

УДК 574.43:591.05:630.160

Бойко Г. Е.

ХАРАКТЕРИСТИКА ЕКОЛОГО-БІОХІМІЧНИХ ВЗАЄМОДІЙ РОСЛИН І ЕНТОМОКОНСОРТІВ-ФІТОФАГІВ

У ході еволюції види рослин виробили безліч адаптаційних механізмів, що дозволяють їм в певній мірі запобігати значних пошкоджень з боку фітофагів. Придання біохімічної стійкості вважається одним з головних напрямів, за яким відбувалося еволюційне вдосконалення захисних можливостей рослин [1, 2, та ін.]. Біохімічна стійкість може засновуватися на різних стратегіях. В рослинах можуть бути відсутні деякі поживні речовини, необхідні для розвитку шкідника [3]; можуть бути синтезовані гормоноподібні речовини, що порушують нормальній розвиток фітофага [4]; тканини рослини можуть мати не відповідне до вимог фітофага значення pH або осмотичного тиску [5]; можуть нагромаджуватися речовини вторинного метаболізму, що знижують харчову привабливість [6, 7, 8, 9].

У зв'язку з накопиченням безлічі фактів, що описують еколо-біохімічні сторони взаємоз'язків між рослинами і комахами-фітофагами, деякі автори пропонують свої смислові поєднання діючих чинників і нову термінологію. Так, запропонований Р. Пайнтером [10] термін “антибіоз” об'єднує властивості рослин, які пригноблюють виживання, розвиток і плодючість фітофага. Описуючи взаємовідносини рослин і фітотрофних комах, іноді спробували використовувати поняття “імунітет”. М. В. Васильєв [11] розглядає імунітет рослин як сукупність адаптаційних механізмів, що запобігає порушенню гомеостазу біогенними макромолекулярними чинниками. Однак в природі не існує рослин, імунних до всіх фітофагів. Тому, щоб усунути смислову суперечність, намагаються визначати імунітет рослин як вищу форму вияву їх стійкості до патогенів і фітофагів [12].

Ю. М. Баранчиков [13] різноманітні прояви стійкості рослин поділяє на два основних блоки: за походженням - активні і пасивні; по спрямованості дії - загальні і специфічні. По своєму значенню пасивна стійкість є синонімом конституційної стійкості [14]. Вона складається із наявності в рослині антибіотичних інгібіторів перед контактом з фітофагом. Активна стійкість є синонімом індукованої стійкості [14]. Індукована стійкість виявляється як захисна реакція у відповідь на зовнішній вплив. Ця активна реакція полягає в накопиченні і модифікації метаболітів рослини незабаром після факту пошкодження.

Велика увага приділяється зв'язкам спеціалізації комах-фітофагів з захисними проявами стійкості рослин. У класифікації Ю. М. Баранчикова [15] виділені специфічні чинники стійкості рослин. До них віднесені: продукти вторинного метаболізму рослин, особливості ізомерій основних полімерів, небілкові

амінокислоти, фенологічні особливості розвитку. Механізм їх дії спрямований на запобігання або зниження успіху розвитку неспеціалізованих або спеціалізованих ентомоконсортів.

Р. Уіттекером [16, 17] був запропонований термін “алелохемік”. За визначенням алелохемік – це хімічна речовина, що діє як екологічний сигнал на організм, але вона не відноситься до джерела існування даного організму і не використовується ним як основний енергетичний субстрат. Результатом алелохімічної дії такого екологічного сигналу буде поведінка організма-реципієнта. В залежності від складу алелохеміків, їх концентрації, виду організма-реципієнта можлива, наприклад, атTRACTивна, фагодетеррентна, репелентна, токсична дія і інші. Як правило, практично кожен вторинний рослинний метаболіт має здатність до алелохімічної дії на фітофагів.

Припущення, що вторинні речовини рослин визначають трофічну поведінку комах, одним з перших висловив Дж. Френкель [18]. Ідея виявилась настільки плідною, що вже через короткий час вторинні метаболіти стали розглядати як наріжний камінь нової теорії біохімічної коеволюції тварин і рослин [1]. Теорія дає еволюційне пояснення причинам наявності великого різноманіття видів рослин і фітофагів, а також алелохімічно активних вторинних рослинних метаболітів. Дослідженням екологічної ролі основних класів вторинних метаболітів в процесі коеволюції рослин і фіtotрофних комах присвячена значна кількість серйозних публікацій [19, 20, 21, 22, 23, 24, та ін.]. Поступово викристалізується висновок, що саме рослинні вторинні метаболіти визначають дифференціацію простору екологічних ніш фітофагів, а отже вони виступають найважливішим комплексом чинників структурної організації консорцій.

В лісовій ентомології фіtotрофних комах звичайно поділяють на групи по характеру трофічних зв'язків з кормовими рослинами. А. С. Рожков [25] до монофагів відносить види, трофічно пов'язані з однією породою дерев. Олігофаги трофічно пов'язані з видами рослин однієї родини, а поліфаги здатні вживати в єжу різноманітні рослини навіть із віддалених родин. Не зважаючи на певну умовність такого розподілу, слід відзначити, що її головним чинником виступає максимальна біохімічна цінність і мінімальна репелентна або токсична дія корму.

Комахи-фітофаги по-різному пристосувались уникати шкідливої алелохімічної дії вторинних метаболітів своїх кормових рослин. Ю. М. Баранчиков [12] всі відомі факти адаптацій фітофагів до кормових рослин поділяє на три групи: поведінкові адаптації, фізіологічна ізоляція і метаболічна трансформація. Всі вони в тій, або іншій мірі використовуються в адаптаційних стратегіях спеціалізованими фітофагами.

Літературні публікації переконливо свідчать, що теорії біохімічної коеволюції рослин і фітофагів, алелохімічної дії вторинних метаболітів рослин на комах-фітофагів можуть бути використані дослідниками і практиками для первинного загального осмислення. В кожному окремому випадку дослідження екологічної взаємодії фітофага з кормовими рослинами слід обов'язково враховувати їх специфічні захисні особливості і адаптаційні можливості, в тому числі і на різних етапах онтогенезу.

Список літератури

1. Харборн Дж. Введение в экологическую биохимию. – М.: Мир, 1985. – 312с.
2. Остроумов С. А. Введение в биохимическую экологию. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. - 176с.
3. House H. L. Insect nutrition // Ann. Rev. Entomol., 1961. – Vol.6. – P.13-26.
4. Williams C. M. Hormonal interactions between plants and insects // Chemical Ecology. – New York: Acad. Press, 1970. – P.103-132.
5. Beck S. D. Resistance of plants to insect // Ann. Rev. Entomol., 1965.- Vol. 10.- P.207-232.
6. Chapman R. F. The chemical inhibition of feeding by phytophagous insects // Bull. Entomol. Res. – 1974. – Vol. 64. – P.339-363.
7. Wagner M. R., Benjamin D. M., Clancy K. M., Schuh B. A. Influence of diterpene resin acids on feeding and growth of larch sawfly, *Pristiphora erichsonii* (Hartig) // J. Chem. Ecol. – 1983. – Vol.9, N1. – P.119-127.
8. Blades D., Mitchell B.K. Effect of alkaloids on feeding by *Phormia regina* // Entomol. exp. et appl., 1986.- Vol.41.- N3.- P.299-304.
9. Massonie G. Influence des substances secondaires des plantes sur le comportement alimentaire des pucerons // Nutr. crustaces et insectes: C. r. colloq., Paris, mai, 1986. – Paris, 1987. – S.293-303.
10. Painter R. H. Insect Resistance in Crop plants. – The Macmillan Company: New York, 1951.
11. Васильев Н. В. К характеристике общебиологических основ иммунитета // Витамины и иммунитет. – Томск, 1979. – С. 7-21.
12. Баранчиков Ю. Н. Трофическая специализация чешуекрылых. – Красноярск: ИЛид СО АН СССР, 1988. – 171с.
13. Баранчиков Ю. Н. Выбор разновозрастной хвои и индукция предпочтения корма у гусениц шелкопрядов рода *Dendrolimus* // Консортивные связи дерева и дендрофильных насекомых. – Новосибирск: Наука, 1982. – С.5-19.
14. Levin D. A. The chemical defenses of plants to phatogens and herbivores // Ann. Rev. Ecol. Syst. – 1976. – Vol.7. – P.121-159.
15. Баранчиков Ю. Н. Экологическая неоднородность побегов древесных растений и уровень их освоения насекомыми-филофагами // Роль взаимоотношений растение – насекомое в динамике численности лесных вредителей. Материалы международного симпозиума ИЮФРО / МАБ, 24-28 августа 1981 г., Иркутск, СССР. – Красноярск: ИЛид СО АН СССР, 1983. – С.49-71.
16. Whittaker R.H. The biochemical ecology of higher plants // Chemical ecology. – L.: Acad. Press, 1970. – P.43-70.
17. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 327с.
18. Fraenkel G. The raison detre of secondary plant substances // Science, 1959.- Vol.129.- P.1466-1470.
19. Schoonhoven L. M. Chemosensory bases of host plant selection // Ann. Rev. Entomol. – 1968.- Vol. 13.- P. 115-136.
20. Schoonhoven L. M. Secondary plant substances and insects // Rec. Adv. Phytochem., 1972. – N5. – P.197-224.
21. Fraenkel G. Evaluation of our thoughts on secondary plant substances // Ent. expl. et appl., 1969. – Vol.12. – P.474-486.
22. Dethier V. G. Chemical interactions between plants and insects // Sondheimer E., Simeone J. B. (eds.), Chemical Ecology. – New York: Academic Press, 1972. – P.83-102.
23. Meeuse A. D. J. Co-evolution of plant hosts and their parasites as a taxonomic tool // Taxonomy and Ecology. – L.: Acad. Press, 1973. – P.289-316.
24. Feeny P. P. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores // Coevolution of animals and plants. – London, 1975. – P.3-19.
25. Рожков А. С. Дерево и насекомое. – Новосибирск: Наука, 1981. – 177 с.

Статья поступила в редакцию 10.01.2001