих соединений. Возможно, это вызвано особенностями газообмена верхней и нижней поверхностей листа в норме. Необходимо отметить, что интенсивность выделения газообразных веществ может быть связана с плотностью устьиц, которая на нижней стороне семядольных листьев огурца выше в сравнении с верхней (Savvides et al., 2012).

Таблица 1. Развитие яиц паутинного клеща на адаксиальной и абаксиальной стороне семядольных листьев огурца, не поврежденных вредителем

Сортообразец	Сторона листа	Выход личинок из яиц по датам учета, %			Выживаемость яиц, %
		1	2	3	
Вязниковский 37	Верхняя	28.3 ± 8	46.1 ± 8.9	21.1 ± 11	94 ± 4
	Нижняя	8.6 ± 5.4	19.2 ± 7.4	67.6 ± 6.7	93 ± 3.1
Гинга, F1	Верхняя	19.4 ± 6.2	44.9 ± 4.7	32.7 ± 7.1	89.6 ± 4.4
	Нижняя	9.6 ± 6	53.6 ± 9.3	36.9 ± 7.9	89.4 ± 4.1
Безотносительно к стороне листа					
Вязниковский 37		18.5 ± 5.6	32.7 ± 7.1	44.4 ± 9.8	93.5 ± 2.4
Гинга, F1		14.5 ± 4.3	49.2 ± 5.2	34.8 ± 5.1	89.5 ± 2.9
Безотносительно к сортовым особенностям огурца					
Верхняя сторона		23.1 ± 4.8	45.4 ± 4.4	27.9 ± 6.1	91.5 ± 3
Нижняя сторона		9.2 ± 4	39.3 ± 7.9	49.7 ± 6.9	90.9 ± 2.6
Результат двухфакторного дисперсионного анализа влияния факторов, критерий Фишера (F):					
1. Сортовые свойства огурца		0.37	4.38**	1.33	0.94
2. Сторона семядоли		5.14**	1.32	9.27***	0.02
Взаимодействие факторов (1 x 2)		0.57	5.06**	6.48**	0.01

Примечание: показатели развития яиц приведены, как средние значения ± ст. ошибка; ** - $p \leq 0.05$, *** - $p \leq 0.01$.

Известно, что растения могут реагировать на повреждающие воздействия членистоногих защитными химическими реакциями, в частности, выделением летучих соединений с различной биологической активностью в отношении консументов первого и второго порядков, а также синтезом веществ вторичного обмена, снижающих качество пищевого субстрата для фитофага. В научной литературе имеется большое количество примеров, демонстрирующих, что растение способно реагировать уже на самые первые атаки фитофагов, а именно – на откладку яиц (Hilker, Meiners, 2002). Яйца, отложенные самками членистоногих на поверхность неповрежденных листьев, не являются инертными объектами для растительных тканей. Секреторные выделения, попавшие на листовую поверхность вместе с яйцом, могут содержать ферментативные компоненты, которые способствуют проникновению выделений через восковой налет и кутикулу листа. Реакции растительного организма, вызванные откладкой яиц членистоногими, направлены на предотвращение его

повреждения личинками и могут зависеть от физико-химических особенностей поверхности листьев. Секреторные выделения самок, воздействуя на мембраны клеточных оболочек эпидермы, способны индуцировать каскад ответных биохимических реакций, сходных с таковыми при повреждении растения биотрофом в процессе питания. Результаты таких реакций (развитие новообразований, некрозы при сверхчувствительности тканей листа, производство овицидных веществ) зависят как от вида растения, так и от вида фитофага (Hilker, Meiners, 2006).

В процессе яйцекладки прикрепление самкой паутинного клеща шарообразных яиц (диаметр 0.14 мм) к поверхности листа происходит в два приема. Сначала отложенное яйцо, покрытое секреторными выделениями, приклеивается к листовой поверхности. Затем самка прикрепляет яйцо к поверхности паутиной. Паутина выделяется паутиной железой, находящейся в сросшемся основании педипальп – пары конечностей, входящих в состав ротового аппарата клеща (Митрофанов и др., 1987).

Нами предполагалось, что секреторные выделения с яиц паутиного клеща могут вызывать защитные реакции в тканях листа, в частности – эмиссию летучих соединений, негативно влияющих на развитие фитофага. Однако, результаты эксперимента с искусственным перемещением яиц с мест их откладки самками на семядольных листьях это не подтвердили. Через 6 суток после начала эксперимента происходил выход личинок из яиц, который продолжался в течение 2 суток. В опытном варианте, где яйца на листьях были перенесены с мест их откладки на 5–10 мм, и в контроле, где они оставались в выбранных самками местах, скорость выхода личинок из яиц была

практически одинаковой (табл. 2). По-видимому, откладка самками яиц не вызывает ответных реакций тканей листа или они незначительны. Как в опытном, так и в контрольном варианте семядольные листья были повреждены паутиным клещом, что могло вызывать эмиссию летучих соединений. Возможно, их действие на эмбриональное развитие вредителя маскировало влияние летучих соединений, выделяющихся в ответ на воздействие секреторных веществ с поверхности яиц клеща. Смертность яиц в варианте с их перемещением оказалась примерно на 10% выше в сравнении с контролем, причина этого не ясна.

Таблица 2. Выход личинок паутиного клеща из яиц, искусственно перемещенных с мест их исходного расположения, выбранного самками вредителя на семядольных листьях огурца Вязниковский 37

Вариант	Выход личинок из яиц по датам учета, %			Выживаемость яиц, %
	1	2	3	
Опыт	14.4 ± 4.6	31 ± 5.9	54.6 ± 8.6	86 ± 4.6
Контроль	13.6 ± 4.6	32.1 ± 6.9	54.3 ± 6	97.2 ± 2.8
Влияние изменения расположения яиц, критерий Фишера (F):				
	0.01	0.01	0.00	4.1*, p = 0.059

Примечание: показатели развития яиц приведены, как средние значения ± ст. ошибка

Оценка влияния на эмбриогенез фитофага повреждений, нанесенных паутиным клещом при питании на нижней поверхности семядольных листьев (в течение 1 суток), показала, что как на сорте Вязниковский 37, так и на гибриде Гинга начало выхода личинок из яиц было менее дружным на поврежденных листовых пластинках в сравнении с неповрежденными (табл. 3). Можно предположить, что это связано с особенностями выделения поврежденными вредителем тканями летучих соединений,

определенным образом влияющих на яйца фитофага. При этом существенных различий в выживаемости яиц на поврежденных и неповрежденных вредителем листьях не выявлено. В связи с тем, что эксперименты на указанных сортах проводились при разных температурах, на сорте Вязниковский 37 выход личинок из яиц наблюдался на 6 сутки, а на гибриде Гинга – на 8 сутки после начала опыта. На обоих сортах отрождение личинок из яиц продолжалось в течение 2 суток.

Таблица 3. Влияние повреждения абаксиальной стороны семядольных листьев огурца паутиным клещом на развитие яиц вредителя

Сортообразец	Вариант	Выход личинок из яиц по датам учета, %			Выживаемость яиц, %
		1	2	3	
Вязниковский 37	Опыт	15.8 ± 3.8	49.7 ± 2.9	26.3 ± 4.7	86.1 ± 2.7
	Контроль	25.9 ± 3.9	49.8 ± 3.9	14 ± 2.8	88.9 ± 2.5
Гинга F1	Опыт	17.6 ± 2.8	59.6 ± 5	21.7 ± 4.2	87.2 ± 2.3
	Контроль	28.9 ± 3.8	59.8 ± 4.3	8.9 ± 3	90 ± 2.7
Влияние фактора повреждения семядолей вредителем, критерий Фишера (F):					
Вязниковский 37		3.46*	0.00	5.02**	0.56
Гинга F1		5.61**	0.00	6.19**	0.63

Примечание: показатели развития яиц приведены, как средние значения ± ст. ошибка;

* - $p \leq 0.1$, ** - $p \leq 0.05$.

Паутиный клещ имеет колюще-сосущий ротовой аппарат, который позволяет прокалывать лист и потреблять содержимое растительных клеток. Известно, что пищей паутиного клеща является содержимое клеток мезофилла листьев. На хлопчатнике показано, что на настоящих листьях паутиный клещ при питании предпочитает зоны листовой пластинки, где суммарная толщина нижнего эпидермиса и губчатой паренхимы минимальна, в результате чего клетки палисадной паренхимы, основной фотосинтезирующей ткани листа, наиболее доступны для проникновения стилетов вредителя (Талипов, 1976). Это дает основание предполагать, что полноценную пищу фитофаг получает из палисадных клеток мезофилла. Автором установлено также, что на устойчивых к клещу сортах, в

сравнении с неустойчивыми, суммарная толщина нижней эпидермы и губчатой паренхимы выше. Наши исследования по изучению поведения и пространственного размещения самок паутиного клеща на семядольных листьях огурца показали, что на их нижней стороне фитофаги предпочитают питаться по периметру листа в краевой его зоне. Возможно, одной из причин такого поведения клеща является строение семядольного листа. По нашим предварительным гистологическим исследованиям, толщина семядольного листа огурца существенно зависит от зоны листовой пластинки: в центре толщина составляет около 400 мкм, в краевой зоне – до 70–150 мкм, что сопоставимо с длиной стилета фитофага. Известно, что длина колющих стилетов взрослой самки *T. urticae* составляет около 150

мкм (Sances et al., 1979). Очевидно, что при обитании паутиного клеща на нижней стороне семядольных листьев в краевой их зоне палисадная паренхима более доступна для питания. Повреждения, нанесенные клещом при питании, хорошо заметны с верхней стороны листовой пластинки. Важно отметить, что толщина палисадной паренхимы семядольного листа мало зависит от зоны листовой пластинки. Было выявлено, что, обитая на вегетирующих проростках, самки вредителя могут выходить для питания на верхнюю поверхность листьев, где размещаются более равномерно, чем на нижней. Имея возможность питания на адаксиальной и абаксиальной поверхности семядольных листьев, самки предпочитают откладывать яйца на нижнюю их сторону.

Гистологическими исследованиями на фасоли и арабидопсисе показано, что при питании паутиный клещ не проявляет избирательности в отношении клеток губчатой или столбчатой паренхимы мезофилла. Вредитель использует содержимое клетки, которая первой встречается на пути внедряющихся в лист стилетов. Как правило, это клетки, расположенные непосредственно под эпидермисом той стороны листа, на которой находится клещ (Bensoussan et al., 2016). Кроме того, как показано этими авторами, данный фитофаг способен использовать для питания и клетки, расположенные в более глубоких слоях мезофилла. Установлено, что клещ не разрушает клеток эпидермиса, стилеты внедряются между клеток эпидермы

или через устьица. Авторы полагают, что в процессе прокола из стилетов в клетку попадают ферменты слюнных желез клеща, инициирующие разжижение и внекишечное переваривание ее содержимого. Этому также могут действовать гидролитические ферменты клетки, которые освобождаются из разрушенной вакуоли. Предварительное пероральное расщепление содержимого клеток облегчает потребление клеточных органелл, размер которых превышает диаметр всасывающего канала, образованного стилетами. Так, хлоропласты имеют диаметр в несколько микрон, в то время как диаметр канала стилетов составляет около 2 мкм (Bensoussan et al., 2016). По мнению этих исследователей, локальные и системные реакции на воздействие фитофага инициируются в интактных клетках, окружающих поврежденную. В качестве элиситоров ответных реакций могут быть: стенки и мембранные фрагменты разрушенной стилетом клеща клетки; секреты слюнных желез фитофага; утечка содержимого клетки, подвергнувшегося воздействию ферментов слюнных желез вредителя и пр. Сопоставление сведений из литературы по данной проблематике и результатов наших исследований позволяет предполагать, что ответные реакции на повреждающее воздействие паутиного клеща в семядольных листьях огурца (в частности, связанные с выделением летучих соединений) в большей степени характерны для клеток губчатой паренхимы мезофилла, чем для палисадной.

Заключение

Адаптация к рациональному и экономичному использованию пластических и энергетических ресурсов растения – основное направление приспособительной изменчивости фитофагов в их коэволюции с растениями. Особенностью пищевой специализации паутиного клеща, в частности – топической специфичности, является его преимущественное обитание на нижней стороне листьев. Такое размещение вредителя характерно и для огурца в фазе семядольных листьев. Однако, наши исследования по изучению жизнедеятельности паутиного клеща выявили различия в динамике выхода личинок из яиц на верхней и нижней сторонах семядольных листовых пластинок. В частности, на абаксиальной поверхности листьев личинки выходили из яиц менее дружно, чем на адаксиальной, что

предполагает снижение скорости эмбриогенеза. Это было характерно для семядольных листьев как поврежденных, так и неповрежденных вредителем. Поскольку это наблюдалось на листьях, неповрежденных клещом, можно предположить влияние на эмбриогенез конституционального фактора, связанного с выделением летучих веществ. При повреждении листьев фитофагом действие этого фактора, по-видимому, усиливается. Так, на нижней стороне листовых пластинок, поврежденных клещом, в сравнении с неповрежденными, начало выхода личинок из яиц было менее активным. Возможно, это обусловлено ответными защитными реакциями на повреждение, в частности эмиссией летучих соединений, влияние которых увеличивает продолжительность эмбриогенеза вредителя.

Публикация подготовлена по результатам исследований в рамках проекта № 0665-2019-0016 Государственного задания ФГБНУ ВИЗР на 2019 год по Программе фундаментальных научных исследований государственных академий.

Библиографический список (References)

- Буров ВН, Новожилов КВ (2001) Семиохемики в защите растений от сельскохозяйственных вредителей. *Труды РЭО* 72:3–16.
- Буров ВН, Петрова МО, Селицкая ОГ, Степаныхева ЕА и др. (2012) Индуцированная устойчивость растений к фитофагам. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 181с.
- Митрофанов ВИ, Стрункова ЗИ, Лившиц ИЗ (1987) Определитель тетраниховых клещей фауны СССР и сопредельных стран (Tetranychidae, Bryobiidae) Душанбе. Издательство «Дониш». 224 с.
- Павлюшин ВА, Вилкова НА, Сухорученко ГИ, Нефедова ЛИ (2016) Формирование агроэкосистем и становление сообществ вредных видов биотрофов. *Вестник защиты растений* 2(88):5–15.
- Раздобурдин ВА, Кириллова ОС (2018) Особенности поведения и развития паутиного клеща на огурце в ювенильный период онтогенеза растения. *Вестник защиты растений* 3(98): 62–66.
- Талипов ФС (1975) Паразитарная специфичность и патогенность паутиного клеща – вредителя хлопчатника *Автореф. дисс. ...к.б.н.* Л. 25 с.
- Bensoussan N, Santamaria ME, Zhurov V, DiazI et al. Plant-Herbivore Interaction: Dissection of the cellular pattern of *Tetranychus urticae* feeding on the host plant. *Front Plant Sci* 7:1105.

- Hilker M, Meiners T (2002) Induction of plant responses to oviposition and feeding by herbivorous arthropods: a comparison. *Ent Exp App* 104:181–192.
- Hilker M, Meiners T (2006) Early Herbivore Alert: Insect eggs induce plant defense. *J Chem Ecol* 32:1379–1397.
- Pickett JA, Khan ZR (2016) Plant volatile-mediated signalling and its application in agriculture: successes and challenges. *New Phytol* 212:856–870.
- Sances FV, Wyman JA, Ting IP (1979) Morphological responses of strawberry leaves to infestations of twospotted spider mite. *J Econ Entomol* 72:710–713.
- Savvides A, Fanourakis D, Ieperen W (2012) Co-ordination of hydraulic and stomatal conductances across light qualities in cucumber leaves. *J Exp Botany* 63(3):1135–1143.
- Shulaev V, Silverman P, Raskin I (1997) Airborne signalling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. *Nature* 385:718–721.

Translation of Russian References

- Burov VN, Novozhilov KV (2009) *Semiokhemiki v zashchite rasteniy ot sel'skokhozyaystvennykh vreditel'ey* [Semiochemicals in plant protection against agricultural pests]. *Trudy REO* 72:3–16. (in Russian)
- Burov VN, Petrova MG, Selitskaya OG, Stepanycheva Ye.A (2012) *Indutsirovannaya ustoychivost' rasteniy k fitofagam* [Induced plant resistance to phytophages]. M.: Tovarishestvo nauch. izd. KMK. 181s.
- Mitrofanov VI, Ctrunkova ZI, Livshits IZ (1987) The identification key of spider mites of the USSR fauna and adjacent countries (Tetranychidae, Bryobiidae) Dushanbe. Izdatelstvo "Donish". 224 p. (in Russian).
- Pavlyushin VA, Vilkova NA, Sukhoruchenko GI, Nefedova LI (2016) [Formation of agroecosystems and the formation of communities of harmful species of biotrophs]. *Vestnik zashchity rasteniy* 2 (88):5–15. (in Russian)
- Razdoburdin VA, Kirillova OS (2018) [Peculiarities of behavior and development of spider mites on a cucumber in the juvenile period of plant ontogenesis]. *Vestnik zashchity rasteniy* 3 (97): 62–66. (in Russian). DOI: 10.31993/2308-6459-2018-3(97)-62-66
- Talipov FS (1976) *Parazitarnaya spetsifichnosti patogennost pautinnogo kleshcha – vreditelya khlopchatnika* [Parasitic specificity and pathogenicity of spider mite – pest of cotton]. *Abstract. PhD Thesis*. L. 25 p. (in Russian).

Plant Protection News, 2019, 4(102), p. 60–65

OECD+WoS: 1.06+IY (Entomology)

<http://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-4-102-60-65>

Full-text article

THE SURFACE OF THE LEAF BLADE AS A FACTOR INFLUENCING THE SPIDER MITES DEVELOPMENT ON CUCUMBER

V.A. Razdoburdin*, O.S. Kirillova

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

**corresponding author, e-mail: vrazdoburdin@mail.ru*

A comparative assessment of spider mite eggs development on the upper and under side of cucumber cotyledons has been made under laboratory experiments on the varieties Ginga F1 and Vyaznikovsky 37. Studies have been conducted on the cotyledons cut off from growing plants and placed on a wet cotton wool in the Petri dish. Mite eggs laid by females for five hours have been used for work. It has been shown that mites develop more slowly on the underside of cotyledons in comparison to the upper side when cotyledons are not exposed to spider mite. This may be due to the peculiarities of gas exchange on the abaxial and adaxial sides of leaves. It has been also found, that the mite embryonic development duration is increased, if occurs on the underside of the cotyledon, damaged by the spider mite within 1 day. Apparently, this is caused by the plant defense reactions to herbivory occurring increasingly on the lower side of cotyledons and associated with volatiles that has adverse effect on the mite eggs development. It is assumed that responses to the spider mites damage in the cucumber cotyledon leaves (in particular, those associated with the releasing of volatile compounds) are more characteristic for the spongy parenchyma cells than for the palisade cells in the leaf mesophyll.

Keywords: *Tetranychus urticae*, cotyledons, abaxial sides, adaxial side, mite eggs development

Received: 15.05.2019

Accepted: 02.12.2019