PEST CONTROL WITH NATURE'S CHEMICALS

ALLELOCHEMICS AND PHEROMONES IN GARDENING AND AGRICULTURE

by Elroy L. Rice

University of Oklahoma Press: Norman

Э. Райс

Природные средства защиты растений от вредителей

Перевод с английского
Е. Е. Верещагиной

под редакцией
акад. АН УССР А. М. Гродзинского

МОСКВА «МИР» 1986

ББК 28.59
Р 18
УДК 581.524.1

Райс Э.

Р 18 Природные средства защиты растений от вредителей: Пер. с англ. — М.: Мир, 1986. — 184 с., ил.

В книге американского автора в доступной форме описываются химические взаимодействия между растениями, растениями и нематодами, растениями и насекомыми, между насекомыми, а также между некоторыми другими организмами. Раскрываются возможности и перспективы использования природных соединений для борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур и поддержания экологического равновесия.

Предназначена для ботаников, энтомологов, биохимиков и физиологов растений, экологов, специалистов по земледелию, а также для интересующихся садоводством и земледелием.

Р $\frac{2001050000-349}{041(01)-86}$ 134—86, ч. 1 ББК 28.59

Редакция литературы по биологии

Монография

Элрой Л. Райс
ПРИРОДНЫЕ СРЕДСТВА ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ ОТ ВРЕДИТЕЛЕЙ

Научный редактор М. Б. Николаева. Младший научный редактор З. В. Соллертинская. Художник А. П. Морнев. Художественный редактор Л. М. Кузнецова. Технический редактор А. Ю. Фомичева. Корректор Л. Д. Панова.

ИБ № 5537

Сдано в набор 05.12.85. Подписано к печати 11.06.86. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага книжно-журнальная имп. Гарнитура литературная. Объем 5,75 бум. л. Усл. печ. л. 11,50. Усл. кр.-отт. 11,94. Уч.-изд. л. 12,58. Изд. № 4/4112. Тираж 9000 экз. Зак. № 829. Цена 1 р. 40 к.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР» 129820, ГСП, Москва, И-110, 1-й Рижский пер., 2.
Ленинградская типография № 2 головное предприятие ордена Трудового Красного Знамени Ленинградского объединения «Техническая книга» им. Евгении Соколовой Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 198052, г. Ленинград, Л-52, Измайловский проспект, 29.

© 1983 by the University of Oklahoma Press, Norman, Publishing Division of the University

© перевод на русский язык, «Мир», 1986

Предисловие редактора перевода

Все возрастающее использование различного рода химических средств в сельском хозяйстве (минеральных удобрений, инсектицидов, фунгицидов, гербицидов) в сочетании с другими источниками насыщения среды чуждыми для нее веществами (утечка жидкого и газообразного топлива, выхлопные газы, «кислые» дожди) и все увеличивающаяся угроза попадания этих веществ в продукты питания, воду и воздух, настойчиво заставляют нас искать менее опасные для природы и для человека способы регулирования численности сорняков, вредителей и возбудителей болезней растений. Особенно привлекательным является использование естественных биологических процессов, не наносящих вреда окружающей среде.

За последние три года в США проведено 5 крупных симпозиумов, посвященных роли аллелохимикатов в агрономии, садоводстве и лесоводстве. Работы по этим направлениям ведутся в 30 университетах и более 50 научно-исследовательских учреждениях. Широкий размах эти исследования принимают в Японии, Франции, ФРГ, Мексике, Индии, Австралии, Великобритании. И это неслучайно. Не всегда умеренное применение пестицидов, неожиданные отравления ими, сильнейшие нарушения в экосистемах приводят к разочарованию в химических средствах и к поискам альтернативных биологических методов.

В Советском Союзе также активно разрабатываются и испытываются методы биологической борьбы с вредителями, болезнями и сорняками сельскохозяйственных растений; уже достигнуты определенные успехи в борьбе с клопом-черепашкой, озимой совкой, с тепличными вредителями. Однако здесь перед исследователем воистину открыто необъятное поле деятельности.

В этой связи предлагаемый вниманию советского читателя перевод книги Э. Л. Райса «Природные средства защиты растений от вредителей» представляет несомненный интерес. Профессор Оклахомского университета Элрой Дейт Леон Райс известен у нас по первому изданию его книги «Аллелопатия» (М.: Мир, 1978). В 1983 г. он осуществил второе, существенно дополненное издание «Аллелопатии» (E. L. Rice, Allelopathy. — 2-nd Edition,

Academic Press, 1984). Одновременно с этим он написал данную монографию о научных основах и перспективах практического использования физиологически активных веществ растений для воздействия на растения же (сорняки), нематод, насекомых, грибы, бактерий, грызунов и др. с целью биологического регулирования их численности.

Очень любопытны рассмотренные автором народные наблюдения и земледельческий опыт Древней Греции и Рима. Если работы древних авторов переиздавались в Советском Союзе и доступны нашему читателю, то приводимые в книге наблюдения средневековых и более поздних английских авторов совершенно не рассматривались в нашей литературе.

Значительная часть книги посвящена разбору и анализу научных исследований по использованию аллелопатии в агрономии, в частности по угнетению сорняков культурными растениями, что создает возможность обходиться без гербицидов. Немалое внимание уделено влиянию растительных веществ на нематод, исключительно вредоносных и широко распространенных паразитических червей. Обычные нематоциды зачастую оказываются неэффективными против них. Использование растений, содержащих нематоцидные вещества, обеспечивает подавление численности этих опаснейших вредителей без загрязнения окружающей среды.

Далеко не все данные и идеи, изложенные в этой книге, явятся новинкой для советского читателя. Подобного рода наблюдения и исследования имеют у нас давние и прочные традиции. На протяжении веков использование некоторых растений против вредителей и болезней культурных растений было, по сути дела, единственным возможным средством спасения урожая, не всегда, однако, достигавшим цели. В Советском Союзе возникло и успешно развивается оригинальное учение о фитонцидах после открытия Б. П. Токиным этих веществ в 1926 г. Серьезные работы выполнены по практическому использованию анабазина, аналога никотина. Кстати, Э. Л. Райс упоминает многие, хотя далеко не все, советские работы.

Однако в целом книга Э. Л. Райса является прогрессивным событием в науке, она будит мысль и поощряет поисковые исследования в новых почти неизученных, но очень важных для человеческой деятельности направлениях.

А. Гродзинский

Моим ученикам, чей энтузиазм, настойчивость и участие сделали работу над книгой приятным событием.

Предисловие

Растения и животные продуцируют органические соединения, влияющие на рост, общее состояние, поведение и биологию популяций других растений и животных не через питание. Предлагаемая книга рассчитана как на специалистов, так и на неискушенных читателей, интересующихся этими важными химическими взаимодействиями. Большинству из нас известны антибиотики, синтезируемые микроорганизмами, в частности актиномицетами, бактериями и грибами, и влияющие на рост и выживание других микроорганизмов. Однако многие не подозревают, что высшие растения также продуцируют химические вещества, которые выполняют различные функции, например привлекают или отпугивают поедающих их животных, стимулируют растительноядных насекомых к питанию и откладке яиц на растениях или же препятствуют этому. Наконец, и животные выделяют вещества, отпугивающие или привлекающие других животных, побуждающие их совершать различные действия, например спариваться, метить свою территорию или идти по следу.

Эти химические взаимодействия между организмами играют важную роль в природных экосистемах и имеют большое значение в лесоводстве, садоводстве и земледелии. Хотя книга посвящена главным образом вопросам, связанным с химическими взаимодействиями в садоводстве и земледелии, в ней приводится много примеров и из других областей. Для иллюстрации важных химических взаимодействий помимо садовых и полевых культур привлекаются также и дикие виды. Особое внимание уделено использованию химических взаимодействий для биологического подавления вредителей.

Интересно, что в трудах древних римских и греческих авторов, написанных еще до нашей эры, мы находим упоминание о многих случаях химических взаимодействий, особенно о взаимодействиях между различными видами растений, а также между растениями и животными. Разумеется, древних интересовало в основном использование растений в медицине. Большинство научных исследований по биохимическим взаимодействиям между организмами относится к периоду после второй мировой войны,

а начиная с 1970 г. они стали проводиться особенно широко. За это время появилось так много публикаций, что даже самый поверхностный обзор занял бы несколько объемистых томов. Поэтому предлагаемая книга представляет собой лишь общий обзор исследований в области биохимических взаимодействий между организмами с выборочными примерами. Для тех, кто желает получить более подробные сведения, в конце книги дается список соответствующей литературы.

Термин «растение» используется в книге в очень широком смысле и помимо таких организмов, как мхи, папоротники и цветковые растения, относимых к растениям в тривиальном понимании, охватывает грибы, водоросли и бактерии. Термин «животное» также употребляется в широком зоологическом смысле и включает самые разные группы, от одноклеточных простейших до высокоорганизованных млекопитающих. Особенно подробно автор останавливается на нескольких группах животных, имеющих важное сельскохозяйственное значение, в частности на насекомых и нематодах.

Чтобы не было путаницы, в книге используются как обычные, общепринятые названия растений и животных, так и их латинские обозначения, поскольку последние одинаковы во всем мире. В соответствии с правилами номенклатуры, первым пишется название рода, вторым — название вида.

Я искренне надеюсь, что все, кто интересуется садоводством и земледелием или просто любит живую природу, найдут мою книгу интересной, познавательной и полезной.

Мне хотелось бы поблагодарить сотрудников Фонда редких изданий Иллинойсского университета в Урбане и Национальной сельскохозяйственной библиотеки в Белтсвилле (шт. Мэриленд); я также глубоко признателен сотрудникам отдела истории науки Оклахомского университета в Нормане за их помощь в подборе литературы по истории вопроса о химических взаимодействиях между организмами. Я выражаю благодарность Биверли Ричи и Сьюзен Нельсон за перепечатку рукописи, а также моей жене Эстер М. Райс за помощь при работе с литературой и чтении корректур.

Норман, Оклахома *Элрой Л. Райс*

Глава 1

Химические взаимодействия между растениями: исторический обзор

Еще Теофраст в своем «Исследовании о растениях», написанном примерно в 285 г. до н. э., отмечал, что нут бараний (*Cicer arietinum*) не оздоровляет почву, как другие бобовые, а «истощает» ее. Кроме того, «он уничтожает сорняки и в первую очередь — якорцы (*Tribulus terrestris*)» [1].

В книге 17-й своей «Естественной истории», написанной в первом столетии н. э., Плиний писал, что нут бараний, ячмень (*Hordeum vulgare*), пажитник сенной (*Trigonella foenum-graecum*) и горошек Эрвиля (*Vicia ervilia*) «иссушают» пашню. Помимо этого, он указывал, что породы, имеющие косточковые плоды, особенно маслины, нельзя сажать на пахотных землях, ссылаясь на высказывание Виргилия о том, что лен (*Linum usitatissimum*), овес (*Avena sativa*) и мак (виды *Papaver*) также «иссушают» почву [2].

В той же книге 17-й Плиний[1] отмечал, что «тень» грецкого ореха (очевидно, *Juglans regia*) «тяжела и вредна как для головы человека, так и для окружающих это дерево растений. Убивает травы также и сосна». Вместе с тем он отмечал, что «тень ольхи густая, но не мешает росту растений». Отсюда Плиний делает вывод, что «для каждого растения тень или кормилица, или мачеха. Что касается тени грецких орехов, сосен, пихт и елей, то она, несомненно, ядовита для всего, чего только коснется». Из его дальнейших рассуждений становится ясно, что он употреблял слово «тень» в очень широком смысле, имея в виду не только частичное исключение света, но также влияние растений на питание соседних организмов и химические вещества, выделяемые растениями в окружающую среду. Высказанное Плинием утверждение, что тень грецкого ореха даже вызывает головную боль у человека, встречается во многих старых медицинских «Травниках», где говорится, что деревья грецкого ореха вызывают головную боль, головокружение и нарушение зрения.

---

[1] Здесь и далее перевод цитат из Плиния дается по книге «Катон, Варрон, Колумелла, Плиний о сельском хозяйстве», — Сельхозгиз, М., 1957. — *Прим. ред.*

Следующее высказывание Плиния служит дополнительным доказательством того, что в понятие «тени» он включает любые химические вещества, выделяемые растением:

> «Природа некоторых растений такова, что они не убивают, но причиняют вред примесью своего запаха или сока; так, например, редька и лавр [*Laurus nobilis*] вредны для винограда [*Vitis*]. У винограда, оказывается, тонкое чутье: он удивительно воспринимает запахи и поэтому, оказываясь поблизости от них, отвращается и уклоняется, избегая враждебного запаха. Отсюда Андрокид нашел лекарство против опьянения, советуя жевать редьку. Не любит виноград также капусты и всех овощей, не любит и орешника [по-видимому, *Corylus avellana*] и, если они находятся поблизости, становится хилым и болезненным. Но самые худшие яды для него — это селитра, квасцы, горячая морская вода и шелуха бобов или горькой вики».

Плиний считал также, что *Cytisus laburnum*, растение из семейства бобовых, а также растение, получившее в Греции название галимон (вероятно, *Atriplex halimus*), оказывают губительное действие на деревья.

В книге 18-й, рассуждая о том, как избавиться от нежелательных растений, Плиний так говорит о борьбе с папоротником орляком (*Pteridium aquilinum*): «Самое действительное в этом случае средство — обивать палкой его ветки в пору пускания ростков: сок, вытекающий из самого растения, губит его корни. Говорят, что папоротник не отрастет, если его сбить тростником [*Acorus calamus*] или выпахать плугом, на котором лежит тростник. Подобным же образом советуют и тростник выпахивать плугом, на котором лежит папоротник». В книге 19-й Плиний описывает другой сорняк, траву альфа (*Stipa tenacissima*), говоря о ней как о «проклятии полей, вместе с которой ничто не может произрастать и рядом с которой ничего нельзя вырастить».

Рассуждая в книге 19-й о химических взаимодействиях между культивируемыми растениями, Плиний вновь подчеркивает «сильную антипатию между редькой и виноградной лозой, которая «уклоняется» от такого соседства». Он отмечает также, что «рута [*Ruta*] так хорошо уживается с инжиром, что под этим деревом растет лучше, чем где бы то ни было». В книге 20-й он пишет, что капуста (*Brassica*) «испытывает сильное отвращение к вину, так что виноградная лоза всегда изо всех сил стремится избежать ее, а если это не удается, то погибает». В книге 18-й он указывает, что «самая страшная болезнь» пшеницы — это сорняк костер (*Bromus*).

Как и Плиний, врач древности Диоскорид написал свой «Греческий травник» в первом столетии н. э. В этой книге он прежде всего обращает внимание на использование растений в медицине, хотя им и высказываются некоторые замечания по

поводу химических взаимодействий между растениями и животными, о которых речь пойдет в следующей главе [3]. «De Materia Medica», включенная в «Греческий травник» Диоскорида, в течение 1500 лет служила признанным руководством по использованию растений в медицине и была основой для многих, если не для большинства медицинских травников, написанных в разных частях света начиная с XVI в. н. э. Подобно большинству греческих и римских авторов книг о растениях, Плиний описывал главным образом их использование в медицине, хотя ему было что сказать и о других сторонах жизни растений, пожалуй даже больше, чем многим другим.

Прошло более 1400 лет, прежде чем появились другие травники. В 1957 г. Дж. Герард [4] опубликовал «Травник, или всеобщую историю растений» («The Herball or General Historie of Plantes»). В нем он пишет: «Говорят, что съеденная перед мясом сырая капуста спасает человека от опьянения, ибо существует природная вражда между вином и капустой: так, будучи посажена вблизи винограда, капуста измучает лозу и изгонит ее». Это наблюдение заставляет вспомнить сообщение Плиния о средстве, предложенном Андрокидом против опьянения, хотя, конечно, Андрокид рекомендовал скорее редьку, чем капусту.

Николас Калпепер [5] в своем труде «Английский лекарь и Полный травник» («English Physitian and Complete Herball»), опубликованном в 1633 г., жалуется, что базилик (*Ocimum*) и рута «никогда не растут вместе или вблизи друг от друга». Как и Герард, Калпепер обратил внимание на «вражду» капусты и виноградной лозы. Он заметил также, что шалфей (*Salvia officinalis*), судя по всему, не любит расти вместе с луком, но предпочитает майоран (*Origanum majorana*).

В 1658 г. появилась книга «Сад Кира» (The Garden of Cyrus»), автор которой, сэр Томас Браун [6], излагая свой взгляд на транспирацию растений, высказал следующую мысль: «Раз они выделяют многое наружу, значит, могут, вероятно, и впитывать кое-что внутрь, получая воду и питательные вещества не обычным путем — при помощи корней, а непосредственно из окружающей среды; так, слабые осадки освежают растения, хотя и не попадают в их корни, а своими полезными или вредными выделениями растения поддерживают или ослабляют друг друга». Примечательно, что это высказывание в общих чертах приемлемо и с точки зрения современного уровня знаний о физиологии и химических взаимодействиях растений.

В одном старинном японском документе, относящемся, по-видимому, к XVII в., Банзан Кумазава сообщил о том, что дождь или роса, стекающие по хвое красной сосны (*Pinus*

densiflora), вредны для находящихся под нею растений [7]. Предположение о том, что корни некоторых растений, возможно, выделяют какие-то вещества, подавляющие рост других растений, было высказано швейцарским ботаником Огюстеном Пирамом Декандолем в 1832 г. в его книге «Физиология растений» [8]. Он наблюдал, например, что бодяк (*Cirsium*) в поле угнетает овес, тогда как молочай (*Euphorbia*) и скабиоза (*Scabiosa*) вредно влияют на лен, а плевел (*Lolium*) повреждает пшеницу. Он описал также опыты Макейра (Macaire), результаты которых показали, что фасоль завядает и гибнет в воде, содержащей вещества, выделенные корнями других особей того же вида, тогда как пшеница начинает процветать в воде с добавлением выделений бобовых. Декандоль предположил, что наличием таких корневых выделений можно убедительно объяснить истощение почвы некоторыми культурами и тем самым обосновать необходимость севооборота.

В 1841 г. в редакционной заметке британского издания «Гарденерс Кроникл» („Gardeners Chronicle") отмечалось, что рододендрон (*Rhododendron arboreum*) хорошо растет под другими деревьями только на легкой крупнопесчанистой почве, а не на глинистой [9]. Так же как и наблюдения Кумазавы, это утверждение очень примечательно с точки зрения современной науки, согласно которой яды растительного происхождения часто накапливаются в мелкоструктурных почвах до токсичного уровня, но в грубых крупнозернистых почвах обычно вымываются ниже глубины укоренения. В «Гарденерс Кроникл» за 1842 г. была опубликована заметка местного корреспондента, подписанная инициалами Т. Т., в которой автор (он или она), описывая некоторые интересные факты, обращает внимание на то, что ни один из широко распространенных вечнозеленых кустарников, например лавр, тисс, рододендрон, самшит и падуб, не чувствует себя хорошо по соседству с буками (*Fagus*), даже если их крона может развиваться свободно, а трава под ними уничтожена. Далее корреспондент добавляет, что интересно было бы выяснить, из-за чего это происходит: «передаются ли дождевой воде, капающей с кроны буков, некие пагубные свойства», или же корни этих деревьев извлекают из почвы больше веществ, необходимых для роста, чем корни лиственницы, пихты, дуба, платана, вяза, ясеня и других твердых лиственных пород, рядом с которыми те же вечнозеленые кустарники растут великолепно [10].

В одном из выпусков «Гарденерс Кроникл» за 1845 г. некий корреспондент, подписавшийся «Исследователь из Монтроза» [11], поделился своими интересными наблюдениями и размышлениями по поводу так называемых «ведьминых колец», образуемых грибами:

«На дюнах Монтроза «ведьмины кольца» встречаются часто, и во всех этих кольцах (особенно в центре кольца) я находил чахлую или погибающую траву, клевер и другие растения. Трава, соприкасавшаяся с гниющими грибами, была черной, как опаленная. Встречается много и таких колец, внутри которых трава выглядит столь же вялой и чахлой, а в местах скопления процветающих грибов вообще все растения погибают, оставляя землю обнаженной. Мне кажется очевидным, что именно гниющие грибы являются причиной болезней и гибели растений. Ну, а если гнилые грибы могут губить растения, почему бы им не уничтожать и семена (споры) тех грибов, на которые они падают? Рассмотрим это на примере небольшого скопления грибов, имеющего форму круга. Итак, масса грибов, гниющих в центре кольца, уничтожит семена тех грибов, на которые упадут эти гнилые грибы. Но ведь семена грибов, растущих на внешней стороне кольца, упадут туда, где нет гниющих грибов. Таким образом, они останутся невредимыми и образуют кольцо».

Интересно, что в 1847 г. Уэй [12] сходным образом объяснил возникновение ведьминых колец.

В одном из номеров «Гарденерс Кроникл» за 1845 г. корреспондент за подписью «Наблюдатель» описал удивительный твердый слой, образованный растениями вересковой пустоши на глубине нескольких дюймов от поверхности почвы [13]. Этот слой непроницаем для воды, и в него не могут проникнуть корни деревьев. Если его не разрушить, то бесполезно сажать на этом месте деревья, так как бóльшая часть из них погибнет, а те, что выживут, будут плохо расти. Масса эта такая плотная и тяжелая, что на первый взгляд вполне могла сойти за железняк. По-видимому, в ней содержится много углеродистых соединений, и когда ее раскалили докрасна, она превратилась в рыхлый красный песок. По мнению автора сообщения, наличие такого образования под вереском позволяет предположить, что корни растений выделяют во внешнюю среду какие-то вещества.

В том же 1845 г. в «Гарденерс Кроникл» появилось письмо некоего Т. А. [14] по поводу необходимости севооборотов:

«Допустим, что в земле в изобилии содержатся все необходимые для роста растений химические элементы, но если два-три года подряд высевать на ней одну и ту же культуру, она истощится: то же самое случится, если близкородственные культуры следуют одна за другой. Хотя причину этого явления пока не удалось удовлетворительно объяснить с химической точки зрения, можно, по-видимому, утверждать, что выделения корней одного растения с полым стеблем [соломиной] оказывают вредное влияние на корни другого растения того же семейства, а может быть, это растение полностью извлекает из почвы что-то, особенно необходимое ему для буйного роста. На земле, уставшей от клевера, я высевал его не всякий раз по пару, а пропускал один раз, так что получался интервал в 7—8 лет; этот прием, насколько я могу судить, приводит к полному восстановлению культуры и является наилучшим, который можно рекомендовать при теперешнем уровне знаний».

В 1847 г. в редакционной статье того же журнала отмечалось, что «истощение клевером» стало весьма серьезной проблемой для некоторых почв, и предлагалось несколько вариантов, объясняющих это явление. Однако, говорилось в заключение, действительные причины «все еще окутаны тайной» [15]. Между прочим, еще в 1804 г. в лондонском издании «Календаря земледельцев» („Farmers Calendar") появилось сообщение Янга о том, что клевер плохо растет на тех полях, где его выращивают постоянно, так как почва «устает от него» [16].

В 1881 г. два американца, Стикни и Хой [17], как и Плиний, заметили, что растительность под орехом черным (*Juglans nigra*) бывает слишком скудной по сравнению с растительностью под другими обычно разводимыми тенистыми деревьями; кроме того, под этой породой или около нее не растет ни одна полевая культура. По мнению Стикни, причиной тому служит либо вода, стекающая с дерева, либо свойство дерева активно поглощать питательные вещества из почвы и тем самым сильно истощать ее. Хой, однако, утверждал, что отсутствие растительности под кронами этих деревьев обусловлено главным образом ядовитыми свойствами падающих с дерева капель.

В 1894 г. редактор «Гарденерс Кроникл» получил письмо, автор которого сообщал о невозможности рентабельного выращивания огурцов в одной и той же теплице более трех лет подряд без чередования их с другими культурами. В ответ журнал предложил обсудить причину этого, а редактор Уиллис дал следующее объяснение [18]:

> «по-видимому, стало обязательным правилом удалять из теплицы весь верхний слой почвы на глубину от 30 до 40 см сразу же после уборки урожая огурцов и заменять ее свежей. Стало быть, какова бы ни была причина плохого урожая, верхний слой почвы тут ни при чем. Растения, посаженные в обновленную почву, как известно, растут хорошо, но только до определенного момента. Затем появляются признаки загнивания, и в конце концов мы получаем довольно скудный урожай. Мне кажется, главную причину неудачи следует искать в подпочве, поэтому я начал именно с нее. Исследовав подпочву, в которой выращивали огурцы, я обнаружил что корни пронизывают ее на значительную глубину, образуя переплетенную волокнистую массу. Естественно, что почва, в которой последовательно выращивали несколько урожаев огурцов, насыщается массой перегнивающего растительного материала, и можно предположить, что первопричиной плохого урожая становятся выделения корней, накапливающиеся в подпочве в течение вегетационного периода».

В том же 1894 г. в «Гарденерс Кроникл» была напечатана еще одна статья Уиллиса. В ней описывались трудности, с которыми приходится сталкиваться американским фермерам при выращивании перечной мяты (*Mentha piperita*) в шт. Коннектикут. Уиллис [19] писал, что, как правило, на одном поле можно получать хороший урожай мяты два, а то и три года подряд.

После этого «почва обычно становится настолько плохой, а качество получаемого масла настолько снижается, что оно уже не оправдывает средств, затраченных на его производство».

В конце прошлого века на страницах «Трудов» Иллинойского общества садоводов обсуждались проблемы, связанные с посадкой фруктовых садов, виноградников и ягодников. В 1893 г. некий мистер Уэбстер [20] заявил, что любая культура, посаженная по соседству с малиной или ежевикой, вредоносна для них. Он сообщил, что встречал фермеров, которые с целью защитить клубнику выращивали ее совместно с овсом, но в девяти из десяти случаев получали плохой урожай ягод. В 1895 г. некий мистер Остин [21] предупреждал: «Не рассчитывайте вырастить траву и деревья на одном участке — трава загубит деревья». Однако причин этого он не объяснил.

Из нашего краткого исторического обзора очевидно, что на протяжении более двух тысяч лет фермеры, садоводы и ботаники на основании своих наблюдений предполагали существование химических взаимодействий между растениями, но до начала нашего столетия никаких научных исследований с целью объяснения подобных явлений не проводилось. Следует отметить, что для большинства видов растений, которым издавна приписывали ярко выраженные химические воздействия на особей своего или других видов, это было впоследствии доказано в специально поставленных опытах [22, 23].

Многие хорошо известные и широко применяемые в медицине лекарственные растения обладают также способностью оказывать выраженные химические воздействия на другие растения. Сходным образом факторы окружающей среды, усиливающие целебные свойства лекарственных растений, соответственно усугубляют и их аллелопатическое влияние на другие виды растений. Вот что писал Диоскорид в своем «Греческом травнике»:

> «Собирать травы следует только в ясную погоду, ибо совсем не все равно, было ли сухо или дождливо, когда мы их собирали. Целебная сила лекарств бывает выше, если травы собраны на гористых и высоких местах. хорошо продуваемых ветром, в прохладную и сухую погоду. А лечебные травы, собранные на равнинах в сырых тенистых и не продуваемых ветром местах, большей частью обладают меньшей целебной силой, особенно те, что собраны в неподходящее время года, а также ослабленные и склонные к загниванию».

Теперь нам известно, что стрессовые условия также способствуют повышению концентрации токсинов в растениях. К стрессовым факторам относятся засуха, повышенная интенсивность ультрафиолетового излучения, наблюдающаяся на возвышенностях и в ясную погоду, более высокая освещенность, недостаток минеральных веществ, низкие температуры и т. д. Эти условия

удивительно совпадают с теми, которые перечислил Диоскорид еще в первом веке нашей эры.

Теперь обратимся к исследованиям в области химических взаимодействий между растениями, которые проводились в нашем XX в. Начиная с 1907 г. Шрейнер и его сотрудники опубликовали серию работ, в которых был представлен материал, показывающий, что истощение почвы при монокультуре вызывается выделением некоторыми сельскохозяйственными растениями в почву ингибиторов роста. Шрейнер и Рид [24] четко показали, что корни всходов пшеницы, овса и некоторых других хлебных злаков выделяют в питательную среду вещества, вызывающие хемотропические реакции у корней проростков тех же видов. В 1908 г. Шрейнер и Рид [25] разработали методику, которая до сих пор применяется для выявления возможного аллелопатического действия веществ, полученных из почвы или растений. С помощью этой методики они смогли показать, что многие вещества, обнаруженные ранее в различных растениях, подавляли рост и транспирацию всходов пшеницы. В 1909 г. Шрейнер и Салливан [26] выделили из почвы, утомленной выращиванием вигны (*Vigna sinensis*), неидентифицированное вещество и обнаружили, что это вещество резко подавляет ее рост. Почва же, из которой был экстрагирован ингибитор, больше не оказывала ингибирующего действия на рост вигны.

Между 1917 и 1919 гг. Пикеринг [27, 28] показал, что промывные воды из сосудов, в которых выращивались определенные виды трав, ингибировали рост сеянцев яблони. Он проводил эксперименты таким образом, что недостаток минерального питания, взаимодействие корней, затенение, нехватка влаги и кислорода как факторы, которые могли бы подавить рост растений, были исключены. Результаты, полученные Пикерингом, согласуются с утверждением Остина, высказанным им еще в 1895 г., что трава губит фруктовые деревья.

В 1925 г. Масси [29] тщательно исследовал ингибирующее влияние ореха черного на люцерну и томаты. В обоих случаях он наблюдал завядание и гибель подопытных растений, как только их корни оказывались в тесном контакте с корнями ореха. При этом определенной зависимости между участками с максимальной концентрацией корней ореха и завяданием томатов не отмечалось, чего можно было бы ожидать, если бы угнетение растений было связано со снижением количества влаги в почве. По-видимому, в данном случае никакого или почти никакого отравления почвы не происходит, поскольку корни поврежденных растений должны быть в непосредственном контакте с корнями ореха. Когда несколько кусочков коры с корней ореха помещали в сосуд с водной культурой томата, растения завядали,

а корни их бурели в течение 48 ч. Внесение коры с корней ореха в почву, на которой выращивали томаты, вызывало ослабление их роста. В 1928 г. Девис [30] экстрагировал и получил в чистом виде токсичное вещество из шелухи и корней грецкого ореха и нашел, что оно идентично юглону (5-гидрокси-α-нафтохинону). Выделенное соединение при введении в стебли томата и люцерны действовало как мощный токсин. Таким образом, наблюдения, сделанные Плинием в первом веке и Стикни и Хоем в 1881 г., получили подтверждение в двадцатом столетии.

В 1932 г. Элмер [31] обнаружил, что спелые плоды четырех сортов яблони и одного сорта груши образуют летучие вещества, препятствующие нормальному развитию побегов прорастающего картофеля. Молиш [32] провел большое число экспериментов со спелыми яблоками, подтвердивших и обогативших результаты Элмера. Для обозначения биохимических взаимодействий между любыми типами растений, включая микроорганизмы, он ввел термин «аллелопатия». Рассуждения Молиша свидетельствуют о том, что под аллелопатией он подразумевал как вредные, так и благоприятные обоюдные биохимические взаимодействия.

В 1940 г. Боде [33] сообщил, что выделения из листьев полыни (*Artemisia absinthium*) угнетают рост проростков некоторых видов растений в радиусе примерно 1 м от растений полыни. По данным Боде, имеющиеся на листьях полыни железистые волоски выделяют эфирное масло и ингибитор абсинтин. Эти вещества появляются в виде многочисленных капелек на поверхности волосков, а во время дождя они смываются и попадают на окружающие растения. В 1943 г. Функе [34] подтвердил и дополнил данные Боде. Он исследовал влияние живой изгороди из полыни на большое число других видов, которые высаживали возле нее, и обнаружил, что все они испытывали угнетение. Когда те же самые виды высаживали около изгороди из *Atriplex hortensis*, угнетения не наблюдалось. Функе обнаружил, что свежие или растертые в порошок листья *A. absinthium*, внесенные в почву, задерживали прорастание семян гороха (*Pisum sativum*) и постоянно снижали процент всхожести высеянных семян фасоли. Рост фасоли под влиянием листьев полыни также всегда задерживался. Позднее было выяснено, что в почве с внесенными в нее листьями полыни задерживается прорастание и рост многих других видов.

По наблюдениям Бенедикта [35], пастбища костра безостого (*Bromus inermis*) сильно изреживаются после двух-трех лет роста. Он обнаружил, что если высушенные корни костра внести в почву вместе с семенами, то в последующем наступает значительное снижение сухой массы проростков. Подобные результаты он получил, поливая всходы костра безостого вытяжкой

из старой культуры того же вида. Таким образом он пришел к выводу, что изреживание пастбищ связано с аутотоксичным влиянием веществ, выделяемых корнями костра.

В настоящее время в области аллелопатии ведется множество исследований, выходящих далеко за рамки проблем, составляющих предмет предлагаемой книги. Наиболее важные и современные из них, непосредственно связанные с сельским хозяйством, мы обсудим в гл. 3. К счастью, именно в земледелии и лесоводстве научный поиск по аллелопатии принял особенно широкий размах и быстро развивается.

Глава 2

Химические взаимодействия между растениями и животными: исторический обзор

Теофраст [1] в книге 9-й своего «Исследования о растениях» еще за 300 лет до н. э. писал: «Черви постепенно истачивают корни сладковатые, а на корни едкие нападают меньше, хотя, по мере того как корни вянут и отмирают, едкость их ослабевает». Он же отметил, что аконит, или скорпионова трава, (*Aconitum anthora*) в измельченном виде убивает скорпионов.

В книге 20-й «Естественной истории» Плиний сообщал, что лист мальвы (*Malva*), «положенный на скорпиона, парализует его», а «опилки можжевельника высокого (*Juniperus excelsa*) отпугивают и отгоняют змей; таким же действием обладают растертые и смешанные с маслом ягоды можжевельника, если натереть этой смесью тело». В книге 12-й Плиний [2] советовал хранить одежду с плодами и листьями цитрона, или ассирийского яблока (*Malus Assyria* в латинском тексте), ибо их необыкновенно сильный запах «пропитывает вещи и отгоняет вредных насекомых». По наблюдениям Плиния, это дерево плодоносит круглый год, причем одни яблоки уже опадают, другие в это время еще наливаются, а некоторые только-только завязываются.

Соглашаясь с Теофрастом, Плиний писал в книге 17-й: «Червивость, вероятно, чаще всего поражает груши, яблони и фиговые деревья; плоды же, имеющие горький вкус и резкий запах, меньше страдают от нападения червей». Плиний отметил, что семена люпина можно спокойно оставлять на земле, так как горечь защищает их от всех животных до тех пор, пока дождь не смоет с них горькое вещество. Во времена Плиния гусеницы поистине были «общим бедствием для всех посевов». «Они беспокоят даже нут,— писал Плиний в книге 18-й,— когда после дождя, смывшего с него соль, он становится слаще». Плиний полагал, что семена злаковых, «смешанные с измельченными листьями кипариса, не доступны личинкам насекомых» и что «лучшее средство для уничтожения муравьев — растение гелиотроп [*Heliotropium*]». Более того, он утверждал, что можно отразить нападение гусениц, если высевать вместе вику (*Vicia sativa*) и рапс (*Brassica napus*), нут и капусту. Он был уверен, что «если семена капусты перед посевом вымочить в соке

молодила (*Sempervivum tectorum*), то это спасет капусту от любых насекомых».

Джерард [3] в своей книге «Травник, или всеобщая история растений», опубликованной в 1597 г., сообщил, что корни гравилата (*Geum*), «собранные осенью и высушенные, предохраняют одежду от порчи молью и придают платью необыкновенно приятный запах» и что «употреблять корни гравилата можно в тех же случаях, что и лапчатку». В 1633 г. появилась книга Николаса Калпепера «Английский лекарь и Полный травник», в которой в качестве средства от моли предлагалась полынь: «Положенная с одеждой полынь заставит моль презирать вашу одежду, как лев презирает мышь, а орел — муху». Калпепер утверждал также, что свежая почечуйная трава (*Polygonum*), «если разбросать ее по комнате, скоро убьет всех блох». «Кроме того, согласно Калпеперу, это растение или его сок избавляют лошадей от докучливых мух. Своим читателям автор дает такой совет [4]: «Добавьте немного полыни в чернила и ни крысы, ни мыши не тронут вашу рукопись».

В 1657 г. появилась книга Коулса [5] «Адам в раю или природа рая» («Adam in Eden: or Natures Paradise»). «Согласно Плинию, — говорится в этой книге, — дым от тлеющих стеблей дербенника иволистного (*Lythrum salicaria*) отгоняет змей и других ядовитых тварей, а люди, живущие в болотистых местностях, могут сами убедиться, что этим способом можно избавиться от мух и комаров, которые буквально одолевают их ночью». Интересно, что в приведенном отрывке есть ссылка на высказывание Плиния из его «Естественной истории», но, хотя я прочитал весь этот громадный труд, соответствующего места там так и не нашел. Коулс описывает и другие природные пестициды. «Если опрыскать дом водой, настоенной на руте (*Ruta*), пишет он,— убегут и погибнут все блохи». Галлы сумаха предохраняют шерстяную и другую одежду от моли и «придают ей приятный аромат — вот почему их принято класть в гардеробы, сундуки, стенные шкафы и другие подобные места». Сок из цветков бархатцев (*Tagetes*), «если его закапать в колосья, убивает червей», а масло иссопа (*Hyssopus*) «убивает тлю».

В дополненном издании «Английского лекаря» (The English Physitian Enlarged»), вышедшем в 1681 г., Калпепер [6] привел несколько примеров биохимических взаимодействий между растениями и животными, о которых не упоминалось в предыдущем издании. По его утверждению, если собрать листья ольхи (*Alnus* sp.), пока они еще в капельках утренней росы, и «принести в комнату, зараженную блохами, [листья] привлекут к себе всех насекомых; быстро выбросив их вон, мы избавимся от этих несносных существ». «Дым от тлеющего папоротника,—

полагает автор,— мог бы прогнать змей, комаров и других надоедливых тварей». Подобно Коулсу, он предлагает использовать дым горящего дербенника (*Lythrum*) для отпугивания мух и комаров. Свидетельством того, что табак издавна употреблялся как инсектицид, служат рекомендации Калпепера по использованию сока табака для истребления головных вшей у детей.

Почти триста лет спустя (в 1950 г.) Бейнгарт [7] написал историю получения и использования никотина. Табак и его экстракты применялись для борьбы с насекомыми задолго до того, как стало известно, что никотин токсичен. «Европейские и английские садоводы,— пишет Бейнгарт,— быстро распознали полезные свойства табака, завезенного в Европу из американских колоний». В письме, датированном 20 января 1734 г., Питер Коллисон из Лондона советовал своему американскому корреспонденту, ботанику Джону Бартраму из Филадельфии, класть листья табака в письма и посылки с семенами и растениями, которые Бартрам отправлял к нему в Англию, дабы лучше сохранить их. В 1746 г. Коллисон рекомендовал Бартраму употреблять водный табачный экстракт для борьбы со сливовым долгоносиком на персиковых деревьях. Табачные порошки и экстракты для борьбы с тлями рекомендовались в 1763 г во Франции, а в 1832 г. в Америке Томас Фессенден включил табак в список инсектицидов и средств, отпугивающих насекомых. В 1884 г. табак был назван в числе трех лучших инсектицидов общего действия, два других — чемерица белая (*Veratrum album*) и мыло.

Элиот [8] в своих «Очерках полеводства в Новой Англии» («Essays upon Field-Husbandry in New England»), опубликованных в 1760 г., описал способ борьбы с птицами, которые выклевывают из пашни семена зерновых культур: «Залейте корни болотной чемерицы (иногда называемой скунсовой капустой, или медвежьим корнем [*Symplocarpus foetidus*]) кипящей водой на два часа так, чтобы она покрывала их слоем в один дюйм. Замочите в полученном теплом настое семена и держите в течение 20 ч после чего можете их высевать».

На страницах издания «Земледелец Новой Англии, или Сельский лексикон» («The New-England Farmer; or Georgical Dictionary») Сэмюэля Дина (1790) г.) мы находим такой совет: «Для того чтобы уничтожить тлей на капусте, ее следует промыть крепким раствором соли или морской водой или окурить соломой, серой, табаком и т. п.» [9]. Свой собственный сад Дин спас от гусениц, развесив весной в развилках деревьев морские бурые водоросли (*Fucus* sp.). А один из друзей Дина уберег свою капусту от бабочек, слегка постукав по ней ветками бузины, как только появились бабочки. И хотя бабочки вились

редактор пояснил, что зимовник продуцирует какое-то сильнодействующее наркотизирующее вещество. В наши дни алкалоиды, получаемые из зимовника, применяются в качестве лекарственных средств при заболеваниях сердечной и дыхательной систем и используются как инсектициды.

В редакционной заметке «Гарденерс Кроникл» за 1895 г. сообщалось, что кора айланта, или райского дерева (*Ailanthus altissima*), «необычайно горькая и служит противодизентерийным и глистогонным средством. По всей вероятности, ее можно использовать в качестве инсектицида с таким же успехом, как и квассию (*Quassia amara*)» [15]. Это предположение оказалось правильным, поскольку, как выяснилось, токсичные вещества, содержащиеся в обоих растениях, близкородственны [16].

В сельском хозяйстве чрезвычайно важную роль играют химические взаимодействия между растениями и животными, связанные с опылением растений насекомыми. Чтобы прийти к современному уровню понимания сути этого явления, нам потребовалось около двух тысяч лет, и, хотя нам придется нарушить хронологический порядок исторического экскурса, все же, по-видимому, целесообразно остановиться на некоторых основных этапах этого процесса. Еще в IV в. до н. э. Аристотель писал в своей «Истории животных [17]: «В каждый свой вылет за взятком пчела не перелетает с цветка одного вида на цветок другого вида, а только, скажем, с одной фиалки на другую и никогда не тронет других цветов, пока не побывает в улье». Это очень важное наблюдение хотя бы потому, что древние ничего не знали о пыльце и ее значении для размножения растений. Первым, кто не только наблюдал, но и точно описал и понял значение опыления растений насекомыми, оказался ирландец Артур Доббс [18], и произошло это в XVIII в. Он подтвердил вывод Аристотеля о том, что во время каждого вылета из улья пчелы посещают цветки только одного вида. Позднее, в 1821 г., Франсуа Юбер [19] доказал, что пчел привлекает запах цветков. Это был большой успех на пути к современному уровню познания сути химических взаимодействий между растениями и животными. В 1862 г. Чарлз Дарвин [20], обсуждая способы опыления у орхидей, пришел к следующему выводу: «Поскольку цветки [*Orchis pyramidalis*] посещают как дневные, так и ночные бабочки, я не считаю таким уж невероятным предположение, что яркая пурпурная окраска ... привлекает дневных насекомых, а сильный запах — ночных». Позднее Дарвин [21] высказался по этому поводу еще более определенно: «Запахи, испускаемые цветками, привлекают насекомых... Природа настолько экономна, что большинство цветков, опыляемых...

ночными насекомыми, пахнет главным образом или исключительно вечером».

Родуэй [22] в своей превосходной книге «В Лесах Гвианы» («In the Guiana Forest»), вышедшей в 1895 г., отметил, что в этих лесах, очевидно, нет ветроопыляемых деревьев. Рассуждая о разных способах опыления, он писал:

> «Без живых помощников-опылителей многие деревья погибли бы, вот почему все их усилия направлены к тому, чтобы привлечь крылатые создания и заставить их оказать эту помощь. Главные средства привлечения насекомых — эта окраска и запах, причем окраска служит для привлечения дневных, а запах — ночных насекомых. Что касается запахов, то самое интересное, пожалуй, заключается в том, что растения испускают их только в определенные сроки и только на короткие периоды. Иногда цветок раскрывается, «работает» в течение одного-двух часов, а затем закрывается порой сразу, порой в несколько этапов, чтобы повторить весь процесс на другой день в то же время. На первый взгляд может показаться, что все эти события случайны, но тщательные наблюдения показали, что они происходят с точностью почти до минуты, и если аккуратно отмечать время, то можно убедиться в их почти полном совпадении с теми периодами, когда летают крылатые посредники-опылители. Все это объясняется очень просто: каждый цветок может быть опылен только конкретным видом насекомого, поэтому весь арсенал средств пускается в ход именно тогда, когда это насекомое скорее всего находится где-то поблизости. Без цветков не было бы пчел, а без пчел не было бы семян».

В 1821 г. Юбер наблюдал яростные атаки рабочих пчел, причиной которых были только что извлеченные пчелиные жала (или их запах), помещенные у летка улья. Этот пример можно считать первым зарегистрированным наблюдением химических взаимодействий между животными. Что же касается серьезного изучения химических взаимодействий растение—животное и животное—животное, то оно началось только примерно с 1950 г., как, впрочем, и работы по изучению химических взаимодействий растение—растение.

В 1932 г. немецкий исследователь Бете [23] ввел термин *эктогормоны* для обозначения таких веществ, как половые аттрактанты, которые являются, пожалуй, внешними, а не внутренними выделениями животных и действуют скорее как химические посредники между отдельными особями, а не частями тела одного индивидуума. Этот термин оказался противоречивым и в 1959 г. Карлсон и Бутенандт [24] предложили для подобных химических соединений термин *феромон*. Его применение они ограничили веществами, выделяемыми организмом во внешнюю среду с целью повлиять на поведение другого представителя того же вида. Это ограничение, однако, сделало невозможным использование термина «феромон» для химических соединений растительного происхождения, оказывающих влия-

ние на животных. Уиттэкер [25] предложил обозначать химические вещества, при помощи которых организмы одного вида влияют на рост, общее состояние, поведение или биологию популяций организмов другого вида, термином «аллелохимики» (allelochemics), разумеется, кроме тех веществ, которые служат для особей этого другого вида только пищей. Столь широкий термин включает в себя и понятие аллелопатии, за исключением химических взаимодействий между растениями одного вида.

Глава 3

Аллелопатия в земледелии

Как уже отмечалось в гл. 1, фермерам давно приходилось наблюдать аллелопатические воздействия одних культурных растений на другие. В нашем столетии большинство исследований, касающихся роли аллелопатии в земледелии, было посвящено влиянию разлагающихся пожнивных остатков на культурные растения, что, вероятно, объясняется возросшим интересом к мульчированию стерней после «пыльных бурь» 30-х годов. Такие мульчи помогают бороться с эрозией, но в то же время зачастую снижают урожай.

Разлагающиеся пожнивные остатки. В 1948 г. Мак-Калла и Дьюли [1] сообщили, что мульчирование стерней при определенных условиях снижало рост и урожай кукурузы в шт. Небраска, причем в дождливые годы эффект был выражен сильнее. Впоследствии те же авторы обнаружили, что мульчирование почвы соломой пшеницы из расчета 5—10 т/га снижало прорастание кукурузы в среднем с 92 до 44 %. Результаты дополнительных исследований различных растительных остатков позволили Мак-Калла и Дьюли прийти к заключению, что ингибирующее влияние различных мульчей складывается из действия токсинов, содержащихся в растительном материале мульчи, и токсинов, продуцируемых микроорганизмами, буйный рост которых в свою очередь стимулируется обилием питательного материала в мульче [2]. В 1963 г. Норстедт и Мак-Калла [3] сообщили, что один из грибов, развитие которого стимулировалось на мульчированных участках, продуцирует сильнодействующий токсин патулин, заметно подавляющий рост растений пшеницы. В 1973 г. Эллис и Мак-Калла [4] установили, что этот гриб составляет 90 % общей грибной популяции в почве тех участков, где применяется мульчирование стерней пшеницы. Они обнаружили, что разовая обработка почвы патулином в концентрации 100 ч. на млн. вызывала примерно такое же снижение урожая яровой пшеницы сорта Ли, что и мульчирование стерней.

Гуенци и Мак-Калла [5], используя различные методы и системы растворителей, экстрагировали мульчированные стерней и вспаханные почвы в Линкольне, шт. Небраска. Они установили, что все фракции из мульчированных почв подавляют

рост проростков пшеницы, причем концентрации нескольких идентифицированных фенольных токсинов были выше в почвах, мульчированных стерней, чем во вспаханных.

Патрик и Кох [6] провели исследование по влиянию разлагающихся остатков тимофеевки, кукурузы, ржи и табака на дыхание проростков табака. Было обнаружено, что при разложении остатков всех четырех видов растений образуются вещества, подавляющие дыхание проростков табака. Токсичность фильтратов была выше, если разложение растительного материала происходило в почве, увлажненной до насыщения. Возраст добавленного к почве растительного материала существенно влиял на скорость образования токсинов. При внесении остатков молодых растений токсины образовывались сравнительно рано в процессе разложения, но и разрушались также довольно быстро. При разложении зрелых растений токсины образовывались медленнее, однако высокая токсичность сохранялась дольше. Во всех случаях токсины табака разрушались гораздо быстрее, чем токсины тимофеевки, ржи и кукурузы. На более кислых почвах количество образованных токсинов увеличивалось.

Помещая проростки на токсичные экстракты разлагающихся растительных остатков, Патрик и его сотрудники обнаружили, что кончики корней (т. е. точки роста) вскоре становились бурыми, а образование корневых волосков прекращалось. Авторы подчеркивают важность того факта, что корни проростков наиболее чувствительны к действию токсинов из разлагающихся растительных остатков. Наиболее вероятно, что они контактируют с локальными зонами образования токсинов, находящимися вблизи растительных остатков. В результате подавления дыхания у проростков, по-видимому, замедляются и многие другие процессы роста и развития.

Исследования по влиянию разлагающихся растительных остатков были продолжены в полевых опытах в долине р. Салинас в Калифорнии [7]. Почву, содержащую растительные остатки, получали с полей, обработанных садоводами обычным способом. На некоторых полях в почву запахивали или заделывали при дисковании покровные культуры ячменя, ржи или пшеницы с викой или без вики. В среднем на 1 га вносили 25—38 т зеленой массы. Вспашку или дискование проводили незадолго до того, как растения достигали максимальной высоты. На других полях запахивали или задисковывали конские бобы, суданскую траву или остатки брокколи. Взятые периодически образцы почвы для анализа делили на три фракции: 1) почва и растительный материал в количественном соотношении, характерном для полевых условий, 2) почва после возможно более полного удаления всех растительных остатков и 3) растительные

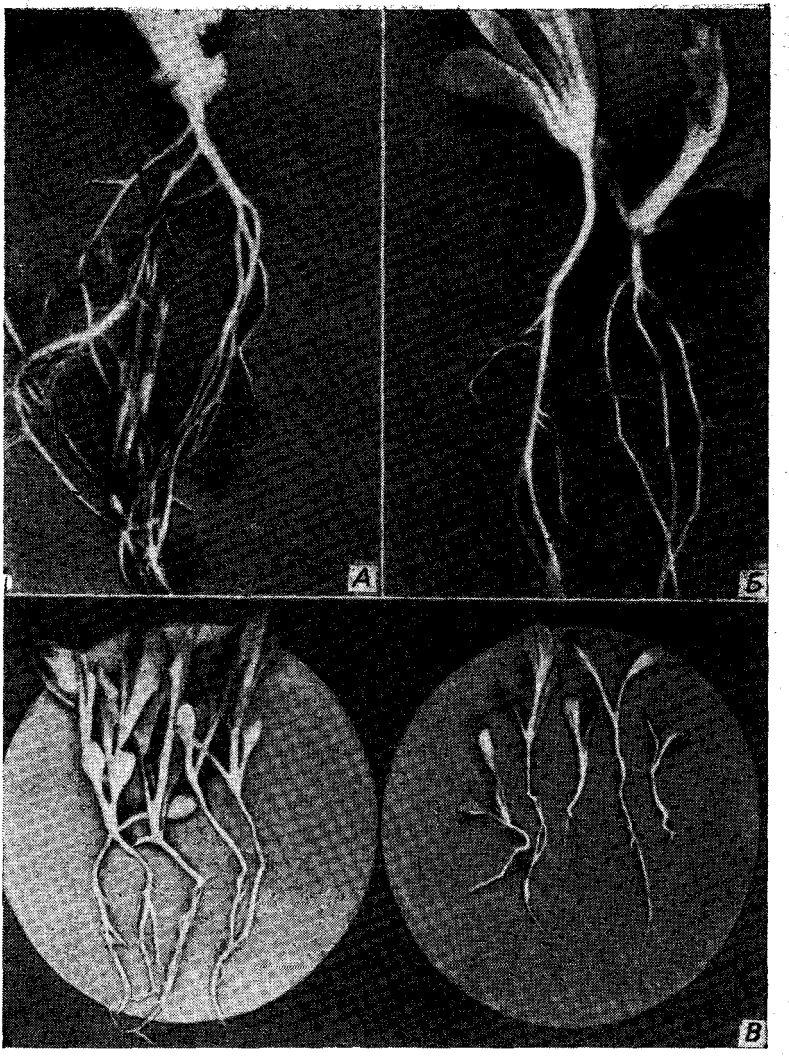

Рис. 1. *А.* Проросток салата, корни которого переплелись с растительными остатками. Стрелками показаны некротические очаги на корнях, контактирующих с остатками. Было исследовано множество подобных проростков с этого поля. Никаких патогенов в очагах некроза не обнаружено. *Б.* Другие проростки салата с того же поля. *Справа* — проросток, взятый с участка с относительно большим количеством разлагающихся остатков ячменя; стрелками показаны некротические очаги на корнях и характерное омертвение апикальной меристемы кончика корня. У многих проростков с этой части поля отмечалась задержка роста. *Слева* — проросток с того же поля, но с участка, где содержание разлагающихся остатков ячменя относительно низ-

остатки, очищенные от почвы. Из каждой фракции получали водные экстракты и определяли их действие на прорастание семян и рост проростков салата-латука. В некоторых опытах в качестве тест-объекта брали брокколи, белую фасоль и табак.

Экстракты из почв, содержащих растительный материал в характерном для данного поля количестве, и экстракты из почв после удаления растительного материала были мало токсичны, тогда как экстракты из растительных остатков заметно подавляли рост корней салата-латука. Почва, находящаяся в непосредственной близости от остатков, и экстракты из такой почвы также подавляли рост корней салата (рис. 1). В целом экстракты разлагающихся остатков ячменя, ржи, брокколи, конских бобов, пшеницы, вики и суданской травы оказались токсичными для проростков салата-латука.

Для того чтобы выяснить, могли ли разлагающиеся растительные остатки послужить причиной приостановки роста, неравномерного роста и повреждения корней, часто наблюдаемых в долине р. Салинас, были проведены тщательные полевые наблюдения за ростом салата и шпината. Выяснилось, что на корнях, контактирующих с кусочками гниющего растительного материала или находящихся рядом с ними, часто появлялись изъязвления или обесцвеченные участки. Кроме того, во многих случаях наблюдали побурение кончиков корней и другие повреждения. Очевидно, токсины не передвигаются далеко от места своего образования; степень повреждения корней и общее воздействие на новую культуру зависят от частоты соприкосновения растущей системы с такими источниками токсинов. Патрик и его сотрудники пришли к заключению, что наиболее существенная роль токсинов, продуцируемых разлагающимися растительными остатками, заключается в содействии развитию заболеваний корней. К этому вопросу мы еще вернемся.

В Сенегале (Западная Африка) было замечено, что если одна культура сорго (*Sorghum vulgare*) следует за другой, то рост второй культуры заметно подавляется на песчаных почвах, но совсем не изменяется на почвах, богатых монтмориллонитом (рис. 2). Бургос-Леон [8] наблюдал то же самое в лабораторных

кое. *В.* Проростки салата, выращенные в почве с остатками растений ячменя и без них. *Справа* — проростки, выращенные в поле, где в течение 22 сут до посева разлагались остатки ячменя. Корни отстают в росте, некроз апикальной меристемы кончика корня — обычное явление. *Слева* — проростки, выращенные в той же почве и при том же уходе, с той лишь разницей, что на поле не было разлагающихся остатков ячменя. (Z. A. Patrick et al., «Phytotoxic substances in arable soils associated with decomposition of plant residues». Phytopathology, **53**, 152—161, 1963. С разрешения Американского фитопатологического общества, Сент-Пол, Миннесота.)

Рис. 2. Замедленный рост культуры сорго, выращиваемой на песчаной почве в Западной Африке также после сорго. *Слева* — сорго на участке, где предшествующей культурой был арахис; *справа* — сорго, посеянное после сорго. (С разрешения Y. Dommergues.)

опытах на проростках сорго, когда корни или верхушки того же вида сорго добавляли в песчаную почву. Однако, если эти остатки добавляли в почву, богатую монтмориллонитом, подавления роста не отмечалось. Водные экстракты корней или верхушек угнетали рост проростков сорго и райграса (*Lolium perenne*).

Используя стерильные методы, Леон показал, что инокуляция любым из двух грибов, *Trichoderma viride* или неизвестным видом *Aspergillus*, очень скоро снимала угнетающее действие водных экстрактов корней сорго на рост проростков сорго. Эффективность вида *Aspergillus* в обезвреживании токсичных водорастворимых веществ из сорго наблюдали в лаборатории. В более поздних опытах с использованием незараженной нестерильной почвы с полей для ее детоксикации после добавления остатков корней сорго требовалось несколько недель. Леон пришел к выводу, что нативная микрофлора (бактерии и грибы), свойственная песчаным почвам Сенегала, не способна обезвредить почву достаточно быстро, чтобы не допустить угнетения последующих посадок сорго в той же почве. В глинистых почвах, очевидно, содержится достаточное количество соответствующих видов бактерий и грибов, способных разрушить токсины, содержащиеся в остатках сорго. Об этом факте необходимо помнить, поскольку в любых почвах токсины, как правило, в конце концов инактивируются. Таким образом, наличие или отсутствие ингибирующего эффекта токсинов зависит от того, в каких количествах токсины вносятся в почву и как скоро инактивируются в ней.

Заливные рисовые поля. Почвы на заливных рисовых полях Японии и Индии содержат достаточно высокие концентрации алифатических кислот, способные подавлять рост растений риса [9]. Анаэробные условия, преобладающие в почвах затопленных рисовых полей, чрезвычайно благоприятствуют микробному синтезу органических кислот. Неубранные остатки растений риса, как правило, заделывают в почву при вспахивании или других способах механической обработки, так как это считается выгодным. Однако обычно второй урожай риса в том же году на том же поле оказывается ниже первого. Результаты проведенных исследований показали, что водные экстракты разлагающихся в почве остатков растений риса угнетают рост проростков риса и салата-латука, сохраняя свою токсичность в течение четырех месяцев [10]. После идентификации и количественного анализа токсинов выяснилось, что токсинов было больше на тех рисовых полях, где оставалась стерня-жнивье риса, чем на тех, откуда ее убирали.

Чтобы поддерживать хорошую продуктивность заливных рисовых полей, необходимо вносить большие количества химических

удобрений, в том числе азотных [11]. Поэтому с экономической точки зрения было бы выгодно, чтобы значительная часть азота в почве пополнялась за счет его биологической фиксации. Вероятно, это можно было бы осуществить, либо чередуя бобовые культуры с рисом (об этом пойдет речь ниже), либо инокулируя рисовые поля соответствующими азотфиксирующими сине-зелеными водорослями, разумеется при поддержании условий, способствующих фиксации азота. По имеющимся данным, свободноживущие сине-зеленые водоросли обеспечивают на рисовых полях от 15 до 77 кг/га азота в год. Сине-зеленые водоросли, связанные с крошечным водным папоротником *Azolla,* повышали урожаи риса на полях на 50—100 % по сравнению с соседними полями, где *Azolla* отсутствовала [12]. В 1978 г. Хуань обнаружил, что инокуляция сосудов с растениями риса сине-зелеными водорослями повышала урожай зерна на 34—41 % в зависимости от сорта риса.

Количество доступного выщелачиваемого азота на тех рисовых полях, где пожнивные остатки растений оставляют, ниже, чем на тех, с которых их удаляют [13]. Это позволяет предположить, что разлагающиеся остатки растений риса либо подавляют азотфиксацию, либо замедляют разложение органического вещества, а возможно, тормозят оба этих процесса. В южном Тайване обычно сразу же после риса высевают сою или другие бобовые. Примечательно, что если рисовую солому не оставлять гнить на полях, а сжигать, прежде чем сеять сою, урожаи сои повышаются на несколько сотен фунтов на акр. Это также подтверждает предположение, что разлагающаяся рисовая солома подавляет фиксацию азота, а последующие исследования показали, что известные фенольные токсины из гниющей рисовой соломы являются ингибиторами азотфиксирующих бактерий. Кроме того, эти токсины тормозят образование клубеньков и гемоглобина [1] у двух сортов фасоли — Баш Блэк Сидед и Фор Сизон [14]. Содержание гемоглобина в клубеньках хорошо коррелирует с количеством связанного азота. Стерильные водные экстракты из разлагающейся в почве рисовой соломы также сильно подавляют рост азотфиксирующих бактерий (рис. 3) и фиксацию азота бактериями в клубеньках на корнях фасоли.

В относительно разбавленном растворе (0,003 М) бóльшая часть токсинов из гниющей рисовой соломы подавляет рост по крайней мере одной азотфиксирующей водоросли, *Anabaena cylindrica,* весьма обычной на рисовых полях [15]. Три из пяти известных токсинов такого рода в концентрации 0,003 М в значительной степени подавляют фиксацию азота *Anabaena cylind-*

[1] Речь идет о леггемоглобине бактероидных тканей азотфиксирующих клубеньков на корнях бобовых растений. — *Прим. ред.*

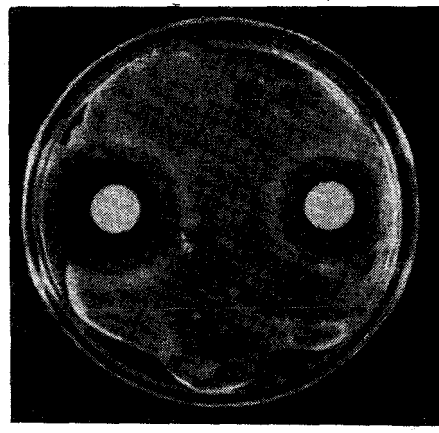

Рис. 3. Подавление роста *Rhizobium leguminosarum* стерильным водным экстрактом рисовой соломы, разлагающейся в почве. Тонкие диски были пропитаны стерильным экстрактом и помещены на чашки Петри, инокулированные *Rhizobium*. (Фотография автора.)

rica; при совместном же применении всех пяти указанных токсинов (каждый в концентрации 0,003 М) фиксация азота этой водорослью подавляется полностью. Известно, что некоторые из этих токсинов в довольно высокой концентрации (до 0,02 М) встречаются в почве рисовых полей, содержащих разлагающуюся рисовую солому. Таким образом, мы располагаем убедительными данными, свидетельствующими о том, что гниющая на полях рисовая солома подавляет фиксацию азота бобовыми и свободноживущими сине-зелеными водорослями.

В почве, если в нее регулярно не добавляют растительные остатки или другие органические вещества, микробное дыхание протекает, как правило, на низком уровне. Кроме того, под действием фунгистатиков грибы, по-видимому, находятся в ней преимущественно в виде спор. После внесения растительных остатков эта микрофлора обычно прорастает; усиливается ее дыхание и рост. По сообщению Менци и Гилберта [16], эти реакции обусловлены летучим компонентом, обнаруженным в верхушках растений люцерны (*Medicago sativa*), листьях кукурузы, в соломе пшеницы, в настриге мятлика (*Poa pratensis*), листьях чая (*Thea sinensis*) и табака, и наблюдались даже в том случае, когда растительные остатки отделяли от почвы 5-сантиметровой прослойкой воздуха. Еще до того как становился заметным рост грибов на растительном материале, начинался быстрый рост гиф через почву по направлению к остаткам. Уже через 24 ч появлялась густая сеть гиф, причем многие гифы были ориентированы под прямым углом к поверхности почвы и, пересекая воздушную прослойку, почти достигали ее. При отсутствии же растительных остатков в почве или замене их на влажную фильтровальную бумагу такого развития гиф не отмечалось.

Летучие выделения из дистиллятов водных экстрактов различных растительных остатков сходным образом влияли на рост грибов; кроме того, в результате их воздействия возрастало число бактерий в почве и усиливалось микробное дыхание. Вполне возможно, что указанное аллелопатическое явление играет важную роль в начальном заселении растительного материала микроорганизмами, а значит, и в его разложении.

До сих пор мы обсуждали только влияние разлагающихся растительных остатков на культурные растения. Другие примеры ничего не добавят к общей картине аллелопатических взаимодействий, играющих важную роль в земледелии. Токсины, образуемые растением, могут высвобождаться из его верхушек или корней в окружающую среду путем испарения (если они летучи), эксудаций из живых корней, при смывании дождем с живых верхушек или посредством разложения растительных остатков. Все эти способы высвобождения токсинов можно проиллюстрировать множеством примеров, но большинство из них относится к дикорастущим растениям.

Летучие выделения. В. П. Дадыкин и др. [17], изучая летучие выделения ряда культурных растений, показали, что листья свеклы, томатов, батата и редиса, а также корни моркови выделяли ацетальдегид, пропионовый альдегид, ацетон, метиловый спирт и некоторые неидентифицированные соединения. Самым активным ингибитором роста опытных растений в замкнутых системах оказался пропионовый альдегид.

По данным А. Г. Петровой [18], летучие соединения, выделяющиеся из верхушек сои, нута бараньего и фасоли по отдельности снижали поглощение фосфора (^{32}P) растениями кукурузы; однако в комбинации летучие соединения из верхушек и корней тех же трех видов растений стимулировали поглощение радиоактивного фосфора кукурузой. Наблюдаемое в лабораторных опытах общее воздействие указанных токсинов на поглощение ^{32}P вполне соответствовало урожаям, получаемым в смешанных посевах этих растений в полевых условиях.

Смываемый дождем с листьев хризантемы *Chrysanthemum morifolium* токсин полностью подавляет прорастание семян салата-латука. Он также является сильнейшим ингибитором роста и развития растений хризантемы [19]. Данный вид хризантемы нельзя несколько лет подряд выращивать в одной и той же почве, очевидно, из-за накопления ингибиторов.

Корневые выделения. Клевероутомление, о котором упоминалось в гл. 1, известно давно. Особенно ярко оно проявляется у красного клевера (*Trifolium pratense*). С целью объяснить причину такой аутотоксичности Тамура и др. [20, 21] выделили из надземных частей растений красного клевера и идентифицировали девять изофлавоноидов или родственных им соединений,

обладающих ингибирующим действием. Все эти соединения в сильно разбавленных растворах подавляли прорастание семян и рост проростков красного клевера и в течение длительного периода угнетали растения красного клевера в почве [22]. В почве изофлавоноиды разлагались до более простых соединений, которые также были чрезвычайно токсичны по отношению к проросткам клевера. Таким образом, «утомление красного клевера» вызывается накоплением в почве токсинов, выделяющихся из его корней.

Проблема почвоутомления возникает также при длительном выращивании монокультуры клевера египетского (*T. alexandrinum*). В этом случае вещества, выделяющиеся из корней клевера, вызывают уменьшение численности микроорганизмов, способствующих усвоению фосфора, а также заметно снижают содержание доступного фосфора в почве [23]. Почвоутомление не снимается применением удобрений.

Корни двух видов бобовых, гороха (*Pisum arvense*) и вики черной (*Vicia villosa*), выделяют вещества, которые, по-видимому, стимулируют как фотосинтез, так и поглощение фосфора растениями ячменя и овса [24]. Эти вещества стимулируют также поглощение указанными злаковыми культурами азота, калия и кальция из питательных растворов. Напротив, активные вещества, выделяемые корнями перечисленных выше бобовых растений, подавляют те же процессы у самих бобовых.

Советские ученые многие годы исследовали химические взаимодействия бобовых и некоторых других зерновых культур. Оказалось, что одни виды и сорта бобовых в смешанных посевах оказывают неблагоприятное воздействие друг на друга, тогда как продуктивность других при их совместном выращивании возрастает, причем не только благодаря улучшению азотистого питания в результате выращивания бобовых. Одна и та же бобовая культура может быть продуктивной в смеси с одними растениями и несовместимой с другими. В соответствии с данными этих работ для некоторых районов СССР были рекомендованы подходящие комбинации культур, а также выведены новые сорта бобовых специально для смешанных посевов с кукурузой и другими кормовыми растениями. Такие работы представляются очень перспективными в сельскохозяйственной практике.

Аллелопатическое влияние сорняков на культурные растения

Авторы большинства работ по влиянию сорняков на культурные растения ограничиваются исследованием конкуренции между ними за минеральные вещества, влагу или свет. Био-

химическим же взаимодействиям уделяется недостаточно внимания, хотя фактически ни один эксперимент по «конкуренции» нельзя поставить таким образом, чтобы исключить возможные аллелопатические влияния. К счастью, число исследований, специально посвященных изучению биохимического влияния сорняков, непрерывно растет. Несомненно, воздействие сорняков на культурные растения в той или иной степени включает конкуренцию, однако появляется все больше данных, свидетельствующих о том, что по крайней мере в некоторых случаях очень большое значение имеют аллелопатические влияния.

Давно известно, что урожай льна сильно снижается даже при незначительном засорении льняных полей сорняком рыжиком льняным (*Camelina alyssum*). Никаких ядовитых корневых выделений у этого сорняка не обнаружено, однако его листья содержат мощный ингибитор [25]. При искусственном дождевании сухой вес растений льна, растущих в непосредственной близости от рыжика, снижался на 40 % по сравнению с контрольными растениями, получавшими столько же воды прямо в почву. Опыты были поставлены таким образом, что возможность конкуренции за минеральные вещества, влагу и свет исключалась.

Сообщалось [26], что водные экстракты клоповника (*Lepidium virginicum*), энотеры (*Oenothera biennis*) и росички кровяной оказывают токсическое действие на прорастание семян вязиля (*Coronilla varia*). Остатки клоповника, находившиеся в почве в течение 10 нед, также неблагоприятно влияли на прорастание вязиля.

Хорошо известно, что рост и урожай кукурузы подавляются щетинником гигантским (*Setaria faberii*). Раньше этот факт объясняли только конкуренцией и даже не пытались выявить в данном случае возможные аллелопатические влияния. Шрейбер и Уильямс [27] показали, что гниющие корни щетинника гигантского заметно подавляют рост корней кукурузы, даже если в почву вносится достаточное количество азота с целью ослабить кратковременное действие высокого соотношения углерод—азот. Белл и Кеппе [28] решили исследовать влияние корневых выделений щетинника на рост кукурузы в условиях, исключающих конкуренцию (рис. 4). Оказалось, что выделения проростков щетинника не влияют на рост кукурузы, но корневые выделения взрослых растений щетинника, а также продукты, диффундирующие из мертвых корней и остатков целых растений сорняка, существенно снижают высоту, сухую и сырую массу кукурузы (рис. 5). Эти авторы установили, что в отсутствие конкуренции подавление щетинником роста кукурузы уменьшалось с 90 до 35 % в сравнении с контрольной кукурузой, свободной от сорняков. Белл и Кеппе считают, что 35 %-

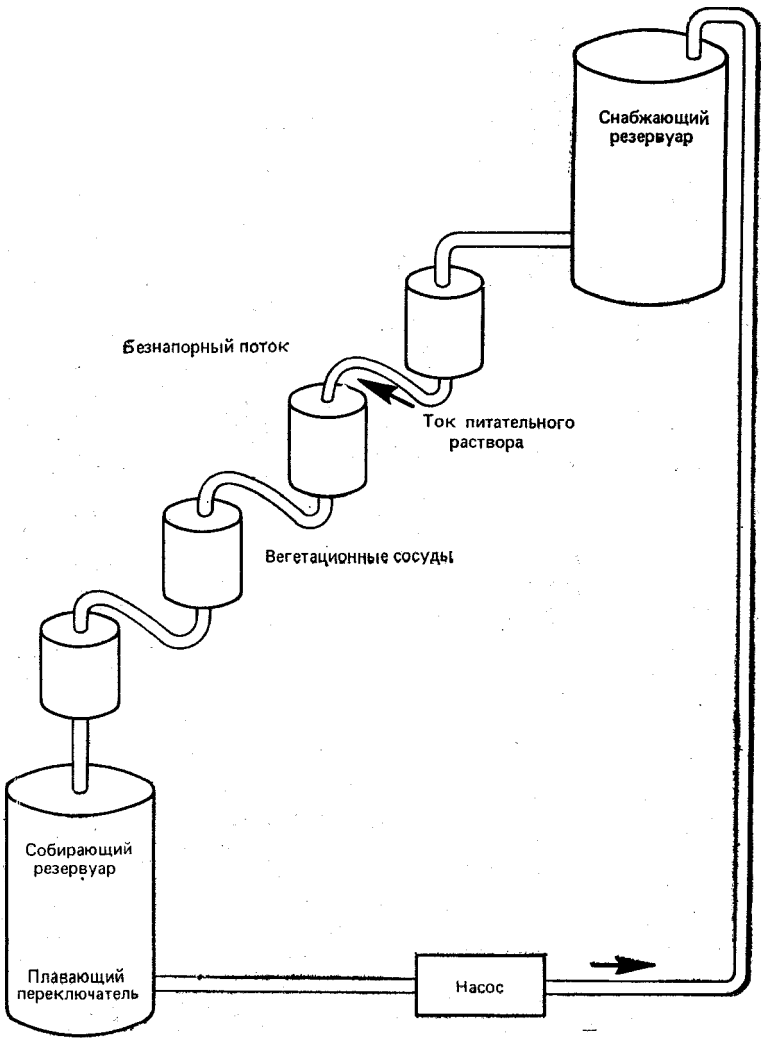

Рис. 4. Схематическое изображение специального устройства (лестницы) для разграничения механизмов аллелопатии и конкуренции. В опытах на ступенях лестницы помещали в чередующемся порядке сосуды с растениями кукурузы и *Setaria faberii*. На контрольных лестницах помещали только сосуды с растениями кукурузы. (Из D. T. Bell, D. E. Koeppe, «Noncompetitive effects of giant foxtail on the growth of corn. Agron. J., **64**, 321—325, 1972. С разрешения Американского агрономического общества, Мэдисон, шт. Висконсин.)

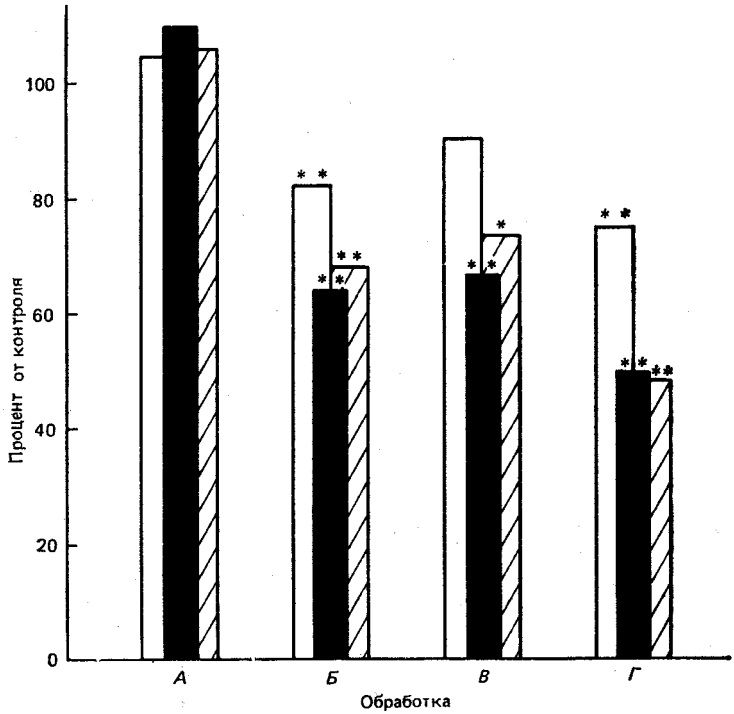

Рис. 5. Аллелопатическое влияние щетинника гигантского (*Setaria faberii*) на *Zea mays*. Высота (белые столбики), сырая масса (черные столбики) и сухая масса (заштрихованные столбики) растений кукурузы, в течение 1 мес росших совместно со щетинником, представлены в процентах от контроля. *А*. Проростки кукурузы, растущие вместе с проростками щетинника гигантского. *Б*. Проростки кукурузы, растущие вместе со взрослыми растениями щетинника. *В*. Проростки кукурузы, растущие в песчаной культуре, куда были внесены целые мертвые растения щетинника. *Г*. Проростки кукурузы, растущие в песчаной культуре, куда вносили разрезанные на куски растения щетинника, из которых, следовательно, легко вымывались различные вещества; * — достоверно отличается от контроля с уровнем значимости $p = 0{,}05$; ** — достоверно отличается от контроля с уровнем значимости $p = 0{,}01$. (Из D. T. Bell, D. E. Koeppe, «Noncompetitive effects of giant foxtail on the growth of corn», Agron. J., 64, 321—325, 1972. С разрешения Американского агрономического общества, Мэдисон, шт. Висконсин.)

ное снижение роста кукурузы в этих условиях можно приписать только действию аллелопатических агентов.

Водные экстракты из многих сорняков подавляют прорастание семян некоторых культурных растений [29]. Более того, семена некоторых сорняков, внесенные в почву с семенами культурных растений, подавляют рост проростков последних.

Сорняк *Schinus molle* сильно засоряет посевы культурных растений в некоторых районах Мексики. Анайя и Гомес-Помпа [30] показали, что экстракты из листьев и плодов этого сорняка сильно тормозят прорастание и рост проростков огурца и пшеницы.

Некоторые районы Галисии в Испании покрыты зарослями различных видов вереска (Ericaceae). При использовании этих земель под сельскохозяйственные культуры земледельцы сталкиваются с серьезными проблемами [31, 32]. Было исследовано влияние 10 видов вереска, принадлежащих к трем родам, на проростки овса. Все они обладали ингибирующим аллелопатическим действием.

Листья щавеля курчавого (*Rumex crispus*) подавляют рост проростков кукурузы и зернового сорго [33].

В Сантьяго де Компостела (Испания) чуфа (*Cyperus esculentus*) сильно вредит посевам кукурузы, снижая ее урожаи и заглушая другие растения в поле. По данным некоторых авторов [34], экстракты клубней чуфы содержат несколько веществ, подавляющих рост проростков овса и прорастание семян многих культурных растений.

В течение ряда лет проводились многочисленные исследования по аллелопатическому влиянию пырея ползучего (*Agropyron repens*) на культурные растения. По наблюдениям Бухгольца [35], растения кукурузы на полях, засоренных пыреем, страдают от сильного недостатка элементов минерального питания, особенно азота и калия. Анализ растений кукурузы с таких полей показал, что содержание в них азота и калия в самом деле было ниже по сравнению с растениями кукурузы с незасоренных полей. Даже усиленное внесение азотных и калийных удобрений на поля, заросшие пыреем, заметно не улучшало продуктивность кукурузы, хотя, как выяснилось, лишь небольшая часть внесенных элементов поглощалась пыреем. Результаты последующих исследований позволили предположить, что пырей, по-видимому, каким-то путем переводил питательные вещества, содержащиеся в почве, в недоступную для растений форму или же снижал поглощающую способность корней кукурузы, либо действовал в обоих этих направлениях.

В 1974 г. Минарж [36] получил дополнительные данные, подтверждающие эти предположения. Он установил, что пырей снижал образование сырого и сухого вещества надземными частями пшеницы. Внесение удобрений не снимало полностью этого эффекта, даже при исключении возможности других механизмов конкуренции. В ходе последующих исследований выяснилось, что аллелопатическое влияние пырея заключается главным образом в снижении способности пшеницы поглощать

Рис. 6. Зоны растительности вокруг подсолнечника (*Helianthus annuus*) на опытных полевых делянках вблизи Нормана, Оклахома. Рядом с подсолнечником (*П*) растет *Bromus japonicus*; в более удаленной от него зоне — *Erigeron canadensis, Rudbeckia hirta* и *Haplopappus ciliatus*. (Из Kice, Allelopathy, с разрешения Academic Press.)

фосфор, даже если он в достаточных количествах содержится в почве.

В южной Тасмании однолетний осот огородный растет только в тех местах, где нет бодяка (*Cirsium arvense*) — злостного сорняка местных полевых культур. По данным Бендолла [37], экстракты корней и листьев бодяка, а также его гниющих корней или надземной массы подавляют прорастание семян некоторых культурных растений, причем разлагающиеся корни более токсичны, чем надземные части растений.

Ваточник сирийский (*Asclepias syriaca*) — самый распространенный сорняк в центральных северных и северо-восточных районах США и Канады. В опытах, проводившихся в Небраске, он сильно снижал урожай зернового сорго, а по данным Расмуссена и Эйнхеллига [38], водные экстракты листьев ваточника сильно подавляют рост проростков сорго. При уменьшении концентрации экстрактов урожай сорго пропорционально возрастал.

Дикий подсолнечник (*Helianthus annuus*) сильно засоряет посевы культурных растений в Мексике и некоторых других странах, включая США. Вред, причиняемый им культурным растениям, раньше объясняли главным образом конкуренцией, однако Уилсон и Райс установили, что он обладает сильным аллелопатическим влиянием на многие виды растений (рис. 6).

Гайич и др. [40, 41] (Югославия) обнаружили, что урожаи пшеницы существенно возрастали за ряд лет, если ее выращивали при засорении посевов куколем посевным (*Agrostemma githago*). В стерильной культуре проростки куколя стимулировали рост проростков пшеницы на агаровой среде, что указывает на наличие аллелопатических эффектов. Из семян куколя были выделены три вещества, стимулирующие рост проростков пшеницы,— агростемин [1], аллантоин и гиббереллин. По сообщениям этих и других авторов, внесение агростемина в посевы пшеницы даже в очень низких дозах — до 1,2 г/га повышало урожай зерна как на удобренных, так и на неудобренных участках [42].

Аллелопатические влияния культурных растений на сорняки

К счастью, результат химического взаимодействия между культурными растениями и сорняками не всегда бывает в пользу последних. Мы располагаем множеством примеров продуцирования культурными растениями соединений, вредных для сорняков. Например, как разреженные, так и густые посевы овсяницы Кентукки-31 (*Festuca arundinaceae*) зачастую бывают свободны от сорняков. В своих опытах Петерс [43] показал, что из корней овсяницы выделяются токсичные вещества, подавляющие рост горчицы черной (*Brassica nigra*) и лядвенца (*Lotus corniculatus*).

Н. Н. Дзюбенко и Н. И. Петренко [44] установили, что выделения корней люпина (*Lupinus albus*) и кукурузы подавляют рост мари белой (*Chenopodium album*) и ширицы запрокинутой (*Amaranthus retroflexus*). Пшеница, овес, горох и гречиха (*Fagopyrum sagittatum*) также подавляют рост и накопление биомассы мари белой [45]. По данным С. А. Марковой [46], овес подавляет рост желтушника (*Erysimum cheiranthoides*), и это, по крайней мере частично, связано с его аллелопатическим воздействием. Н. И. Прутенская [47] сообщила, что пшеница,

[1] Агростемин — коммерческий препарат-стимулятор, выпускаемый фирмой «Биопродукт» (Белград) и состоящий из смеси различных соединений, в том числе аллантоина и аллантоиновой кислоты. — *Прим. ред.*

рожь и ячмень сильно тормозят рост полевой горчицы (*Sinapis arvensis*), растения же проса (*Panicum milliaceum*) оказывают стимулирующее действие.

Аллелопатия и биологическая борьба с сорняками

Работы, о которых говорилось выше, со всей очевидностью указывают на возможность выведения таких культурных растений, которые путем аллелопатического воздействия способны подавлять наиболее распространенные в интересующем нас районе сорняки. Генетики уже длительное время работают над выведением культурных растений, устойчивых ко многим болезням. Многие из синтезируемых растениями веществ, повышающих устойчивость растений к болезням, являются в то же время аллелопатическими агентами или родственными им соединениями.

Ризобитоксин, синтезируемый некоторыми штаммами *Rhizobium japonicum*, при внесении в почву в количестве примерно 0,2 кг/га действует как эффективный гербицид. Агростемин, один из аллелопатических агентов, продуцируемых куколем посевным, уменьшал засоренность и повышал урожаи трав на пастбищах в Югославии при внесении его из расчета 1,2 г/га [48].

Путнам и Дьюк [49] испытали 526 сортов огурца и 12 сортов восьми родственных видов, происходивших из 41 страны, с целью выявить аллелопатическую активность по отношению к сорным растениям — полукустарнику горчице (*Brassica hirta*) и просу посевному. Один из испытанных сортов подавлял рост контрольных растений на 87 %, а двадцать пять — на 50 % и более. Авторы пришли к выводу, что включение в культурный сорт соответствующего аллелопатического признака могло бы дать ему преимущество при конкуренции с некоторыми особенно вредными сорняками.

Фэй и Дьюк [50] испытали три тысячи сортов овса (виды *Avena*) из коллекции генофонда Министерства сельского хозяйства США с целью выявить способность выделять скополетин — природное соединение, обладающее свойством ингибировать рост. Корни 25 сортов выделяли больше веществ с максимумом флуоресценции в синей области спектра (что характерно для скополетина), чем стандартный сорт Гэрри. Четыре сорта выделяли в три раза больше скополетина, чем сорт Гэрри. Когда один из этих сортов выращивали в песчаной культуре в течение 16 сут вместе с дикой горчицей (*Brassica kaber*), этот сорняк рос значительно хуже, чем при совместном выращивании с сортом Гэрри. Растения горчицы, растущие в непо-

средственной близости с сортом, обладающим аллелопатическим действием, отличались сильным хлорозом, карликовостью и скручиванием, что говорило скорее о химическом влиянии, чем о простой конкуренции.

М. А. Панчук, Н. И. Прутенская и А. М. Гродзинский [51, 52] проводили эксперименты по переносу генов образования токсинов в гибриды пырея (*Agropyron glaucum*) и пшеницы Лютесценс 329. Испытывая влияние водных экстрактов растительного материала пырея и пшеницы на прорастание семян редиса и рост корней кресс-салата (*Lepidium sativum*), они обнаружили, что экстракты пырея более токсичны, чем экстракты остатков растений пшеницы. Гибриды первого поколения проявляли в основном свойства пырея и обладали высокой ингибирующей активностью. Ингибирующая активность других изученных гибридов оказалась промежуточной. Разумеется, это только начало работ в области генетики аллелопатических свойств, и еще многое предстоит сделать, чтобы реализовать огромные возможности борьбы с сорняками путем аллелопатического влияния культурных растений.

Подземные мосты между растениями. В этой главе мы уделили достаточно много внимания корневым выделениям. Сам термин «корневые выделения» предполагает, что химические ингибиторы выделяются корнями в почву, где они вновь могут быть поглощены корнями других растений. Было показано, что именно так это и происходит, однако имеется большое число данных, свидетельствующих о том, что многие сосудистые растения часто растут не сами по себе, а взаимосвязаны с другими особями того же вида и даже с растениями других видов [53]. Своеобразными мостиками между растениями служат естественные межкорневые или стеблевые срастания, микоризные грибы или гаусториальные связи (присоски) паразитических сосудистых растений.

Грэхем и Борман [54] составили список почти из 200 видов голосеменных и покрытосеменных растений, образующих естественные межкорневые срастания (самопрививки). Нет сомнения, что многие химические соединения могут проходить через эти срастания, поскольку даже споры патогенных грибов, в частности гриба, вызывающего голландскую болезнь вязов, могут передаваться другим особям по межкорневым срастаниям [55].

Цветковое бесхлорофилльное растение, подъельник (*Monotropa hypopithys*), получает питательные вещества от микоризных грибов, которые образуют микоризы у сосен и елей. Более того, элементы питания переходят от деревьев к растениям *Monotropa hypopithys* по грибным «мостикам» [56]. Было показано, что между некоторыми незелеными орхидеями и различ-

ными лесными деревьями также происходит распределение элементов питания с помощью микоризы [53].

Микоризные грибы, очевидно, играют существенную роль в развитии большинства растений, имеющих промышленное значение [57]. Вудс и Брок [58] высказали предположение, что благодаря микоризным грибам корневые системы многих лесных деревьев могут быть взаимосвязаны. Если это так, то аллелопатические агенты способны легко перемещаться от растения к растению по грибным мостикам. Эти авторы вводили водные растворы радиоактивного фосфора (^{32}P) или радиоактивного кальция (^{45}Ca) в свежие пеньки молодых растеньиц клена красного (*Acer rubrum*) в смешанных лесных древесных насаждениях. Затем они брали пробы листьев со всех деревьев в окружности примерно 7,3 м от обработанных и анализировали их на наличие радиоактивного элемента. Оказалось, что радиоактивное вещество перемещалось в 19 различных видов деревьев и кустарников, окружающих деревья-доноры. Вудс и Брок отмечали, что это вещество могло перемещаться от донорных растений к другим 1) через межкорневые срастания; 2) с корневыми выделениями и 3) через «общие» микоризные грибы. Данные более ранних исследований указывали на то, что деревья были слишком молодыми, чтобы иметь межкорневые срастания. Следовательно, радиоактивное вещество передавалось скорее всего с корневыми выделениями или по грибным мостикам. По данным Вудса и Брока, скорости обмена были таковы, что в течение нескольких недель каждое дерево в местном сообществе должно было получить по крайней мере несколько радиоактивных ионов, первоначально введенных в пеньки клена. Микоризы известны и у травянистых растений, однако об их роли в жизни этих растений мы знаем гораздо меньше.

Аллелопатия и болезни растений

Есть основания полагать, что аллелопатические агенты участвуют в таких процессах, связанных с болезнями растений, как развитие и морфогенез патогенов, антагонизм патогенов и растений, не являющихся их хозяевами, развитие симптомов болезней и устойчивость растения-хозяина к патогенам [59]. К этому списку следует добавить стимуляцию заражения токсинами, находящимися в непосредственной близости от потенциального растения-хозяина. Все это довольно сложные для обсуждения вопросы, большинство из которых находятся на стадии исследования. Поэтому в качестве иллюстраций приведем лишь несколько примеров.

Споры большинства паразитических грибов образуются в плотных структурах внутри или на поверхности зараженных

тканей хозяина. По целому ряду причин они, как правило, не прорастают в местах своего образования (59). Одна из таких причин состоит в том, что споры образуют фунгистатические агенты, которые выделяются в окружающую жидкую среду. Эти самоингибиторы обеспечивают распространение жизнеспособных непроросших спор.

Прорастание репродуктивных структур грибов затем зачастую ускоряется химическими соединениями, продуцируемыми потенциальными растениями-хозяевами. Например, летучие выделения проростков лука репчатого и лука-порея вызывают прорастание покоящихся склероциев (плотные переплетения гиф, из которых развиваются либо мицелий, либо органы плодоношения) гриба *Sclerotium cepivorum*. Летучие соединения, выделяющиеся из прорастающих семян, оказывают существенное влияние на многие микроорганизмы. Стоцки и Шенк [60] исследовали некоторые виды растений на образование подобных соединений. Аллен и Ньюхук [61] показали, что этанол подавляет хемотактическую реакцию (движение, связанное с химическими соединениями) болезнетворного гриба *Phytophthora cinnamomi*. Позднее этанол был обнаружен в непосредственной близости от корней люпина. Концентрации этанола были, как правило, достаточно высоки, чтобы привлечь зооспоры *Phytophthora*.

Выживание большинства паразитов зависит от образования ими покоящихся стадий, поскольку они вынуждены длительное время проводить вне своих растений-хозяев. Имеются убедительные данные, свидетельствующие о том, что образование покоящихся стадий может быть обусловлено действием аллелопатических агентов.

Большинство покоящихся спор патогенов не выживает и не заражает своих потенциальных хозяев в силу различных причин, в частности из-за антагонизма других организмов. Аллелопатия — одна из разновидностей антагонизма. Исследователи не раз сталкивались с образованием антибиотиков как другими патогенами, так и микроорганизмами, живущими на мертвых растительных остатках. Поскольку антибиотики представляют собой непитательные вещества, вырабатываемые одними микроорганизмами и действующие на другие микроорганизмы, их следует считать аллелопатическими агентами. Для тех, кто желает более подробно ознакомиться с этим вопросом, мы рекомендуем работу Белла [59], в которой приведен обширный список литературы.

Фунгистаз — явление достаточно широко распространенное; его объясняли многими причинами и пытались выявить влияющие на него факторы. Его происхождение не всегда известно, так же как и источники аллелопатических агентов в почве.

Мисра и Пэнди [62, 63] на основе полученных ими данных пришли к выводу о том, что подавление прорастания спор обусловлено факторами биологического происхождения. Огромное число соединений, ингибирующих прорастание спор и рост грибов, попадает в почву как продукты жизнедеятельности высших растений. Поэтому вполне возможно, что некоторые из этих соединений по крайней мере частично ответственны за фунгистаз почвы.

Можно привести многочисленные данные, показывающие, что высшие растения продуцируют вещества, антагонистические для гриба *Poria weirii*, возбудителя корневой гнили [64—67]. Ли с сотрудниками обнаружили, что многие фенольные и другие соединения, которые неоднократно обнаруживались в почве, подавляют рост *Poria weirii*. Они установили, что группа фенольных соединений, найденных в корнях устойчивой к *Poria* ольхи (*Alnus rubra*), также подавляла рост *Poria*. Многие виды растений, образующих подрост в насаждениях ольхи, синтезируют некоторые из указанных фенольных соединений, угнетающих *Poria*.

Антагонистическую активность некоторых микроорганизмов можно использовать как биологическое средство борьбы с болезнями растений [68—70]. *Fomes annosus* — гриб, вызывающий заболевания корней карибской и ладанной сосен. Споры этого гриба прорастают на пнях, пронизывая их сверху вниз, и заражают живые корни через естественные межкорневые срастания, связывающие растения. Очевидно, инокуляция пней спорами другого гриба, *Peniophora gigantea,* может предотвратить заболевание, так как *Peniophora* препятствует внедрению *Fomes annosus* [71].

Проводились интенсивные исследования фитотоксинов, продуцируемых патогенами и вызывающих симптомы различных заболеваний у растений-хозяев. Более детально об этом интереснейшем и важнейшем явлении можно узнать из ряда работ, приведенных в списке литературы [59, 72, 73].

Соединения, обусловливающие развитие устойчивости к патогенам у растений-хозяев, делят на две категории: 1) вторичные соединения, обычно присутствующие в растении, концентрация которых возрастает после заражения, и 2) фитоалексины, представляющие собой вещества, специально синтезируемые растением только после заражения. В 1963 г. Фаркаш и Кирали [74] опубликовали подробный обзор, посвященный продуктам вторичного метаболизма, обусловливающим устойчивость злаков к грибной инфекции. Позднее подобные обзорные работы были опубликованы Беллом [59, 75] и Свейном [76]. В 70-е годы исследования по фитоалексинам велись достаточно активно. К некоторым из них мы и отсылаем читателя [59, 75, 77, 78].

Стимуляция заражения аллелопатическими агентами

Еще в 1948 г. Кохрейн [79] высказал предположение, что некоторые корневые гнили вызываются непосредственным действием токсинов, выделяющихся из растительных остатков. Важные данные в пользу такого предположения были получены Патриком и др. [7]. В полевых опытах, проведенных в Калифорнии, эти авторы наблюдали, что на корнях салата-латука или шпината, контактирующих с кусочками растительных остатков или растущих в непосредственной близости от них, часто появляются изъязвленные или обесцвеченные участки. При исследовании поврежденных участков известных первичных патогенов не находили, а те микроорганизмы, которые удавалось обнаружить, относились чаще всего к обычным почвенным сапрофитам (организмы, развивающиеся вообще на мертвых органических остатках). На этом основании авторы считают, что токсины, образующиеся при распаде растительных остатков, обусловливают заселение корней различными неспецифическими патогенами.

Туссун и Патрик [80] сообщили, что корневая гниль фасоли, вызываемая грибом *Fusarium solani* f. *phaseoli*, развивается сильнее, если до инокуляции патогеном корни фасоли подвергались воздействию токсичных экстрактов из разлагающихся растительных остатков. Патрик и Кох [81] обнаружили, что распространенность и тяжесть черной корневой гнили табака, возбудителем которой является другой гриб, значительно возрастает, если корни контактировали с токсичными экстрактами из гниющих растительных остатков. Кроме того, патоген был одинаково разрушителен как для восприимчивых, так и для устойчивых к болезни сортов табака, если корни растений табака предварительно обрабатывали токсичными экстрактами.

Глава 4

Химические взаимодействия растение—нематоды в земледелии

Нематод обычно называют круглыми червями. Их местообитания более разнообразны, чем у любой другой группы животных, за исключением членистоногих. Обычные нематоды, живущие в почве и воде, как правило, слишком малы и невидимы невооруженным глазом; другие же, особенно некоторые морские и паразитические виды, легко различимы. Одни едва достигают 0,2 мм в длину, тогда как другие имеют сравнительно бо́льшие размеры. Так, особи одного из видов нематод, паразитирующие в почках собак и других млекопитающих, могут быть толщиной с мизинец и длиной до 90 см. Питаются нематоды самыми различными способами: наряду с видами, предпочитающими органические остатки, встречаются травоядные и хищные виды; последние поедают других микроскопических животных, в том числе и других нематод; многие нематоды паразитируют на животных, а многие — на растениях. По подсчетам Кобба [1], на один гектар может приходиться до 7,5 млрд. нематод, большая часть которых обитает в верхнем 7—8-сантиметровом слое почвы.

У растений нематоды поражают корни, луковицы, стебель, листья, цветки, плоды или семена; у животных они могут обитать в глазах, ротовой полости, языке, пищеварительном тракте, легких, печени, в полости тела, мышцах или в соединительной ткани. Практически почти любой участок в организме является подходящей средой обитания по крайней мере для нескольких видов нематод. Благодаря своей многочисленности хищные и паразитирующие на культурных растениях виды нематод играют исключительно важную роль в земледелии, а химические взаимодействия между растениями и нематодами заслуживают того, чтобы мы посвятили им отдельную главу.

Бархатцы. Еще в I в. н. э. бархатцы нашли широкое применение в медицине [2]. В гл. 2 упоминалось о сообщении Коулса [3], сделанном им в 1657 г., согласно которому сок цветков бархатцев, закапанный в колосья, убивает «червей». Гораздо позднее обнаружилась возможность использовать бархатцы для борьбы с вредителями культурных растений в земледелии. Тайлер [4] в 1938 г. и Стейнер [5] в 1941 г. сооб-

щили что многие виды бархатцев (*Tagetes* spp.) устойчивы к заражению различными видами нематод.

В 1957 г. Остенбринк и др. [6] сообщили, что в присутствии бархатцев угнетаются популяции некоторых нематод в почве, а по данным Уленброка и Бийло [7], опубликованным ими в 1958 г., экстракт *Tagetes nana* оказывает чрезвычайно губительное действие на некоторые виды нематод. Выделенный из корней мощный нематоцид был идентифицирован как α-тертиенил. Выращивание любого из двух видов бархатцев (*T. erecta* или *T. patula*) в междурядьях чайных кустов является более эффективным средством против корневой нематоды (*Pratylenchus coffeae*) и корневой галловой нематоды (*Meloidogyne javanica*), чем парование почвы [8].

Омидвар [9] обнаружил, что диффузаты корней трех видов бархатцев не оказывают никакого действия на отрождение личинок картофельной нематоды (*Heterodera rostochiensis*) тогда как диффузаты корней картофеля, томатов и баклажанов стимулируют отрождение личинок. Эти три культуры являются растениями-хозяевами данного вида нематод. Согласно более поздним данным Омидвара [10], посев бархатцев на почве, зараженной цистами картофельной нематоды, позволял немного снизить популяцию нематод, «по-видимому, благодаря слабой нематоцидной секреции». Хеслинг и др. [11] провели опыты, показавшие отсутствие какого бы то ни было влияния корневых выделений бархатцев (*T. minuta*) на отрождение личинок картофельной нематоды; разбавленный же диффузат корней картофеля увеличивал число отрожденных личинок в 80 раз.

Долтон и Кертис [12] выращивали три вида бархатцев (*T. erecta, T. patula, T. minuta*) на почве, зараженной корневой галловой нематодой (*Meloidogyne javanica*). Оказалось, что все три вида бархатцев за 42—70 сут значительно снижают численность популяции этой нематоды. Личинкам нематоды, как правило, не удается внедриться в корни бархатцев, а те, которые все же проникают, не развиваются дальше второй инвазионной личиночной стадии. Возделывание в междурядьях основной культуры чередующихся культур томатов и бархатцев также дает хорошие результаты в борьбе с *M. javanica*. *Tagetes minuta* — сорняк, в изобилии встречающийся в большинстве районов Южной Родезии, особенно на светлых песчаных почвах, пригодных для выращивания табака. Из корневых галловых нематод вид *M. javanica* наиболее распространен в почвах Родезии и ежегодно является причиной громадных потерь урожая. В этой связи экономическое значение указанных открытий очевидно.

Поразительный эффект в борьбе с нематодами на плантациях табака в Родезии давал посев в междурядьях различных

культур табака различных видов бархатцев [13]. Чередование культур бархатцев на табачных плантациях в Германии было не менее эффективно против видов *Pratylenchus*.

Tagetes minuta оказался устойчивым к большинству испытанных корневых галловых нематод рода *Meloidogyne*. В полевых опытах, проводившихся на суглинистых почвах в Тифтоне (шт. Джорджия), этот вид бархатцев эффективно подавлял представителей пяти родов нематод. Растения томатов, возделывавшиеся на рассаду после бархатцев, были лучшего качества, чем в тех случаях, когда предшественниками служили флоридский клевер (*Desmodium tortuosum*), суданская трава или просо. Если после бархатцев на 1 га выращивали до 755 тыс. пригодных для продажи растений томатов, то после проса не удавалось получить ничего, а после флоридского клевера и суданской травы получали только 15 и 70 тыс. растений с 1 га соответственно. После бархатцев растения томатов развивались более равномерно, чем после всех других культур, кроме кроталярии (*Crotalaria*).

В корнях бархатцев (*T. patula*) корневые галловые нематоды (*Meloidogyne incognita*) развиваются медленно, а во многих пораженных участках, по данным Хэкни и Дикерсона [15], гигантские клетки и нематоды дегенерируют. Эти авторы считают, что бархатцы очень эффективно снижают численность популяций *M. incognita* в корнях томатов. Для растений томатов, имевших предшественником бархатцы, показатель галлообразования на корнях равнялся 1,0, тогда как в почве, ранее занятой томатами, этот показатель составлял 3,9. Показатели галлообразования означают следующее:

0 = 0 % корней с галлами
1 = 0—25 % корней с галлами
2 = 26—50 % корней с галлами
3 = 51—75 % корней с галлами
4 = 76—100 % корней с галлами

В случае большой зараженности почвы яйцами нематод этот показатель увеличивался на 0,5. Корневые популяции другой паразитической нематоды, *Pratylenchus alleni*, были значительно меньше у бархатцев, чем у томатов; численность популяций *M. incognita* и *P. alleni* значительно снижалась, если томаты выращивали одновременно с бархатцами.

В Индии некоторые виды бархатцев выращивают между грядками овощей из семейства пасленовых, каждый год меняя направление грядок с бархатцами. Фермеры практикуют этот прием с незапамятных времен, порой даже не зная истинной его цели. Хан [16] обнаружил, что в смешанной культуре *T. erecta* с четырьмя сортами томатов показатель галлообразования заметно снижался. Бархатцы снижали также число ли-

чинок *Meloidogyne* и пяти других родов нематод в почве [16]. Масса томатов также заметно увеличивалась. Сходные результаты получали в опытах с гибискусом съедобным (*Hibiscus esculentus*).

По сообщению Хана, из пятнадцати сортов культурного томата, испытанных по отношению к корневым галловым нематодам, все оказались в некоторой степени восприимчивыми, но обладали различной устойчивостью. Дикорастущий вид *Lycopersicum pimpinellifolium* был устойчивым, что позволяет предположить наличие токсичного агента. Хан испытал также двадцать видов тыквенных, представлявших шесть родов, и выяснил, что их восприимчивость к корневым галловым нематодам варьировала от средней до высокой. Вместе с тем виды *Cucumis* sp. var. Bikaner и *Cucurbita moschata* var. Jaipuri обладали устойчивостью к заражению корневой галловой нематодой.

В одной из провинций Индии возделывание африканских бархатцев (*T. erecta*) в междурядьях баклажана и перца заметно снижало популяции шести родов нематод в почве по сравнению с контролем [17]. Под влиянием бархатцев сокращались также популяции нематод, паразитирующих на кочанной и цветной капусте. При совместном выращивании с бархатцами все испытанные овощные культуры развивались значительно лучше, а их сухая масса возрастала. По данным Алама и др. [18], ингибирующее влияние бархатцев на популяции нематод могло быть вызвано токсичными веществами, содержащимися в их корневых выделениях.

В течение трех лет после культур бархатцев (*T. patula*) Миллер и Аренс [19] изучали различия в популяциях нематод и росте растений ржи, гречихи, мари и росички кровяной. Такие же наблюдения они проводили и после окуривания делянок весной 1964 г. дибромэтаном из расчета примерно 60 л на 1 га. Как выяснилось, бархатцы подавляли популяции нематоды *Pratylenchus penetrans* в последующие три года, а нематоды *Tylenchorhynchus* — только один год. Благоприятное действие обработки дибромэтаном сказывалось в течение двух и трех лет соответственно. Рожь, гречиха, марь, росичка и некоторые другие сорняки на опытных делянках служили хорошими хозяевами для обоих видов паразитических нематод. Табак рос лучше на делянках, обработанных в 1964 г. дибромэтаном, и там, где в 1963 г. высевались бархатцы, а не рожь, росичка, марь или гречиха. Бархатцы улучшали рост бирючины в последующие два года, тогда как дибромэтан оказался ядовитым для нее. Табак наивысшего качества был получен в 1964 г. на тех делянках, где предшественником были бархатцы и была проведена химическая обработка. В опытах, проводимых в вегетационных домиках, табак, томаты, картофель, петуния, ци-

ния, бальзамин (*Impatiens*), левкои и астры также чувствовали себя лучше в обработанной почве или в той, где росли бархатцы, чем в почве с исходной зараженностью паразитическими нематодами.

Проведя лабораторные и полевые опыты, Уиното-Суатмадьи [20] пришел к выводу, что различные виды бархатцев заметно подавляют некоторые виды *Pratylenchus*. Что касается корневых галловых нематод *Meloidogyne*, то бархатцы порой оказывались более эффективными против них, чем вспахивание под пар. Некоторые виды другой паразитической нематоды, *Tylenchorhynchus*, подавлялись *T. patula* в различных почвах, причем *Tylenchorhynchus dubius* подавлялся лучше и быстрее бархатцами, чем парованием. Почва под бархатцами в течение нескольких дней после удаления из нее корней бархатцев сохраняла нематоцидные свойства. Экстракты из корней бархатцев содержали одно или несколько нематоцидных веществ, которые, по предположению Уиното-Суатмадьи, могли быть тиофенами, ранее выделенными из корней бархатцев и идентифицированными.

Благоприятное влияние оказывает совместное возделывание бархатцев с основной культурой вокруг и между рядами декоративных деревьев и кустарников. Такое практическое применение бархатцев выгодно во многих случаях, поскольку они полностью угнетают нематод на расстоянии 60 см [20]. При определенных условиях может быть перспективным осенний посев бархатцев после основной культуры и высаживание их между рядами основной культуры. Бархатцы ускоряли рост сеянцев яблони в почве, зараженной *P. penetrans*, на 167 % по сравнению с зараженной почвой, где было проведено парование, однако в свободной от нематод почве бархатцы снижали рост сеянцев яблони. Прямое мульчирование всей находившейся в почве массой корней бархатцев подавляло *P. penetrans* намного эффективнее, чем другие мульчи или парование почвы. Мульчи из листьев бархатцев оказывают угнетающее действие на *P. penetrans*, впрочем, как и мульчи из представителей некоторых родов другой трибы семейства сложноцветных - девясилов (*Helenium*).

Четыре других растения — кроталярия (*Crotalaria*), хризантема (*Chrysanthemum*), клещевина (*Ricinus*) и мелия (*Azadirachta*) — весьма эффективно снижают численность популяции почвенных нематод и зараженность культур в некоторых местностях. И вновь следует отметить, что по крайней мере два из этих растений, хризантема и клещевина, применялись в медицине еще в I в. н. э.

Кроталярия. По данным Макбета и Тэйлора [21], при выращивании кроталярии (*C. spectabilis*) в междурядьях персико-

вых садов в течение двух лет удавалось контролировать популяцию корневых галловых нематод. Эти авторы высевали кроталярию летом, а устойчивый к галловым нематодам овес — зимой; затем обе культуры запахивали как зеленое удобрение. Рост и урожай персиковых деревьев Элберта были намного лучше, чем на контроле с выращиванием на зеленое удобрение восприимчивых к нематодам культур. Такими контрольными растениями служили летом вигна, а зимой — озимый австрийский горох.

Ошсе и Брютон [22] испытали двадцать сортов кроталярии во Флориде. Семь из них, представлявшие три вида кроталярии, *C. pumila, C. mucronata* и *C. brevifolia,* снижали численность паразитических нематод в почве.

При изучении влияния двух видов кроталярии, *C. usaramoensis* и *C. anagyroides,* на нематод, паразитирующих на кустах чая, оказалось, что оба этих вида контролировали популяции корневой и галловой нематод более эффективно, чем парование почвы [8]. В ряде опытов, проведенных Эндо [23], *C. mucronata* снижала численность *Pratylenchus zeae* и *P. brachyurus* в почве.

Кроталярия *C. spectabilis* характеризовалась высокой степенью устойчивости по отношению по меньшей мере к пяти видам корневой галловой нематоды *Meloidogyne*; в том случае, если нематоды все же заражали эти растения, число образовавшихся галлов было незначительным [14]. Полевые опыты показали, что эта кроталярия очень эффективна в снижении численности популяций многих паразитических почвенных нематод, относящихся по меньшей мере к шести различным родам. Эти опыты проводили на суглинках в шт. Джорджия, США.

Хризантема. Результаты исследований, проводившихся еще в 1930 г., показали, что некоторые сорта хризантем устойчивы к хризантемной нематоде *Aphelenchoides ritzemabosi.* К сожалению, незараженные контрольные растения не исследовали и исходная зараженность растений не была известна. Хеслинг и Уоллес [24] обработали растения тринадцати сортов хризантем горячей водой, чтобы освободить их от нематод, после чего испытали их на устойчивость к хризантемной нематоде, искусственно заражая растения на различных стадиях развития известным количеством нематод. У большинства черенков всех испытанных сортов в конце концов скручивались или бурели листья, причем на этой ранней стадии роста никаких различий между сортами в восприимчивости к нематоде не отмечалось. Взрослые же растения в зависимости от сорта обладали различной восприимчивостью к поражению нематодами. Восприимчивость сорта не зависела от размера устьиц или их ча-

стоты, густоты эпидермальных волосков на листьях или стеблях, размеров межклетников мезофилла или толщины клеточных оболочек листьев. Как выяснилось, листья устойчивых сортов хризантем быстро буреют при поражении хризантемной нематодой [25]. Поскольку в листьях устойчивых сортов нематоды не размножаются, поражение носит локальный характер и не распространяется. Быстрота побурения зараженных листьев устойчивых и восприимчивых сортов определялась реакцией самок нематод. В листьях устойчивых сортов самки непрерывно двигаются, пробуравливая сотни клеток, которые затем становятся бурыми. В листьях восприимчивых сортов самки нематод неподвижны; они прокалывают небольшое число клеток и откладывают множество яиц. Различия в поведении самок нематод приписывали отсутствию пищевого фактора в листьях устойчивых сортов, однако подтверждений этому предположению получено не было. Возможно, здесь играет роль какое-то вещество, препятствующее их питанию, или другой химический фактор.

Хэкни и Дикерсон [15] отметили, что численность галловой нематоды *Meloidogyne incognita* была значительно ниже в корнях и почве под хризантемами, чем в корнях томатов и в почве под ними. Более того, на корнях томатов, которые выращивались совместно с хризантемами, популяции *M. incognita* и *Pratylenchus alleni* были значительно меньше, чем без них.

Клещевина. По некоторым данным [15], корневые и почвенные популяции *Meloidogyne incognita* были значительно малочисленнее у растений клещевины, чем у томатов. В корнях клещевины можно было обнаружить недоразвитые гигантские клетки, мертвых личинок и самок нематод, тогда как в корнях томатов наблюдать этого не приходилось. Кроме того, в корнях томатов, возделываемых в смешанной культуре с клещевиной, численность популяций *M. incognita* и *P. alleni* была значительно меньшей, чем в корнях томатов, возделываемых в монокультуре. Однако при анализе с помощью тонкослойной и колоночной хроматографии в спиртовых экстрактах клещевины не было обнаружено каких-либо нематоцидных производных тиофена, подобных тем, которые содержатся в корнях бархатцев. Итак, полученные результаты свидетельствуют о том, что необходимо более тщательно изучить возможности использования клещевины в биологической борьбе с нематодами.

Мелия. Алам и др. [18] обнаружили, что корневые выделения мелии (*Azadirachta indica*) оказывают токсическое действие на взрослых нематод и, кроме того, подавляют процесс отрождения личинок. В смешанной культуре с некоторыми культурными растениями мелия снижала численность популяций по крайней мере шести родов нематод, паразитирующих

на томатах, баклажанах, кочанной и цветной капусте в Индии [17]. Рост всех испытанных овощных культур ускорялся при совместном выращивании их с мелией.

Спаржа. По данным Роде и Дженкенса [26], корневые эксудаты спаржи (*Asparagus officinalis* var. *altilis*) содержат нематоцидные вещества, снижающие численность популяции почвенных нематод, паразитирующих на растениях. Судя по всему, более детальные исследования никогда не проводились, а они весьма желательны.

Другие культурные растения. Помимо описанных выше многие другие культурные растения, в том числе многочисленные роды пастбищных трав, были изучены с точки зрения использования некоторых из них для уничтожения паразитических нематод. Как и следовало ожидать, полученные результаты оказались весьма разноречивыми (см. [8, 11, 14, 19, 21, 23]). Довольно перспективным можно считать овес. Гватемальская трава (*Tripsacum laxum*) при посеве ее в междурядьях чайных кустов эффективно снижала их зараженность корневой нематодой [8].

Экстракты из тыквы, огурца, чеснока и сотен других растений оказались ядовитыми по отношению к нематодам, паразитирующим у животных. Хусейн и Масуд [27] отмечают, что многие лекарственные растения уничтожают или изгоняют паразитических червей; эти авторы изучили влияние одиннадцати видов лекарственных растений на отрождение личинок галловой нематоды *Meloidogyne incognita*. Приготовив 10 %-ные водные растворы высушенной пудры из листьев, семян и цветков всех одиннадцати видов растений, они установили, что все экстракты подавляли выход личинок. Во всех случаях процент вылупившихся личинок возрастал с разбавлением экстрактов, но даже при разбавлении в 1000 раз личинок отрождалось гораздо меньше, чем в контроле. Экстракты листьев алоэ (*Aloe barbadens*), мелии и мари (*Chenopodium anthelminticum*) обладали сильным ингибирующим действием. Из них только мелия была испытана в полевых опытах на уничтожение паразитических нематод культурных растений.

Таким образом, химическое взаимодействие между растениями и нематодами во многих странах используется как биологическое средство борьбы с нематодами, паразитирующими на растениях. Однако перед нами раскрываются более широкие перспективы в разработке новых методов контроля с использованием новых растений.

Глава 5

Химические взаимодействия растение—насекомое и насекомое—насекомое; роль этих взаимодействий в земледелии

Насекомые — это животные с сегментированным телом, твердым наружным покровом и членистыми конечностями. Тело насекомых делится на голову, грудь и брюшко, а дышат они с помощью воздухоносных трубочек — трахей. На голове располагаются органы чувств, к которым относятся глаза, простые глазки и пара усиков (антенн), а также ротовые части. Грудь несет локомоторные органы — три пары ног и, как правило, две пары крыльев. Брюшко содержит гонады, органы пищеварения и выделения и обычно некоторые специальные структуры, используемые при копуляции и откладке яиц.

Большинство насекомых проходит через определенные стадии развития. У некоторых видов личинка выглядит как маленькая копия взрослой формы; совершая ряд последовательных линек, она с каждым разом растет, пока не достигнет нормальных размеров. Эти незрелые, неразмножающиеся формы называют нимфами. Почти 90 % всех видов насекомых, однако, проходят полный метаморфоз; у этих насекомых взрослая особь выглядит совершенно иначе, чем незрелая форма. Незрелые питающиеся формы правильнее называть личинками, хотя у чешуекрылых их обычно называют гусеницами, а у мух — «червями». После личиночной стадии насекомое превращается во внешне неподвижную куколку и претерпевает полный метаморфоз, т. е. резкое изменение внешнего вида. Из куколки выходит взрослое насекомое, или имаго.

Основное занятие личинок — питание и рост. Некоторые из них питаются лишь немногими видами пищи (олигофаги), тогда как другие многоядны (полифаги). По мере роста личинки линяют определенное число раз, причем число это зависит от вида. Стадии между линьками называются возрастами. Когда личинка достигает полного развития, она линяет еще раз и превращается в куколку. В начале 30-х годов Винсент Уиглсуорт [1] доказал, что метаморфоз насекомых регулируется гормонами. Соответствующие аспекты этого процесса мы рассмотрим в гл. 6 в связи с вопросами подавления насекомых-вредителей культурных растений. Число известных видов насекомых превышает число видов всех других животных вместе взятых и приближается к миллиону. Как правило, ежегодно

ученые описывают несколько тысяч новых видов насекомых и кто знает, быть может, пребывающая пока в неизвестности армия насекомых еще многочисленнее уже известной нам [2]. Например, отряд Coleoptera включает свыше 330 000 известных видов жуков, а семейство долгоносиков, Curculionidae, насчитывает более 60 000 известных видов.

Никакой другой класс животных не заселил нашу планету так основательно, как это сделали насекомые. Каждый вид цветковых растений (возможно, здесь следует говорить обо всех растениях без исключения) обеспечивает пищей один или несколько видов насекомых. Многие тысячи видов насекомых предпочитают питаться разлагающимися органическими остатками; весьма многочисленны и насекомые, живущие на теле или внутри организма своих хозяев, причем хозяевами могут служить как сородичи-насекомые, так и совсем другие представители животного мира, например позвоночные. Почва и свежая вода также служат благоприятной средой для насекомых. Даже экстремальные температуры не являются для них непреодолимым барьером. Некоторые насекомые могут выдерживать температуры до —50 °С, тогда как другие живут в горячих источниках, где вода имеет температуру более 40 °С, или в пустынях, где в полдень температура у поверхности почвы может быть на 20° выше [2]. Английский энтомолог Уильямс подсчитал, что на земном шаре в каждое мгновение живут 10^{18} (миллиард миллиардов) особей насекомых. Это означает, что на каждый квадратный километр земной поверхности приходится до 10 млрд. насекомых (200 млн. на каждого человека) [3]. Неудивительно, что повсюду в мире насекомые являются основными потребителями растений и наиболее опасными вредителями сельского хозяйства.

Химические воздействия растений-хозяев и насекомых на поведение и размножение насекомых

Реакции насекомого на окружающую его химическую среду могут быть мгновенными или замедленными. Замедленные реакции включают симптомы отравления, изменение характера роста, гормональные изменения и изменения в половой дифференцировке [4]. Мгновенные реакции обусловлены взаимодействием химических соединений с наружными органами чувств насекомого и проявляются в его поведении. Начало или прекращение движения, питание, ухаживание, копуляция, откладка яиц, защита территории, агрессивные и оборонительные действия, постройка гнезд и забота о потомстве — все это реакции насекомого на химические сигналы.

До 60-х годов в терминологии, используемой для обозначения химических соединений, вызывающих ответные реакции насекомых, наблюдалась изрядная путаница. Поэтому были предложены [5] следующие термины для описания химических взаимодействий животные—животные и растения—животные:

1) *Аттрактант* заставляет животных двигаться в направлении его источника.

2) *Аррестант* заставляет животных образовывать скопления.

3) *Стимулятор* побуждает к действиям, например к питанию или откладке яиц.

4) *Детеррент* подавляет подобные действия.

5) *Репеллент* вынуждает животных двигаться в направлении от его источника.

Хотя эти термины были предложены для насекомых, они применимы и к другим животным. В обнаружении химических веществ, выделяемых растениями, участвуют в первую очередь органы обоняния и вкуса, но часто и органы зрения.

Важно усвоить следующие закономерности: 1) одно и то же вещество может оказывать множественные эффекты на поведение; 2) любой данный эффект может быть вызван более чем одним химическим соединением; 3) причиной направленного движения животного могут послужить градиенты концентрации химического агента или воздушные потоки, несущие химическое вещество, которое не обязательно распределено в них по градиенту.

Химические вещества растительного происхождения могут быть отнесены к любой из категорий, предложенных Детьером и др. [5]. Хотя продуцируемые растениями аттрактанты иногда становятся аррестантами (вблизи их источников, где концентрации выше), большинство аррестантов имеют, по-видимому, животное происхождение и являются, следовательно, феромонами. О роли химических веществ в опылении растений насекомыми мы поговорим позднее.

Хедин и др. [6] приводят длинный перечень вырабатываемых растениями стимуляторов питания, аттрактантов, детеррентов питания и репеллентов, указывая подверженных их влиянию насекомых и ссылаясь на литературные источники. Их статья отлично дополняет материал, предлагаемый вниманию читателя в этой главе.

Аттрактанты

Представляется несомненным, что растительноядные насекомые находят соответствующих хозяев, руководствуясь зрением и обонянием. И в том и в другом случае участвуют химические вещества, причем, как правило, не те, которые ис-

пользуются в пищу. Без сомнения, это справедливо и в отношении насекомых-паразитов и насекомых-хищников. По пищевым стимуляторам и детеррентам было проведено множество исследований, однако аттрактанты изучены недостаточно, особенно те, которые привлекают насекомых на культурные растения.

В 1910 г. Вершаффельт [7] экспериментальным путем установил, что гусениц капустницы и репницы (*Pieris brassicae* и *P. rapae*) привлекают различные горчичные масла, содержащиеся в растениях-хозяевах. Он предположил, что личинки распознают запахи горчичных масел, прежде чем начать питаться.

В наличии обоняния у гусениц тутового шелкопряда легко убедиться, поместив листья шелковицы неподалеку от гусениц, но так, чтобы их нельзя было ни видеть, ни осязать. Гусеницы начинают «вертеть головой», работать ротовыми частями и ползут к листьям. Мак-Инду [8] изучал реакции гусениц коконопрядов, американской белой бабочки, кистехвоста и совки, а также гусениц парусника поликсена (*Papilio polyxenes*) на запахи многих растений и на выделения проторакальных желез гусениц *Papilio*. Оказалось, что гусеницы, как правило, реагируют на запахи из самых различных источников.

В 1937 г. Винсент Детьер [9] убедительно показал, что личинки данаиды (*Danaus plexippus*) определяют местонахождение своих растений-хозяев — ваточников (*Asclepias*) по запаху. Однако он не идентифицировал химический аттрактант.

Репница и моль капустная (*Plutella maculipennis*) — насекомые-олигофаги, специфически связанные с крестоцветными. Растения этого семейства характеризуются содержанием горчичных глюкозидов, а свободное горчичное масло содержится лишь в небольших количествах или отсутствует совсем. Специфический фермент, мирозин, также присутствует в растениях горчицы, но компартментально изолирован от глюкозидов. Небольшое повреждение растения может привести эти вещества в контакт, в результате чего образуется смесь из горчичных масел и других соединений. Торстейнсон [10] пришел к выводу, что горчичные масла служат детеррентами для репниц и капустной моли, высказав при этом предположение, что в малых количествах они могут быть и аттрактантами.

Рисовый долгоносик (*Sitophilus zeamais*) — опасный вредитель сельскохозяйственных продуктов, приносящий большой ущерб запасам зерна при хранении. Было замечено, что долгоносики активно движутся по направлению к эфирному экстракту зерен риса, в направлении же водорастворимой фракции движение насекомых наблюдалось только первые 10 мин [11]. Исследование активной фракции показало, что она остается

стабильной при высокой температуре (150 °С) в течение 1 ч, под действием ультрафиолетового излучения — 2 ч, в водном растворе гидроокиси калия — 2 нед, а также после кипячения в течение 1 ч в 3 %-ном растворе спиртовой гидроокиси калия. Она не летуча при 150 °С и имеет кислую реакцию. Летучие компоненты были обнаружены при продувке зерен риса азотом с последующим улавливанием этих компонентов сухим льдом и ацетоном. Ни отдельное вещество, ни смесь не были идентифицированы.

Рисовая огневка (*Chilo suppressalis*) — один из самых опасных вредителей рисовых растений в Японии и странах Восточной Азии. В начале лета, после зимовки в рисовой соломе и стерне, гусеницы окукливаются. Затем появляются бабочки. После спаривания самки мигрируют на рисовые поля и откладывают яйца на растениях риса [12]. Отродившиеся гусеницы сразу же внедряются в стебли растений; эти гусеницы первого поколения окукливаются, и в конце лета из них появляются бабочки. Гусеницы второго поколения проникают в стебли растений риса и в состоянии полного развития перезимовывают внутри зараженных стеблей или в стерне. Поскольку различные сорта риса обладают разной чувствительностью к нападению огневки, были проведены опыты с целью выявить наличие аттрактанта и определить, варьирует ли его активность в зависимости от сорта. Активный аттрактант был идентифицирован как *п*-метилацетофенон и получил общепринятое название оризанон по латинскому названию риса.

Давно известно, что летучее масло из растений хлопчатника привлекает хлопкового долгоносика (*Anthonomus grandis*). Тумлинсон и др. [13] фракционировали и изучили дистиллят, полученный перегонкой с водяным паром нескольких тонн почек хлопчатника и целых растений хлопчатника; эти авторы выделили шесть летучих терпеноидов и летучий спирт β-бизаболол, причем все эти соединения обладали свойствами аттрактантов. По-видимому, активность аттрактанта на 60—80 % обусловлена спиртом. Все терпеноиды, кроме двух сесквитерпеноидов (15 атомов углерода), были идентифицированы. Таким образом, в данном случае мы имеем дело с несколькими веществами, которые при смешивании действуют как синергисты.

Бабочки *Adris amurensis*, *Oraesia excavata*, *Oraesia emarginata* и другие наносят огромный вред садовым насаждениям в Японии и многих тропических странах [12]. По вечерам эти бабочки покрывают большие расстояния, прилетая с горных кустарников во фруктовые сады, где они высасывают сок из плодов, прокалывая их твердым хоботком. Рано утром они улетают обратно к местам отдыха.

Удаленные от фруктовых садов ловушки со спелыми плодами в качестве приманки привлекали массу бабочек, питающихся их соком. Это навело японских ученых Саито и Мунаката [12] на мысль о том, что в спелых плодах содержится какой-то аттрактант. В одном из опытов они пропускали сухой воздух через барабан со спелым виноградом. Затем воздух охлаждали, а конденсат собирали в сосуд, погруженный в баню со спиртом и сухим льдом при —70 °С. Последующее фракционирование конденсата позволило выделить очень активный аттрактант, который, однако, не удалось идентифицировать.

Список кормовых растений долгоносика (*Listroderes obliquus*) включает 178 видов или сортов растений, представляющих 34 семейства. Долгое время считалось, что такие многоядные насекомые не реагируют на специфические химические стимулы, а просто пробуют растения наугад, пока не встретят подходящее. В процессе изучения и классификации данных о кормовых растениях *L. obliquus* было установлено, что сложноцветные представлены наибольшим числом видов; за ними идут крестоцветные и зонтичные [14]. Разумеется, само по себе это еще не означает, что насекомое предпочитает эти растения многим другим. Тем не менее многие крестоцветные и зонтичные действительно сильно повреждаются долгоносиком. Учитывая все это, прежде всего провели исследования аттрактивных свойств летучих горчичных масел, обусловливающих характерный запах крестоцветных. Были испытаны девять таких масел, и все они привлекали личинок долгоносика. Пять горчичных масел оказались сильными аттрактантами для взрослых особей. Летучие вещества из зонтичных растений, такие, как анетол, линалоол и лимонен, привлекали как личинок, так и взрослых насекомых. Очевидно, химические аттрактанты помогают многоядным насекомым распознавать пригодные в пищу растения, впрочем, как и насекомым с более узким кругом хозяев.

Личинки луковой мухи (*Hylemyia antiqua*) питаются в основном на растениях лука, которые продуцируют множество летучих соединений серы, обладающих запахом [14]. Два из этих соединений, н-пропилдисульфид и н-пропилмеркаптан, действовали как аттрактанты по отношению к взрослым самкам. Полевые опыты по вылавливанию насекомых показали, что особенно интенсивно они привлекали оплодотворенных самок. Из шести изученных соединений серы все оказались аттрактантами для только что вылупившихся личинок. Один из ингредиентов, обусловливающих запах лука — метилдисульфид, также являлся мощным аттрактантом для весенней падальной мухи (*Phormia regina*). Чрезвычайно вредоносную группу лесных насекомых составляют жуки-короеды; поэтому вполне закономерен

интерес исследователей к аттрактантам, продуцируемым их растениями-хозяевами. Сначала жуки находят ослабленные деревья сосны, ориентируясь на летучие альдегиды или эфиры, продуцирование которых обусловлено аномальной ферментативной активностью таких деревьев. Через некоторое время после нападения первых немногочисленных жуков на подходящее растение происходит второе, более сильное привлечение других особей того же вида, очевидно, вызванное феромоном, вырабатываемым жуками-разведчиками. У жуков-короедов только самцы или только самки выбирают дерево-хозяина, в котором будет происходить спаривание и последующая откладка яиц. Так, у рода *Dendroctonus* входной туннель проделывается самкой, а у рода *Ips* эту работу выполняет самец. В случае *Ips confusus*, питающегося на желтой сосне, вторичный аттрактант содержится в буровой муке, которая представляет собой смесь из материала флоэмы коры дерева и экскрементов жука. Выделение феромона происходит только после того, как насекомое начинает питаться. Это означает, что либо при питании оно заглатывает некое вещество-предшественник, которое метаболизируется с образованием аттрактанта, либо процесс усвоения пищи вызывает секрецию в специализированных клетках. В любом случае вторичный аттрактант провоцирует массовое нападение самцов на дерево-хозяина. Основные компоненты этого вторичного аттрактанта — три спирта терпенового ряда, которые были идентифицированы и синтезированы. Смеси этих трех спиртов в низких концентрациях являются эффективными аттрактантами; по отдельности же они не привлекают ни самцов, ни самок.

Мощный феромон, содержащийся в буровой муке, вырабатываемой самками *Dendroctonus brevicomis* по мере вбуравливания в кору желтой сосны, также был идентифицирован и синтезирован [15]. Хотя это вещество, названное экзобревикомином, активно и само по себе, его активность усиливается терпеном мирценом и другими неидентифицированными компонентами.

Предположение о том, что многие виды жуков-короедов распознают своих хозяев в основном с помощью обонятельных органов, воспринимающих летучие выделения деревьев, получило подтверждение в работах Рудински. Более того, каждый вид жуков-короедов использует природные летучие выделения дерева-хозяина как добавки к смеси собственных феромонов, в результате чего чрезвычайно возрастает их аттрактивность для новых насекомых. Терпены хозяина также служат источником веществ для синтеза феромонов, выделяемых жуками-короедами. Несколько специфических путей подобного синтеза уже выяснены [16].

Кожура яблок содержит аттрактант, привлекающий к плодам личинок яблонной плодожорки (*Laspeyresia pomonella*). Он был идентифицирован как ациклический сесквитерпен α-фарнезин [17, 18].

Все пять видов растений с клейкими семенами, изученных Пейджем и Барбером [19], оказались привлекательными для личинок комара *Culex pipiens quinquefasciatus*, из растений же с неклейкими семенами — лишь половина. В этой последней группе отмечались существенные различия между сортами одного вида.

В миниатюрной аэродинамической трубе колорадские жуки (*Leptinotarsa decemlineata*) проявляют положительный анемотаксис (т. е. движутся против ветра). Запах листьев картофеля активизирует движение насекомых, тогда как запах некоторых растений, не являющихся их хозяевами, оказывает тормозящее действие (рис. 7). При удалении четырех последних члеников антенн жуки не реагируют ни на ветер, ни на запахи (рис. 8). В полевых условиях ползающие колорадские жуки находят растения картофеля на расстоянии 6 м, если они расположены против ветра. По мнению де Вилда [20], привлечение этих жуков на растения-хозяева из семейства пасленовых, по-видимому, обусловлено летучими агентами. Однако никаких специфических аттрактантов идентифицировано не было.

Запах растения-хозяина усиливает активность весенней капустной мухи (*Erioschia brassicae*), однако к растениям капусты устремляются лишь оплодотворенные самки. Таким же образом оплодотворенные самки реагируют на аллилизотиоцианат, следовательно, двигаться против ветра к растениям капусты их заставляет именно запах, а не визуальная реакция.

В Швеции большую опасность для культуры рапса представляет галлица капустная (*Dasyneura brassicae*). Поскольку приемлемые эффективные методы борьбы с ней отсутствуют, она является причиной больших потерь урожая [22]. Галлицы пассивно переносятся ветром, пока не окажутся с подветренной стороны от растений-хозяев. Тогда они начинают полет против ветра, обычно на небольшой высоте. На поле рапса галлицы ведут себя различно: те из них, которые попали на растения, продолжают движение против ветра, а насекомые, находящиеся в воздухе над полем, перемещаются вместе с ветром. Такое поведение вполне оправданно, если действует обонятельный стимул. Детальные исследования показали, что самки этого вида способны находить растение-хозяина по запаху; самцы же не реагируют на запах растения-хозяина. Основные органы для восприятия запаха расположены на антеннах.

Сарингер [23] убедительно показал, что самки жуков *Ceutorrhynchus maculaalba* привлекаются на растения сно-

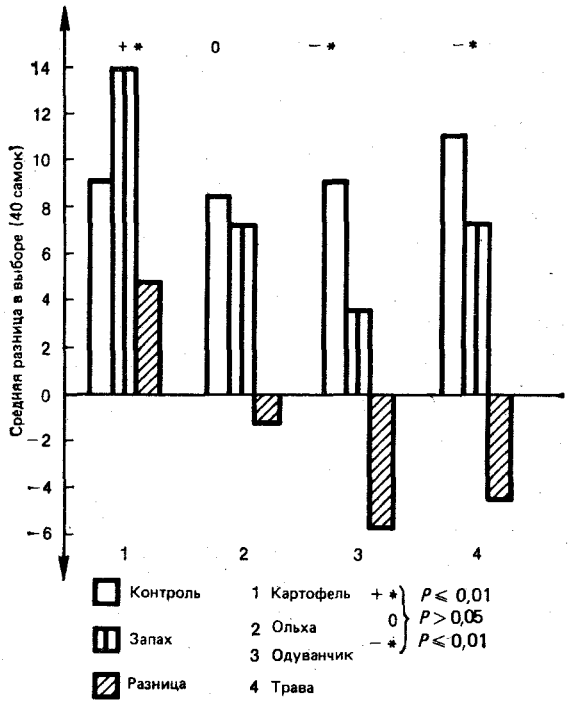

Рис. 7. Сравнительное влияние запахов растения, не являющегося хозяином для колорадского жука, и листьев картофеля на колорадских жуков. (Из de Wilde, «The Olfactory component in host-plant selection in the adult Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say)». В кн.: «The Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction», ed. T. Jermy, с разрешения Plenum Press.)

творного мака (*Papaver somniferum*) запахом цветков. На запах листьев, форму цветков или их окраску они не реагируют.

Семена многих растений снабжены семенными придатками — элайосомами, прикрепленными к наружной стороне семенной оболочки. Наружные слои этих придатков обычно содержат высокие концентрации липидов, часто привлекающих муравьев [24]. Диглицерид в элайосомах фиалки *Viola odorata*, по-видимому, играет роль аттрактанта. Два диглицерида, 1,2-диолеин и 1,3-диолеин, были идентифицированы, причем муравей *Aphaenogaster rudis* явно предпочитает первый.

В большинстве работ по изучению химических веществ, влияющих на поведение насекомых, внимание акцентируется на роли одного, в лучшем случае нескольких соединений. Более новые исследования, однако, позволяют предположить, что для

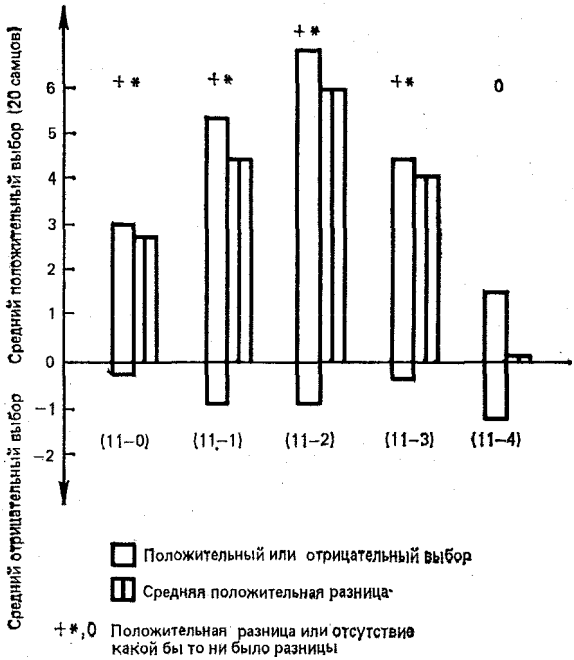

Рис. 8. Роль члеников антенн в анемотактической реакции у колорадского жука. 11-0, 11-1, 11-2 и т. д. — 0, 1, 2 и больше удаленных терминальных члеников антенн. [Из de Wilde, «The Olfactory component in host-plant selection in the adult Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say)». В кн.: «The Host-Plant in Relatoin to Insect Behaviour and Reproduction», ed. T. Jermy, с разрешения Plenum Press.]

многих растительноядных насекомых, например для гусениц чешуекрылых, распознавание растения-хозяина основывается на комплексной сенсорной информации, обонятельной и вкусовой. Какое-либо специфическое вещество может при этом играть ведущую роль в перцепции, но основой все же служит общий химический комплекс [25].

Бензольные экстракты из тканей кончика брюшка неоплодотворенных самок непарного шелкопряда (*Lymantria dispar*) сильно привлекают самцов этого вида. По данным Экри [26], который выделил из экстракта три активных эфира, они образованы по меньшей мере с участием двух различных спиртов.

Общественные насекомые располагают исключительно сложной системой общения с помощью феромонов. Степень общественной организации насекомых коррелирует с частотой испускания и сложностью феромонов. Например, динамику колонии медоносных пчел (*Apis mellifera*) определяют помимо

многих других следующие феромоны [27]: 1) феромоны матки, привлекающие к ней рабочих пчел и побуждающие их кормить матку и ухаживать за ней; 2) половые аттрактанты 3) феромоны, вызывающие действия, связанные с защитой улья; 4) феромоны сбора взятка, продуцируемые, очевидно, в железе Насонова, расположенной в брюшке рабочей пчелы, и 5) феромоны роения и миграции, связанные с образованием и распространением феромонов матки.

Медоносные и другие пчелы, как, впрочем, и многие другие общественные насекомые, играют исключительно важную роль в земледелии, действуя как хищники или как опылители, а нередко и совмещая оба этих занятия. О химических взаимодействиях, имеющих место при опылении, мы поговорим немного позднее. По феромонам насекомых проведено множество великолепных исследований, но мы обратимся только к тем из них, которые наиболее тесно связаны с воздействием насекомых на культурные растения. В гл. 6 и 7 мы затронем некоторые вопросы, касающиеся феромонов, вырабатываемых другими животными; читателей же, желающих знать об этом более подробно, мы отсылаем к работам [28—31].

Аррестанты

По определению Детьера и др. [5], аррестанты — это химические соединения, вызывающие образование скоплений (агрегацию) особей у животных. В растениях-хозяевах подобные вещества, как правило, идентифицировать не удавалось, однако у многих насекомых отмечалось образование феромонов агрегации. Четко разграничить аттрактанты и аррестанты довольно трудно, и, по-видимому, многие аттрактанты в более высоких концентрациях становятся аррестантами.

Когда лист фильтровальной бумаги, который в течение нескольких дней служил пристанищем для группы рыжих тараканов, помещали в банку с нимфами рыжего таракана, они образовывали на нем более многочисленные скопления, чем на чистой фильтровальной бумаге. Агрегация происходила одинаково успешно в темноте и на свету, но прекращалась при удалении антенн у нимф [32]. Лист фильтровальной бумаги с фекалиями рыжих тараканов нимфы предпочитали чистому. Привлекающее действие оказывала и фильтровальная бумага, пропитанная эфирным или метанольным экстрактом фекалий рыжих тараканов. Фекалии гусениц тутового шелкопряда, однако, не давали такого эффекта. Очевидно, феромон вырабатывается ректальными клетками рыжего таракана и имеет липофильную природу. Он не был идентифицирован.

Было установлено, что один и тот же феромон может служить и аттрактантом, и аррестантом. Таков, например, феромон, продуцируемый жуками-короедами, которые первыми вбуравливаются в хвойные деревья, так называемыми разведчиками [16]. Де Вилд [20] отмечал, что запах растений картофеля в дополнение к аттрактивному действию вызывает агрегацию летающих колорадских жуков. По данным Петтерссона [22], содержащийся в зрелых растениях рапса синигрин способствует агрегации летающих капустных галлиц.

Роение медоносных пчел, очевидно, связано с образованием и распространением феромонов матки. Хотя рои могут покидать колонию, удаляться на небольшое расстояние и какое-то время разделяться на несколько роев, комплекс феромонов матки имеет существенное значение для нормального роения и миграции роя [27]. Рой, покидающий колонию без матки, вскоре возвращается. Так называемое маточное вещество не вызывает роения, но родственное ему соединение, 9-гидроксидек-*транс*-2-еноевая кислота, очень эффективно в этом отношении.

Стимуляторы

Несомненное практическое значение в сельском хозяйстве веществ, стимулирующих насекомых к питанию и откладке яиц, обусловило вспыхнувший в последние годы интерес исследователей к этой проблеме.

Еще в 1905 г. Гревиллиус [33] обнаружил, что личинки златогузки (*Euproctis crysorrhoea*), питающейся на растениях звездчатки (*Stellaria*), можно заставить питаться на других растениях, смазав листья пастой, содержащей танин, характерный для звездчатки. Спустя пять лет Вершаффельт [7] заметил, что распространение горчичных гликозидов ограничено кругом растений, пригодных в качестве хозяев для гусениц бабочек *Pieris rapae* и *P. brassicae*. Проведенные им опыты показали, что горчичные гликозиды и продукты их распада стимулируют этих насекомых к питанию. Сходные результаты были получены Торстейнсоном [10] на капустной моли (*Plutella maculipennis*), также питающейся крестоцветными. Взрослые долгоносики, наносящие серьезный вред крестоцветным, в пищевых тестах положительно реагировали на пять из шести горчичных масел [14]. Для гусениц бабочек, связанных с ваточником, стимулятором питания служат, очевидно, латекс или какое-то вещество, содержащееся в нем [9].

Известны одиннадцать видов *Papilio,* питающихся на растениях семейства зонтичных (Umbelliferae), характеризующегося наличием эфирных масел, многие из которых входят в состав пряностей [34]. Результаты исследований показали, что

по крайней мере некоторые из этих масел являются пищевыми стимуляторами и аттрактантами для гусениц *Papilio ajax.*

Хотя табачный бражник (*Protoparce sexta*) предпочитает растения табака и томатов, его гусеницы питаются на многих растениях семейства пасленовых [35]. Пищевой стимулятор, имеющий глюкозидную природу, но не содержащий алкалоид, был выделен, но не идентифицирован.

Вот к какому выводу пришли Эрлих и Равен [36], тщательно изучив совместную эволюцию бабочек и растений:

> «Систематическая оценка видов растений, на которых питаются гусеницы некоторых подгрупп бабочек, неизбежно приводит к заключению что продукты вторичного метаболизма растений играют ведущую роль в определении способов утилизации. Это, по-видимому, можно отнести не только к бабочкам, но и ко всем группам фитофагов [травоядных организмов], а также к животным, паразитирующим на растениях. Исходя из этого, легко объяснить неравномерное распределение среди растений таких химических веществ неизвестного физиологического назначения, как алкалоиды, хиноны, эфирные масла (включая терпеноиды), гликозиды (включая цианогенные вещества и сапонины), флавоноиды и даже рафиды (игловидные кристаллы щавелевокислого кальция)».

Кукурбитацины — это горькие токсичные вещества, свойственные почти всем тыквенным. Путем селекции удалось вывести культурные сорта огурцов, дынь и тыкв, в плодах которых эти вещества, относящиеся к тетрациклическим тритерпенам, не содержатся. Возможную роль кукурбитацинов в качестве пищевых стимуляторов стали рассматривать после того, как было замечено, что жук-блошка одиннадцатиточечная Говарда (*Diabrotica undecimpunctata howardi*) охотно питается на ломтиках горьких плодов мутантной линии арбуза (*Citrullus vulgaris*), полученной из промышленного сорта Хоксбери, и почти равнодушен к плодам исходной линии [37]. Контрольные опыты с несколькими из четырнадцати известных кукурбитацинов показали, что все они, за исключением одного, являются пищевыми стимуляторами для жука-блошки.

Жук *Chrysolina brunsvicensis* довольно специфичен к своему кормовому растению *Hypericum hirsutum.* Имеющийся у жука рецептор особенно чувствителен к гиперицину, который служит пищевым стимулятором в этом растении [38].

Надсемейство Acridoidea включает настоящих саранчовых, причем все они растительноядны [39]. Пробыв без пищи несколько часов, эти насекомые способны кормиться при полном отсутствии пищевых стимуляторов. В обычных условиях они надкусывают, а затем поедают только специфические растения, являющиеся для них хозяевами, и при этом требуется пищевой стимулятор. Стимуляторами могут быть различные виды питательных веществ, например сахара, аминокислоты и некоторые

жирные кислоты. На *Locusta* и *Schistocerca* были испытаны более 100 непитательных веществ. Ни одно из них не стимулировало питание *Locusta*, но несколько веществ, принадлежащих к различным химическим классам, стимулировали питание *Schistocerca*. В опытах на *Schistocerca* два алкалоида, горденин и лобелингидрохлорид, в низких концентрациях служили пищевыми стимуляторами, а в высоких вели себя как детеррenты, т. е. оказывали противоположное действие. Один из сапогенинов, диосгенин, оказывал стимулирующее действие во всех испытанных концентрациях.

Поскольку личинки луковой мухи питаются в основном луком, самки этого вида всегда выбирают для откладки яиц именно растения лука. Поэтому некоторые органические соединения серы, содержащиеся в растениях лука, были испытаны как стимуляторы откладки яиц луковой мухой. В присутствии N-пропилмеркаптана и н-пропилдисульфида самки откладывали в чашки с песком значительно больше яиц. Из испытанных четырех спиртов и пяти карбонильных соединений, являющихся компонентами лукового запаха, только н-пропиловый спирт и ацетон слабо стимулировали откладку яиц [14].

В лабораторных биотестах откладку яиц оплодотворенными самками яблонной плодожорки (*Laspeyresia pomonella*) стимулировали природный α-фарнезол и синтетический (E,E)-α-фарнезол. α-Фарнезол состоит из (E,E)-α- и (Z,E)-α-фарнезола [40].

Свекловичная минирующая моль (*Scrobipalpa ocellatella*) ограничена в своем существовании только растениями-хозяевами. Ее личинки питаются на растениях, принадлежащих к роду *Beta*, отдавая особое предпочтение культурным сортам свеклы (*B. vulgaris*). На эти же растения самки откладывают яйца. Растение свеклы или водный экстракт листьев свеклы стимулируют оогенез, откладку яиц и определяют выбор насекомыми места для откладки яиц [41]. Водный экстракт листьев каштана *Castanea sativa* при опрыскивании им листьев свеклы маскирует их стимулирующую сферу. После этого растение свеклы больше не стимулирует оогенез или откладку яиц насекомыми, а, напротив, действует как растение, не являющееся хозяином. Подобный эффект наблюдается только при использовании экстрактов листьев каштана; экстракты плодов или древесины не оказывают никакого действия.

Самки макового жука откладывают яйца после того, как опадут лепестки мака и молодые коробочки станут доступными. Сначала они сдирают наружную оболочку коробочки, потом выгрызают отверстие в очищенной поверхности и откладывают яйца на перегородки внутри коробочки. Коробочки, имеющие возраст более трех дней, для откладки яиц не используются [23]. Оплодотворенных самок привлекают к цветкам вещества.

выделяемые лепестками, а вещества, содержащиеся в коробочках мака, по-видимому, стимулируют самок к откладке яиц и к питанию на коробочках.

Плодовитость южной амбарной огневки (*Plodia interpunctella*), если оценивать ее по количеству отложенных яиц, повышается под влиянием запаха некоторых веществ [42]. При удалении половины члеников антенн обонятельные стимулы перестают действовать и плодовитость огневки становится обычной. Это насекомое является серьезнейшим амбарным вредителем. В настоящее время известно восемьдесят три вида сельскохозяйственных продуктов, которые поедаются личинками огневки при хранении.

В отсутствие фасоли девственные самки зерновки фасолевой (*Acanthoscelides obtectus*) не откладывают яиц. Присутствие растения-хозяина стимулирует откладку яиц и оогенез [43].

Заболонник вязовый (*Scolytis multistriatus*) является основным переносчиком голландской болезни вязов. Наиболее вероятным пищевым стимулятором для него считается гидрохинон [44].

Имеющаяся в нашем распоряжении обширная литература по химическим взаимодействиям между растениями и насекомыми и между насекомыми позволяет привести множество других примеров стимуляторов, но и тех, что мы только что рассмотрели, достаточно, чтобы показать широкое распространение и важное значение подобных соединений.

Репелленты

Популяции травоядных насекомых и их кормовых растений подвержены воздействию многих разрушительных сил — от неблагоприятных климатических и почвенных условий до нападения патогенов, паразитов и хищников [45]. Это служит достаточным основанием полагать, что растения выжили в основном благодаря своим защитным механизмам, выработанным в процессе эволюции в связи с натиском травоядных животных и патогенов. Как уже говорилось выше, существуют три основные причины полагать, что коэволюция насекомых и растений обусловлена существенным биохимическим компонентом, основанным на непищевых веществах:

1) Многие виды насекомых отличают растения-хозяева от нехозяев главным образом путем дифференциального восприятия разнообразных продуктов вторичного метаболизма, выделяемых растениями.

2) Известно, что многие продукты вторичного метаболизма растений ядовиты для насекомых и других животных.

3) Различные кормовые растения какого-то определенного вида, рода или даже семейства насекомых зачастую продуцируют сходные продукты вторичного метаболизма, хотя в других отношениях они могут сильно различаться [45].

Репелленты и детерренты, несомненно, играют важную роль в агрономии, поскольку они защищают культурные растения от паразитов и хищников. Вполне естественно поэтому, что во многих селекционных программах, связанных с защитой культурных растений от вредителей, этим соединениям придается первостепенное значение. К сожалению, иногда очень трудно бывает определить, является ли данный химический ингредиент растения-хозяина настоящим репеллентом, который отпугивает насекомых от растения, или же он только препятствует их питанию, оогенезу и откладке яиц. Многие защитные феромоны насекомых были четко отнесены к репеллентам, однако их прямое применение в растениеводстве менее известно. Они включают такие вещества, как бензохиноны, ароматические соединения, терпеноиды, кислоты, фенолы, эфиры, карбонильные соединения, стероиды и др. [46].

Три вида мучных хрущаков (*Tribolium confusum, T. castaneum, T destructor*) и длинноголовый мучной жук (*Latheticus oryzae*) продуцируют сравнительно большие количества 2-этил-1,4-бензохинона и, как правило, один-два дополнительных хинона. Было обнаружено, что этилхинон является мощным репеллентом этих жуков [47, 48]. В 1966 г. Мартин Джекобсон составил список из 37 репеллентов, продуцируемых 58 видами членистоногих, из которых 42 вида относятся к насекомым [49].

В 1967 г. было установлено, что химическое соединение 2,4-дигидрокси-7-метокси-1,4-бензоксазин-3-он (ДГМБО) способствует устойчивости кукурузы к кукурузному мотыльку [50]. Впоследствии был проведен количественный анализ пяти инбредных линий зубовидной кукурузы на содержание ДГМБО в растениях на различных стадиях развития [51]. В зародышевых растениях концентрации ДГМБО были высокими, но по мере созревания растений концентрации снижались. В корнях содержание ДГМБО, как правило, было выше, чем (в убывающем порядке) в стеблях, мутовках и листьях. Именно высокой концентрацией ДГМБО в проростках кукурузы, очевидно, и объясняется устойчивость молодых растений кукурузы к кукурузному мотыльку. Инбредные линии, сохраняющие на более поздних стадиях развития высокое содержание ДГМБО, обладают устойчивостью к мотыльку. К сожалению, остается неясным, каким образом действует это вещество — как репеллент, детеррент, а быть может, как тот и другой одновременно.

У двудольных покрытосеменных растений широко распространены железистые волоски, или трихомы, секретирующие

ряд таких вторичных продуктов, как терпеноиды, фенольные соединения, хиноны, алкалоиды и флавоноиды [52]. Имеются прямые данные, что некоторые летучие компоненты выделений трихом служат репеллентами для определенных насекомых. Например, масло цитронеллы, эфирное масло травы *Andropogon nardus*, многие годы применяли как средство против комаров. Оно состоит в основном из гераниола, другие ингредиенты — цитронеллаль, цитронеллол и борнеол — содержатся в меньших количествах. В числе репеллентов растительного происхождения можно назвать также масло эвкалипта, тимьяна, сассафраса, мяты, клевера, гаультерии и аниса.

Пенфолд и Моррисон [53] испытали сорок эфирных масел из многих видов растений, растущих в Австралии, в качестве репеллентов против комаров, толстоножек и москитов. Наиболее эффективными оказались масло из древесины *Dacrydium franklini* и масла из листьев *Backhousia myrtifolia, Melaleuca bracteata* и *Zieria smithii.*

Терпен α-пинен, выделенный из сосны, является сильным репеллентом для жука-короеда *Hylurgops palliatus.* По отношению к другому короеду, *Hylastes aster*, он проявляет слабое репеллентное действие, даже в сравнительно высоких концентрациях [49].

По данным Максвелла и др. [54], проростки хлопчатника и почва под ними содержат летучие вещества, отпугивающие взрослых американских хлопковых долгоносиков *Anthonomus grandis.* При нанесении эмульгированного концентрата этих веществ на поверхность проростков хлопчатника они в течение пяти часов отпугивали всех долгоносиков, а через двенадцать часов повреждение долгоносиками расценивалось как умеренное. Репеллентность вещества, очевидно, связана с его едким запахом, поскольку физический контакт насекомого с репеллентом не обязателен. Репеллент устойчив к нагреванию и не токсичен для проростков хлопчатника.

По сообщению Эйснера [55], пары непеталактона, вещества, выделенного из растения котовника (*Nepeta cataria*) и химически родственного некоторым лактонам насекомых, отпугивали 17 видов насекомых. Ментол, выделяемый трихомами многих растений семейства губоцветных, является мощным репеллентом для тутового шелкопряда [52].

Сяо [56] пришел к заключению, что, выбирая кормовые растения, личинки колорадского жука руководствуются главным образом качественными и количественными различиями между содержащимися в них детеррентами и репеллентами (рис. 9).

Опыты, проведенные в СССР [57], показали, что после года хранения ошкуренных лесоматериалов повреждение древесины плоским фиолетовым усачом (*Callidium violaceum*) составляет

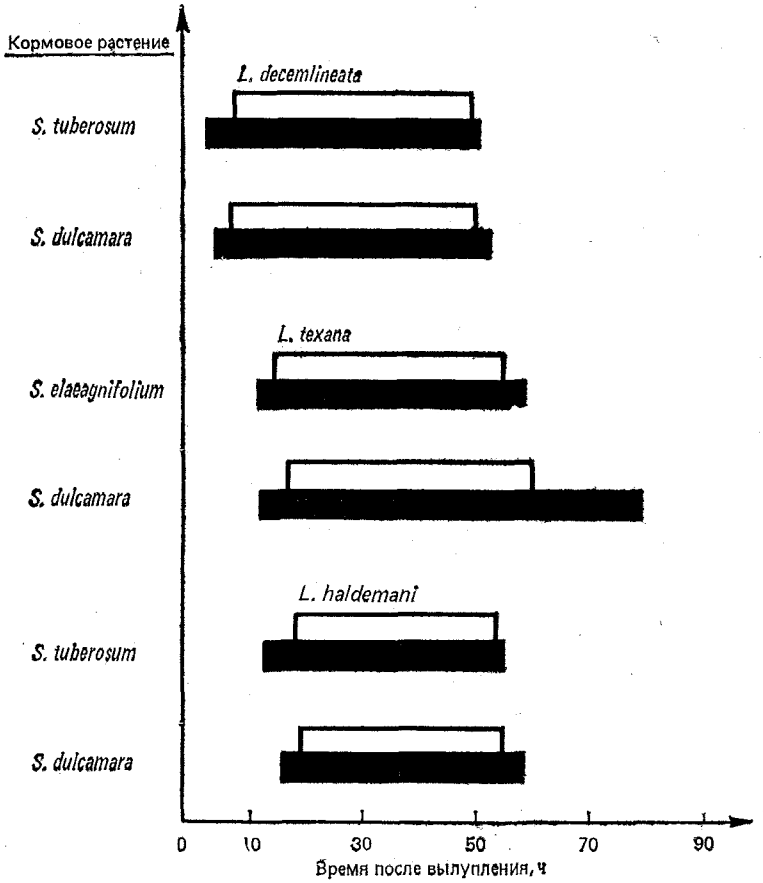

Рис. 9. Влияние особенностей питания на скорость роста личинок первого возраста *Leptinotarsa*, питающихся на растениях *Solanum*. Приведены средние данные для 50 личинок, питавшихся на каждом из растений. Белыми и черными полосками обозначены соответственно личинки, поедавшие и не поедавшие оболочку собственных яиц перед началом питания на растениях. Каждая полоска указывает время начала питания на кормовом растении и время линьки во второй личиночный возраст. (Из T. H. Hsiao, «Chemical and behavioral factors influencing food selection of *Leptinotarsa beetle*». В кн.: «The Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction», ed. T. Jermy, с разрешения Plenum Press.)

в среднем для ели 95 % объема, для сосны — 60 % и для пихты — 30 %. Во флоэме пихты содержится в 7—8 раз больше летучих масел, чем у ели, а токсичность масел из древесины неповрежденной пихты в 3,2 раза выше, чем у ели. Ядовитые для личинок короеда вещества, содержащиеся в древесине,

располагаются в порядке убывания токсичности следующим образом: борнилацетат, Δ_3-карен, α-пинен, β-пинен и лимонен. Устойчивость пихтовых лесоматериалов к короеду повышается с увеличением содержания борнилацетата, наиболее токсичного терпена. Трудно сказать, действует ли борнилацетат главным образом как репеллент, пищевой детеррент или же как инсектицид. По-видимому, есть вещества, которые могут быть отнесены к каждой из указанных категорий. Так, вещество растительного происхождения пиретрум обладает и репеллентными, и инсектицидными свойствами [46].

Норрис [58] провел довольно сложные исследования с целью определить, какое именно вещество отпугивает вязового короеда *Scolytus multistriatus* от деревьев, не являющихся его хозяевами, не давая насекомым садиться и питаться на них. Были проанализированы 13 видов, относящихся к 10 родам и 9 семействам. Хотя полный набор аллелохимикатов у каждого вида деревьев оказался сложным и разнообразным, среди идентифицированных химических соединений были вещества со сходными структурными и(или) электрохимическими свойствами молекул. Первые исследования Норриса, проведенные на карии (*Carya*), показали, что от карии сердцевидной (*C. cordiformis*) и карии овальной (*C. ovata*) короеда *S. multistriatus* отпугивает юглон (5-гидрокси-1,4-нафтохинон). В интактных здоровых клетках карии это вещество содержится в основном в виде глюкозида, хотя и в атмосфере вокруг здоровых деревьев оно содержится в улавливаемых количествах. Когда клетки растения разрушаются или оно испытывает стрессовое воздействие (как во время засухи), а также в случае заболевания в атмосферу выделяются дополнительные количества юглона. По данным Норриса, если дерево карии заболевает необратимо, то оно больше не выделяет юглон и на нем появляются вторичные хищники и паразиты, нападающие на умирающие деревья этого и других видов.

Последующие исследования Норриса на черном орехе (*Juglans nigra*) показали, что у этого вида юглон является основным репеллентом для *S. multistriatus*. Против короеда были испытаны несколько 1,4-нафтохинонов, и оказалось, что с повышением окислительно-восстановительного потенциала вещества отпугивающий эффект проявляется ярче. Замещение водорода в молекуле на гидроксильные группы (— ОН) неизменно усиливало действие нафтохинона как репеллента или ингибитора питания больше, чем на то указывал относительный окислительно-восстановительный потенциал.

Репеллент американского хлопкового долгоносика был обнаружен в экстракте аттрактанта из растений хлопчатника. Удаление этого репеллента усиливало эффективность аттрак-

танта. Первые исследования в этом направлении позволяют предположить, что в растениях хлопчатника и других растениях-хозяевах американского хлопкового долгоносика аттрактант и репеллент могут содержаться в определенном соотношении, что облегчает нам задачу по выявлению растений-хозяев этого вредителя.

Вообще говоря, представляется вероятным, что только относительно летучие соединения служат настоящими репеллентами в химических взаимодействиях между растениями и насекомыми. Для многих репеллентов, продуцируемых самим насекомым, летучесть необязательна, поскольку эти репелленты, как правило, с силой выбрасываются в направлении потенциального врага.

Детерренты

Многие из гликоалкалоидов, содержащихся в различных видах семейства пасленовых, являются пищевыми детеррентами (ингибиторами питания) или даже ядами для колорадского жука. Такие соединения, содержащиеся в растениях картофеля, как соланин и хаконин, не оказывают на колорадского жука никакого видимого влияния [35]. Томатин в растениях томата, лептины в *Solanum chacoense*, соладульцин в *S. dulcamare* и тетрозид в *S. acaulia* — все это пищевые детерренты для колорадского жука. В некоторых видах пасленовых содержатся два других вещества, служащие пищевыми детеррентами, а иногда и токсинами для колорадского жука. Это капсаицин, красящее вещество красного перца, и никотин в растениях табака. Поскольку никотин синтезируется в корнях, растение табака, привитое на корень растения картофеля, будет лишено никотина и будет поедаться колорадским жуком. Вместе с тем растение картофеля, привитое на корень табака, становится устойчивым к колорадскому жуку.

В корнях рапса (*Brassica napus*) естественным пищевым детеррентом является горчичное масло (2-фенилэтилизотиоцианат), а в корнях пастернака (*Pastinaca sativa*) — миристицин (5-аллил-1-метокси-2,3-метилендиоксибензол) [60, 61]. Эти соединения обладают детеррентными и инсектицидными свойствами по отношению к плодовой мушке (*Drosophila melanogaster*), комнатной мухе (*Musca domestica*), мучному хрущаку, личинкам комара (*Aedes aegypti*), паутинному клещу (*Tetranychus atlanticus*), гороховой тле (*Acrythosiphon pisum*) и божьей коровке (*Epilachna varivestis*).

Личинки моли *Euchelia jacobaeae* питаются на многих видах крестовника (*Senecio*), кроме *S. viscosus*, густо покрытого железистыми волосками [62]. Однако, если при помощи спирта удалить с растения выделения этих волосков, гусеницы этой

моли начинают питаться на нем. Вместе с тем при опрыскивании этим веществом листьев тех видов крестовника, которые обычно поедаются гусеницами, насекомые начинают избегать их.

Сирийская роза (*Hibiscus syriacus*) содержит сильнодействующее вещество, препятствующее американскому хлопковому долгоносику питаться и откладывать яйца [63]. Однако, если удалить чашечку цветка сирийской розы, хлопковый долгоносик беспрепятственно питается и откладывает яйца на этих растениях, равно как и на растениях хлопчатника. Из экстракта чашечек сирийской розы было выделено нелетучее водорастворимое вещество, оказавшееся сильным ингибитором питания долгоносиков. Вещество, подавляющее питание хлопкового долгоносика, было также обнаружено в фильтрате водного экстракта тунговой муки — побочного продукта, получающегося при экстрагировании масла из семян тунга (*Aleurites fordii*) [64]. Это же или родственное ему вещество содержится и в тунговом масле, но в большей концентрации. Указанный детеррент легко растворим в воде, устойчив к умеренному нагреванию и медленно испаряется. Усиление детеррентного действия прямо пропорционально повышению концентрации вещества.

Cocculus trilobus служит растением-хозяином для двух японских бабочек, высасывающих сок из его плодов, но никакие другие насекомые на него не нападают [65]. Из свежих листьев этого растения были выделены два алкалоида. Один из них был идентифицирован как пищевой детеррент изоболдин, а второй — как инсектицид, названный коккулолидином.

Было замечено, что листья японского кустарника *Clerodendron tricotomum* не поедаются насекомыми. Тесты на питание, проведенные со специально отобранными насекомыми, подтвердили, что в его листьях содержатся пищевые детерренты. Два из них были выделены и названы клеродендрином А и клеродендрином В [65]. Относительно небольшие их количества, 200—300 частей на миллион, не дают насекомым питаться и на их обычных хозяевах. С помощью этих детеррентов можно предотвратить нападение вредителей на растения риса.

Листья другого японского кустарника, *Parabenzoin trilobum*, не подвержены нападению гусениц совки *Prodenia litura*, а неочищенный экстракт его листьев препятствует питанию этого насекомого на листьях обычных его хозяев [65]. Из экстракта были выделены два активных пищевых детеррента, получившие название широмодиолдиацетат и широмодиальмоноацетат.

Кукурбитацины, о которых ранее говорилось как о мощных пищевых стимуляторах листоеда, одновременно являются пищевыми детеррентами для медоносной пчелы и настоящей осы [37]. Лист бостонского папоротника содержит водораствори-

мый пищевой детеррент, эффективный против гусениц подгрызающих совок [66].

При обсуждении репеллентов уже говорилось о возможной взаимосвязи между концентрацией ДГМБО в растениях кукурузы и ее устойчивостью к кукурузному мотыльку. Однако в растениях кукурузы ДГМБО содержится только в комбинации с глюкозой, т. е. в виде глюкозида. Когда челюсти мотылька разрывают ткани растения, глюкозид, попадая в организм насекомого, быстро переваривается, разлагаясь до глюкозы и ДГМБО. Следовательно, вполне возможно, что ДГМБО действует главным образом как пищевой детеррент, и лишь немного — как репеллент. Для него характерны также и инсектицидные свойства. Гусеницы кукурузного мотылька, питающиеся на устойчивых сортах кукурузы, медленнее развиваются, меньше весят, линька у них проходит не так успешно, а развившиеся из этих гусениц бабочки откладывают меньше яиц по сравнению с теми особями, которые питаются на восприимчивых растениях [67]. ДГМБО также способствует развитию устойчивости кукурузы к хлопковой совке (*Heliothis zea*) [63].

Холестерол, как известно, имеет большое значение в питании многих насекомых; однако Чиппендейл и Редди [68] установили, что холестеролацетат, холестеролмиристат и холестерололеат являются пищевыми детеррентами для юго-западной кукурузной огневки (*Diatraea grandiosella*). Сам холестерол никакого влияния на насекомых не оказывает.

В популяциях лядвенца рогатого (*Lotus corniculatus*) некоторые растения, содержащие цианогенный глюкозид, при повреждении выделяют синильную кислоту. Таким растениям насекомые досаждают меньше, чем их «нецианогенным» соседям [69].

Саранча и кузнечики, перед этим нормально питавшиеся, могут отвергать некоторые потенциальные кормовые растения, не пробуя их, а просто исследуя поверхность растения максиллярными щупиками или ротовыми частями. Так, исследовав поверхность листьев некоторых растений максиллярными щупиками, *Chorthippus parallelus* находит их непригодными в пищу; сходная реакция отмечалась и у *Chortoicetes terminifera* [70, 71]. Опыты с экстрактами из поверхностных тканей листьев мятлика (*Poa annua*) и маргаритки (*Bellis perennis*) показали, что саранча (*Locusta*) может различать по составу воск, покрывающий листья различных растений [72]. Пробуя кусочки поверхностных тканей конских бобов (*Vicia faba*), гороховая тля (*Acyrthosiphon pisum*) реагирует на некоторые содержащиеся в них химические вещества (н-алканы) и способна различать родственные соединения с разной длиной углеродной цепи [73].

Во время сезона дождей на Коста-Рике вручную дефолиировали несколько тыквенных деревьев (*Crescentia alata*). Образовавшиеся на этих деревьях новые листья подверглись разрушительному нападению взрослых жуков-листоедов (*Oedionychus* sp.) и были съедены, хотя листья на контрольных деревьях оставались неповрежденными [74]. На некоторых деревьях листья были полностью уничтожены жуками. Все опытные деревья вновь образовали листья и снова были атакованы жуками, хотя на этот раз поражение не было таким серьезным. Дело в том, что жуки этого вида специфичны к хозяину, листья же тыквенного дерева, по-видимому, съедобны для них только в течение короткого времени, когда они незрелые. Было высказано предположение, что накапливающиеся в растении с течением времени вторичные продукты с детеррентными свойствами могут сделать листья несъедобными для жука.

Проводившиеся в Англии наблюдения позволили установить, что на листьях дуба обыкновенного (*Quercus robur*) питается больше различных видов бабочек, в том числе молей, чем на листьях любого другого вида деревьев [75]. Появляясь на листьях дуба весной, большинство видов насекомых, как правило, уже в мае образовывали популяции, характеризующиеся большой плотностью. Иногда зараженность бывала такой сильной, что в конце мая — начале июня деревья полностью лишались листьев. Концентрация танинов в листьях повышалась от 0,5 % в сухой массе листьев в апреле почти до 5,0 % в сентябре. Конденсированные танины не появлялись в листьях до конца мая [76]. Таким образом, период наиболее интенсивного нападения насекомых на листья дуба совпадал с периодом, когда общая концентрация танинов была низкой, а конденсированные танины практически отсутствовали.

Описанная для тыквенного дерева и дуба обыкновенного связь между возрастом растения или его строением и концентрацией пищевых детеррентов отнюдь не является общим правилом. Часто наблюдается как раз обратная картина. Так, проростки трав гораздо менее привлекательны для саранчи и кузнечиков, чем зрелые листья того же вида [77]. После пяти часов голодания нимфы *Locusta migratoria* съедали в девять раз больше пищи, питаясь на зрелых листьях, чем на листьях проростков того же вида. Это явление было проверено на двадцати различных травах (рис. 10). Как правило, проходило не менее четырех недель после посева, прежде чем насекомые начинали поедать молодые растения в тех же количествах, что и зрелые. Молодые проростки райграса (*Lolium perenne*) характеризуются высоким содержанием галостахина — алкалоида, препятствующего питанию *Locusta*; по мере созревания растений его концентрация снижается. Наиболее высокие концентра-

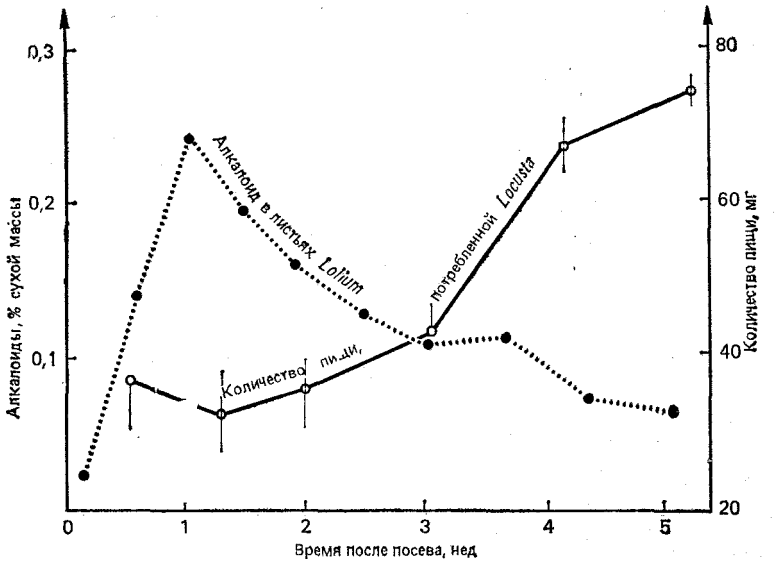

Рис. 10. Взаимосвязь между количеством пищи, поглощенной нимфами *Locusta*, и содержанием алкалоида в многолетнем райграсе (*Lolium perenne*). (Из E. A. Bernays, R. F. Chapman, «Antifeedant properties of seedling grasses». В кн.: «The Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction», ed. T. Jermy, с разрешения Plenum Press.)

ции алкалоидов грамина и горденина отмечаются в проростках растений ячменя (виды *Hordeum*). Оба этих вещества являются пищевыми детеррентами для саранчи *Melanoplus bivittatus*. Следует напомнить, что ДГМБО, пищевой деттерент кукурузного мотылька, также содержится в проростках кукурузы в больших количествах, чем в более взрослых растениях.

На среднем западе США бактериальный вилт, вызываемый *Erwinia tracheiphila*, переносится к растениям дыни канталупы (*Cucumis mello*) в основном полосатым листоедом (*Acalymma vittata*). В связи с этим 1643 интродуцированных формномеров *Cucumis mello*, 19 интродуцентов других видов *Cucumis* и 62 промышленных американских сорта дыни были обследованы на присутствие пищевых детеррентов или устойчивость к этому жуку-переносчику [78]. 13,3 % всех испытанных номеров *C. mello*, 42 % интродуцентов других видов рода *Cucumis* и 29 % промышленных сортов жук либо вовсе не использовал в пищу, либо использовал в очень небольшой степени. Пищевые детерренты идентифицированы не были.

По данным Норриса [58], флавоноиды, содержащиеся в яблоне, тополе (*Populus deltoides*), белой акации (*Robinia*

pseudoacacia) и дубе (*Quercus macrocarpa*), препятствуют питанию на этих деревьях вязового короеда. Кумарины из конского каштана (*Aesculus octandra*) и ясеня (*Fraxinus americana*) мешают насекомым питаться и, возможно, отпугивают их. Пищевыми детеррентами для данного вида короеда служат, кроме того, два алкалоида — грамин из клена ясенелистного (*Acer negundo*) и клена серебристого (*A. saccharinum*) и магнолин из *Magnolia acuminata.*

В растениях устойчивых к злаковой тле (*Schizaphis graminum*) линий ячменя содержатся сравнительно большие количества бензилового спирта, тогда как в чувствительных линиях бензилового спирта мало или нет вовсе [79]. Если делянки с чувствительными линиями ячменя обработать 0,01 % раствором бензилового спирта, а затем допустить к растениям злаковых тлей, то никакого повреждения растений не происходит. Следовательно, это вещество является пищевым детеррентом для злаковой тли.

Вещества, образующие пену в водных растворах и горькие на вкус, получили название сапонинов. Сапонины из семян бобовых являются пищевыми детеррентами для оранжерейной тли *Myzus persicae* [80]. Помимо токсичного действия на некоторых насекомых, питающихся семенами растений, сапонины, по-видимому, способны играть важную роль как детерренты. Существующие в природе сапонины с инсектицидными свойствами мы рассмотрим в первой части гл. 6.

Сесквитерпеновые лактоны — это терпеноидные соединения с 15 атомами углерода, обычно составляющие так называемые «горечи» в растениях. Естественно предположить, что они могут действовать как пищевые детерренты. Известно более 600 сесквитерпеновых лактонов, из которых почти 90 % содержатся в растениях семейства сложноцветных (Compositae). Одно из таких соединений, глауколид-А, присутствует в некоторых видах вернонии (*Vernonia*). В опытах, когда на растения вернонии помещали гусениц шести видов бабочек и молей, это вещество служило пищевым детеррентом для всех насекомых, хотя сила воздействия несколько варьировала в зависимости от вида [81]. Глауколид-А также препятствовал оплодотворенным самкам некоторых других видов молей откладывать яйца.

Перелетная саранча *Locusta migratoria* питается на большинстве видов трав, но почти всегда отвергает нетравянистые растения, даже не пробуя их. Если в чрезвычайно привлекательные для саранчи вафли из пшеничной муки добавить экстракт из любого некормового растения, некоторые не будут есть даже это лакомство. Кобылка *Chorthippus parallelus* также питается на травах, и ее реакции в тестах с экстрактами из растений-нехозяев сходны с описанными для саранчи. Одно из

любимых блюд кобылки, трава *Holcus*, отвергалась этим насекомым, если растения содержали кумарин, поглощенный ими из водного раствора. Бернис и Чепмен [39] пришли к выводу, что пригодность или непригодность какого-либо растения в пищу травоядным саранчовым определяется наличием или отсутствием пищевых детеррентов. При полном отсутствии детеррентов питание инициируется и поддерживается пищевыми стимуляторами; продолжается оно до тех пор, пока от рецепторов растяжения, расположенных в передней кишке насекомого, не поступят определенные сигналы и не прекратят его по принципу обратной связи.

Интересным последствием химической защиты растений явилось накопление в организме некоторых насекомых веществ, продуцируемых их растениями-хозяевами, что обезопасило этих насекомых от нападения некоторых хищников. В Северной Америке классическим примером подобного явления служит бабочка-данаида (*Danaus plexippus*), с помощью окраски сигнализирующая потенциальным врагам о своей непригодности в пищу [82]. Полученные экспериментальные данные показывают, что некоторые виды птиц, по крайней мере из двух семейств, находят эту бабочку малопривлекательной по сравнению с контрольными. *Danaus plexippus* питается на растениях семейства ластовневых (Asclepiadaceae), хорошо известного в фармакологии, поскольку многие его представители содержат большие количества гликозидов, оказывающих действие на сердце (так называемых сердечных гликозидов). Общее влияние этих веществ на позвоночных заключается в снижении частоты сокращений сердца и увеличении их амплитуды. Высокие дозы сердечных гликозидов при внутривенном введении вызывают развитие сердечной недостаточности и смерть. При приеме таких доз внутрь (перорально) возникает тошнота и рвота, что может предотвратить смертельный исход. Бабочки-данаиды, питающиеся исключительно на таких ластовневых, содержат большие количества этих сердечных гликозидов [82], причем, по данным Брауэра и др. [83], они не образуются в организме самого насекомого, а накапливаются в результате поедания растений. Некоторые птицы после небольшого печального опыта, как правило, приучаются избегать их. Имеются сообщения и о других подобных примерах.

Химические вещества замедленного действия

Многие химические соединения, которые насекомые ассимилируют из растений-хозяев или других источников пищи, не вызывают немедленных поведенческих реакций, но оказывают чрезвычайно важное воздействие замедленного характера на

рост, гормональные изменения, половую дифференцировку и другие жизненные функции насекомых. Есть вещества, оказывающие как немедленное, так и отсроченное действие на один и тот же вид насекомого; вместе с тем одно и то же вещество может по-разному влиять на разных насекомых.

Как уже говорилось, гусеницы бабочек и молей питаются на листьях дуба главным образом весной, и это, очевидно, объясняется тем, что общее содержание танинов в листьях весной бывает ниже, а конденсированные танины практически отсутствуют. Личинок зимней пяденицы (*Operophtera brumata*) выращивали в лабораторных условиях на искусственной диете, содержащей казеин [75]. Введение в рацион лишь 1 % танина из сентябрьских листьев дуба вызывало значительное замедление роста личинок и снижение массы куколок. Из-за высокой смертности насекомых во время опытов не удалось установить, снижают ли танины в конечном итоге вес особей и их плодовитость, но их отрицательное влияние на выживание куколок несомненно.

Злаковая тля — один из самых опасных вредителей злаковых культур в США. При благоприятных условиях она может сильно повреждать или даже полностью уничтожать чувствительные к ней культуры. Выяснение природы устойчивости растений-хозяев к злаковой тле очень важно при выведении сортов, устойчивых к этому вредителю. Как уже отмечалось, бензиловый спирт служит пищевым детеррентом в некоторых устойчивых сортах ячменя. Злаковые культуры продуцируют огромное количество продуктов вторичного метаболизма, многие из которых повышают их устойчивость к нападению насекомых. Тодд и др. [84] провели исследование влияния химических соединений на рост и размножение злаковой тли. Было испытано множество флавоноидов, некоторые производные бензола, бензойной кислоты, бензальдегида и коричной кислоты, а также некоторые смешанные соединения. Очень небольшие количества испытываемых веществ ($3{,}75 \cdot 10^{-4}$ М или меньше) добавляли к пище, состав которой был известен. Многие из этих веществ замедляли рост злаковой тли, снижали численность и выживаемость потомства. Среди насекомых, в пищу которых вводили ванилиновую, синаповую, сиреневую, гентизиновую или феруловую кислоты, выживание составляло менее 20 %. Поскольку многие из этих соединений присутствуют в листьях ячменя, вполне вероятно, что устойчивость ячменя к злаковой тле по крайней мере частично обусловлена наличием некоторых фенольных и флавоноидных соединений.

Гусеницы парусника питаются исключительно растениями семейства зонтичных. Разумеется, в садах и других местах, часто посещаемых этой бабочкой, в ее распоряжении имеются ра-

стения многих других семейств, в том числе и Cruciferae. Почему же в естественных условиях гусеницы парусника не используют виды крестоцветных в пищу? Чтобы выяснить это, Эриксон и Фини [85] выращивали гусениц на листьях сельдерея, погруженных в раствор синигрина, обычного для крестоцветных горчичного глюкозида. На питание насекомых синигрин не оказывал существенного влияния, но заметно задерживал их рост и развитие. В концентрации 0,1 % сырой массы листа или больше синигрин вызывал 100 %-ную гибель личинок. Таким образом, горчичные глюкозиды, по-видимому, выполняют в семействе крестоцветных защитную функцию.

Бейли и др. [86] произвели имплантацию яиц американского хлопкового долгоносика в почти 12 линий хлопчатника, представляющих пять видов и один межвидовой гибрид. Они установили, что некоторые линии существенно различались по числу появившихся на них взрослых особей насекомых, их массе и числу дней, требующихся для развития. Очевидно, линии, характеризовавшиеся абсолютной или частичной устойчивостью к хлопковому долгоносику, обладали какими-то свойствами, обусловливающими их тормозящее действие на насекомых, хотя указанным авторам не удалось идентифицировать эти особенности.

Цикадка *Amrasca devastans* — один из наиболее опасных вредителей хлопчатника в Индии. Она питается также и на других культурных растениях, включая гибискус (*Hibiscus esculentus*) и клещевину (*Ricinus communis*). Были проведены исследования с целью определить механизм устойчивости некоторых сортов хлопчатника к этому насекомому [87]. Из шести сортов хлопчатника, обследованных в период пика активности цикадки, два обладали высокой устойчивостью, два имели среднюю устойчивость и два были крайне чувствительны. Как выяснилось, насекомые предпочитают откладывать яйца на чувствительных сортах. Более того, выживаемость нимф составляла на высокоустойчивых сортах 33—50 %, на сортах со средней устойчивостью — 75 % и на чувствительных сортах — 92—96 %. Нимфальный период на устойчивых сортах также был на 3—4 сут продолжительнее, чем на чувствительных. Однако никаких конкретных данных, которые могли бы объяснить замедленное действие устойчивых сортов на насекомых, получено не было. Весьма возможно, что в данном случае определенную роль играют вторичные продукты метаболизма растений, но этот вопрос требует дальнейшего изучения.

У всех видов растений рода *Gossypium* на надземных частях имеются железы. Содержимое этих желез токсично для беспозвоночных животных, в том числе и для насекомых [6]. Три химических соединения из этих желез — госсипол, кверцетин и

рутин, по данным Льюкфара и Мартина [88],— подавляют рост гусениц хлопковой и табачной совок, и все три соединения заметно снижают число гусениц, достигающих стадии куколки. При добавлении к корму 0,2 % госсипола стадии куколки достигали менее 30 % гусениц обоих видов. Для табачной совки кверцетин был даже более токсичен; менее 30 % гусениц достигали стадии куколки при введении в рацион 0,1 % этого вещества. Однако для хлопковой совки кверцетин был гораздо менее токсичен, чем госсипол. Рутин был еще менее ядовитым для обоих видов насекомых по сравнению с кверцетином или госсиполом. Льюкфар и Мартин считают, что выведение сортов хлопчатника с высоким содержанием этих веществ могло бы повысить их устойчивость к хлопковой совке. Между прочим, линии с высоким содержанием госсипола были обнаружены среди одичавших хлопчатников.

Риз и Бек [89, 90] исследовали хроническое действие небольших количеств различных аллелохимикатов на совку-ипсилон (*Agrotis ipsilon*). Это насекомое выбрали для исследований потому, что оно питается на самых разных растениях-хозяевах и, следовательно, подвергается воздействию широкого спектра вторичных растительных метаболитов. Включая эти соединения в искусственную диету, Риз и Бек изучили влияние 37 широко распространенных веществ, большинство из которых были обычными для растений фенольными соединениями или их окисленными формами (хинонами). Из 37 оказалось токсичными только 10 веществ, тогда как 25 веществ задерживали рост и окукливание гусениц, снижали массу куколок. Другими словами, они оказывали замедленное действие. Подобное влияние, оказываемое растением-хозяином на насекомых, не всегда спасало его от частичного истребления, однако там, где какой-то вид насекомого подвергается достаточно вредным воздействиям, больше шансов избежать нападения многочисленных популяций на конкретный вид растения. Риз и Бек [89] считают, что, поскольку высокочувствительные растения не способны продержаться долго, такая частичная устойчивость весьма распространена даже среди растений-хозяев и они, как правило, содержат небольшие количества разных ядовитых веществ.

Из растений сои был выделен ингибитор протеазы личинок мучного хрущака, и, как известно, подобные ингибиторы содержатся во всех видах бобовых, считающихся устойчивыми к повреждению мучным хрущаком (протеаза — фермент, расщепляющий белок [6]). Поскольку эти ингибиторы специфичны к данному виду мучного хрущака, есть возможность вывести сорта семян с большим содержанием соответствующих специфических ингибиторов протеазы. Это способствовало бы развитию

у семян некоторой устойчивости к повреждению при хранении.

Пять различных сапонинов из семян сои подавляли рост личинок булавоусого мучного хрущака *Tribolium castaneum* и препятствовали окукливанию личинок зерновки *Callosobruchus maculatus* [80]. Действие одиннадцати алкалоидов на личинок испытывали, вводя их в постоянный рацион зерновки *C. maculatus*, состоящий из семян вигны китайской. Девять из них вызывали гибель всех насекомых в самой низкой из испытанных концентраций — 0,1 %; два других в той же концентрации заметно тормозили размножение жука [91]. При добавлении в концентрации 5 % к пище большинство из 24 небелковых аминокислот, обнаруженных в семенах, оказывали губительное действие на личинок зерновки. Некоторые значительно сокращали число развившихся взрослых жуков.

Влияние сесквитерпенового лактона глауколида-А, попадающего в организм насекомого с пищей, на рост и развитие личинок некоторых бабочек и молей изучали, добавляя это вещество к искусственному рациону в концентрациях до 0,5 % сухой массы (рис. 11) [81]. В опытах использовали гусениц подгрызающих совок *Spodoptera eridania, S. frugiperda, S. ornithogalli*, совки ни (*Trichoplusia ni*) и совки виргинской (*Diacrisia virginica*). Через 14 дней каждую выжившую гусеницу взвешивали, а затем давали ей завершить полный жизненный цикл на той же диете. Рост гусениц подгрызающих совок сильно задерживался при введении в рацион глауколида-А. В соответствующих тестах указанные гусеницы избегали пищи, содержащей это вещество. В то же время совка ни и *Diacrisia virginica* не теряли в массе, питаясь кормом с добавлением глауколида-А (рис. 12). При наличии этого вещества в рационе число дней до окукливания увеличивалось для всех видов кроме *Diacrisia virginica*. Таким образом, жизненный цикл некоторых насекомых, питающихся на растениях, содержащих сесквитерпеновые лактоны, удлиняется, а значит, возрастает риск подвергнуться нападению хищников, паразитов, патогенных микроорганизмов и попасть в неблагоприятные погодные условия. Число поколений за активный период у таких насекомых будет меньше, что в конечном итоге приведет к уменьшению размеров их популяций. У *Spodoptera eridania* и *S. frugiperda*, получавших с пищей глауколид-А, значительно снизился процент выживаемости гусениц, куколок и взрослых особей. Уменьшение числа выживших особей было особенно заметным на ранних возрастных стадиях.

Надо сказать, что замедленные воздействия продуктов вторичного метаболизма растений на поведение насекомых изучены гораздо хуже, нежели немедленные воздействия. Однако среди уже полученных результатов есть настолько поразительные, что необходимость продолжения подобных исследований очевидна.

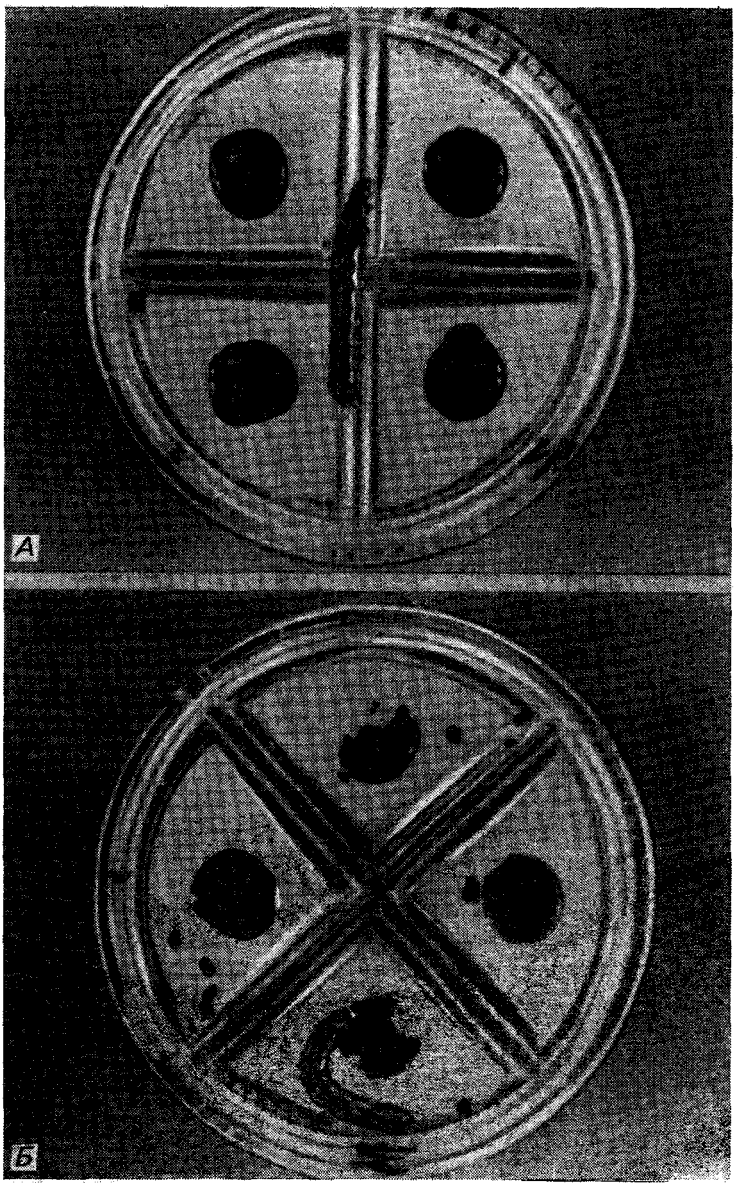

Рис. 11. Тест на предпочтительное питание гусениц подгрызающей совки *Spodoptera eridania* на кубиках из агара с добавлением пудры из различных видов *Vernonia*. *А*. Начало теста. *Б*. Окончание теста. (Из Burnett et al., «The role of sesquiterpene lactones in plant-animal coevolution». В кн.: «Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution», ed. J. B. Harborne. Academic Press Inc., London, Ltd.)

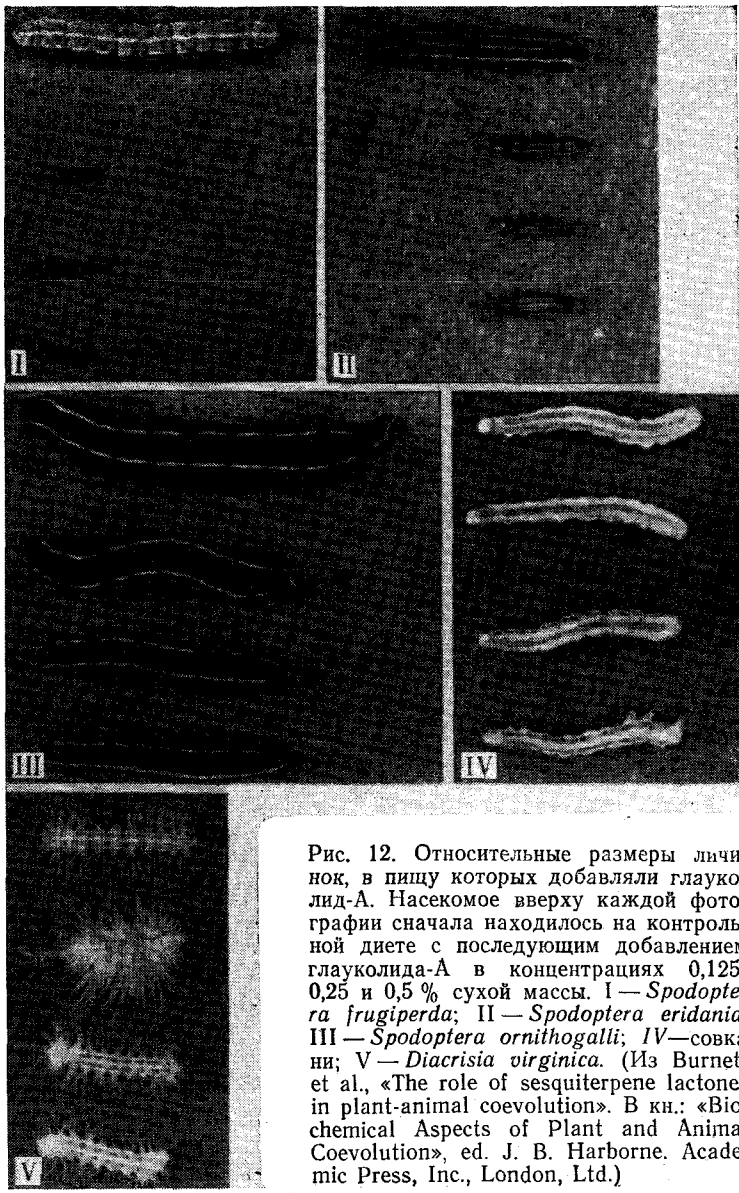

Рис. 12. Относительные размеры личинок, в пищу которых добавляли глауколид-А. Насекомое вверху каждой фотографии сначала находилось на контрольной диете с последующим добавлением глауколида-А в концентрациях 0,125, 0,25 и 0,5 % сухой массы. I — *Spodoptera frugiperda*; II — *Spodoptera eridania*; III — *Spodoptera ornithogalli*; *IV*—совка ни; V — *Diacrisia virginica*. (Из Burnett et al., «The role of sesquiterpene lactones in plant-animal coevolution». В кн.: «Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution», ed. J. B. Harborne. Academic Press, Inc., London, Ltd.)

Химические аттрактанты и опыление насекомыми

Растения, имеющие хозяйственное значение, делятся на две категории: самоопыляемые, способные давать плоды и семена при опылении собственной пыльцой, и перекрестноопыляемые, неспособные к самоопылению, которые для образования семян и плодов должны быть опылены пыльцой других растений того же вида. Некоторые самоопыляемые виды автоматически опыляются пыльцой с их собственных цветков. Другие устроены так, что для переноса пыльцы из пыльников на рыльца нуждаются в содействии ветра или насекомых. Следует отметить, что если самоопыляемые растения опыляются перекрестным путем, то они способны образовать семян и плодов больше или лучшего качества, чем при самоопылении. Основным агентом опыления сельскохозяйственных и некоторых других видов злаков служит ветер, тогда как большинство культурных растений с бросающимися в глаза ярко окрашенными и пахучими цветками опыляются насекомыми [92]. Таким образом, привлечение соответствующих насекомых-опылителей цветками очень важно в земледелии.

Из насекомых-опылителей сельскохозяйственных растений наибольшее значение имеют одиночные пчелы, шмели и медоносные пчелы [92]. Цветки культурных растений часто посещают и другие насекомые, но большинство из них, как правило, не играют важной роли в опылении. Их тело не покрыто достаточным количеством волосков, и характер их поведения не соответствует тому, который необходим для переноса пыльцы из пыльников на рыльца посещаемых ими цветков. Кроме того, в отличие от пчел, которые последовательно и методично делают сбор с цветков, чтобы запастись пищей для потомства, большинство других насекомых занимаются этим только для удовлетворения собственной сиюминутной потребности в пище и помимо пыльцы, собираемой с цветков, используют другие виды корма. В этой группе насекомых наиболее важными опылителями считаются представители отряда двукрылых (Diptera), в том числе различные виды родов *Eristalis*, *Syrphus*, *Platycheirus*, *Rhingia*, *Calliphora*, *Lucilia*, *Sarcophaga*, *Bibio*, *Dilophus* и *Bombylius* [92].

В природе популяции насекомых-опылителей обычно достаточно велики, чтобы опылить местные растения. Однако на больших полях, занятых одной цветущей культурой, диких опылителей может оказаться слишком мало и урожай может быть снижен из-за отсутствия полного опыления. Кроме того, при чистой и интенсивной обработке почвы уничтожаются гнезда диких насекомых-опылителей и многие природные источники их пищи. Широкое применение пестицидов также может послужить

причиной гибели многих естественных опылителей. Для большинства культур нехватку диких опылителей можно возместить только колониями медоносных пчел. С незапамятных времен человек содержит медоносных пчел в ульях ради меда и воска. Следовательно, при необходимости их легко можно использовать для опыления. По расчетам получается даже, что пчелы в несколько раз более ценны как опылители, чем как производители меда и воска [92]. Опылительный потенциал одной пчелиной семьи чрезвычайно велик, так как пчелы делают за год до четырех миллионов вылетов, а каждая пчела посещает в среднем сто цветков за один вылет.

Как мы уже говорили, Юбер еще в 1821 г. показал, что пчел привлекает запах цветков [93]. Определенную роль играют также окраска и форма цветков. Можно даже доказать, что распознавание окраски является составной частью химического взаимодействия, поскольку многие красящие пигменты в цветках, например флавоноиды, являются продуктами вторичного метаболизма растений. Однако в данном случае нас интересует необычайно тонкое обоняние медоносных пчел. У медоносных пчел и шмелей можно выработать условный рефлекс на такие запахи, которые человек уловить не в состоянии. Находясь на некотором расстоянии, пчелы руководствуются общей формой растения или цветка и особенно его окраской; в непосредственной же близости от цветка именно его запах служит им сигналом к посадке на цветок [92]. Хотя за один вылет медоносная пчела обычно посещает цветки только одного вида [94], в разное время дня пчелы собирают пыльцу с различных растений, а в течение вегетационного периода — со многих видов [92]. По-видимому, их привлекают многие запахи.

Лепейдж и Бок [95] показали, что в пыльце некоторых растений аттрактантом служит часть липидного материала и свободная жирная кислота. Впоследствии жирная кислота из собранной пчелами пыльцы была идентифицирована Хопкинсом и др. [96] как трипеларгоновая кислота с неразветвленной цепью из 18 атомов углерода (октадека-*транс*-2, *цис*-9, *цис*-12-триеновая кислота). Как выяснилось, она является мощным аттрактантом для медоносных пчел. Для идентификации использовали экстракты пыльцы золотарника (*Solidago*) и некоторых представителей бобовых (*Melilotus*, *Trifolium*, *Lotus*).

Желающих получить более подробные сведения о культурах, нуждающихся в опылении насекомыми, мы отсылаем к работе Фри «Опыление культурных растений насекомыми» [92]. В ней рассматривается большинство известных и многие не столь известные культурные растения, которые, как полагают, опыляются насекомыми. Автор приводит данные о влиянии на урожай увеличения числа возможных опылителей.

Оказываясь во время сбора вблизи от источника пищи, рабочие пчелы часто выделяют феромон из желез Насонова. Этот феромон чрезвычайно привлекателен для других пчел-сборщиц и, по-видимому, стимулирует сбор [27]. Интересно, что он не специфичен ни для колонии, ни для расы. Синтетический феромон Насонова мог бы оказаться полезным при дрессировке пчел на посещение культур с малой привлекательностью, что имело бы большое хозяйственное значение.

Использование феромонов матки для стимуляции активности сбора у медоносных пчел — другое перспективное направление применения феромонов [27]. При воздействии на небольшие пчелиные семьи без маток такими феромонами матки, как синтетическая 9-оксодеценовая кислота, или полными маточными экстрактами эти семьи «работали» гораздо активнее контрольных. В тех случаях, когда опасность отравления пестицидами слишком велика, чтобы можно было рисковать нормальными пчелиными семьями, можно использовать для опыления невосстановимые безматочные колонии.

Привлекаемые широким спектром химических аттрактантов медоносные пчелы посещают цветки многих видов растений. Что же касается химических соединений, первоначально привлекающих пчел-разведчиц к определенным цветкам, то о них мы знаем очень мало. Поэтому здесь будет уместно обратить внимание на тех немногих насекомых-опылителей, которые связаны с одним или несколькими видами растений, даже если эти растения не являются культурными. Большинство растений, которые нам предстоит обсудить, имеют экономическое значение.

Ван дер Пэйл и Додсон [97] считают, что жуки, многие мухи и некоторые пчелы, опыляя связанные с ними виды орхидей, пользуются почти исключительно обонянием. Громадное разнообразие запахов, издаваемых цветками орхидных, обеспечивает практически неисчерпаемые возможности для изучения специфичности насекомых-опылителей. По данным ван дер Пэйла и Додсона, орхидные часто вводят в заблуждение насекомых, распространяя такие же неприятные запахи, что и гниющие организмы. В других случаях насекомые способны воспринимать и распознавать такие запахи орхидей, которые человек уловить не может. Разновидности одного вида орхидей, произрастающие в разных районах, иногда образуют разные запахи, как, например, в случае орхидеи-бабочки (*Phalaenopsis amabilis*), у которой только форма, растущая на Новой Гвинее, имеет сильный сладковатый запах. Иногда в одном цветке специальные железы продуцируют различные запахи. У орхидеи *Arachnis flos-aeris* мускусно-подобный запах выделяет только верхняя часть срединного чашелистика, причем он достаточно удален от колонки, включающей тычинки и столбик пестика. У цветков многих ор-

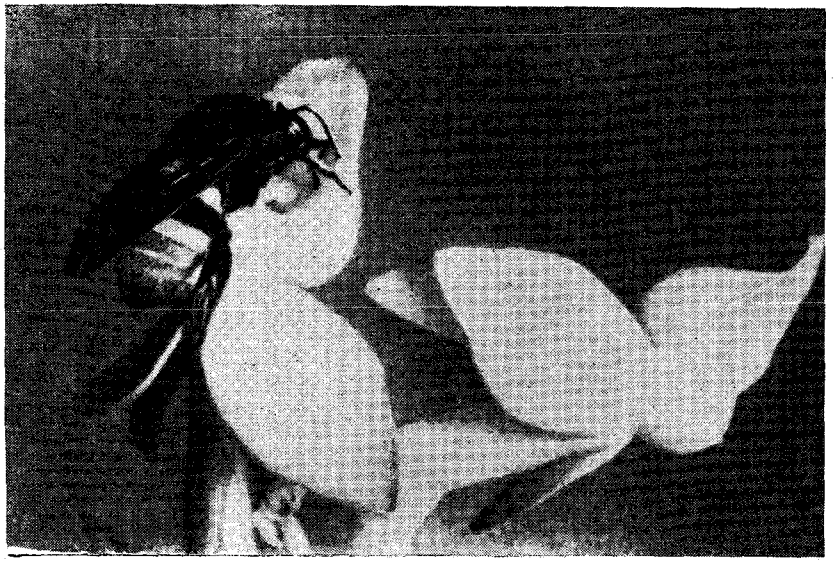

Рис. 13. Самец *Eulaema cingulata* на губе цветка орхидеи *Catasetum eburneum.* (Из L. van der Pijl, C. H. Dodson, «Orchid Flowers: Their Pollination and Evolution», с разрешения авторов.)

хидных один лепесток видоизменен в так называемую губу, образующую посадочную площадку, а у *Maxillaria rufescens* образование ванилина ограничено участками губы вокруг пищевых волосков. У некоторых орхидных запах имеют только лепестки, а у других, например у видов *Dendrobium,*— только спирально закрученные роговидные отростки.

Орхидея *Diuris* привлекает только специфических опылителей — самцов пчел, которые и остаются в цветках одурманенные их ароматом. Представители подтриб Catasetinae и Stanhopeinae семейства орхидных испускают сильный аромат, оказывающий поразительное влияние на самцов одиночных пчел *Euglossa.* Многие виды в этих подтрибах привлекают только специфические виды пчел, причем, как выяснилось, для привлечения разных видов опылителей у разных видов орхидей синтезируются и разные химические соединения [98]. Ароматы девяти видов орхидей и гибрида, принадлежащих к роду *Catasetum,* были проанализированы методом газовой хроматографии. Ингредиенты пяти из девяти исследованных запахов оказались очень сходными в количественном и качественном отношениях, причем соответствующие пять видов орхидей опылялись одной и той же пчелой *Eulaema cingulata* (рис. 13). В разных

географических районах могут привлекаться и другие пчелы этого рода. В большинстве случаев указанные виды орхидей не смешиваются только потому, что они географически изолированы друг от друга. Другие четыре вида *Catasetum* обладали очень разными запахами, отличавшимися друг от друга и от пяти вышеупомянутых. О некоторых из этих видов орхидей точно известно, что они из-за различного строения цветка имеют разных опылителей, а в отношении остальных это предполагается.

Были проанализированы ароматы шести видов орхидей *Gongora*, в том числе пять различных типов запахов, свойственных одному из этих видов. Как оказалось, все исследованные запахи имеют разный химический состав [98]. Относительно некоторых из исследованных видов орхидей известно, что они опыляются разными видами пчел *Euglossa*; полагают, что и остальные также имеют разных опылителей. Запахи трех видов орхидей *Stanhopea* тоже различаются по химическому составу. Орхидеи *Stanhopea* имеют очень разные по окраске и размерам цветки и опыляются разными видами пчел. В теплице они способны скрещиваться, но два из исследованных трех видов, растущие в юго-западной Колумбии, не скрещиваются, очевидно, из-за того, что разные их запахи привлекают разных опылителей.

Полученные результаты говорят о важной роли химических аттрактантов насекомых-опылителей в эволюции по крайней мере некоторых орхидных. Орхидные составляют более 10 % всех видов цветущих растений и, по мнению Додсона и др. [99], своей многочисленностью они в большой степени обязаны привлечению конкретных видов опылителей. Агенты опыления изолируют и предотвращают скрещивание совместимых популяций.

Результаты анализа ароматов примерно 150 видов орхидей, представляющих 25 родов и опыляемых главным образом пчелами *Euglossa*, показали, что они содержат примерно 50 химических соединений [99]. Большинство видов продуцируют семь — десять соединений, некоторые — больше (восемнадцать), иные — меньше (всего три). Было достоверно идентифицировано шестнадцать соединений и еще десять идентифицированы в качестве рабочей гипотезы. Не все из них продуцируются с одинаковой частотой. Например, около 60 % испытанных видов образуют 1,8-цинеол, но менее 5 % — метиловый эфир коричной кислоты. Конечно, в разных запахах относительные количества разных химических соединений варьируют. Около 90 % запаха *Stanhopea cirrhata* обусловлено 1,8-цинеолом, тогда как в аромате *Catasetum maculatum* это вещество составляет лишь 7 %.

В различных частях тропической Центральной Америки, где распространены пчелы *Euglossa*, проводили полевые опыты, по-

мещая в естественных местообитаниях пчел фильтровальную бумагу, пропитанную идентифицированными веществами [99]. В ходе пятидневного опыта в центральной Панаме 42 из 60 известных в том районе видов *Euglossa* прилетали на запахи одного или нескольких соединений. В опытах, проводившихся позднее, 12 из 18 видов пчел, безразличные к запахам в предыдущих опытах, реагировали на те же самые или другие вещества. В опытах, проводившихся в Панаме, 1,8-цинеол, метиловый эфир салициловой кислоты и бензилацетат в чистом виде действовали как аттрактанты общего действия, тогда как два из известных соединений, α-пинен и β-пинен, вовсе не привлекали пчел. Из идентифицированных соединений 1,8-цинеол оказался наиболее эффективным аттрактантом общего действия, за исключением западной Мексики, где столь же активным аттрактантом проявил себя эугенол, а для определенных видов пчел он был даже более эффективным. Мирцен был единственным веществом, привлекающим самок *Euglossa*, причем, в опытах, проводившихся в трех странах Центральной Америки, на его запах прилетели всего две пчелы. Многие виды пчел реагировали на несколько химических соединений, но были и такие, которые реагировали только на одно вещество.

Сочетание двух аттрактантов изменяет аттрактивный потенциал запаха в целом и часто не привлекает те виды, которые привлекались одним из соединений в чистом виде. Добавление третьего соединения иногда еще больше снижает число привлекаемых пчел. Избирательность пчел, реагирующих на смеси, очень важна, поскольку некоторые комбинации веществ привлекают только один или несколько видов пчел *Euglossa*. Дифференциальное образование компонентов запаха различными видами орхидных лимитирует число привлекаемых видов пчел [99]. Предварительные исследования на некоторых видах орхидных, приспособившихся к опылению ночными бабочками, показывают, что и эти орхидные образуют запахи, специфичные к конкретному виду насекомых.

По иронии судьбы пчелы *Euglossa*, играющие такую важную роль в опылении многих орхидных, не получают от них абсолютно никакой пищи. Цветки орхидных не имеют нектарников, а их пыльца не используется в пищу. Кроме того, цветки посещаются только самцами. Наблюдения и последующие исследования показали, что пчелы тщательно выбирают цветок по запаху, затем протирают губу цветка специальными щеточками, расположенными на передних ногах. После этого они отлетают и кружатся над цветком, тем временем откладывая пахучее вещество в полости, расположенные на вздутых задних ногах [99]. Этот процесс повторяется вновь на том же самом или на другом цветке со сходным запахом. Прежде считалось, что

самцы собирают компоненты запаха в определенных сочетаниях, чтобы привлечь самок своего вида. Однако опыты показали, что запахи орхидей привлекают только самцов [100]. Позднее выяснилось, что, собрав достаточное количество пахучего вещества, самцы с помощью сложных танцев и специального жужжания привлекают других самцов того же вида. Постепенно к рою присоединяются и самки, по-видимому, привлеченные скоплением ярко окрашенных пчел, и происходит спаривание. Таким образом, химические аттрактанты служат продолжению рода пчел, так же как и опыляемых ими орхидных.

Посещают цветки и представители многих семейств небольших ночных бабочек. Эти ночные бабочки приближаются к цветкам в основном против ветра, что позволяет предположить, что они летят по пахучему следу. Если над цветками натянута сетка, бабочки садятся на нее и вытягивают хоботки — признак того, что они реагируют на запах цветков, поскольку осязание и зрение выключены. По данным Брантье, комары ведут себя сходным образом. И ночные бабочки, и комары посещают цветки одного вида с целью напиться и часто опыляют их [101]. Комары подлетали к цветкам, спрятанным в коробки; следовательно, их тоже привлекает запах. Цветки, посещаемые некоторыми небольшими бабочками, посещают и опыляют также мелкие двукрылые.

Крупных ночных бабочек — бражников (Sphingidae) и совок (Noctuidae) — также влечет к цветкам запах [101]. В экспериментальном садке, где бабочки могли летать, и бражники, и совки резко изменяли свое поведение после введения цветочного запаха. В атмосфере, лишенной запаха, бабочки летали медленно и беспорядочно, но после введения привлекающего запаха характер полета изменялся; в нем появлялись внезапные снижения и медленные подъемы. Такой полет получил название «поискового полета». В отсутствие цветочного запаха бабочки избегают окрашенных предметов; следовательно, они видят эти предметы, но не находят в них ничего привлекательного. Поскольку после введения запаха бабочки начинают приближаться к окрашенным предметам, можно сделать вывод, что их влечет именно запах цветков. Бражники реагируют на специфические запахи, тогда как совки — на широкий спектр цветочных запахов. Число посадок насекомых на контрольные бумажные полосы, пропитанные цветочными запахами, оказалось пропорциональным концентрации пахучих веществ. Это позволяет предположить, что бабочки используют разницу в концентрации запахов при ориентации.

Качественные или количественные различия в запахах на поверхности некоторых цветков служат указателями нектара для бабочек. Цветок смолевки (*Silene alba*) имеет так называ-

емую лигулу (язычок), которая направляет хоботок бабочки к отверстию цветка. Если лигулу удалить, бабочка будет исследовать всю поверхность цветка антеннами и кончиком хоботка, чтобы найти отверстие в трубке венчика.

Многие виды семейства аронниковых (Araceae) издают довольно противные запахи, привлекающие различных насекомых-опылителей, обычно питающихся на гниющих органических остатках. Типичные виды этого семейства не имеют броских лепестков и чашелистиков. Цветки собраны в мясистый початок, который обычно стянут крупным гладким прицветником, или покрывалом. Верхушка початка, называемая придатком, свободна от цветков и очень гладкая. Температура придатка временами повышается настолько, что может на 22° превышать температуру окружающего воздуха, что способствует испарению таких пахучих соединений, как амины, аммиак, индол или скатол. Эти вещества и их смеси обладают большим разнообразием запахов, высокоспецифичных в привлечении опылителей. Аронник (*Helicodiceros muscivorus*) опыляется почти исключительно крупными мухами; *Arisarum proboscideum*, чей запах на соответствующей стадии развития напоминает грибной, опыляется грибными комариками, а *Dracunculus vulgaris* опыляется жуками [102].

Мы располагаем многочисленными другими примерами химических взаимодействий растений и насекомых, но и перечисленных достаточно, чтобы показать большую важность таких взаимодействий в сельском хозяйстве и в биологии вообще.

Глава 6

Возможные пути использования химических взаимодействий между организмами в борьбе с насекомыми-вредителями

В 70-е годы резко возросло число исследований, в которых изучались химические взаимодействия между растениями, феромоны и гормоны насекомых. При этом ученые пытались решить две основные задачи:

1) лучше понять подобные биологические явления;

2) ослабить нашу зависимость от пестицидов.

Глубокое знание биологии насекомых-вредителей также могло бы способствовать более эффективному применению пестицидов для борьбы с ними в тех случаях, когда это необходимо.

Основные проблемы, возникавшие при использовании известных к настоящему времени инсектицидов, заключались в том, что:

1) инсектициды обладают токсичностью не только по отношению к вредителям, но и ко многим другим насекомым и животным;

2) насекомые, против которых применяются инсектициды, быстро вырабатывают устойчивость к ним.

Некоторые препараты не разлагаются в окружающей среде и накапливаются в пищевых цепях. Разумеется, мы хотели бы иметь в своем распоряжении такие средства избирательного действия, которые могли бы достаточно долго оставаться эффективными за счет неспособности насекомых приобретать устойчивость к ним. Избирательность действия инсектицидов особенно важна, поскольку, как выяснилось, лишь около 0,1 % всех видов насекомых представляют опасность как вредители сельского хозяйства или как переносчики заболеваний человека и животных [1].

Природные инсектициды в растениях

Растительноядные насекомые и патогены, представляя собой грозную разрушительную силу, все же оказались не в состоянии помешать зеленым растениям занять господствующее положение на большей части суши нашей планеты. Появляется все больше данных, показывающих, что своим выживанием растения обязаны прежде всего собственным средствам защиты, вы-

работанным в процессе эволюции в ответ на атаки фитофагов и патогенов. Эти оборонительные средства могут быть структурными или химическими, причем последние представляются особенно важными [2].

Вещества, продуцируемые растениями, отпугивают насекомых, мешают им питаться и откладывать яйца на растениях, тормозят их рост и размножение. Данные, приведенные в гл. 5 свидетельствуют о возможности практического использования подобных веществ против вредных насекомых. Несомненно, что те из выделяемых растениями веществ, которые являются токсичными для некоторых или всех видов насекомых, способны играть защитную роль в борьбе с ними; среди них есть и пищевые детерренты. В этой главе мы рассмотрим многие химические соединения растительного происхождения, действующие как гормоны роста и линьки насекомых [3]. Их можно было бы поставить в один ряд с другими продуцируемыми растениями веществами, заметно подавляющими рост и размножение насекомых, однако мы знаем, что по существу они идентичны или подобны настоящим гормонам, вырабатываемым некоторыми насекомыми.

Примечательно, что растения в естественных экосистемах полностью зависят от собственных средств защиты против насекомых и других травоядных — лишнее доказательство того, насколько эффективными могут быть природные оборонительные средства. Многие из участвующих в этом химических соединений, в частности танины и алкалоиды, имеют горький вкус и многие токсичны для млекопитающих и других животных. Селекционные программы часто бывали направлены на снижение концентраций таких веществ в культурных растениях. В свете наших современных представлений о естественных химических средствах защиты не кажется странным то обстоятельство, что многие культурные растения сравнительно чувствительны к поеданию насекомыми. Поскольку многие культурные сорта довольно однородны в генетическом отношении, практически все особи данного сорта могут быть в равной степени чувствительны к нападениям насекомых. Очевидно, дело здесь в том, что селекция культурных растений, как правило, ведется с целью получения определенных структурных признаков, и эти изменения могут ослабить защитные механизмы растений против насекомых. Кроме того, большие группы сходных растений насекомым найти легче, чем обособленные особи, обычно встречающиеся в естественных экосистемах. Все эти факторы по крайней мере отчасти обусловили усиление зависимости от промышленных инсектицидов в сельском хозяйстве.

В гл. 5 отмечалось, что в большинстве своем культурные растения обладают той или иной степенью устойчивости к

некоторым насекомым-вредителям. Часто встречаются сорта или родственные виды со значительной устойчивостью к конкретным вредителям. Иногда их можно использовать в селекционных программах, чтобы придать сортам наряду с другими желательными свойствами устойчивость к некоторым вредителям или по крайней мере повысить ее. На Канзасской сельскохозяйственной опытной станции в США были предприняты исследования такого рода [4]. Станция санкционировала распределение между фермерами одиннадцати устойчивых к разным насекомым культурных сортов, среди которых были сорта сорго, люцерны, кукурузы, ячменя и пшеницы.

Получение сортов пшеницы, устойчивых к гессенской мухе (*Phytophaga destructor*), имело большое экономическое значение. В настоящее время в США ежегодно такими сортами засеваются почти 4 млн. га [4]. В 1968 г. прибавка урожая, полученная исключительно благодаря этим устойчивым сортам, голько в Канзасе оценивалась в 15 млн. долларов. Прибыль за счет увеличения урожаев в целом по США в 1964 г. составила 238 млн. долларов. Сходную экономию давали сорта пшеницы, устойчивые к американскому хлебному пилильщику (различные виды рода *Dolerus*) [4]. Применение инсектицидов против этого вредителя невыгодно с экономической точки зрения, поэтому использование двух устойчивых сортов Рескью и Чинук создает условия для прибыльного выращивания пшеницы почти на 800 000 га в Канаде и свыше 200 000 га в США. Раньше на Великих равнинах Канады и в США из-за хлебного пилильщика терялось до 80 % урожая.

Использование устойчивых сортов зачастую повышает как урожай культуры, так и его качество. Более того, устойчивые растения часто сокращают популяции вредителей и в соседних посевах чувствительных культур. Поскольку фермер перестает нести непосредственные расходы, использование устойчивых сортов позволяет снизить себестоимость продукции, даже если прибыль небольшая. Все другие меры борьбы с вредителями требуют постоянного участия человека до, во время и даже после выращивания культуры, тогда как устойчивость дает возможность растениям самим защищать себя от вредителей или уменьшать урон, наносимый ими культуре. Успех других мер борьбы часто зависит от того, насколько строго соблюдаются правила их применения; устойчивость же практически не зависит от изменчивости условий среды. Еще одно явное преимущество устойчивых растений заключается в том, что насекомые, питающиеся на них, часто менее жизнеспособны и скорее гибнут при неблагоприятных внешних условиях [4]. С ними можно бороться, если это необходимо, меньшими дозами инсектицидов. Как оказалось, вредители, питающиеся на устойчивых сор-

тах, в больших количествах поедаются другими насекомыми, что обеспечивает лучший биологический контроль. Таким образом, устойчивые растения более совместимы с дополнительными мерами борьбы.

К наиболее эффективным мерам борьбы с болезнями растений, вызываемыми бактериями, грибами и вирусами, относятся отбор и выведение культурных сортов, устойчивых к патогенам. По подсчетам д-ра Нельсона, к 1973 г. более 75 % имеющихся в США сельскохозяйственных площадей были засеяны сортами, устойчивыми к одной или нескольким болезням растений [5]. Тем более странно, что использование устойчивых сортов растений для регуляции численности насекомых-вредителей носит сравнительно ограниченный характер.

В гл. 2 уже упоминались некоторые растения, инсектицидные свойства которых были известны с глубокой древности. В большинстве случаев, однако, активное вещество или вещества не были выявлены до сравнительно недавнего времени. Теперь уместно будет обсудить некоторые типы химических соединений, содержащихся в растениях и обладающих инсектицидной активностью.

Большинство работ по так называемым ядовитым растениям связаны с их воздействием на человека и домашних животных. Важно помнить, что вещество, токсичное для одного вида насекомых, не обязательно токсично для других видов насекомых или других животных. Многие из предположительно ядовитых растений жадно поедаются по меньшей мере несколькими видами насекомых без вреда для них, хотя, конечно, некоторые из этих растений токсичны для многих насекомых. Напротив, ротенон, чрезвычайно токсичный для насекомых, относительно малотоксичен для млекопитающих. Есть насекомые, которые способны обезвреживать определенные вещества, убивающие других насекомых. Многие продукты вторичного метаболизма растений в достаточных концентрациях могут действовать как инсектициды против некоторых насекомых.

Таким образом, по какому бы признаку мы ни пытались классифицировать токсины растительного происхождения, эта классификация всегда будет иметь те или иные недостатки. Как минимум здесь необходимо установить тип животного. Джон Кингсбери [6] в своей книге «Ядовитые растения США и Канады» приводит довольно подробное описание химических соединений, обусловливающих ядовитые свойства растений главным образом по отношению к человеку и домашним животным. Читатель, интересующийся химией этих соединений, найдет все нужные сведения в этой книге. Белл [7] в своей обзорной работе по токсинам, содержащимся в семенах, предлагает классификацию токсинов, хорошо коррелирующую с

основными категориями Кингсбери. Белл предложил восемь основных категорий токсинов, содержащихся в семенах: 1) фитогемагглютинины; 2) ингибиторы ферментов; 3) полисахариды; 4) цианогены; 5) сапонины; 6) алкалоиды; 7) необычные аминокислоты; 8) прочие токсины.

Фитогемагглютинины. Большинство фитогемагглютининов представляют собой углеводсодержащие белки, некоторые — липидсодержащие белки и по крайней мере один из известных нам фитогемагглютининов — это белок, не содержащий ни липидов, ни углеводов [7]. Все фитогемагглютинины вызывают агглютинацию эритроцитов, что и послужило основанием для их названия. Первым был обнаружен рицин в клещевине (сем. молочайные). Теперь мы уже знаем, что эти соединения широко распространены в растительном царстве и встречаются даже в некоторых микроорганизмах, но наиболее известные из них следует искать в семействах молочайных и бобовых. Хорошо известны также абрин в абрусе (*Abrus precatorius*), кротин в кротоне (*Croton tiglium*), робин в коре белой акации (*Robinia pseudoacacia*) и сойин в сое. Томс и Уэстерн [8] приводят длинный список фитогемагглютининов, обнаруженных в растениях семейства бобовых.

Многие фитогемагглютинины токсичны для высших животных, но их токсичность не обязательно связана с вызываемой ими агглютинацией эритроцитов [7]. Джензен и др. [9, 10] установили, что фитогемагглютинин из черных бобов в определенных концентрациях оказывает губительное действие на личинок зерновки *Callosobruchus maculatus*. Следовательно, по крайней мере некоторые из этих соединений ядовиты для определенных насекомых.

Ингибиторы ферментов. Эпплбаум и Бирк [11] обнаружили ингибитор протеазы личинок мучного хрущака в семенах земляного ореха, сои, нута бараньего и других бобовых. По их мнению, селекция бобовых на более высокое содержание этого ингибитора могла бы способствовать уменьшению потерь семян при хранении. Ингибиторы амилаз (ферментов, осуществляющих расщепление крахмала) были найдены в семенах по крайней мере двадцати видов бобовых, а также в семенах пшеницы и ржи [7]. Ингибитор, содержащийся в растениях пшеницы, представляет собой специфический ингибитор α-амилазы, продуцируемой личинками жука *Tenebrio molitor*, питающегося семенами.

Полисахариды. Основой устойчивости фасоли (*Phaseolus vulgaris*) к личинкам зерновки *Callosobruchus chinensis* служит сложный полисахарид (его молекула состоит из остатков молекул многих простых сахаров). Обычно на долю этого соединения приходится около 1 % сухой массы семян. В такой концен-

трации указанный полисахарид безвреден для другой зерновки, *Acanthoscelides obtectus*, основного вредителя фасоли при хранении, но в более высоких концентрациях он обеспечивает устойчивость и к этому насекомому. Эпплбаум и Бирк [11] считают, что было бы разумно вести селекцию в направлении повышения концентрации этого полисахарида в растениях фасоли.

Цианогены. Известно свыше тысячи видов растений, синтезирующих синильную кислоту (HCN); обычно это происходит в результате повреждения тканей, при котором содержащееся в растении цианогенное вещество контактирует с ферментом, способным высвобождать из него HCN [7]. Известные цианогены представляют собой либо цианогенные гликозиды, либо цианогенные липиды. Один из таких гликозидов — амигдалин. В 1980 и 1981 гг. он оказался в центре внимания из-за дискуссий по поводу его применения для лечения злокачественных образований. Амигдалин присутствует в горьком миндале и косточках других розоцветных, в частности вишни и персика [7]. Он содержится также в корнях, листьях и стеблях некоторых из этих видов [12]. При распаде амигдалина образуется сахар (гентиобиоза), бензальдегид и синильная кислота. Цианогенные гликозиды обнаружены и во многих других растениях. Сахара и агликоны (несахарные части молекул) довольно разнообразны, но все цианогенные гликозиды образуют синильную кислоту, ядовитую для многих животных, в том числе для многих насекомых.

Цианолипиды были обнаружены в семенах некоторых видов семейства Sapindaceae и у одного вида семейства бурачниковых (Boraginaceae) [13]. Ни один из них при гидролизе не образует HCN .Тем не менее масла из семян кельрейтерии (*Koelreuteria paniculata*) и мыльного дерева (*Sapindus* spp.), которые содержат цианолипиды, не образующие HCN, токсичны при добавлении в пищу личинкам зерновки в концентрации 0,1—1,0 %.

Сапонины. Сапонины — это гликозиды, у которых несахарная часть молекулы представлена стеролом или тритерпеном [7]. Эти соединения, содержащиеся в семенах и других частях растений многих видов, чрезвычайно ядовиты для пойкилотермных животных. Содержание сапонинов, как правило, варьирует в различных частях растения, на различных стадиях их роста и в различные сезоны. В вегетативных частях посевного куколя (*Agrostemma githago*), тунга, бука, плюща, *Linum neomexicanum*, люцерны, американской фитолакки (*Phytolacca americana*), видов *Saponaria* и видов *Sesbania* сапонины обнаружены в относительно больших количествах [6]. Некоторые из сапонинов, содержащихся в семенах большинства культивируемых бобовых, токсичны для личинок зерновки *Callosobruchus* и мучного хрущака *Tribolium* [11].

Алкалоиды. *Алкалоиды* в соответствии со своим названием обладают основными свойствами и содержат одно или несколько колец с атомом азота [7]. Хорошо известны такие алкалоиды, как никотин, атропин, хинин, морфин, стрихнин, резерпин и колхицин. Широкое распространение алкалоидов в растительном царстве было убедительно показано в работах Смоленской и др. [14], которые обследовали 5550 видов растений и в 1526 из них обнаружили алкалоиды. Многие алкалоиды являются сильными ядами для позвоночных и насекомых — перечисленные выше алкалоиды говорят сами за себя. О том, что на протяжении нескольких сотен лет никотин широко использовался в качестве инсектицида, уже говорилось в гл. 2. Дженсен и др. [10] испытали одиннадцать алкалоидов против личинок зерновки и нашли, что при добавлении в корм в концентрациях 0,1—1,0 % все они оказывали летальное действие. Все, за исключением двух, были токсичны в низких концентрациях.

Необычные аминокислоты. В растениях было найдено более двухсот аминокислот, которые никогда не входят в состав белков и не являются промежуточными продуктами метаболизма [15]. Многие из них могут действовать как антиметаболиты и, следовательно, как токсины по отношению к некоторым организмам. Было показано, что среди аминокислот этой группы есть такие, которые ядовиты для большинства животных, а также для микроорганизмов и некоторых высших растений [7]. Дженсен и др. [10] испытали большую группу небелковых аминокислот против личинок зерновки и нашли, что большинство из испытанных аминокислот оказывают губительное действие на насекомых.

Прочие токсины. В гл. 3 и 5 неоднократно упоминались и другие типы соединений, которые в определенных концентрациях проявляют инсектицидные свойства в отношении по крайней мере некоторых насекомых. К таким соединениям относятся горчичные гликозиды, танины, фенолы, флавоноиды, свободные амины и другие [7, 10, 16, 17].

Используемые на практике природные инсектициды

Никотин. Никотин, как мы уже убедились, один из самых старых и широко используемых промышленных инсектицидов. Никотин был выделен по меньшей мере из восемнадцати видов рода *Nicotiana*, чем и объясняется его название. Он был обнаружен также в нескольких видах растений других родов [18]. В США никотин до сих пор получают промышленным способом из культурного табака (*N. tabacum*). Его экстрагируют из деревянистых стеблей и средних жилок листьев, которые не годятся для курения или жевания. Другой вид табака — махорку

(*N. rustica*) с более высоким содержанием алкалоидов выращивают в СССР, Германии, Кении и Венгрии как источник никотина. По данным Шмельца, *N. rustica* содержит до 18 % никотина а *N. tabacum* — около 6 %. С тех пор, как селекционеры задались целью снизить концентрации никотина в *N. tabacum*, *N. rustica* стал основным источником сырья для получения никотина [91].

Большая часть применяемого в США никотина продается в виде водного раствора сульфата, содержащего 40 % алкалоида. Свободный никотин тоже поступает в продажу, но для распыления он используется не так широко как сульфат, поскольку испаряется слишком быстро и гораздо более токсичен для человека [18]. Распыляемый раствор перед употреблением сильно разбавляют, так как 0,05—0,1 % никотина вполне достаточно для уничтожения основной массы тлей и других мягкотелых насекомых.

В 1929 г. советские химики выделили родственный никотину алкалоид из азиатского кустарника *Anabasis aphylla,* принадлежащего к сем. маревых (Chenopodiaceae). Этот алкалоид, получивший название анабазина, представляет собой изомер никотина. Соотношение между углеродом, водородом и азотом в нем такое же, как и в никотине, и он сходен с никотином по химическим, физическим и инсектицидным свойствам [18]. В СССР сульфат анабазина получают промышленным путем из *Anabasis aphilla.*

Ретрины. Пиретрум представляет собой порошок, приготовленный из высушенных цветков *Crysanthemum cinerariaefolium* [20]. Как инсектицид он использовался с давних времен, в 1828 г. был ввезен в Европу, в 1876 г.— в США, затем в Японию, Африку и Южную Америку. Его применение быстро расширялось, так как в дозах, необходимых для уничтожения насекомых, обитающих в жилищах человека, он не токсичен для человека и домашних животных. Приблизительно в 1916 г. керосиновые экстракты из цветков пиретрума стали широко использовать против мух и москитов. Позднее из пиретрума были экстрагированы и идентифицированы активные вещества. Основные инсектицидные компоненты были названы пиретрином I, пиретрином II, цинерином I, цинерином II, жасмолином I и жасмолином II [20]. Все эти вещества получили общее название ретринов. В настоящее время доступны высокоочищенные стандартные концентраты ретринов.

Ретрины быстро парализуют таких насекомых, как комнатные мухи. Поэтому они часто применяются вместе с медленно действующими инсектицидами, имеющими более длительный остаточный эффект. На свету и на воздухе ретрины сравнительно быстро разлагаются и, чтобы предотвратить их разложение,

используют различные добавки. Читателям, желающим получить о пиретруме более полную информацию, мы рекомендуем прочесть книгу «Пиретрум — природный инсектицид», вышедшую под редакцией Дж. Казиды [21].

Ротеноиды. Аборигены многих тропических стран используют водные экстракты различных видов бобовых для ловли рыбы, а некоторые из этих экстрактов применяются для борьбы с насекомыми, досаждающими людям и домашним животным [18]. Примерно в 1930 г. широкое распространение как инсектициды получили корни *Derris* и *Lonchocarpus*. Активными ингредиентами в них являются ротенон и родственные ему соединения, названные ротеноидами [22]. Оригинальный способ применения корней *Derris*, разработанный китайскими садоводами на полуострове Малакка, заключается в растирании свежих корней *Derris* в воде и опрыскивании растений полученным раствором. В настоящее время корни *Derris* и *Lonchocarpus* применяются главным образом в виде дустов. Высушенные корни растирают и смешивают с инертным веществом до получения конечной концентрации ротенона примерно 1 % [18].

Рианодин. Алкалоид рианодин, получаемый из растущего на о. Тринидад тропического кустарника *Ryania speciosa*, обладает высокой избирательной активностью против кукурузного мотылька [18]. Наибольшее количество рианодина содержится в корнях, но сырьем для промышленного получения инсектицида служит стеблевая древесина. Растение образует новые побеги и таким образом сохраняется. Мелко размолотый растительный материал можно применять в виде дуста, или в виде водной суспензии для опрыскивания.

Ненасыщенные изобутиламиды. Некоторые растения продуцируют инсектициды, классифицируемые химиками как ненасыщенные изобутиламиды. Одно из таких соединений — пеллиторин — содержится в корнях *Anacyclus pyrethrum*, растения из сем. сложноцветных, растущего в Северной Африке. Корни другого растения из того же семейства, *Heliopsis longipes*, содержащие родственное амиду соединение аффинин, используются в Мексике в качестве природного инсектицида. Другой вид *Heliopsis* (*H. scabra*) содержит два амида, скабрин и гелиопсин, являющиеся сильнодействующими инсектицидами. В корнях *Echinacea angustifolia* и *E. pallida* присутствует другой родственный амид с инсектицидными свойствами эхинацеин. В коре *Xanthoxylum clava-herculis*, кустарника из сем. рутовых, содержатся значительные количества двух сходных амидов, геркулина и неогеркулина [23].

Побочные инсектициды растительного происхождения. В работах Кросби описаны инсектициды растительного происхождения, названные им побочными [24]. К побочным инсектицидам

Кросби отнес вещества, экстрагированные из *Quassia amara* (сем. Simarubaceae) и из чемерицы (*Veratrum album*, сем. лилейных). Эти вещества долгое время находили применение как инсектициды, о чем уже говорилось в гл. 2. Древесина и кора квассии содержат инсектицид квассин, а в коре и древесине айланта (*Ailanthus altissima*), принадлежащего к тому же семейству, содержится родственный инсектицид неоквассин. Высушенные корневища чемерицы содержат несколько алкалоидов с инсектицидными свойствами. Инсектицидной активностью обладают и некоторые эфирные масла из чемерицы, которые в смеси с другими инсектицидами используются для производства промышленных препаратов [18, 25].

Применение химических веществ, влияющих на поведение насекомых

Мы уже знаем, что многие поведенческие реакции насекомых стимулируются и контролируются химическими агентами; к числу таких реакций относятся, например, нахождение пищи, мест для откладки яиц и половых партнеров, питание, спаривание, откладка яиц и другие. Представляется целесообразным в дополнение к селекционным программам, предусматривающим выведение сортов растений, синтезирующих химические вещества, способные защитить их от поедания животными, просто использовать химические или синтетические соединения сходного действия для управления поведением насекомых, с тем чтобы защитить культурные растения.

Природные половые аттрактанты и стимуляторы спаривания, продуцируемые многими насекомыми-вредителями, зачастую проявляют биологическую активность уже в ничтожных количествах. Так, например, одна девственная самка соснового пилильщика, находившаяся в садке, привлекла более 11 000 самцов [4]. Было идентифицировано и синтезировано множество соединений подобного действия и других химических приманок.

Химические приманки, или аттрактанты, можно применять для привлечения и вылова вредных насекомых. Аттрактанты можно использовать с ядами, хемостерилизаторами или патогенами, а также для разрыва связи между полами, насыщая окружающую среду синтетическими половыми феромонами [4]. Подобные методы обеспечивают высокоспецифический контроль вредителей с незначительными побочными эффектами или вовсе без них. Уже одно применение химических приманок для оценки плотности популяций вредителей может быть чрезвычайно полезно в программах интегрированной борьбы с ними. Позднее мы обсудим подробнее использование химических

аттрактантов для борьбы с насекомыми-вредителями культурных растений.

Несомненно, что химические репелленты и детерренты питания или откладки яиц также таят в себе неожиданные возможности управления поведением вредителей.

Репелленты

Некоторые растения издавна использовались для отпугивания вредных насекомых от платяных шкафов и других мест хранения одежды, а также для защиты человека (см. гл. 2). В подобных случаях применялись природные репелленты, содержащиеся в растительном материале. Естественные инсектициды некоторых растений находили такое же применение и всего несколько десятилетий назад служили основным источником химических соединений для борьбы с насекомыми.

Использование некоторых растительных материалов для отпугивания насекомых, как и следовало ожидать, повлекло за собой экстрагирование и идентификацию нескольких эфирных масел, являющихся безусловно эффективными репеллентами. Это, в частности, масло цитронеллы и камфорное масло. Примерно в первой трети нашего столетия масло цитронеллы было, по-видимому, самым распространенным репеллентом против комаров. Основным компонентом этого вещества, экстрагированного из травы *Andropogon nardus*, является гераниол, в меньших количествах содержатся цитронеллол, цитронеллаль, борнеол и другие терпены [26]. Считается, что репеллентные свойства масла обусловлены главным образом цинтронеллолом и цитронеллалем.

Проводившиеся в США в 1935—1955 гг. исследования по репеллентам насекомых были направлены на создание синтетических химических соединений для защиты человека [26]. Ученые из министерства сельского хозяйства США отобрали, синтезировали и испытали более 20 000 химических соединений против разнообразных членистоногих [27]. Хотя эффективными были многие соединения, лишь немногие были безопасными и пригодными для нанесения на кожу. По данным Руфь Пэйнтер [26], перед второй мировой войной против жалящих членистоногих широко применялись четыре стандартных репеллента: масло цитронеллы, диметилфталат, индалон и 2-этил-1,3-гександиол (известный в настоящее время как препарат 612). Из этих препаратов последний наиболее эффективен и применяется до сих пор. В ходе дальнейших испытаний ученые из МСХ США обнаружили несколько соединений, имеющих практическую ценность как репелленты. Одно из них, ДЭТА (N,N-диэтил-*м*-толуамид), считается лучшим из имеющихся в нашем распоряжении

в настоящее время [27]. Он обеспечивает защиту против многих насекомых, включая комаров, тромбикулоидных и иксодовых клещей, слепней-пестряков, москитов, мошек, а также против земляных пиявок. В последние годы много внимания уделялось поиску новых, более безопасных и удобных для применения соединений с репеллентными свойствами. ДЭТА теперь выпускается в жидком виде (50 %-ный раствор), в виде крема, пенящегося лосьона и аэрозоля [26]. Он дает хороший эффект при нанесении на кожу или одежду. Желающим узнать более подробно о химии репеллентов и о тех репеллентах, которые здесь не названы, мы рекомендуем ознакомиться с работами Пэйнтер [26] и Меткалфов [28], указанными в списке литературы к гл. 6.

Во время сбора меда пчеловодам бывает особенно трудно обойтись без репеллентов. Для отпугивания пчел они с давних времен и до наших дней применяют дым. Довольно широко применяется также фенол, однако в качестве его заменителей были рекомендованы пропионовая кислота, бензальдегид (синтетическое масло миндаля), пропионовый ангидрид и уксусная кислота, так как они более безопасны в обращении. Вудроу и др. [29] сообщили, что пропионовый ангидрид и пропионовая и уксусная кислоты идеально подходят для отпугивания пчел от медовых сот, поскольку эти вещества являются хорошими репеллентами, нестойки и не загрязняют мед. С тех пор как началось широкое применение синтетических органических инсектицидов, главной проблемой пчеловодов стала гибель пчел из-за отравления инсектицидами [26]. Предпринималось множество попыток не допустить пчел в опасные районы путем включения репеллентов пчел в программы борьбы с насекомыми. Хотя ни одна из этих попыток не увенчалась успехом, вероятность удачи все же сохраняется.

Хороший репеллент против насекомых, досаждающих домашним животным, определенно сыграл бы свою роль в повышении производства молока и мяса, но подходящего для этой цели соединения пока еще не найдено [27]. По данным Р. Л. и Р. А. Меткалфов, распыляя дважды в день пиретрины, действующие совместно, можно защитить домашних животных от всех кровососущих мух. Правда, это отнимает много времени и довольно дорого обходится, так что, по-видимому, для многих фермеров будет практически неосуществимо.

По данным Березы [27], до сих пор не найден репеллент, пригодный для использования на посевах сельскохозяйственных культур. Летучий репеллент испаряется, а частое его распыление в течение длительного вегетационного периода экономически не выгодно. Нелетучие вещества, если они вообще эффективны, фактически являются пищевыми детеррентами, а не

репеллентами. Это относится ко многим так называемым репеллентам, описанным в литературе. Эти репелленты или детерренты мы обсудим позднее. Р. Л. и Р. А. Меткалфы [28] отмечают, что включение в программы, предназначенные для регуляции численности вредителей, репеллентов для обработки листьев создает некоторые преимущества, но вместе с тем имеет определенные недостатки. Они убеждены, что репелленты просто направляют атаки насекомых на необработанные культуры и что эффективные химические соединения представляют точно такую же опасность для окружающей среды, что и традиционные инсектициды, и нисколько не снижают популяции вредителей. Вполне возможно, разумеется, что будут найдены новые химические репелленты, годные для применения на практике.

Креозот, или 4,6-динитро-*о*-крезол, — очень эффективный репеллент, препятствующий перелету клопов *Blissus leucopterus leucopterus* с хлебных злаков на кукурузу. При обработке креозотом почвы между культурами [28] он обеспечивает хорошую защиту культуры при минимальном загрязнении или нарушении окружающей среды.

Детерренты

По данным Меткалфов [28], бордосская смесь, фунгицид, созданный во Франции почти 100 лет назад, до сих пор остается наиболее эффективным из пищевых детеррентов, применяемых для обработки листвы. Ее приготовляют из сульфата меди, гашеной извести и воды, взятых в соотношении 6 : 10 : 100, и она действует как пищевой детеррент против листоедов, цикадок и листоблошек *Paratrioza cockerelli.*

Для защиты одежды и тканей от моли было разработано несколько соединений, препятствующих питанию личинок моли. Подобный метод не признавался перспективным для борьбы с вредителями сельского хозяйства, пока в 1959 г. не появилось соединение 24055 (4′-[диметилтриазено]ацетанилид), отнесенное к классу триазинов [30]. Триазины — единственный класс пищевых детеррентов, которые были тщательно испытаны вне стен лаборатории. В результате интенсивных полевых испытаний, проводившихся в США и Канаде, было показано, что 24055 в тех дозах, которые обычно применяются на практике, не токсичен для большинства насекомых, но подавляет питание основной массы грызущих видов, питающихся на поверхности растений. Грызущие насекомые, питающиеся внутри субстрата, такие, как точильщики, совки и гусеницы яблонной плодожорки, при этом не поражаются, поскольку во время одной-двух проб, необходимых им для проникновения под обработанную поверх-

ность растений, вероятность заглатывания детеррента очень мала. 24055 сравнительно малоспецифичен и действует на самых разных вредителей. Тем не менее в 1961 г. число вредителей, подверженных его воздействию, было недостаточно велико, чтобы оправдать затраты на его применение при требуемых дозах обработки. В 1964 г., когда выяснилось, что у хлопковой совки выработалась устойчивость к инсектицидам, были вновь проведены испытания 24055 с целью выявления его возможного действия на этого вредителя. И снова этот детеррент в конкурентных дозах проявил лишь пограничную эффективность.

Органотины — другой класс сравнительно хорошо изученных пищевых детеррентов. Выраженная детеррентная активность была обнаружена у нескольких трифенилтинов. Брестан (трифенилтинацетат) оказался эффективным в полевых испытаниях против хлопковой совки, колорадского жука, картофельной моли и гусеницы совки *Agrotis ypsilon* [30].

Карбаматы, такие, как севин, используются в основном как инсектициды, но имеется несколько сообщений о том, что они могут служить и пищевыми детеррентами против некоторых насекомых. При обработке листвы некоторыми тиокарбаматами подавлялось питание божьей коровки *Epilachna variiensis*, колорадского жука и японского жука. Многие фенилкарбаматы с алкильными или алкоксильными замещениями в молекуле в дозах, составляющих одну десятую летальной, препятствуют питанию гусениц медведицы *Estigmena aeraea*; сходные результаты были получены и для хлопкового долгоносика. Бейгон (*о*-[изопропоксифенил]-N-карбамат) оказался системным антифедантом против хлопковых долгоносиков при нормах применения 40—100 частей на миллион [30].

Пиретрум токсичен для многих насекомых-вредителей и, кроме того, является пищевым детеррентом для кровососущих двукрылых *Glossina* и *Culicoides*. Некоторые регуляторы роста растений сравнительно эффективны в подавлении питания гусениц хлопковой совки. К ним относятся фосфон, циклоцель, В-9 и карвадан. Фосфон наиболее эффективен. Погружение листьев хлопчатника в раствор фосфона (4000 млн.$^{-1}$) на 89 % подавляло питание на нем вредителей. Водный раствор фосфона в концентрации 40 мг/л защищал срезанные хризантемы от повреждения, а опрыскивание в экспериментах листьев перца и земляного ореха фосфоном в концентрациях 1200 и 400 млн.$^{-1}$ соответственно обеспечивало подавление питания гусениц хлопковой совки [30].

К сожалению, в настоящее время применение пищевых детеррентов на сельскохозяйственных культурах нерентабельно. Стоимость обработки слишком высока; к тому же испытывавшиеся до сих пор пищевые детерренты были активны только

на тканях, покрытых ими. Растения постоянно растут, и весь прирост, образовавшийся после обработки, оказывается незащищенным. Разработка более эффективных и дешевых пищевых детеррентов, возможно, сделает их более пригодными для применения, по крайней мере в овощеводстве и садоводстве. Несомненное преимущество таких соединений в том, что они безвредны для опылителей [31].

Капинера и Стермиц [32] считают, что любой рентабельный пищевой детеррент должен обладать следующими основными свойствами: он должен быть относительно стойким, перемещаться в необработанные части растения и не оказывать вредного влияния на организмы, не являющиеся мишенями. Эти авторы утверждают также, что некоторые вещества растительного происхождения, в частности азадирахтин, тритерпеноид из азадирахты индийской (*Azadirachta indica*), характеризуются стойкостью, специфичностью и способны перемещаться по обработанному растению. Они полагают, что и алкалоиды могут оказаться полезными в этом отношении. Недавно из *Zanthoxylum monophyllum* был выделен алкалоид цантофиллин. Капинера и Стермиц испытали его в качестве пищевого детеррента против сатурнии (*Hemileuca oliviae*) на кукурузе, саранчи (*Locusta migratoria*) на ячмене, долгоносика (*Hypera postica*) на люцерне и злаковой тли на ячмене. В тестах на выбор кормовых растений пищевая активность трех первых вредителей снижалась на растениях, обработанных цантофиллином, однако в тестах, исключающих выбор, подавлялось питание только сатурнии. На выбор растения-хозяина злаковой тлей цантофиллин не влиял.

Саринтер [33] испытал пятнадцать достаточно разных соединений против откладки яиц маковым жуком в коробочки мака. Тринадцать из них подавляли, во всяком случае до некоторой степени, откладку яиц жуком. Большинство соединений оказывали явно выраженное детеррентное действие.

В гл. 5 отмечалось, что водные экстракты листьев каштана подавляют откладку яиц свекловичной молью на растении-хозяине. Из всего сказанного следует, что можно найти такие природные растительные вещества, которые способны эффективно препятствовать или снижать размножение по крайней мере некоторых насекомых-вредителей на культурных растениях [34].

Аттрактанты

Химические аттрактанты играют чрезвычайно важную роль в управлении поведением насекомых, так как ими насекомые руководствуются при поисках пищи, особей противоположного пола и мест для откладки яиц. Половые аттрактанты выделяют-

ся особью какого-либо одного пола, чтобы привлечь полового партнера для спаривания. Как правило, эти феромоны привлекают только особей того же вида. Зачастую бывает достаточно даже ничтожных количеств феромонов для привлечения партнеров на сравнительно больших расстояниях [35].

Семидесятые годы были отмечены быстрым прогрессом в идентификации аттрактантов. Если раньше было расшифровано строение лишь немногих аттрактантов, то к 1980 г. список идентифицированных аттрактантов различных насекомых-вредителей увеличился уже до нескольких сотен [35]. В борьбе с вредителями половые феромоны выполняют три главные функции:

1. Обнаружение и обследование видов насекомых.
2. Массовый вылов насекомых.
3. Нарушение системы ориентировки по запаху, служащей для пространственного объединения полов.

В программах регулирования численности вредителей широко используются ловушки для обнаружения и обследования популяций. Попавшие в ловушки отдельные насекомые свидетельствуют о присутствии данных видов в окрестностях, а количество пойманных насекомых позволяет судить о необходимости мер по подавлению. Такие обследования могут заметно уменьшить расход инсектицидов на борьбу с вредителями. Кроме того, срочно принятые меры иногда способны предотвратить распространение насекомых на незараженные районы.

В 1976 г. ученые из МСХ США разместили почти 17 000 ловушек с синтетическими приманками на Юге США с целью фиксировать любое случайное вторжение трех опаснейших субтропических вредителей [35]. Речь идет о средиземноморской плодовой мухе (*Ceratitus capitata*), дынной мухе (*Dacus cucurbitae*) и восточной фруктовой мухе (*Dacus dorsalis*). Система раннего обнаружения спасла стране многие миллионы долларов благодаря выявлению самых мелких очагов заражения вредителями и истреблению их прежде, чем они распространятся. Для этой же цели кольцом ловушек были окружены и несколько портов, в которые прибывают иностранные суда. В 1974 г. более 100 000 ловушек с приманками были размещены в районе, лежащем на восток от р. Миссисипи, чтобы обнаружить участки, зараженные непарным шелкопрядом [35].

Средиземноморская плодовая муха, распространившаяся в 1956 г. во Флориде на площади около 0,4 млн. га, была истреблена до конца следующего года. В этой кампании для определения местонахождения вредителей использовались ловушки с аттрактантами, а для истребления насекомого там, где его обнаруживали, применялись инсектициды [27]. На одном из Марианских о-вов в Тихом океане, о-ве Рота, восточную

фруктовую муху искоренили путем приманивания самцов мухи с помощью искусственного аттрактанта метилевгенола на поверхность, покрытую инсектицидом [4].

Для того чтобы разработать методы применения половых аттрактантов для борьбы с различными вредителями, необходимо провести множество лабораторных и полевых испытаний. Поведенческие реакции насекомых на эти вещества варьируют от вида к виду, как отличаются и сами аттрактанты, продуцируемые разными видами насекомых. Береза [35] указывает, что для успешного использования ловушек с приманками требуется учитывать многие параметры. Такими параметрами, в частности, являются конструкция ловушки, ее высота и местонахождение, продолжительность срока службы ловушки, тип испарителя вещества-приманки, расположение этого испарителя в ловушке, скорость эмиссии вещества, его стойкость и количество, период эффективности, соотношение вещества, соотношение компонентов в веществе-приманке (если оно представляет собой смесь), влияние культуры-хозяина, расстояние, на котором аттрактант проявляет активность, время реакции насекомого, стоимость ловушки и средств истребления пойманных насекомых (клейкое вещество, инсектицид или что-то другое). В опытах с размещением ловушек для непарного шелкопряда на высоте до четырех метров наибольший эффект давали ловушки, установленные на расстоянии до двух метров от земли. Максимальный улов восточной плодожорки (*Grapholitha molesta*) наблюдался на расстоянии 1 м от земли. На высоте двух метров улов был немного меньше, в трех метрах от земли в ловушки попадало мало насекомых, а у поверхности земли — лишь отдельные особи. Уловы олетрейтиды *Gretchena bolliana* были очень небольшими у земли и возрастали с подъемом ловушек на высоту до 9,1 м (наибольшая высота из испытанных).

Численность некоторых насекомых можно контролировать путем массового вылова, но, как правило, только при сравнительно слабой зараженности. Если же плотность популяции слишком высока для эффективного использования ловушек, ее можно снизить с помощью инсектицидов. После этого ловушки способны предотвратить новое увеличение численности популяции. При низких уровнях численности популяции массовый вылов может привести к искоренению насекомого-мишени.

Широкое распространение в окружающей среде полового аттрактанта вредителя может разрушить систему ориентации насекомого-мишени и помешать половым партнерам найти друг друга. Этот способ имеет особую привлекательность, поскольку предусматривает подавление размножения вредного насекомого посредством безопасного вещества, не оказывающего ощутимого воздействия на окружающую среду или любые другие организ-

мы, кроме вредителя. Как выяснилось в ходе испытаний полового аттрактанта непарного шелкопряда и восьми других половых аттрактантов, эти вещества обладают низкой токсичностью. Один нанограмм устойчивого препарата диспарлура, полового аттрактанта непарного шелкопряда, в полевых условиях оставался эффективным в течение трех месяцев. Кроме того, этот половой аттрактант доступен в больших количествах; в 1975 г., например, было закуплено 540 кг диспарлура [35]. Как и массовый вылов насекомых, метод распространения в атмосфере аттрактанта, или, как его еще называют, метод разрыва связи между полами, становится более эффективным по мере снижения численности популяции вредителя-мишени. При большой плотности популяции самцы могут находить самок случайно, причем с увеличением численности вредителей эта вероятность возрастает.

Вот несколько примеров успешной борьбы с вредителями при помощи половых аттрактантов, убедительно демонстрирующих возможности этих феромонов. Как известно, возделывать хлопчатник начали несколько тысяч лет назад и многие насекомые приспособились к жизни и питанию на этом растении. По всему миру было зарегистрировано 1326 видов насекомых, живущих на хлопчатнике. Только в США на хлопчатник нападает около ста видов насекомых и клещей, но, к счастью, лишь немногие из них представляют серьезную опасность. Наибольший вред приносят насекомые, нападающие на цветки и плоды (коробочки). По сообщению МСХ США из каждых восьми полученных кип хлопка одна кипа теряется из-за насекомых-вредителей. В период с 1951 по 1960 г. средние ежегодные потери в США составили 500 млн. долларов [36].

Американский хлопковый долгоносик, встречающийся от восточного Техаса до Атлантического океана, несомненно, является одним из самых опасных вредителей хлопчатника. В 1976 г. Хедин и др. [37] сообщили, что в США на борьбу с хлопковым долгоносиком ежегодно тратится 70 млн. долларов, и, несмотря на это, долгоносик до сих пор яляется причиной ежегодных потерь урожая на 200 млн. долларов. Более трех четвертей всех потерь хлопчатника в США, вызываемых насекомыми, относят за счет хлопкового долгоносика и почти треть инсектицидов, ежегодно используемых в сельском хозяйстве США, расходуется на борьбу с этим вредителем. Таким образом, совершенно очевидна необходимость альтернативных мер борьбы.

В 1962 г. Кросс и Митчелл [38] убедительно показали, что самец хлопкового долгоносика образует половой аттрактант для привлечения самок, который разносится ветром. Позднее было показано, что это вещество действует как феромон агрегации, или аррестант, для обоих полов. Оно состоит из четырех

терпеноидов, соотношение между которыми равно 6 : 6 : 2 : 1/I : : II : III : IV (римскими цифрами обозначены терпеноиды) [37]. Этот половой аттрактант, названный грандлуром, был синтезирован в лаборатории и широко испытан. Он действует как аррестант для обоих полов и, кроме того, служит половым аттрактантом для самок [36].

Харди и др. [39] разместили ловушки с самцами хлопкового долгоносика на 34 хлопковых полях в западном Техасе общей площадью примерно 620 га. С 5 апреля по 1 июля садки с самцами меняли один раз в неделю, а с 1 июля по 22 августа — дважды в неделю. Когда 29 августа ловушки были убраны, на семнадцати из тридцати четырех полей не оказалось ни самих вредителей, ни участков со следами питания насекомых или откладки яиц, а живые долгоносики были обнаружены только на семи из семнадцати зараженных хлопковых полей. Однако и на зараженных полях численность популяции хлопкового долгоносика не достигала опасных уровней. В то же время в ловушках, установленных вокруг всех тридцати четырех полей, уловы насекомых расценивались в пределах от низких до умеренно высоких.

Первые полевые опыты с использованием ловушек с препаратами грандлура показали, что некоторые препараты были столь же эффективны, как и самцы в садках, но не более двух дней. Препараты, созданные позднее, содержали вещества, обусловливающие медленное высвобождение феромона: гумектанты, дилюэнты и другие добавки, продлевавшие период эффективности приманок до трех недель. В полевых испытаниях активность некоторых препаратов в привлечении насекомых составляла 90—100 % активности самцов. В 1973—1974 гг. в тринадцати хлопкосеющих штатах США и пяти зарубежных странах были проведены крупномасштабные полевые испытания [37]. По мере того как создавались все новые приманки, совершенствовались и ловушки для хлопкового долгоносика.

В июле 1971 г. был начат эксперимент по истреблению хлопкового долгоносика на юге шт. Миссисипи и в соседних шт. Луизиана и Алабама. Центр региона был окружен тремя буферными зонами. В дополнение к ловушкам с грандлуром и ловчим культурам, обработанным грандлуром, применялись и некоторые другие меры борьбы. В качестве ловчей культуры использовали рано посаженный в четыре ряда хлопчатник, в посевах которого в трех местах разместили приманки, обработанные системным инсектицидом олдикарбом [37]. Обработка ловчих культур грандлуром заметно повышала их эффективность.

В первый год с середины апреля до середины июля хлопковые поля были окружены кольцом ловушек с грандлуром. За

этот период в 5418 ловушек, размещенных в зоне I центрального района, попало 156 580 особей хлопкового долгоносика, а в 5979 ловушек в зоне II — 132 350 насекомых. Эти ловушки не подавляли популяции хлопкового долгоносика, но они давали важную информацию, позволявшую принимать разумные решения о дополнительных мерах по подавлению.

Чтобы выяснить вопрос о влиянии опрыскивания инсектицидами на диапаузу и размножение насекомых, осенью 1972 г. снова использовали ловушки. В зоне I центрального района улов составил только 559 долгоносиков, а в зоне II — 1875, что свидетельствует об успехе программы подавления. В 1973 г. кольцом ловушек с грандлуром снова окружили поля хлопчатника в зонах I и II из расчета одна ловушка на 0,4 га. С 16 апреля по 3 августа 1973 г. в центральном районе было выловлено только 1436 долгоносиков, тогда как в буферных зонах — 40 173 насекомых. Что же касается периода с мая по август, то за это время в центральном районе было обнаружено всего двадцать восемь долгоносиков. На основе этих данных было сделано заключение, что истребление в США хлопкового долгоносика как экономически важного вредителя с технической точки зрения вполне осуществимо [37].

В 1974 г. программа подавления популяций хлопкового долгоносика была осуществлена в шт. Арканзас [37]. Здесь в период с 13 июня по 6 июля в дополнение к ловушкам с грандлуром использовались инсектициды, благодаря чему удалось помешать размножению перезимовавших насекомых. От момента посадки хлопчатника до стадии розовых бутонов в ловушки с приманкой попало 76 % всех долгоносиков, а с 6 по 31 июля — 95—96 %.

Во многих странах посевам хлопчатника сильно вредит хлопковая моль, или розовый коробочный червь хлопчатника (*Pectinophora gossypiella*) [40]. Личинки, повреждающие растения, обосновываются в бутонах, цветках и молодых коробочках, и поэтому их нельзя уничтожить инсектицидами. Инсектициды используются в основном для подавления взрослых особей. Этот метод борьбы с хлопковой молью требует частого опрыскивания, что дорого обходится и дает нежелательные побочные эффекты. К тому же этот вредитель необычайно быстро развивает устойчивость к инсектицидам. Ясно, что в данном случае крайне желательны какие-то другие меры.

Самка хлопковой моли образует половой феромон, привлекающий самцов с большого расстояния, а в высоких концентрациях — стимулирующий их к спариванию [40]. По-видимому, можно нарушить этот процесс, распространяя в воздухе синтетический феромон. Самцы будут повсюду ощущать присутствие феромона, но не получат необходимого направляющего ольфак-

торного сигнала, с помощью которого они могли бы найти самок. Кроме того, при постоянном воздействии феромона сенсорные рецепторы самца могут привыкнуть к нему и насекомое таким образом становится менее чувствительным к запаху феромона.

Половой аттрактант хлопковой моли был идентифицирован и назван госсиплуром, по родовому названию хлопчатника *Gossypium*. Он состоит из *цис-цис-* и *цис-транс*-изомеров 7,11-гексадекадиенилацетата [40] и выпускается промышленностью. Родственное ему соединение гексалур (*цис*-7-гексадеценилацетат) был обнаружен эмпирическим путем еще до того, как был выделен и идентифицирован госсиплур. Хотя гексалур почти в 100 раз менее активен как аттрактант, чем госсиплур, он оказался очень полезным в ранних исследованиях по разрыву связи между полами у хлопковой моли.

Для эффективного применения метода разрыва связи между полами пришлось провести множество предварительных исследований по разработке состава испарителя и по скорости испарения полового аттрактанта. Степень разрыва связи оценивали, сравнивая способность самцов находить ловушки с самками, выделявшими феромон, которые были помещены в центре опытных и контрольных делянок. Атмосферу над опытными делянками насыщали синтетическим феромоном, на контрольных делянках синтетический феромон отсутствовал [40]. Испарители гексалура, помещенные вровень с верхушками растений хлопчатника, в большей степени нарушали связь между полами, чем испарители, находившиеся на вдвое меньшей высоте и у самой поверхности земли. В ветреные ночи, однако, бабочки ищут укрытия в нижних ярусах растительного покрова, и тогда испарители надо устанавливать ниже.

Важное значение для успеха в разрыве связи между полами имело и количество гексалура, выпущенного за ночь. В опытах в южной Калифорнии дозы выпуска гексалура более 10 мг/га за 10-часовую ночь приводили к уменьшению числа спариваний более чем на 90 % [40].

Интересно, что некоторые вещества, не привлекающие самцов, будучи рассеяны в атмосфере, эффективно предотвращают обнаружение самок. Луплур (*цис*-7-додеценилацетат), половой феромон металловидки капустной (*Trichoplusia ni*),— как раз такое вещество. Для того чтобы вызвать такое же нарушение спаривания, луплура требуется в десять раз больше, чем гексалура, а гексалура — в сто раз больше, чем госсиплура. Были получены и некоторые другие вещества, вызывающие разрыв связи между полами у хлопковой моли, но есть основания полагать, что, чем больше эти соединения отличаются от госсиплура, тем менее они эффективны. Д-р Шори и др. [40] считают, что можно найти такие вещества, которые будут способны

нарушать связь между полами сразу у нескольких насекомых-вредителей, нападающих на хлопчатник.

Летом 1973 г. на шести хлопковых полях в Калифорнии были размещены испарители гексалура (на расстоянии 20—40 м друг от друга), каждую неделю заменявшиеся новыми [41]. На трех полях установили мощные испарители, испускавшие примерно 20 мл/га за ночь, на остальных трех полях разместили испарители небольшой мощности, высвобождавшие 20 мг/га за ночь. Изучение коробочек хлопчатника в середине августа показало, что на полях, над которыми испарялись более высокие дозы гексалура, зараженность была снижена на 93 %, а на полях с маломощными испарителями — на 83 % по сравнению с необработанными хлопковыми полями в той же местности. На других полях, которые от четырех до восьми раз обрабатывали инсектицидом карбарилом, подавление личинок хлопковой моли было не более успешным, чем при высоких или низких скоростях эмиссии гексалура. По данным Шори и др. [40], метод подавления хлопковой моли путем медленного испарения гексалура над хлопковыми полями можно считать вполне рентабельным.

Учитывая гораздо большую привлекательность госсиплура для самцов хлопковой моли, в 1974 г. провели испытания этого аттрактанта. Госсиплур непрерывно в течение всего вегетационного периода испаряли над хлопковыми полями в долине Коучелла в Калифорнии. Испарители были расставлены на полях на расстоянии 40 м друг от друга на уровне верхушек растений хлопчатника. Каждые две недели испарители заменяли новыми. Скорость испарения госсиплура составляла 5 мг/га за ночь. Поскольку в 1974 г. не оказалось полей, которые можно было бы использовать в качестве контрольных, полученные данные сравнивали с данными по трем предыдущим вегетационным периодам в той же местности. До середины августа число коробочек, зараженных личинками хлопковой моли, сравнивали с зараженностью, наблюдавшейся в течение трех предыдущих сезонов, на полях, где применялась традиционная обработка инсектицидами. Надо сказать, что в 1974 г. личинки хлопковой моли нападали на хлопчатник на три-четыре недели позднее, чем в предыдущие годы. Как ни странно, стоимость обработки госсиплуром в пересчете на гектар, даже на экспериментальной основе, оказалась почти такой же, что и при обычных методах борьбы с хлопковой молью с помощью инсектицидов. Шори и др. [40] пришли к выводу, что разработка эффективных способов производства и применения миниатюрных испарителей госсиплура, таких, как микрокапсулы, могла бы способствовать более успешной борьбе с этим вредителем.

Клун и Джанк [42] идентифицировали четыре соединения, содержащиеся в экстрактах гомогенатов из кончика брюшка

самок европейского кукурузного мотылька как тетрадеценилацетат и три гомолога этого вещества. Два из этих соединений (изомеры 11-тетрадеценилацетата) оказались мощными аттрактантами самцов кукурузного мотылька; тетрадеценилацетат не оказывал никакого действия, а четвертое соединение ([E]-9-тетрадеценилацетат) снижало численность самцов кукурузного мотылька в полевых и в лабораторных опытах. [E]-9-тетрадеценилацетат также нарушал нормальное поведение самцов перед спариванием; следовательно, мы с полным основанием можем отнести это вещество к категории репеллентов, а именно к репеллентам спаривания. Исходя из этого, Клун и др. предположили, что смесь этого вещества с 11-тетрадеценилацетатами может использоваться для нарушения процессов спаривания у кукурузного мотылька в полевых условиях [43].

Яблонная плодожорка (*Laspeyresia pomonella*) — наиболее опасный вредитель листопадных плодовых [44]. Она нападает на яблони, груши, айву и грецкий орех. Больших потерь урожая удается избежать только благодаря регулярному опрыскиванию, начиная вскоре после цветения и вплоть до снятия урожая. Для полного подавления вредителя в сильно зараженных фруктовых садах зачастую бывает необходимо провести четыре или больше обработок. Столь усиленное применение инсектицидов оказало существенное влияние на численность популяций других вредных насекомых, и некоторые из них стали представлять даже большую опасность для фруктовых деревьев, чем несколько лет назад. Многообещающие результаты были получены в интегрированных программах, где для определения срока обработки садов пониженными дозами пестицидов использовали ловушки с половым феромоном самок кодлемоном (8, 10-додекадиен-1-ол). Мадсен и Вейкенти [45] показали, что вместо традиционных трех обработок за сезон можно проводить одну или две, но в точно рассчитанные сроки и получать хороший урожай яблок. Такая программа способствует увеличению численности животных, поедающих вредных насекомых, дает возможность сэкономить средства, затрачиваемые на инсектициды, и в то же время уменьшает загрязнение среды инсектицидами.

Половой аттрактант листовертки (*Argyrotaenia velutinana*), *цис*-11-тетрадеценилацетат, в течение нескольких лет применялся для массового вылова самцов вредителя в яблоневых садах шт. Нью-Йорк [28]. На каждое дерево приходилось по одной клеевой ловушке, и приманки в них заменяли на новые каждые шесть недель. Ущерб от листовертки в обработанных садах составлял в среднем 0,6 %, что считается ниже экономического порога.

Непарный шелкопряд (*Porthetria dispar*) — опасный вредитель лесных, декоративных и фруктовых деревьев в Европе и

на северо-востоке США [36]. Взрослые особи появляются в июле или августе в зависимости от местного климата. Самец находит самку, руководствуясь выделяемым ею половым аттрактантом, который разносится ветром. После спаривания самка откладывает от 300 до 800 яиц. В 1970 г. Бирл и др. [46] идентифицировали и синтезировали половой феромон непарного шелкопряда (*цис*-7,8-эпокси-2-метилоктадекан). По названию вида насекомого он был назван *диспарлуром*.

В 1973 г. с целью определения эффективности диспарлура в нарушении спаривания у непарного шелкопряда были проведены крупномасштабные исследования в Массачусетсе [35]. С 6 по 10 июля большой опытный участок в 60 км^2 обработали с воздуха микрокапсулированным диспарлуром в дозе 5,0 г/га. Контрольный участок такой же площади оставили необработанным. В июле и августе произвели подсчет насекомых, попавших в ловушки с диспарлуром или самками шелкопряда, а также число оплодотворенных непривязанных самок, находившихся в период обработки на стволах деревьев. На контрольном участке в ловушки с диспарлуром попало 2193 самца, тогда как на опытном участке — только 63 самца. В ловушках с самками на контрольном участке оказалось 1136 самцов, на опытном же — только один. После применения микрокапсул нормальное спаривание между бабочками на опытном участке нарушалось на срок до двух с половиной недель, тогда как на контрольном участке число оплодотворенных самок составляло 95—100 %. Значительный разрыв связи между полами наблюдался в течение пяти недель после обработки.

В 1974 г. эксперимент был повторен с некоторыми изменениями в том же районе Массачусетса. На этот раз три участка были обработаны диспарлуром в дозах 5, 10 и 20 г/га соответственно [35]. Две обработки в дозе 10 г/га проводили с интервалом в две с половиной недели. Как и в 1973 г., доза диспарлура 5 г/га давала определенный эффект, но не обеспечивала должной защиты. По сравнению с контролем спаривание обработанных самок снижалось на 47 %, а уловы самцов в ловушках и количество отложенных яиц свидетельствовали о 50 %-ном подавлении непарного шелкопряда. При более высоких дозах применения диспарлура спаривание подавлялось на 94—97 %, а число выловленных самцов и количество отложенных яиц сильно уменьшались. Таким образом, доза диспарлура 20 г/га оказалась достаточной для существенного подавления популяций непарного шелкопряда.

С большим или меньшим успехом проводились и другие эксперименты по нарушению спаривания и массовому вылову насекомых с использованием приманок и обработанных аттрактантами «ловчих» растений. Результаты всех этих исследований

убеждают нас в том, что химические вещества, влияющие на поведение насекомых, кажутся наиболее многообещающими для применения в программах подавления вредителей в сельском и лесном хозяйстве.

Борьба с вредными насекомыми с помощью гормонов и их аналогов

Строго говоря, гормоны не вызывают биохимических взаимодействий между организмами, поскольку в естественных условиях они являются химическими регуляторами, действующими в продуцирующем их организме. Однако из растений было выделено множество соединений, которые влияют на насекомых и некоторых других беспозвоночных так, как если бы они были гормонами и синтезировались самими этими организмами. Если же учесть широкие потенциальные возможности использования гормонов насекомых или их аналогов в борьбе с насекомыми-вредителями, то становится совершенно очевидной необходимость обсуждения этих вопросов.

Экдизоны. Тело насекомых покрыто твердым наружным покровом, и, для того чтобы расти, они должны периодически сбрасывать его. Процесс сбрасывания старого покрова называется линькой. Рост и метаморфоз практически у всех изученных насекомых от личинки до взрослой особи регулируются одними и теми же тремя внутренними секретами, или гормонами [1]. Гормон линьки, или экдизон, синтезируется проторакальными железами под действием образующегося в мозгу активационного гормона [47]. Экдизоны обеспечивают рассасывание старой кутикулы, отложение и склеротизацию новой. Третий гормон, необходимый на всех личиночных стадиях, — это ювенильный гормон, который должен присутствовать при каждой линьке, чтобы помешать созреванию насекомого (рис. 14). Ювенильный гормон синтезируется и выделяется особой парной железой corpora allata, расположенной в голове насекомого. Если эти железы удалить до личиночной линьки, то образование ювенильного гормона прекращается и личинка преждевременно линяет, превращаясь в крошечную куколку или во взрослую особь [48].

Линька, после которой образуется куколка, должна происходить практически без ювенильного гормона. Иначе нормальный жизненный цикл насекомого будет нарушен, и оно превратится в некоего монстра со смесью личиночных и куколочных признаков или же перелиняет в гигантскую личинку, способную продолжать питаться [48]. Большинство таких монстров или гигантских личинок погибает во время линьки или вскоре после нее. Ювенильный гормон должен отсутствовать и во вре-

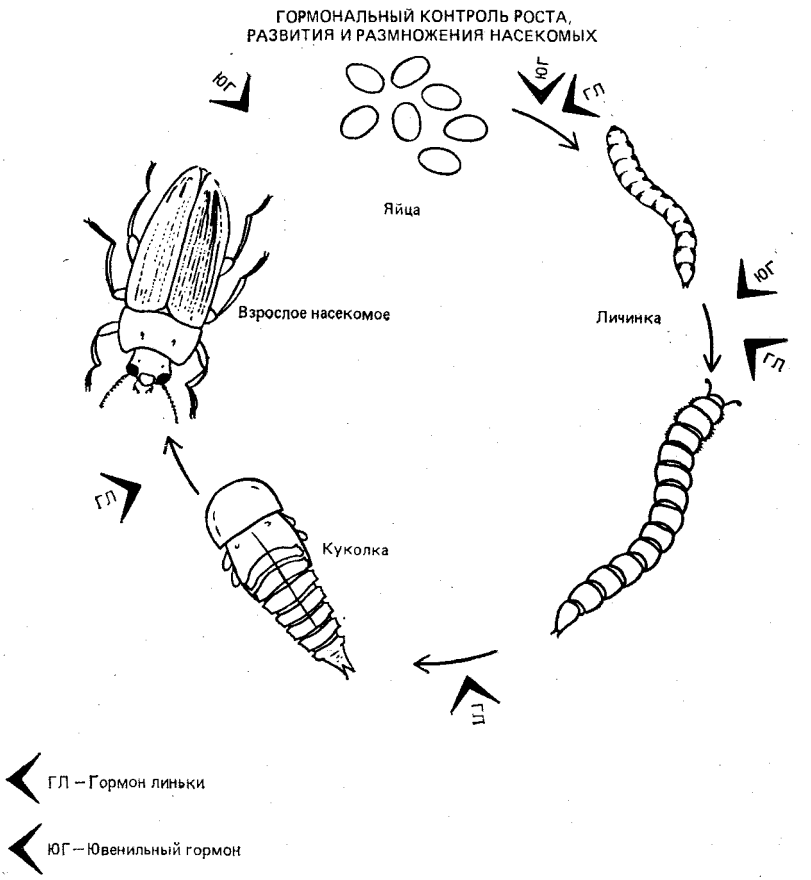

Рис. 14. Схема гормональной регуляции постэмбрионального развития и размножения мучного хрущака (*Tenebrio molitor*). (Из W. C. Bowers, «Juvenile hormones». В кн.: «Naturally Occuring Insecticides», ed. M. Jacobson and D. G. Crosby, с разрешения Marcel Dekker.)

мя превращения куколки в имаго. Обработка куколки ювенильным гормоном приводит к образованию вторичной куколки или же к выходу из куколки взрослого насекомого, сохраняющего куколочные признаки. В конечном итоге появляется аномальное насекомое, неспособное к размножению и живущее всего несколько дней. Ювенильный гормон не должен содержаться и в яйцах насекомого, поскольку он препятствует отрождению личинок [1].

Таким образом, обработка вредных насекомых ювенильным гормоном в те критические периоды, когда им требуется

полное отсутствие или низкая активность этого вещества, могла бы подавить популяцию вредителя. По данным Уильямса [1], ювенильные гормоны свойственны только насекомым и не оказывают никакого влияния на других животных или растения. Следовательно, применение ювенильных гормонов в качестве оружия в борьбе с вредными насекомыми не должно иметь серьезных побочных эффектов.

Впервые ювенильный гормон был выделен и идентифицирован в 1956 г. из брюшка самцов бабочек сатурнии цекропии (*Hyalophora cecropia* L.). Проведенные испытания дают основание полагать, что 1 г чистого гормона способен вызвать гибель примерно 1 млрд. личинок хрущаков [1]. Существовало мнение, что этот ювенильный гормон является универсальным и единственным в своем роде, так как неочищенный экстракт из *H. cecropia*, обладающий активностью ювенильного гормона, влиял на морфогенез многих видов насекомых — представителей других отрядов [48]. Последующие исследования показали, однако, что активностью ювенильного гормона обладают многие соединения и что разные насекомые по-разному реагируют на эти соединения. Слама и Уильямс обнаружили, что бумажные подстилки, помещенные в сосуды, где содержались клопы *Pyrrhocoris apterus*, вызывали гибель этих насекомых до достижения ими половой зрелости. Вместо того чтобы превратиться в нормальных взрослых насекомых, они продолжали расти, оставаясь на личиночной стадии, или же линяли в форму, похожую на взрослую, но сохраняющую многие личиночные черты. Было ясно, что клопы подвергаются воздействию собственного ювенильного гормона, источник которого был неизвестен [1]. Позднее Сламой и Уильямсом был выделен из бумажных подстилок так называемый «бумажный фактор», действующий как ювенильный гормон, а проследив происхождение бумажного фактора, они установили его источник — бальзамическую пихту, из которой была сделана бумага. Бумажный фактор был выделен также из пихты, тсуги, тисса, лиственницы, ели и сосны [48].

Боуэрс и его сотрудники [1] из МСХ США в Белтсвилле (шт. Мэриленд) идентифицировали бумажный фактор из древесины бальзамической пихты как метиловый эфир тодоматуевой кислоты, или ювабион. Структура этого соединения сходна со структурой некоторых других ранее идентифицированных ювенильных гормонов. Этот ювабион особенно интересен ввиду его высокой специфической активности как ювенильного гормона для *P. apterus* и близкородственных представителей семейства Pyrrhocoridae, к которому относятся и несколько опасных вредителей хлопчатника. Позднее из древесины пихты было выделено еще одно родственное ему соединение, названное

дегидроювабионом. Оно также активно только в отношении насекомых этого семейства [48]. Установлено, что в липидных экстрактах из бумаги содержится по меньшей мере еще одно активное соединение; это дает основание говорить о химических изменениях ювабиона в процессе производства бумаги.

Весьма вероятно, что именно ювабион и дегидроювабион, содержащиеся во многих хвойных деревьях, обеспечивают эффективную защиту этих видов от потенциальных вредителей из семейства Pyrrhocoridae. В хвойных и других растениях обнаружен целый ряд других терпеноидных соединений, многие из которых могут оказаться аналогами ювенильных гормонов специфических насекомых-вредителей [1]. Читателей, интересующихся химической структурой соединений, обладающих активностью ювенильного гормона, мы отсылаем к работе Боуэрса, приведенной в списке литературы в конце книги [48].

Гормон линьки, α-экдизон, был впервые выделен из куколок тутового шелкопряда *Bombyx mori*. Ученые из Института Макса Планка в Германии выделили в кристаллическом виде ничтожное количество (25 мг) этого гормона из полутонны куколок. α-Экдизон проявлял высокую активность как гормон линьки в отношении многих видов насекомых. Ничтожно малые его количества 0,0075 мкг (0,0075 миллионной грамма) вызывали 50—70 % окукливание в группе из пятнадцати личинок синей мясной мухи (*Calliphora erythrocephala*).

Позднее из куколок тутового шелкопряда был выделен второй активный гормон линьки, названный β-экдизоном. Оба гормона линьки были впоследствии выделены из многих видов насекомых. В работах Хорна приводится химическая структура α- и β-экдизонов, а также сорока других экдизонов растительного и животного происхождения. Все они относятся к стероидам. α-Экдизон был выделен из куколок и бабочек тутового шелкопряда, взрослых цикадок (*Dociostaurus maroccanus*), куколок табачного бражника [*Manduca* (*Prosoparce*) *sexta*], из листьев папоротника орляка и корневищ папоротников *Polypodium vulgare, Osmunda japonica* и *O. asiatica*. Был осуществлен также синтез α-экдизона [3].

β-Экдизон (крустоэкдизон-JL1) — гормон линьки ракообразных и насекомых. Он был выделен из морского ракообразного (*Jasus lalandei*), куколок дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi*), куколок тутового шелкопряда, табачного бражника, из корней *Achyranthes fauriei*, древесины и коры *Podocarpus elatus*, листьев «авраамова дерева» (*Vitex megapotamica*), корневищ папоротника *Polypodium vulgare*, листьев шелковицы, корней *Bosea yervamora*, листьев тисса, корней *Achyranthes obtusifolia*, листьев папоротника орляка и целых

растений *A. obtusifolia*, *A. longifolia*, *Matteuccia struthiopteris*, живучки (*Ajuga decumbens*, *A. incisa*), триллиума (*Trillium smallii*, *T. tschonskii*), *Stachyurus praecox*, *Polypodium japonicum*, *Pleopeltis thunbergiana* и *Neocheiropteris ensata* [3]. β-Экдизон был также синтезирован. Из сорока дополнительных экдизонов, структурные формулы которых приводит Хорн, несколько было выделено только из животных, некоторые удалось получить лишь синтетическим путем, но большинство было обнаружено только в растениях. Хорн приводит также список из 116 видов растений, которые проявили активность экдизонов в тестах с насекомыми.

Подытоживая разбор обширной литературы по исследованию экдизонов, Хорн отмечает весьма интересное обстоятельство, что в растениях содержатся соединения, обладающие активностью гормонов линьки и ювенильных гормонов [3]. По его мнению, «эти соединения способны обеспечить или уже обеспечивают определенную защиту от нападений насекомых». Поскольку для регуляции роста и развития насекомых достаточно максимальной концентрации порядка одной части экдизона на миллион, те растения, в которых экдизоны составляют до 0,1 % сухого веса, представляют для поедающих их насекомых «твердый орешек» с биохимической точки зрения. По-видимому, многие насекомые, имеющие широкий круг кормовых растений, выработали механизмы детоксикации экдизонов растительной природы.

Экдизоны и их аналоги, как правило, не столь активны как большинство ювенильных гормонов, но все же они способны нарушать нормальное развитие и размножение насекомых при непосредственном нанесении или при добавлении в корм в ничтожных количествах [49]. Синтез экдизонов обходится дороже, так как непременным условием их активности является наличие стероидного ядра. Через кутикулу они проникают не так легко, как меньшие по размеру молекулы ювенильных гормонов. Основное преимущество экдизонов и их аналогов заключается в том, что они могут нарушать развитие насекомых на любой личиночной или нимфальной стадии. Эти соединения проявляют также хемостерилизующую активность по отношению к самкам насекомых, так как подавляют развитие яичников и образование яиц. Кроме того, экдизоны снижают процент вылупившихся из яиц личинок и жизнеспособность потомства.

По мнению Хорна [3] и Роббинса [49], перспективный подход к подавлению насекомых с помощью гормонов состоит в создании и использовании соединений, влияющих на биосинтез и метаболизм экдизонов в организме насекомых. По ювенильным гормонам и экдизонам или их аналогам были проведены

лишь очень ограниченные полевые испытания; к тому же большинство исследований проводилось на организмах, не имеющих важного сельскохозяйственного значения. В 1982 г. почти не было случаев практического применения этих соединений в программах подавления вредителей культурных растений. Они оказались не столь удобными для использования в практических целях как химические соединения, влияющие на поведение насекомых.

Глава 7

Химические взаимодействия между культурными растениями и животными (кроме насекомых и нематод). Феромоны

Существуют две основные причины, по которым при обсуждении химических взаимодействий между культурными растениями и животными основное внимание, как правило, уделяется насекомым и нематодам. Во-первых, насекомые являются главными консументами растений в мире, а во-вторых, о химических взаимодействиях между культурными растениями и нематодами известно гораздо больше, нежели о химических взаимодействиях между культурными растениями и другими животными. И все же, несмотря на фрагментарность наших знаний о взаимодействиях растений с другими представителями животного мира, помимо насекомых и нематод, даже краткое обсуждение этих вопросов позволит нам судить о возможных путях исследований в этой области. В некоторых частях света значительный вред культурным растениям наносят моллюски (некоторые виды улиток и слизней), клещи, зайцы, кролики, мышевидные грызуны, птицы и некоторые копытные. Разумеется, определенный ущерб могут причинять и другие животные, но, как правило, они представляют собой меньшую опасность. Поскольку интересующие нас данные о взаимодействиях животных с культурными растениями немногочисленны и рассеяны по самым разным источникам, будут приведены и несколько примеров с дикорастущими растениями.

Из перечисленных выше животных наиболее слабое представление большинство из нас, пожалуй, имеет о клещах. Эти крошечные родственники пауков и скорпионов относятся к классу Arachnida. Наряду с другими отличиями они имеют четыре пары ног, а не три, как насекомые. По численности клещи, возможно, превышают всех других членистоногих на планете [1]. Почти в любой взятой нами горсти почвы будет содержаться великое множество этих организмов. Клещ *Trombicula irritans*, например, едва вылупившись, внедряется в кожу человека и вводит в нее вещество, вызывающее сильный зуд. Многие другие клещи также питаются на теплокровных животных, как это делают и их близкие родственники, иксодовые клещи (Ixodoidea).

Аттрактанты и репелленты в растениях или в хранящихся пищевых продуктах

В научной литературе имеются многочисленные данные о продуцировании растениями аттрактантов и репеллентов; однако почти вся эта литература посвящена главным образом насекомым и нематодам; данные же по другим животным крайне скудны. Весьма вероятно, что клещи и некоторые другие животные находят свои растения-хозяева, ориентируясь на выделяемые ими летучие аттрактанты. По-видимому, многие из продуктов растительного и другого происхождения при хранении также продуцируют аттрактанты, привлекающие животных-вредителей. Разные сорта земляники различаются по устойчивости к паутинному клещу *Tetranychus urticae*, причем эти различия детерминируются генетически [2]. Родригес и др. [3] испытали водные экстракты трех генетически разных клонов земляники на привлечение или отпугивание паутинных клещей *T. urticae* и *T. turkestani*. Речь идет о клонах Ку 22-61-9, Ку 17-61-15 и *Citation*, из которых первый наиболее устойчив, а последний наиболее чувствителен к клещу. Запах экстракта *Citation* при всех испытанных концентрациях привлекал оба вида клещей. В тесте на сравнение двух разных экстрактов, взятых в одинаковой концентрации, запах экстракта *Citation* оказался гораздо более привлекательным для обоих видов клещей, чем запах любого из двух других клонов земляники.

Запах более концентрированного из экстрактов Ку 17-61-15 оказывал репеллентное действие на *T. urticae*, но не на *T. turkestani*. Ни один из других испытанных экстрактов или растворов не служил репеллентом для указанных видов клещей. Позднее Дабровски и Родригес [4] изучали реакции двух этих видов клещей на одиннадцать эфирных масел, содержащихся в листьях земляники клона *Citation*. Один из них, *транс*-2-гексен-1-ол, служил аттрактантом или репеллентом в отношении обоих видов клещей в зависимости от концентрации. Пять других эфирных масел действовали таким же образом на *T. turkestani*, но не на *T. urticae*. Остальные пять компонентов являлись репеллентами для *T. urticae* при всех испытанных концентрациях, а один из них служил и для *T. turkestani* во всех испытанных концентрациях. Среди испытанных эфирных масел были такие, которые сами по себе не оказывали никакого влияния, но в смеси с другим компонентом в соотношении 1 : 1 каждое из них давало определенный эффект.

Известно, что устойчивость любого клона земляники к клещам меняется в течение сезона. Вероятно, это обусловлено тем, что в сравнительно короткое время предпочитаемый хозяин

может стать непредпочитаемым из-за происходящих в растении биохимических изменений.

В Японии многие важные продукты питания, такие, как сыр, пряности, фасолевая паста, вяленая рыба и порошковое молоко, заражены клещами [5]. Это влечет за собой серьезные потери продуктов, а также санитарные проблемы. Одним из опасных вредителей запасов в Японии является сырный клещ *Tyrophagus putrescentiae*. Предварительные исследования показали, что его привлекает запах сыра чеддер. Позднее выяснилось, что нейтральная фракция парового дистиллята сыра чеддер содержит некий привлекающий компонент. Этот компонент был выделен методом газовой хроматографии, но не идентифицирован.

Многие виды растений опыляются птицами и летучими мышами. Птицы находят нужные цветки, полагаясь в основном на зрение, поскольку опыляемые ими цветки обычно не имеют запаха, да и вряд ли птицы обладают обонянием. Летучие мыши, например, имеют хорошее обоняние, и цветки, опыляемые летучими мышами, как правило, испускают ночью сильный аромат, напоминающий запах масляной кислоты. Запах этих цветков сходен с запахом самих мышей; полагают, что он несет и некую социальную функцию, способствуя агрегации мышей, и может оказывать стимулирующее действие. К сожалению, мы не располагаем убедительными экспериментальными данными о наличии в цветках, опыляемых летучими мышами, специфических аттрактантов мышей, поэтому крайне желательно провести соответствующие химические исследования [6]. Культурные растения почти не представляют интереса в этом отношении; впрочем, известно, что некоторые выращиваемые в тропиках фруктовые деревья опыляются летучими мышами.

Пищевые детерренты, продуцируемые растениями

Родригес и др. [3] изучали скорость заглатывания и общее потребление клещами водных экстрактов листьев трех клонов земляники, о которых говорилось выше, Ку 22-61-9, Ку 17-61-15 и *Citation*. Оказалось, что клещи *Tetranychus urticae* гораздо быстрее и в большем количестве поедали экстракт *Citation*, чем экстракты из клонов Ку 22-61-9 и Ку 17-61-15, обладающих устойчивостью к клещам. Это позволило предположить наличие либо пищевых детеррентов в экстрактах устойчивых линий, либо пищевых стимуляторов в чувствительной линии земляники.

Дабровски и др. [7], продолжив исследования в этом направлении, обнаружили, что другой клещ, *Panonychus ulmi*, которому была предоставлена возможность выбора кормового

субстрата (листья растений многих видов), хорошо питался только на отобранных им растениях. Реакция клещей на нежелательные листья послужила основанием для предположения о содержании в этих листьях химических веществ, действующих как пищевые детерренты. Испытав многие соединения, содержащиеся в листьях земляники, на поедание их *T. urticae*, Дабровски и др. установили, что некоторые свободные аминокислоты в 0,1 %-ном растворе служат пищевыми детеррентами. Сильно разбавленные растворы (10^{-4} — 10^{-6} М) большинства испытанных фенольных соединений также являются пищевыми детеррентами по отношению к *T. urticae*.

А. Ф. Яхонтов [8] установил, что водорастворимые выделения многих сорных и культурных растений подавляют развитие филлоксеры, поражающей виноград. По его наблюдениям, степень заражения виноградной лозы филлоксерой варьирует в зависимости от того, какие виды трав растут вдоль границ виноградника.

Таким образом, постепенно накапливаются данные, свидетельствующие о том, что нахождение и выбор растений-хозяев клещами в большой степени зависят от продуцируемых этими растениями химических соединений, точно так же, как это было показано для многих насекомых.

В диких популяциях лядвенца рогатого (*Lotus corniculatus*) встречаются особи, продуцирующие какой-то цианогенный глюкозид, и особи, которые его не продуцируют; этот признак контролируется генетически. Производя анализ диких популяций лядвенца на частоту цианогенных растений, Дэвид Джонс [9] заметил, что, как правило, животными поедаются только нецианогенные растения, т. е. растения, не содержащие цианогенных глюкозидов. Единственными животными, которые, по наблюдениям Джонса, питались на нецианогенных растениях, были личинки насекомых и слизни. В специально поставленных сериях опытов, где слизням *Arion ater* предоставляли на выбор цианогенные и нецианогенные растения лядвенца, неизменно лучше потреблялись те растения, в которых цианогенный глюкозид содержался в наименьших количествах или отсутствовал совсем. В ходе испытаний, проводившихся не столь широко, было убедительно показано, что пашенная полевка *Microtus agrestis*, две улитки (*Arianta arbustorum* и *Helix agrestis*) и слизень *Agriolimax reticulatus* также отдают предпочтение нецианогенным растениям лядвенца.

В популяциях клевера ползучего (*Trifolium repens*) также наблюдается полиморфизм по способности растений к синтезу цианогенных глюкозидов. Кроуфорд-Сайдботэм [10] решил провести большую серию лабораторных тестов на питание нескольких видов улиток и слизней на обоих формах клевера

и лядвенца. В опытах он использовал семь видов улиток и шесть видов слизней. Полученные результаты подтверждают гипотезу об избирательном поедании улитками и слизнями нецианогенных растений, т. е. цианогенность служит защитным механизмом против них. Разные виды улиток и слизней отличались, однако, по степени избирательности в питании, причем эта избирательность, пожалуй, была более четко выражена по отношению к лядвенцу, чем к клеверу.

Эллис и др. [11] выявили дифференциальное распределение цианогенной и нецианогенной форм лядвенца рогатого вокруг залива в Портдафаре на Холи-Айленд в Англии. Нецианогенная форма встречалась реже по мере продвижения в глубь острова, причем такой характер распределения сохранялся в течение шестнадцати лет. Численность популяций улиток и слизней также была низкой у прибрежных скал и увеличивалась по мере удаления от них. Проведя изучение некоторых экологических факторов за шестнадцатилетний период, указанные авторы пришли к выводу, что распределение цианогенной формы растений связано с распределением и плотностью популяций слизней и улиток, избирательно питающихся на нецианогенной форме.

В Европе большинство популяций клевера ползучего представляют собой смеси цианогенных и нецианогенных растений. Дж. и У. Энгсисинги [12] решили выяснить, имеет ли место в полевых условиях ранее продемонстрированное в лаборатории дифференцированное поедание двух этих форм. Исследования проводили на обильно поросших клевером газонах Челтенхема в Англии. Листья отбирали наугад и сортировали по степени обгрызания каждого листочка травоядными животными, после чего определяли концентрацию цианогенного глюкозида в каждом листочке. Результаты ясно показали, что нецианогенные растения клевера поедались более охотно, чем цианогенные. Главными их потребителями оказались слизни *Arion ater* и *Agriolimax reticulatus*.

Демент и Муни [13] заметили, что плоды кустарника чапараля *Heteromeles arbutifolia* созревают длительное время, в течение которого животные почти не используют их в пищу. Созревшие плоды, однако, быстро склевываются птицами. Химический анализ разных частей растений, взятых на разных стадиях развития, показал, что наблюдаемое дифференцированное потребление плодов чапараля, по-видимому, в большой степени обусловлено содержанием в них продуктов вторичного метаболизма. В мякоти незрелых плодов содержатся чрезвычайно большие количества танина и цианогенных глюкозидов. При созревании количество танина снижается, а цианогенные глюкозиды перемещаются из мякоти плодов в семена. Листья

содержат высокие концентрации танинов и цианогенных глюкозидов на ранних стадиях роста, чем, вероятно, и объясняется слабое поедание их животными в это время.

Хохоба (*Simmondsia chinensis*) — вечнозеленый кустарник, распространенный на юго-западе США и северо-западе Мексики. Женское растение *Simmondsia chinensis* образует крупные семена, которые служат важным источником пищи для животных [14]. Розенцвейг и Винакур [15] на всех опытных участках, на которых рос *S. chinensis*, отлавливали мешотчатых прыгунов Байли (*Perognathus baileyi*), тогда как на других участках отмечался другой вид *Perognathus*. Это навело на мысль о существовании прямой связи между распространением *P. baileyi* и *S. chinensis*.

Как известно, семена *S. chinensis* содержат значительные количества цианогенных глюкозидов, поэтому Шербрук [14] решил скармливать семена этого растения четырем видам грызунов, включая *P. baileyi*. *P. baileyi* питался семенами *S. chinensis* или кормом, приготовленным из них, в течение нескольких недель. Остальные три вида грызунов, в том числе два других вида *Perognathus*, отказывались есть семена *S. chinensis* и быстро теряли в массе. Шербрук высказал предположение о наличии у *P. baileyi* какого-то механизма детоксикации, которым не обладают другие виды. Он предположил также, что цианогенные глюкозиды в семенах *S. chinensis* могут играть защитную роль, предотвращая поедание семян животными.

Было обнаружено, что папоротник-орляк полиморфен по содержанию цианогенного глюкозида пруназина. Купер-Драйвер и Свейн [16] провели исследования в Ричмонд-Парке (Суррей, Англия) и установили связь между поеданием растущего там папоротника и содержанием в нем пруназина. Большинство обследованных ими популяций на 96 % состояли из цианогенных особей, но встречались и такие, где 98 % особей были нецианогенными. В этих последних популяциях листья папоротника поедались оленями и овцами, тогда как в травостоях первого типа поедались только листья нецианогенных растений.

Несколько видов сложноцветных, характеризующихся высокими концентрациями сесквитерпеновых лактонов, остаются практически нетронутыми на пастбищах на востоке США, используемых для интенсивного выпаса крупного рогатого скота. Некоторые из этих видов принадлежат к роду *Vernonia* и содержат глауколид-А, сесквитерпеновый лактон, являющийся пищевым детеррентом для нескольких видов насекомых. Барнетт и др. [17] решили выяснить, действует ли это вещество как пищевой детеррент по отношению к млекопитающим. По их наблюдениям, дикие кролики в Ботаническом саду Универ-

ситета шт. Джорджия с удовольствием поедали *Vernonia flaccidifolia*, не содержащую глауколид-А, но, попробовав *V. gigantea* и *V. glauca*, в которых это вещество присутствует, отвергали эти растения. Когда содержавшимся в клетках диким кроликам (*Sylvilagus floridanus*) предлагали *V. flaccidifolia* и *V. gigantea*, они неизменно с аппетитом поедали первую траву и только пробовали вторую. В другом тесте кролики предпочитали обычные растения *V. flaccidifolia* тем, на которые был нанесен глауколид-А.

Белохвостый олень (*Odocoileus virginianus*) в природе встречается в той же местности, где растут три вышеупомянутых вида *Vernonia*. Барнетт и др. [17] изучали пищевые предпочтения оленей, предлагая им на выбор *V. gigantea* и *V. flaccidifolia*. Олени нюхали, лизали и пробовали оба этих растения, после чего неизменно выбирали растения, не содержащие глауколид-А. Если приходилось выбирать между обычными растениями *V. flaccidifolia* и растениями с нанесенным на них глауколидом-А, животные всегда отдавали предпочтение *V. flaccidifolia* в ее натуральном виде. В природных условиях глауколид-А, имеющий горький вкус, присутствует в большинстве видов *Vernonia*, защищая их от поедания, причем животные могут избегать даже те растения *Vernonia*, которые не содержат глауколид-А, но внешне очень сходны с растениями, содержащими глауколид-А. По-видимому, многие другие сесквитерпеновые лактоны (а возможно, даже и все) служат пищевыми детеррентами в растениях подавляющего большинства видов. Только в растениях семейства сложноцветных обнаружено примерно 540 известных сесквитерпеновых лактонов [17].

Псевдотсуга Мензиса (*Pseudotsuga menziesii*) обычно чрезвычайно чувствительна к повреждению животными, поэтому молодые посадки этих деревьев часто нуждаются в защите. Чернохвостый олень (*Odocoileus himionus columbianus*) и американский заяц-беляк (*Lepus americanus*) считаются серьезными вредителями при возобновлении лесов на северо-западном побережье Тихого океана. Чтобы выяснить, будут ли содержащиеся в неволе зайцы-беляки и чернохвостые олени отдавать предпочтение каким-либо генотипам псевдотсуги Мензиса, были проведены соответствующие исследования в загонах [18]. Оказалось, что растения с наиболее предпочитаемыми генотипами поедались оленями и зайцами соответственно на 64 и 178 % больше, чем с наименее предпочитаемыми. Степень устойчивости к повреждению, предсказанная для молодой поросли псевдотсуги на основании данных о предпочтительном питании животных, оказалась близкой к той, которая была свойственна родительским особям. В проводившихся позднее полевых исследованиях с дикими зайцами были получены ре-

зультаты, хорошо согласующиеся с результатами тестов в загонах.

Некоторыми авторами [19] были предприняты попытки идентифицировать химические факторы псевдотсуги, обусловливающие дифференцированные реакции чернохвостого оленя в пищевых тестах. Хвою восьми генетических линий псевдотсуги собирали в период покоя и анализировали на содержание хлорогеновой кислоты и эфирных масел. Затем провели классификацию хвои с тех же деревьев в соответствии со степенью предпочтительного поедания ее чернохвостым оленем. Как выяснилось, степень привлекательности хвои исследуемых линий псевдотсуги в значительной мере определялась концентрацией содержащейся в ней хлорогеновой кислоты. Характерно, что более высокая чувствительность к объеданию оленями была связана с более высокими концентрациями хлорогеновой кислоты. Это доказывает, что хлорогеновая кислота является скорее пищевым стимулятором для оленя, чем детеррентом. Исследованные генетические линии также сильно варьировали по выходу и составу эфирных масел, но эти различия не были связаны с предпочтительным поеданием этих растений оленями. Полученные результаты убеждают в возможности селекции лесных деревьев на устойчивость к поеданию животными.

Канареечник (*Phalaris arundinaceae*) получил широкое распространение во многих частях света как фуражная культура. В то же время имеются многочисленные сообщения о его неодинаковой привлекательности для домашних животных. Рой и Моттершед [20] решили провести тесты на пищевое предпочтение с пятью линиями этой травы, взяв в качестве испытуемых животных мериносовых овец. Из пяти использовавшихся в тестах линий *Phalaris arundinaceae* две происходили из США, две из ФРГ и одна из Португалии. Три из них овцы нашли вполне съедобными, а две — очень неприятными на вкус. Из этих последних одна линия происходила из США и одна из Португалии. Позднее Мартин Уильямс и др. [21] исследовали поедаемые и отвергаемые овцами генотипы канареечника с целью определения качественного и количественного состава содержащихся в них алкалоидов. В тестах на объедание устанавливали степень привлекательности для овец четырех отобранных генотипов. Было идентифицировано шесть алкалоидов; помимо этого, были выделены, но не идентифицированы еще три вещества. Содержание алкалоидов в привлекательных и неприятных для овец клонах составляло в среднем 0,26 и 0,78 % сухой массы соответственно. Содержание одного из алкалоидов (5-метокси-N,N-диметилтриптамин) в отвергаемых овцами клонах в среднем в восемнадцать раз превышало его содержание в клонах, привлекательных для животных. Таким

образом, некоторые или даже все алкалоиды канареечника служат пищевыми детеррентами по крайней мере для некоторых видов млекопитающих.

Питер Атсатт и Деннис О'Дауд [22] утверждают, что встречающийся в посевах трав ядовитый лютик (*Ranunculus bulbosus*) обеспечивает им хорошую защиту от поедания скотом. При этом авторы отмечают, что указанный вид лютика содержит лактон ранункулин, вызывающий сильное раздражение кожи и слизистых оболочек. В проводившихся указанными авторами исследованиях наблюдалось значительное уменьшение объедания травы скотом в тех местах, где лютики росли гуще. Атсатт и О'Дауд считают, что в южной Аризоне ядовитая трава *Haplopappus tenuisectus* в значительной мере защищает от поедания растущие по соседству другие травы.

Ранункулин содержится во многих видах лютика, причем есть виды, содержащие его в гораздо более высоких концентрациях, чем *R. bulbosus*. Дж. Кингсбери [23] в своей книге «Ядовитые растения США и Канады» описывает множество видов высших растений, произрастающих в Северной Америке, которые ядовиты для домашних животных; среди них немало и культурных растений. Поскольку самые разные животные способны распознавать непригодные в пищу растения, токсичные вещества часто играют роль пищевых детеррентов.

Вещества растительного происхождения, оказывающие ингибирующее воздействие на животных

Известно, что некоторые жирные кислоты подавляют рост водорослей [24] и различных насекомых [25]. В связи с этим Родригес [25] решил изучить влияние двадцати пяти жирных кислот и их производных на рост и откладку яиц сырными клещами *Tyrophagus putrescentiae* и *Caloglyphus berlesei*. В корм только что вылупившихся личинок он добавлял жирные кислоты в разных концентрациях и наблюдал дальнейший ход событий, учитывая выживаемость личинок, их развитие и число яиц, отложенных появившимися из этих личинок взрослыми особями (рис. 15 и 16). Поскольку большая часть детальных исследований такого рода проводилась с *T. putrescentiae*, ниже приводится краткое изложение данных, полученных по этому клещу. В ограниченных тестах на сравнение, проводившихся с *C. barlesei*, были получены сходные результаты.

Жирные кислоты. Жирные кислоты с короткой цепью, такие, как пропионовая, масляная, капроновая, каприловая и каприновая, особенно эффективно подавляли развитие и выживание *T. putrescentiae*. Клещи, получавшие специально приготовлен-

ный корм с добавлением 0,5 % каприновой кислоты, откладывали очень мало яиц, а при добавлении 1,0 % этой кислоты совсем их не откладывали. Со всеми другими испытанными жирными кислотами тот же уровень подавления *T. putrescentiae* достигался при концентрации 2,0 %. Медные соли пропионовой, капроновой, каприловой и каприновой кислот также оказались чрезвычайно активными ингибиторами роста. Метиловые эфиры капроновой, каприловой, каприновой, лауриновой, миристиновой и олеиновой кислот оказывали сильное ингибирующее действие на *T. putrescentiae* и были эффективны в концентрации 0,5 %, за исключением эфиров капроновой и каприловой кислот, концентрации которых не должны были быть ниже 1,0 %.

На основе полученных данных можно предположить, что, добавив нужное количество свободной жирной кислоты или ее производного, например в бакалейные товары, мы защитим их от нападения клещей [25]. Добавление соответствующих свободных жирных кислот в предназначенные для хранения растительные продукты питания, по-видимому, также могло бы сыграть существенную роль в их защите от клещей. Представляется возможным регулировать содержание жирных кислот во многих растениях путем соответствующих селекционных программ.

Танины. Танины представляют собой группу фенольных соединений, широко распространенных у растений и преобладающих во многих растительных пищевых продуктах [26]. Танины из натуральных продуктов питания, добавляемые к рациону цыплят [27, 28] и крыс [29], подавляют их рост. По данным некоторых авторов [28], дубильная кислота тормозила рост цыплят даже в концентрации 0,5 %. Другие танины были менее токсичны. Джослин и Глик [29] обнаружили, что при добавлении к рациону в концентрации 1,0 % дубильная кислота оказывала более сильное ингибирующее влияние на рост крыс, чем некоторые другие танины. В концентрации 5,0 % все танины существенно подавляли рост крыс. Два фенола, галловая кислота и катехин, вызывали значительную задержку роста крыс при добавлении к рациону в относительно низких концентрациях.

Маргарет Писли и Фрэнк Эйнхеллиг [30] на основе полученных ими данных пришли к выводу, что 8 %-ная дубильная кислота, которую получали с кормом самцы мышей-альбиносов с исходным весом 7—11 г, тормозила их рост. У мышей с исходным весом 17—18 г сначала также отмечалась задержка роста, но ко времени вскрытия их вес не отличался от веса контрольных мышей. В более поздних исследованиях эти авторы установили, что самки той же линии мышей-альбиносов, находившиеся на сходной диете, содержавшей танин, достигали

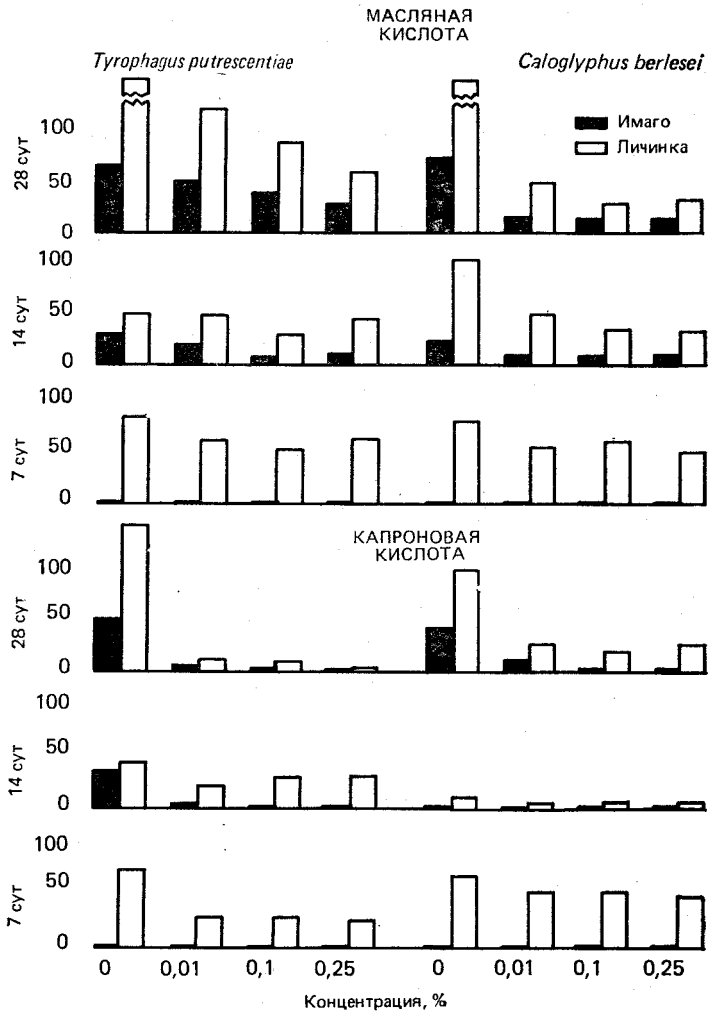

Рис. 15. Сравнение выживания и развития клещей *Tyrophagus putrescentiae* и *Caloglyphus berlesei* при добавлении к пище известного химического состава двух жирных кислот, масляной и капроновой, в концентрациях 0,01—0,25 %. Приведенные данные — средние по двум опытам. Для каждого опыта брали 5 пробирок с 20 личинками в каждой. (Из J. G. Rodriguez, ed., «Insect and Mite Nutrition», pp 637—650, с разрешения Elsevier Biomedical Press B. V., Amsterdam.)

половой зрелости медленнее, чем контрольные [31]. Кроме того, они давали более мелкое потомство, характеризовавшееся более медленным ростом и меньшей конечной массой.

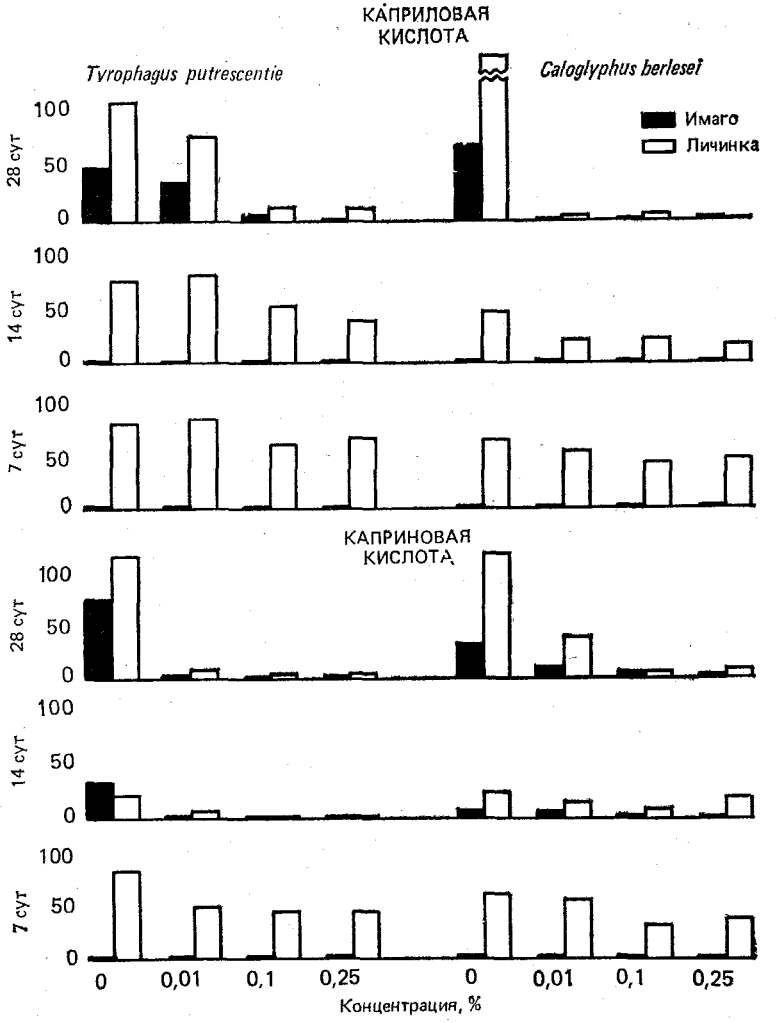

Рис. 16. Сравнение выживания и развития клещей *T. putrescentiae* и *C. berlesei* при добавлении к пище известного химического состава двух жирных кислот, каприловой и каприновой, в концентрациях 0,01—0,25 %. Приведенные данные — средние по двум опытам. Для каждого опыта брали 5 пробирок с 20 личинками в каждой. (Из J. G. Rodriguez, ed., «Insect and Mite Nutrition», pp. 637—650, с разрешения Elsevier Biomedical Press B. V., Amsterdam.)

В некоторых случаях дубильная кислота играет роль канцерогенного вещества [32]. По мнению Мортона [33], англичане добавляют в чай молоко для того, чтобы конденсировать танины

и предупредить развитие рака пищевода. Разумеется, молоко должно конденсировать танины, потому что белки молока легко реагируют с ними, точно так же, как белки кожи при ее дублении.

Непрямое действие соединений, продуцируемых растениями, на жвачных животных

Химический состав пищевых и кормовых растений часто очень сильно влияет на перевариваемость и питательную ценность растений для жвачных животных, поскольку некоторые содержащиеся в растениях вещества действуют на микроорганизмы, населяющие рубец животных. Тем, кто серьезно интересуется этими вопросами, мы рекомендуем работу Роберта Хангейта [34], где очень подробно обсуждаются все аспекты, связанные с процессами, протекающими в рубце, и его микрофлорой. Смарт [35] и др. сообщили, что полифенолы, выделенные из листьев леспедецы, подавляют (в рубце) активность целлюлазы, осуществляющей переваривание целлюлозы. Фермент целлюлаза, безусловно, синтезируется микрофлорой рубца. Эфирные масла полыни трехзубчатой (*Artemisia tridentata*) подавляют рост некоторых видов бактерий [34]. Если эфирные масла *A. tridentata* добавлять к искусственной системе, имитирующей работу рубца и состоящей из сена люцерны в качестве субстрата и жидкости рубца оленя, овцы или коровы, то в такой системе образуется значительно меньшее количество жирных кислот с короткими цепями.

Скармливание сена из ежи сборной (*Dactylis glomerata*) ягнятам иногда вызывает у них замедление роста, развитие ригидности, порой приводит даже к смерти [37]. Экстракты из такого сена содержат вещества, заметно подавляющие переваривание целлюлозы в искусственных системах рубца.

Содержание танинов в зерновках и зеленой массе сорго заметно влияет на их переваривание. Это, несомненно, связано с выраженным антимикробным действием танинов. Поскольку танины легко реагируют с белками, а ферменты, как известно, представляют собой белки, танины также непосредственно участвуют в инактивации ферментов рубца [38, 39].

Не приходится сомневаться в существовании многих других продуктов вторичного метаболизма растений, которые оказывают вредное воздействие на микроорганизмы и ферменты рубца, а следовательно, на рост, развитие и размножение жвачных животных. Так как жвачные животные имеют важное экономическое значение как источник пищи для человека, исследования в этой области в дальнейшем будут расширяться.

Феромоны

Для большинства животных общение с другими особями своего вида является необходимым условием выживания. Необходимость такого общения особенно очевидна в тех случаях, когда животные образуют сложные сообщества, как, например, медоносные пчелы. Для животных, которым свойствен одиночный образ жизни, необходимость коммуникации не столь очевидна, но бывают ситуации, когда она становится жизненно важной. Двуполые животные нуждаются в средствах коммуникации для встречи особей разного пола, а также для стимулирования и регуляции процессов спаривания или объединения гамет [40]. При этом животные могут пользоваться несколькими типами сигналов и органов чувств; основными являются: химические сигналы, влияющие на обоняние и вкус; механические, воспринимаемые органами осязания и слуха; радиационные, базирующиеся на зрении, или восприятии света.

Химическая коммуникация между особями одного вида широко распространена в животном царстве. У большинства видов она является основным средством связи, хотя птицы и высшие приматы, по-видимому, составляют исключение из этого правила. К сожалению, наши знания о передаче информации животными с помощью феромонов довольно поверхностны. Мы располагаем сравнительно обширной информацией общего характера, но имеем мало достоверных данных о продуцировании феромонов животными (кроме насекомых); к тому же лишь немногие специфические феромоны были химически идентифицированы [41—43]. Проблемы химической коммуникации таят в себе колоссальные возможности для исследований в будущем, результаты которых, несомненно, найдут практическое применение в борьбе с вредными животными в сельском хозяйстве и других областях.

О территориальных отношениях у животных было известно еще со времен Аристотеля. Долгое время их связывали с оборонительным и агрессивным поведением, однако в настоящее время все большее значение придается маркированию запахом По мнению Микитовича [41], животные на своем индивидуальном участке, подобно человеку, отводят специальные места для сна, отдыха, укрытия, питания, хранения запасов, питья, дефекации, уринации, игр и для выведения и воспитания потомства. Все эти территории обычно маркируются запахом, который играет важную роль в реализации территориальных требований животных.

Маркирование запахом

Свои потребности в жизненном пространстве млекопитающие выражают с помощью дифференцированного маркирования участков, предназначенных для разных целей. Доказано, что размер и активность желез, продуцирующих пахучий секрет, меняются в зависимости от пола особи, ее репродуктивного состояния, возраста, социального ранга и поведения. Согласно данным Микитовича [41], животные различаются и по способности ощущать запахи. Реакции особи на обонятельные сигналы определяются также ее возрастом и социальным рангом. Так, например, в разгар периода размножения взрослые особи европейского дикого кролика (*Oryctolagus cuniculus*) строго соблюдают территориальные отношения, однако некоторые молодые особи могут пренебрегать территориальными границами и вторгаться на участки обитания других групп.

Источниками запахов, используемых для мечения территории, могут быть моча, фекалии, слюна и специальные кожные железы, выделяющие пахучий секрет. У кролика для маркировки территории служат две кожные железы. Секрет подбородочной железы остается на предметах, когда кролик трется о них подбородком, а шарики фекалий получают запах анальной железы, проходя через задний отдел прямой кишки (рис. 17). Характерный запах фекалий кролика обусловлен именно секретом анальной железы, и навозные кучки на участке обитания кролика играют важную роль в территориальном поведении особей этого вида.

Кролики. Секреты кожной железы на подбородке кролика содержат белки и углеводы, а выделения анальной железы — белки и липиды [41]. Свободный липид, обладающий свойственным кролику запахом, возможно, является эфиром жирной кислоты. Состав секретов каждой железы характеризуется половыми и индивидуальными различиями.

Запахи, связанные с мечением территории, занятой каким-либо животным, могут ощущаться даже человеком. В самом деле, мы без особого труда можем по одному только запаху обнаружить участки, зараженные крысами и мышами, или отличить конюшню от молочной фермы [41]. Такие характерные видовые запахи обусловлены как спонтанно выделяющимися продуктами метаболизма, так и маркировочной деятельностью животных и представляют собой комбинации запахов. Многие животные способны, ориентируясь на специфический запах, находить незнакомые популяции сородичей по виду.

Микитович отмечает, что, судя по поведению кролика, вторгающегося на территорию незнакомой колонии, он реагирует на запахи [41]. Кролик изменяет позу, передвигается с осто-

Рис. 17. Кролики используют секрет подбородочных желез для маркировки запахом предметов, расположенных на их территории, в данном случае веток. (Из H. H. Shorey, Animal «Communication by Pheromones», с разрешения Academic Press.)

рожностью и постоянно принюхивается. Он, кроме того, перестает есть, прекращает маркировочную деятельность и демонстрирует постоянным обитателям участка позу подчинения. Взрослые самки кроликов часто с ожесточением нападают на крольчат, родившихся в чужой колонии; опыты с завязыванием глаз взрослым крольчихам убеждают в том, что такое поведение вызвано обнаружением незнакомого запаха. Для выживания крольчат крайне важно, чтобы они как можно раньше умели распознавать характерный запах своей группы.

Детеныши кролика появляются на свет в специально вырытых норах, предварительно выстланных травой и шерстью, которую самка выдергивает со своего живота, груди и боков [41]. В гнездо крольчиха откладывает также несколько шариков фекалий; крольчата, по-видимому, с раннего возраста учатся распознавать анальный запах матери и реагировать на него, а не на запахи других кроликов. Кроме того времени, когда происходит кормление детенышей, вход в гнездо постоянно закрыт земляной пробкой, которую самка метит пометом и мочой. Как правило, члены одной группы не трогают гнезд друг друга, если плотность популяции не становится слишком большой. Если же численность популяции высокая, нередко случается, что самки убивают чужих крольчат.

Поскольку кролики зачастую представляют серьезную опасность для культурных растений и пастбищ, то, имея четкое представление о феромонах, которыми они пользуются при маркировании запахом, мы могли бы применять их, чтобы полностью нарушить нормальное поведение кроликов на полях или пастбищах, уничтожить молодняк, а возможно, и изгнать всех кроликов с данной территории. Есть все основания полагать, что это не повлекло бы за собой таких серьезных побочных эффектов, как гибель полезных животных или загрязнений участка стойкими химикатами.

Огромное число мелких млекопитающих живет либо под землей, либо на поверхности, где густая растительность или другие препятствия обычно мешают зрительной или слуховой коммуникации, за исключением тех случаев, когда общение происходит на очень близком расстоянии. Естественный отбор в таких местообитаниях, по-видимому, благоприятствует выживанию и распространению видов с хорошо развитыми органами, вырабатывающими пахучие вещества. По данным Стоддарта [42], грызуны и другие мелкие млекопитающие щедро снабжены такими видоспецифическими органами, функцией которых является распространение обонятельных сигналов. Основными источниками запахов служат железы и группы желез, расположенные в коже.

Мыши. Изучение агрессивных взаимоотношений у мышей показало, что мыши определенно продуцируют некий фактор или факторы, вызывающие у других мышей чувство страха [42]. Это вещество, по-видимому, поглощается объектами окружающей среды и сохраняет активность в течение семи-восьми часов. Такой феромон, вызывающий у животных чувство страха, если его идентифицировать и синтезировать, можно было бы использовать для отпугивания мышей в садах или на полях. Его можно было бы применять в комбинации с другими веществами-добавками, препятствующими его разложению или быстрому испарению и таким образом продлевающими его эффективность, как это практикуется с разными феромонами и репеллентами насекомых.

Боуэрс и Александер [44] обнаружили, что феромоны мышей обладают значительной специфичностью. На самцах и самках мышей вида *Mus musculus* (линия C57B1) они изучали способность животных различать отдельных особей по одному лишь запаху. Оказалось, что мыши могли отличать друг от друга двух самцов одной линии исключительно по запаху. Руководствуясь обонятельными сигналами, мыши улавливали разницу между двумя различными видами: *Mus musculus* (линия C3H) и *Peromyscus maniculatus,* а также между самцами и самками одного вида.

Следует отметить, что наличие половых аттрактантов у мышей не было убедительно продемонстрировано; особенно это касается продуцируемых самками аттрактантов самцов. Половые аттрактанты, выделяемые самцами для привлечения самок, изучены лучше. Самки мышей становятся более активными в присутствии запаха самцов и предпочитают мочу интактных самцов моче кастрированных. Установлено, что липиды препуциальной железы самца, особенно некоторые свободные жирные кислоты, играют роль аттрактантов [45]. Беременных самок запах препуциальной железы самца не привлекает.

Имеются сообщения об обонятельном привлечении самцов к рецептивным самкам у собак, белоногих хомячков, оленей и крыс. У некоторых животных, например у пришедших в охоту овец, такое обонятельное половое привлечение работает в обоих направлениях, и рецептивные овцы легко находят барана, не пользуясь зрительными сигналами.

Крысы. По наблюдениям Колхауна [46], проводившимся в условиях вольерного содержания, рецептивная самка серой крысы удаляется от своей норы на большее расстояние, чем обычно, и оставляет пахучие метки на земле и других предметах. Исследуя эти запахи, самцы с их помощью находят нору рецептивной самки. Позднее Карр и др. [47] в контролируемых условиях изучали реакцию крыс линии Лонг-Ивенс на запах особей противоположного пола. Они обнаружили, что половозрелые, участвовавшие ранее в размножении самцы предпочитают запах рецептивной самки запаху нерецептивной, тогда как неопытные и кастрированные самцы не делают различий между этими запахами. В другом эксперименте указанные авторы выяснили, что девственные рецептивные самки, точно так же, как и рецептивные самки, уже участвовавшие в размножении, предпочитают запах нормальных самцов; девственные нерецептивные самки такого предпочтения не выказывали. Полученные результаты свидетельствуют о том, что запахи, присущие каждому полу, играют определеннную роль в репродуктивном поведении грызунов, взаимно привлекая представителей обоих полов во время рецептивного периода у самки.

У белых крыс и мышей источником запаха, привлекающего особей противоположного пола, являются препуциальные железы. Продуцирование запаха зависит от гормонального состояния донора. Мария Стасевич-Сапунтзакис и Антоний Гавьеновски [48] идентифицировали пять чрезвычайно летучих алифатических эфиров ацетатов из препуциальной железы самцов крыс линии Sprague-Dawley. Наряду со многими другими родственными соединениями, большинство из которых ранее были идентифицированы в выделениях препуциальной железы мыши, эти авторы изучали привлекательность указанных веществ для

самцов и самок крыс. Десять насыщенных и четыре ненасыщенных ацетата вызвали бурную реакцию у самок, но ни один из самцов не проявил к ним большого интереса. В сущности, самцы, по-видимому, избегали запахов некоторых из исследованных ацетатов. Из обнаруженных указанными авторами ацетатов пропил-, пентил- и децилацетаты оказывали на самок крыс сильное привлекающее действие, тогда как самцы были индифферентны к этим запахам. Исследователи пришли к выводу, что алифатические ацетаты, возможно, являются составной частью специфического запаха, связанного с полом, присущего выделениям препуциальной железы крыс. Основанием для такого заключения послужило разное содержание ацетатов в препуциальных железах самцов и самок и зависящая от пола рецептивность животных.

Гавьеновски и др. [49] решили исследовать действие пятнадцати соединений, в том числе некоторых ацетатов, на диких грызунов. В предварительных лабораторных тестах было показано, что эти вещества привлекают крыс. Одни соединения привлекали только самцов, другие — только самок, третьи — особей того и другого пола. Указанные авторы сконструировали прибор, который автоматически контролировал реакцию грызунов на испытуемые вещества, и поместили его в углу убежища, где хранился корм для лошадей. Убежище начали осаждать полчища крыс и мышей, истреблявших эти запасы. Испытуемые вещества брали в самых низких концентрациях, какие только персонал лаборатории был в состоянии ощутить. Многие из этих соединений привлекали диких грызунов. Особенно привлекательными были арахидонилацетат, пентилацетат, диметилсульфит, гексеналь, деканоевая кислота, 2-ацетилпиридин, ацеталь, 4-метил-3-пентен-2-он и деканол. В описанном эксперименте пол и вид грызунов не определяли. Это необходимо сделать, прежде чем испытывать аттрактанты в программах борьбы с грызунами.

По-видимому, в природных условиях запах играет определенную роль на самых разных этапах размножения большинства млекопитающих [50]. Запах обеспечивает занятие территории для размножения, становление социального ранга животного, поведение, предшествующее спариванию, спаривание, взаимоотношения между матерью и детенышами и импринтинг (запечатление) у вида и социальной единицы. При одомашнивании обычно проводился отбор против многих форм поведения, зависящих от коммуникации с помощью запахов. Тем не менее домашние животные все же сохраняют способность продуцировать и ощущать запахи. Источниками запаха у животных могут быть вагинальные выделения, моча, слюна, фекалии, кожные железы, семенная и эмбриональная жидкости. Все

эти запахи осуществляют коммуникацию, связанную с размножением домашних животных. Фактически первые достоверные сообщения о роли запахов в размножении млекопитающих были сделаны на основе наблюдений над домашними животными.

Для некоторых видов животных было продемонстрировано стимулирующее влияние вагинальных выделений на половое поведение самцов. У макаков-резусов эти выделения содержат смесь летучих жирных кислот, обладающих привлекающими половыми свойствами. Многие домашние животные задирают хвост и быстро помахивают им, демонстрируя заднюю часть тела и клитор, что побуждает самцов к обнюхиванию и часто к последующему потиранию и слизыванию выделений половых органов. Когда на область хвоста овец в анэструсе наносили вагинальные выделения овец, находящихся в состоянии эструса, самцы начинали интересоваться этими овцами и иногда даже делали попытки к спариванию [50].

Концентрация стероидов, содержащихся в моче, четко отражает репродуктивное состояние индивидуума. Характерные запахи некоторых стероидов способен улавливать даже нос человека [50]. Самцы многих видов животных ежедневно исследуют мочу самок и могут определить начало эструса задолго до того, как самка начнет демонстрировать характерное поведение или станут очевидными изменения наружных половых органов [51]. Обычно самки облегчают самцам это исследование, выделяя при приближении самца небольшое количество мочи.

Так же как и для самок, для самцов многих видов животных характерна преднамеренная уринация во время репродуктивной деятельности. Еще более интенсивно, чем для сигнализации о своем репродуктивном состоянии, самцы используют мочу для утверждения своего социального доминирования и контролирования участка, где происходит взаимодействие между ними. Запах усиливает влияние самого индивидуума и зачастую заставляет конкурентов ретироваться без борьбы. Самец северного оленя перед уринацией рыхлит землю передними ногами, а затем трется носом об эту рыхлую, пропитанную мочой землю. Самки северного оленя поступают так же. Козлы и самцы некоторых других животных в период размножения производят уринацию на самих себя. Имеются данные о том, что присутствие хряка ускоряет наступление половой зрелости у свиней в ответ на феромон, содержащийся в его моче.

Запах фекалий играет очень важную роль в коммуникациях некоторых свободноживущих животных, и есть данные, что это справедливо и в отношении некоторых домашних животных. Так, например, быки исследуют фекалии коров, находящихся в

состоянии эструса, дольше, чем фекалии коров в анэструсе. По данным Донована [52], нанесение фекалий коров в эструсе на хвост коров в анэструсе привлекало к последним быков. Быки некоторых пород во время спаривания часто непроизвольно выделяют небольшие количества фекалий, сопровождая это ударами хвоста [50], что заставляет предположить массирование анальных желез.

Большая часть запахов, выступающих в роли половых аттрактантов, исходит из ано-генитальной области, но некоторые продуцируются в области головы [50]. К последним, в частности, относится слюна. В качестве основного компонента слюны домашней свиньи было идентифицировано вещество (5α-андрост-16-ен-3-он) с запахом, напоминающим запах мочи. Вместилищем этого вещества служит подчелюстная железа, причем она сильнее развита у самцов, чем у самок. Когда встречаются хряк и рецептивная свинья, они чаще всего принимают позу «голова к голове». Происходящее у хряка слюноотделение, по-видимому, заставляет свинью принимать позу спаривания. Было показано, что предъявление свинье в эструсе одного лишь запаха, как правило, вызывает у нее позу спаривания. В настоящее время для обнаружения эструса у свиней применяют аэрозоли, содержащие стероидные вещества, обнаруженные в слюне хряков. Если свинья находится в состоянии эструса, брызги вещества, попадающие ей на морду, стимулируют характерную позу спаривания.

Выделения препуциальной железы хряка и его семенная жидкость могут вызывать позу спаривания у свиньи в эструсе. Запах эмбриональной жидкости, по-видимому, играет роль при выборе овцой места для окота. После окота одной из овец другие овцы длительное время облизывают и обнюхивают землю в том месте, куда в начале родов попала эмбриональная жидкость.

Сигналы, используемые баранами и овцами в состоянии эструса при поисках партнера, Флетчер и Линдсей [53] изучали на животных, лишенных слуха и обоняния, а также на животных с завязанными глазами. Они выявили, что на половую активность баранов потеря слуха практически не влияла, в большей степени влияла неспособность ощущать запахи, а потеря зрения оказывала наибольший эффект. На способность же баранов к поиску партнеров влияло только отсутствие обоняния. Завязывание глаз овцам и ослабление у них обоняния значительно уменьшало число животных, участвующих в размножении, но только завязывание глаз влияло на способность овец отыскивать привязанных баранов.

Следует отметить, что о химических взаимодействиях между домашними сельскохозяйственными животными известно

меньше, чем о подобных взаимодействиях у многих групп диких животных [50]. Усиливающийся в последние годы интерес к поведению домашних животных позволяет рассчитывать, что в будущем мы сможем успешнее управлять поведением наших подопечных. В настоящее время общепризнано, что биостимуляция играет существенную роль в развитии реакций, связанных с размножением у домашних животных, и что запах является очень важным стимулятором.

Применение феромонов животных

По словам Мюллера-Шварца [54] «применение феромонов млекопитающих все еще находится в донаучном состоянии». Причина кроется в том, что специфические феромоны до сих пор химически не идентифицированы. Практическое же применение феромонов ограничивается использованием запахов, служащих для внутри- и межвидовой коммуникации, при отлове животных, для защиты сельскохозяйственных культур, для управления поведением диких животных и в животноводстве.

Сотни лет для приманивания животных звероловы использовали мочу, вещества пахучих желез и других источников запахов [54]. К сожалению, достоверные сообщения о контролируемых экспериментах, в которых изучалась бы эффективность подобных средств, отсутствуют, хотя многие звероловы считают эти методы наиболее надежными. Данные, полученные в экспериментах на других животных, указывают на то, что это отчасти справедливо.

Садоводы часто пытаются отпугивать травоядных животных, помещая рядом с защищаемой культурой помет хищников [54]. Лабораторные исследования показали, что чернохвостый олень питается значительно меньше или вовсе не питается вблизи фекалий хищников. В одном из опытов Мюллер-Шварц [55] изучал реакции молодого чернохвостого оленя на запахи фекалий койота (*Canis latrans*), пумы (*Felis concolor*), африканского льва (*Panthera leo*), снежного барса (*Panthera uncia*) и тигра (*Panthera tigris tigris*). Использование всех этих экскрементов значительно снижало поедание корма оленем. Наиболее стойкую реакцию избегания вызывали запахи койота и пумы. Интересно, что оба этих хищника распространены примерно в тех же районах, где обитает чернохвостый олень. Необходимо отметить также, что все участвующие в эксперименте олени выращивались в неволе и никогда не встречались с настоящими хищниками. На этом основании Мюллер-Шварц сделал вывод, что «чернохвостый олень и, возможно, другие копытные обладают в значительной степени генетически закрепленной отрицательной реакцией на запахи хищников».

Мюллер-Шварц [56] сообщил, что в социальной коммуникации чернохвостого оленя важны четыре запаха. Запах из тарсальной железы, расположенной на внутренней стороне задней ноги оленя, играет ведущую роль во взаимном узнавании. Запахом лобной железы маркируются окружающие предметы. Моча используется для того, чтобы сделать окружающую местность легко узнаваемой для особи; в зависимости от обстоятельств моча привлекает или отпугивает других индивидуумов. Запах, продуцируемый плюсневой железой, расположенной на наружной стороне задней ноги животного, действует как феромон тревоги. Мюллер-Шварц выделил активное вещество из секрета этой железы, но не смог его идентифицировать. Позднее он высказал предположение, что идентификация этого феромона тревоги, который, как известно, подавляет пищевую активность, позволила бы использовать его для защиты урожая [54].

В практике животноводства запахи использовали, чтобы вызвать материнское поведение у домашних животных. Например, овцу можно заставить принять чужого ягненка, если на него нанести эмбриональную жидкость или накрыть шкуркой ее собственного ягненка. Об использовании аэрозолей, содержащих запах хряка, для определения состояния эструса у свиней уже говорилось выше. Удаление подчелюстной железы у молодого хряка лишает его способности в дальнейшем вызывать позу спаривания у свиней и стимулирует агрессивное поведение свиней по отношению к нему [54].

Предложенное вашему вниманию довольно поверхностное обсуждение феромонов животных (кроме насекомых) показывает, насколько мало известно об этих специфических химических соединениях. Вместе с тем важность феромонов в поведении животных очевидна. Возможности будущих исследований в этой области бесконечны и заманчивы. В каком бы направлении ни велись исследования, нас ждет множество нерешенных еще проблем. Открытие новых феромонов будет способствовать лучшему пониманию нами биологических явлений и создаст возможность для широкого и выгодного применения их в сельском хозяйстве.

Глава 8

Взгляд в будущее

Интерес к химической экологии быстро растет. Исследования в этой области ведутся многими талантливыми учеными из разных отраслей знаний, и это позволяет надеяться, что в недалеком будущем будут разработаны новые методы исследований, которые позволят нам приступить к решению многих проблем, взяться за которые ранее мы не имели возможности. Кроме того, наш подход к изучению химических взаимодействий между различными типами организмов будет гораздо более интегрированным.

К интегрированной химической экологии

Многие специфические химические соединения, участвующие во взаимодействиях между организмами нескольких различных типов, в настоящее время идентифицированы. Терпены α- и β-пинены представляют собой летучие аллелопатические агенты, содержащиеся во многих видах растений [1]. Они также служат репеллентами для короедов, повреждающих некоторые хвойные деревья [2, 3]. Рудински [4] обнаружил, что α-пинен и некоторые другие терпены в низких концентрациях играют роль аттрактантов для лубоедов псевдотсуговых (*Dendroctonus pseudotsugae*). Другой терпен, 1,8-цинеол, не только летучий аллелопатический агент, продуцируемый некоторыми видами растений, но и важный аттрактант у многих видов орхидных, привлекающий опылителей.

Дубильная кислота синтезируется многими растениями. Поскольку она токсична для большинства испытанных растений, считается, что дубильная кислота является важным аллелопатическим агентом против высших растений. Кроме того, она оказывает сильное ингибирующее действие на азотфиксирующие и нитрифицирующие бактерии [1]. Она также чрезвычайно токсична по отношению к тлям и наряду с другими танинами препятствует питанию дневных и ночных бабочек [7]. Дубильная кислота подавляет рост цыплят [8], крыс [9] и мышей [10] и, подобно другим танинам, тормозит рост личинок и снижает вес куколок насекомых [11]. Большинство указанных

эффектов было продемонстрировано для самых разных танинов, включая некоторые конденсированные танины. Все они играют определенную роль в устойчивости некоторых растений к вирусным и грибным болезням [1].

Хлорогеновая кислота обычно считается одним из токсичных соединений, проявляющих аллелопатическую активность [1]. Тодд и др. [6] выяснили, что она заметно снижает рост и выживание тлей. Ее часто рассматривают как вещество, имеющее важное значение в устойчивости растений к различным болезням [1]. В хвое псевдотсуги она, по-видимому, служит пищевым стимулятором для оленя [12].

Из гомологов бензойной кислоты аллелопатическим действием обладает *n*-гидроксибензойная кислота. Она препятствует питанию паутинного клеща *Tetranychus urticae* [13].

Некоторые жирные кислоты с длинной цепью служат аллелопатическими агентами у водорослей, а некоторые жирные кислоты с короткой цепью подавляют развитие и выживание сырных клещей и различных насекомых [14]. Характерные особенности кроличьего запаха обусловлены эфиром жирной кислоты, выделяемым анальными железами [15]. Как выяснилось, аттрактанты, привлекающие самок мышей и продуцируемые самцами, являются свободными жирными кислотами [16], а аттрактанты, привлекающие самок крыс и продуцируемые самцами, являются производными жирных кислот [17]. Вагинальные выделения самок макаков-резусов содержат летучие жирные кислоты, привлекающие самцов [18].

Все вышесказанное свидетельствует о том, что мы уже сделали первые, пока еще робкие шаги в направлении к интегрированной химической экологии. В следующие несколько десятилетий наши знания в области химических взаимодействий чрезвычайно расширятся. Эти первые разработки открывают новый этап неожиданных применений явлений аллелопатии в садоводстве, земледелии, лесоводстве и в управлении экосистемами вообще.

Перспективы применения взаимодействий между растениями

В ближайшие десятилетия мы будем вести селекцию культурных растений на устойчивость к конкретным, экономически важным сорнякам путем введения аллелопатических генов в желаемые сорта точно так же, как мы теперь селекционируем растения на устойчивость к болезням. Будут отбираться дикорастущие родичи культурных растений по аллелопатическому потенциалу против отобранных сорняков. Если перспективные дикорастущие разновидности не будут скрещиваться с нужными

сортами, то для введения аллелопатических генов в сорта будут применяться методы генетической инженерии, такие, как слияние протопластов. Дикие разновидности также будут отбираться по признаку устойчивости к аллелопатическим агентам, продуцируемым некоторыми важными видами сорняков, так что этот признак можно будет ввести в желаемые сорта.

Разумеется, отбор различных культурных разновидностей и сортов будет расширяться, с тем чтобы отобрать такие, которые обладают аллелопатическим потенциалом или устойчивостью к аллелопатическим агентам, или же обоими этими признаками. Борьбе с сорняками в культурных посевах будет способствовать и широкое использование мульчи из аллелопатически активных культурных растений и сорняков. Интерференция, т. е. совместное действие аллелопатии и конкуренции, со стороны некоторых сорняков может при определенных условиях снижать урожаи культур на 100 %. Снижение урожаев на 40—80 % — явление обычное [19 и 20]. Исключение интерференции сорняков всего лишь на 3—4 нед после появления всходов культурных растений дает во многих случаях почти такой же эффект, что и борьба с сорняками на протяжении всего вегетационного периода [21, 22]. Может оказаться достаточным и первоначального применения мульчи. Такого рода сведения, а также исследования в области взаимных влияний аллелопатических и конкурентных компонентов интерференции сорняков должны произвести своего рода революцию в борьбе с сорняками.

Из растений, обладающих аллелопатическим потенциалом, будут выделены новые аллелопатические агенты, часть из которых будет использоваться в качестве фитонцидов вместо многих применяемых в настоящее время синтетических средств уничтожения сорняков. Для борьбы с некоторыми сорняками будут широко использованы токсины, продуцируемые грибными патогенами. Так, токсины, вырабатываемые грибными патогенами бодяка полевого, уже испытываются на уничтожение этого сорняка, и три из них оказались перспективными [23]. Эти токсины способны действовать даже в том случае, если сорняки устойчивы к заражению грибами, которые их продуцируют. Использование природных химических взаимодействий наряду с другими методами биологической борьбы, такими, как использование против сорняков хищников и болезнетворных организмов, практически устраняет необходимость в синтетических средствах борьбы с сорняками.

Некоторые сорняки продуцируют вещества, стимулирующие рост культурных растений [24]. При внесении на пшеничные поля чрезвычайно низких (1,2 г/га) концентраций агростемина — вещества, образуемого куколем посевным, — урожай

пшеницы возрастал как на удобренных, так и на неудобренных участках. В будущем для повышения урожаев культурных растений будут использоваться и многие другие соединения, идентифицированные в сорняках.

Во многих развивающихся странах в настоящее время принято на одном поле высевать несколько культур, чтобы повысить общий урожай с этого поля. Очевидно, химические соединения, продуцируемые одними культурными растениями, стимулируют другие. Забелендик [25] подтвердила это для некоторых культурных растений в условиях теплицы и в поле. Она изучала взаимные влияния гречихи, люпина (*Lupinus*), горчицы и овса; оказалось, что урожаи надземной массы гречихи были на 30—35 %, а урожаи зерна — на 12—35 % выше в смесях с другими видами, чем в чистых травостоях. По ее данным, водорастворимые корневые эксудаты люпина и горчицы стимулировали рост и развитие гречихи.

Поскольку промышленные удобрения становятся все более дорогостоящими, можно предвидеть увеличение масштабов использования бобовых для биологической фиксации азота; к тому же, как уже отмечалось в гл. 3, многие бобовые оказывают аллелопатическое воздействие на некоторые культурные растения. Например, Лыхварь и Назарова [26] исследовали рост нескольких видов бобовых и кукурузы в чистой и смешанной культурах. Оказалось, что благоприятное влияние бобовых, растущих совместно с кукурузой, зависит от сорта бобового. Многие сорта давали в смешанных посевах отрицательные результаты, проявляя чисто аллелопатические эффекты. Следствием этой работы было выведение новых сортов бобовых специально для смешанных посевов с кукурузой и другими кормовыми растениями. В будущем большое внимание будет уделяться селекции совместимых растений для смешанных посевов во всем мире.

Перспективы применения взаимодействий между растениями и нематодами

Успехи, достигнутые в борьбе с нематодами, паразитирующими на растениях, путем посева в междурядья или чередования некоторых устойчивых видов с чувствительными культурными растениями, служат залогом гораздо более интенсивного применения этих методов в садоводстве и полеводстве в будущем. Об эффективности применения некоторых видов бархатцев, хризантем, кроталярии, мелии и клещевины против разных видов нематод мы уже говорили. Другие, менее широко изученные растения, такие, как спаржа, в некоторых случаях эффективно снижают численность популяций паразитических нематод

в почве. Список культурных растений, способных снижать популяции нематод, будет пополняться новыми видами. Многие культурные растения будут получены в результате селекции на устойчивость к нематодам путем введения генов, детерминирующих продуцирование культурными растениями репеллентов, детеррентов или химических веществ замедленного действия.

Перспективы применения взаимодействий между растениями и насекомыми

Растения в природных экосистемах всецело зависят от собственных средств защиты против насекомых и других травоядных. При отборе и селекции культурных растений, как правило, преследовалась цель снизить или вовсе свести на нет концентрации многих защитных химических веществ, так как они имеют горький вкус. И все же большинство культурных растений обладает той или иной степенью устойчивости к некоторым насекомым-вредителям; разновидности же и родственные виды, характеризующиеся значительной устойчивостью к определенным вредителям, встречаются довольно часто (см. гл. 6 и 7). Их можно использовать в селекционных программах, чтобы придать сортам с другими желательными свойствами устойчивость или по крайней мере сделать их менее чувствительными к этим вредителям. В прошлом этот метод весьма редко применялся для борьбы с насекомыми и другими травоядными вредителями, возможно, из-за стремительной разработки множества эффективных промышленных пестицидов. В дальнейшем будут неизмеримо расширены масштабы селекции культурных растений, устойчивых к повреждению животными-вредителями. В этом направлении мы могли бы добиться такого же успеха, который уже достигнут в селекции растений на устойчивость к болезням. В настоящее время в США примерно 75 % сельскохозяйственных площадей засеваются сортами, устойчивыми к одной или нескольким болезням.

Большая доля культурных растений выращивается ради получения плодов и семян. Селекцию этих растений можно было бы вести в направлении повышения концентрации химических репеллентов или детеррентов в вегетативных структурах и снижения концентрации этих веществ в плодах и семенах, если их присутствие в плодах и семенах нежелательно.

Вероятно, будут обнаружены или синтезированы системные репелленты, способные сохранять эффективность в течение большей части вегетационного периода и перемещаться в новый прирост культурных растений. Будет найден также репеллент, отпугивающий пчел от растительности, незадолго до этого обработанной опасным пестицидом. Возможно, некоторые из

защитных выделений насекомых, обладающих репеллентными свойствами, окажутся эффективными при опрыскивании ими растений.

В развитии насекомых-вредителей и их растений-хозяев часто наблюдается тесная синхронность. В 1968 г. Эйдт и Литтл [27] высказали предположение, что обработка растительными гормонами (такими, как цитокинины, гиббереллины и ауксины) может нарушать эту синхронность. Вскоре Шольц [28] показал, что тли, питавшиеся на обработанных кинетином частях растений конских бобов (*Vicia faba*), весили меньше, чем насекомые, питавшиеся на необработанных частях растений. Впоследствии Шойрер [29] обнаружил, что самки тлей (*Aphis fabae*), которые питались на листьях или корнях конских бобов, предварительно обработанных кинетином, давали меньший выход личинок или вовсе не участвовали в размножении. Подобное применение гормонов растений в настоящее время экономически неосуществимо, но будущие исследования могли бы, разумеется, сделать его возможным, особенно в тех случаях, когда другие меры борьбы не дают эффекта.

Перспективы использования взаимодействий между насекомыми

Идентификация феромонов, играющих роль половых аттрактантов, идет довольно быстрыми темпами и в будущем следует ожидать широкого использования этих веществ для контроля численности вредителей. В гл. 6 описаны некоторые известные способы их применения, но многие еще предстоит разработать. Использование очень небольших количеств половых феромонов и полное отсутствие нежелательных побочных эффектов обусловливают чрезвычайную полезность этих веществ в борьбе с вредителями. Поскольку наибольший эффект от применения половых феромонов наблюдается при низких численностях популяций вредителей, с их помощью мы сможем полностью истреблять некоторых очень опасных вредителей в тех районах, где это необходимо. Кроме того, будет возрастать роль половых феромонов в контроле численности тех вредителей, которые приобрели устойчивость к традиционным пестицидам.

Будут найдены гораздо более эффективные, медленно высвобождающиеся агенты, увлажнители и разбавители, для применения с половыми аттрактантами и разработаны намного более эффективные и экономичные способы распространения феромонов в окружающей среде. Для тех случаев, когда половые феромоны используются скорее в качестве приманок, нежели для нарушения систем ориентации насекомых, будут разработаны более эффективные способы уничтожения привлекаемых

вредителей. Феромоны также будут применяться для привлечения вредных насекомых к источникам патогенных бактерий, грибов, вирусов или простейших. Привлекаемые вредители будут переносить болезни в свои колонии и распространять их среди собственных популяций, что приведет к уничтожению многих видов вредных насекомых.

Несколько лет назад перспективы использования ювенильных гормонов и экдизонов для контроля численности вредителей представлялись весьма заманчивыми. Так как ювенильные гормоны свойственны только насекомым и нет никаких данных об их воздействии на других животных или растения, сама эта идея выглядела захватывающей [30]. Кроме того, из растений, особенно из хвойных пород деревьев, были выделены многие вещества, обладающие активностью ювенильных гормонов. Большинство идентифицированных экдизонов, как уже отмечалось в гл. 6, имели растительное происхождение [31]. Эти гормоны линьки, как правило, не столь активны, как ювенильные гормоны, а их синтез обходится довольно дорого из-за наличия в них стероидного ядра. Кроме того, экдизоны труднее проникают через кутикулу насекомых. Многие насекомые синтезируют вещества, регулирующие проницаемость их кутикулы, и некоторые из этих веществ, без сомнения, будут идентифицированы и наряду с экдизонами начнут применяться для ускорения проникновения экдизонов [32]. Экдизоны способны нарушать развитие насекомых на любой личиночной или куколочной стадии. Они также действуют как хемостерилизаторы самок насекомых и снижают число вылупляющихся из яиц личинок.

В настоящее время трудно предсказать возможности использования ювенильных гормонов и экдизонов для контроля численности вредителей. Zoecon Corporation получила разрешение от Агентства охраны окружающей среды США на проведение испытаний аналога ювенильного гормона (альтозида) против личинок комаров. По-видимому, это многообещающая разработка [32]. Скорее всего, синтетические ювенильные гормоны будут иметь ограниченное применение в сельском хозяйстве; что же касается синтетических экдизонов, то они малоперспективны для использования даже в относительно небольшом масштабе, хотя в особых случаях могут применяться как хемостерилизаторы самок и для снижения числа вылупляющихся личинок. Оба типа гормонов будут играть определенную роль в селекции по крайней мере некоторых видов культурных растений на повышенную устойчивость к повреждению насекомыми. Надо надеяться, что будущие исследования и разработки опровергнут эти довольно неутешительные прогнозы.

Химические вещества, продуцируемые животными и влияющие на поведение других видов животных, называются *алло-*

монами. В будущем они, вероятно, будут иметь большое значение в борьбе с насекомыми-вредителями. Сейчас для контроля численности некоторых вредных насекомых используются как насекомые-паразиты, так и насекомые-хищники; при этом, как известно, химические вещества, вырабатываемые насекомыми-хозяевами, определяют выбор хозяев паразитическими и хищными насекомыми. Следовательно, эти химические соединения можно использовать для управления поведением паразитов, с тем чтобы повысить их эффективность в контроле численности вредителей [33]. В процессе выбора хозяина различают четыре стадии: обнаружение местообитания хозяина, отыскание хозяина, предпочтение конкретного хозяина паразитом и определение пригодности хозяина. Часто обонятельные сигналы, испускаемые хозяином, действуют на всех стадиях наряду с визуальными и физическими сигналами, действующими на некоторых или также на всех четырех стадиях.

Работа по идентификации химических веществ, участвующих в выборе хозяина, уже увенчалась заметным успехом. В будущем идентификация природных и производство синтетических соединений будут происходить несравненно быстрее. Таким образом, мы будем свидетелями быстрого расширения использования паразитических и хищных насекомых в борьбе с насекомыми-вредителями.

Перспективы применения других химических взаимодействий в сельском хозяйстве

Взаимодействия растения—животные. Приведем несколько примеров повреждения мелкими животными культурных посевов, садовых и лесных насаждений. Так, один суслик способен уничтожить около 22,5 кг пшеницы за сезон. При плотности популяции в 30 сусликов на 1 га ежегодный урожай зеленого корма (по сухой массе) может снизиться более чем на 1125 кг/га, что составляет около 38 %. Популяция полевок плотностью 250 особей на 1 га может истребить 4 % ежегодного урожая люцерны. Сурки способны съедать ежедневно 0,45 кг зеленого корма, а еще больше эти животные вытаптывают, прокладывая свои тропы. Гоферы уничтожают от $^1/_4$ до $^1/_3$ урожая люцерны на больших площадях.

Прочитав гл. 7, нетрудно убедиться в том, что наши знания о химических взаимодействиях между культурными растениями и животными (кроме нематод и насекомых) весьма поверхностны. Поскольку интерес к такого рода химическим взаимодействиям растет, темп исследований в ближайшие десяти-

летия будет увеличиваться. Наши знания в этой области время от времени находят новые, интересные применения в самых разных странах. Недавно Такахаси [35] сообщил о том, что амариллис (*Lycoris radiata*), посаженный на небольших дамбах по границам рисовых полей в Японии, отпугивал мышей от посевов риса. По некоторым данным, мыши могут прорыть земляную стену толщиной 10 см в среднем за 27 мин, но такую же стену с растущими на ней амариллисами преодолеть не в состоянии. Мыши избегали почвы, на которой разбрызгивали сок из луковиц амариллиса, и, как выяснилось в ходе экспериментов, причиной был алкалоид, содержащийся в луковицах.

Цветки амариллиса очень красивы, и, таким образом, эти растения не только отпугивают мышей, но и украшают поля. Надо полагать, со временем станут известны многие виды «пограничных» растений, которые будут высаживаться вокруг полей и садов для отпугивания нежелательных животных. До сих пор при необходимости избавиться от нежелательных травоядных вредителей мы чаще всего даже не пытались отпугнуть их, а прибегали к помощи синтетических химикатов и уничтожали этих животных. Поскольку применение синтетических химикатов обходится все дороже, а оказываемые ими нежелательные побочные воздействия становятся все очевиднее, следует ожидать, что в будущем больше внимания будет уделяться природным методам контроля численности вредителей.

Не приходится сомневаться и в перспективности селекции культурных растений и пород лесных деревьев на устойчивость к повреждению вредными животными, обитающими в данном районе, например оленями, кроликами, зайцами, улитками, слизнями, полевками и клещами. К счастью, мы можем вести селекцию на содержание в растениях многих типов химических соединений, препятствующих их поеданию. Среди них алкалоиды, некоторые лактоны, жирные кислоты, цианогенные гликозиды, цианогенные липиды, танины, некоторые свободные аминокислоты, эфирные масла, сапонины и некоторые фенольные соединения.

Взаимодействия животное—животное. Как уже отмечалось в гл. 7, наши знания о коммуникации животных (кроме насекомых) с помощью феромонов никак нельзя назвать исчерпывающими. И это очень жаль, поскольку, если бы мы располагали более обширной информацией о феромонной связи животных, мы могли бы найти ей очень важное применение в сельском хозяйстве.

В скором времени будут идентифицированы многие феромоны, используемые для мечения территории мелкими млекопитающими-вредителями садовых и полевых растений, такими, как кролики, мыши и крысы. Смеси этих феромонов, применяемые

в садах или на полях, будут нарушать нормальное поведение животных и не допускать их на меченые участки. Во многих случаях будет достаточно распылять феромоны только по границам садов или полей.

Как описано в гл. 7, мыши продуцируют феромоны, вызывающие чувство страха у других мышей. Вероятно, феромоны страха выделяют и некоторые другие вредные животные. Идентифицировав эти феромоны, мы получим отличное средство для изгнания некоторых вредителей из садов и полей. Расшифровки структуры многих из этих веществ следует ожидать в самом ближайшем будущем.

Большинство мелких млекопитающих живет либо под землей, либо на ее поверхности, где густая растительность или другие препятствия мешают зрительному или слуховому общению животных, кроме тех случаев, когда они находятся близко друг от друга. Таким образом, феромоны, выступающие в роли половых аттрактантов, очень важны для размножения этих животных. В следующем десятилетии многие из этих аттрактантов будут идентифицированы и найдут применение в регулировании размножения вредных млекопитающих, подобно тому как сейчас мы используем половые феромоны для контроля численности вредных насекомых. Некоторые из них будут дезориентировать животных и мешать им находить партнеров. Другие будут использоваться для отлова нежелательных млекопитающих или для привлечения их на участки с ядовитыми приманками. В некоторых странах мелкие млекопитающие наносят большой ущерб садовым и полевым культурам. Понятно, что в таких случаях использование феромонов для регулирования численности популяций вредителей приобретает чрезвычайно важное экономическое значение и будет иметь широкое распространение.

Различные вредители, в том числе и мелкие млекопитающие, являются в некоторых странах причиной громадных потерь зерна и других продуктов питания при хранении. Поэтому нетрудно предвидеть широкое применение некоторых феромонов для защиты необходимых запасов продовольствия.

В гл. 7 описано также использование экскрементов крупных хищников, таких, как койоты и пумы, для отпугивания оленей от садов и полей. В будущем больше внимания будет уделяться идентификации и синтезу феромонов, используемых для мечения территории, феромонов страха и других типов феромонов с последующим их использованием для отпугивания различных сельскохозяйственных вредителей.

К сожалению, о роли феромонов в жизни домашних животных и о химической структуре этих феромонов нам известно гораздо меньше, чем о феромонах диких животных. Однако и

здесь имеется некоторый прогресс. Как отмечалось в гл. 7, для определения состояния эструса у свиней в настоящее время используют аэрозоли, содержащие стероидные соединения из слюны хряков. Хотя в процессе одомашнивания животных происходит редукция многих форм их поведения, зависящих от коммуникации с помощью запахов, все же принято считать, что биостимуляция играет существенную роль в развитии полных реакций размножения и что запах является очень важным стимулятором. Ожидаемое ускорение исследований по феромонам домашних животных позволит нам лучше изучить их поведение и более успешно управлять им. У некоторых домашних животных нередко возникают нежелательные поведенческие реакции, например такие, которые приводят к уничтожению животными собственного потомства. Будут, разумеется, идентифицированы и такие феромоны, с помощью которых мы сможем не допускать подобных инцидентов. Наиболее интересные открытия в области химической экологии следует ожидать, видимо, именно в этом направлении исследований.

Подытоживая наш обзор, можно сказать, что грядущие десятилетия будут отмечены достижениями во всех областях химической экологии. Во многих отраслях знаний начинают оценивать многообещающие возможности исследований и важных практических применений, связанных с аллелопатическими агентами и феромонами. Это прежде всего экология, физиология, агрономия, помология, виноградарство, садоводство, гербология, биохимия, животноводство, луговое и пастбищное хозяйство, аналитическая химия, органическая химия, альгология, патология, микология, зоология, лесоводство и энтомология. Конечно, в приведенном списке есть тесно связанные между собой дисциплины, а некоторые вовсе пропущены. Заинтересованность и совместные усилия ученых многих специальностей будут способствовать прогрессу в области химической экологии.

Литература

Глава 1

1. Theophrastus. Enquiry into Plants and Minor Works on Odours and Weather Signs. A. Hort, London, W. Heinemann, vol. 2, book 8, 1916.
2. *Plinius Secundus C.* Natural History, trans. H. Rackam. W. H. S. Jones and D. E. Eichholz, Cambridge, Mass., Harvard University Press, 1938—1963.
3. *Dioscorides P.* Greek Herbal, trans. J. Goodyer, ed. R. T. Gunther, New York, Hafner Pab. Co., 1959.
4. *Gerarde J.* The Herball or Generall Historie of Plantes, London, John Norton, 1597.
5. *Culpeper Nicholas.* English Physitian and Complete Herball, London, W. Foulsham, 1633.
6. The Works of Sir Thomas Browne, ed. Keynes G., London, Faber and Gwyer, vol. 4, 1929.
7. *Lee I. K., Monsi M.* Ecological studies on *Pinus densiflora* forest 1. Effects of plant substances on the floristic composition of the undergrowth, Bot. Mag. (Tokyo), **76**, 400—413 (1963).
8. *Candolle Augustin Pyrame de.* Physiologie végétale, Paris, Béchet Jeune, Lib. Fac. Méd., **3**, 1474—1475, 1832.
9. Editor's Note, Gard. Chron., **1**, 801 (1841).
10. *T. T.* Beech-trees, Gard. Chron., **2**, 253 (1842).
11. Montrose Inquirer. Fairy rings, Gard. Chron., **5**, 722 (1845).
12. *Way J. T.* On the fairy-rings of pastures as illustrating the use of inorganic manures, J. Roy. Agr. Soc., **7**, 549—552 (1847).
13. *Beobachter.* The highland pine, Gard. Chron., **5**, 69—70 (1845).
14. *T. A.* Rotation of crops, Gard. Chron., **5**, 159 (1845).
15. Editorial. Clover sickness, Gard. Chron., **7**, 41 (1847).
16. *Young A.* The Farmers Calendar, London, 1804.
17. *Stickney J. S., Hoy P. R.* Toxic action of black walnut, Trans. Wisc. State Hort. Soc., **11**, 166—167 (1881).
18. *Willis J. J.*, letter. Gard. Chron., 3d ser., **16**, 98—99 (1894).
19. *Willis J. J.* Peppermint culture, Gard. Chron., 3d ser., **16**, 594 (1894).
20. *Webster Mr.* Question Box: Can crops of any kind be grown near to small fruits without injury to them? Trans. Ill. Hort. Soc., n. s., **27**, 243 (1893),
21. *Austin Mr.* Discussion of questions from the question box, Trans. Ill. Hort. Soc., n. s., **29**, 233 (1895).
22. *Rice E. L.* Allelopathy, New York, Academic Press, 1974..
23. *Rice E. L.* Allelopathy — an update, Bot. Rev., 45, 15—109 (1979).
24. *Schreiner O., Reed H. S.* The production of deleterious excretions by roots, Bull. Torrey Bot. Club, **34**, 279—303 (1907).
25. *Schreiner O., Reed H. S.* The toxic action of certain organic plant constituents, Bot. Gaz., **45**, 73—102 (1908).
26. *Schreiner O., Sullivan M. X.* Soil fatigue caused by organic compounds, J. Biol. Chem., **6**, 39—50 (1909).

27. *Pickering S. V.* The effect of one plant on another, Ann. Bot., **31**, 181—187 (1917).
28. *Pickering S. V.* The action of one crop on another, J. Roy. Hort. Soc., **43**, 372—380 (1919).
29. *Massey A. B.* Antagonism of the walnuts (*Juglans nigra* L. and *J. cinerea* L.) in certain plant associations, Phytopathology, **15**, 773—784 (1925).
30. *Davis R. F.* The toxic principle of *Juglans nigra* as identified with synthetic juglone and its toxic effects on tomato and alfalfa plants, Amer. J. Bot., **15**, 620 (1928).
31. *Elmer O. H.* Growth inhibition of potato sprouts by the volatile products of apples, Science, **75**, 193 (1932).
32. *Molisch H.* Der Einfluss einer Pflanze auf die andere-Allelopathie, Jena, Gustav Fischer Verlag, 1937.
33. *Bode H. R.* Über die Blattausscheidungen des Wermuts und ihre Wirkung auf andere Pflanzen, Planta, **30**, 567—589 (1940).
34. *Funke G. L.* The influence of *Artemisia absinthium* on neighbouring plants, Blumea, **5**, 281—293 (1943).
35. *Benedict H. M.* The inhibitory effect of dead roots on the growth of bromegrass, J. Amer. Soc. Agron., **33**, 1108—1109 (1941).

Глава 2

1. *Theophrastus.* Enquiry into Plants and Minor Works on Odours and Weather Signs, trans. A. Hort. London, W. Heinemann, 1916.
2. *Plinius Secundus C.* Natural History, trans. H. Rackam, W. H. S. Jones and D. E. Eichholz. Cambridge, Mass., Harvard University Press, 1938—1963.
3. *Gerarde J.* The Herball or Generall Historie of Plantes, London, John Norton, 1597.
4. *Culpeper Nicholas.* English Physitian and Complete Herball, London, W. Foulsham, 1633.
5. *Coles W.* Adam in Eden: or Natures Paradise, London, N. Brooke, 1657.
6. *Culpeper N.* The English Physician Enlarged, London, J. Barker, 1681.
7. *Beinhart E. G.* Production and use of nicitine, in United States Department of Agriculture, The Yearbook of Agriculture: Crops in Peace and War. Washington D. C., Government Printing Office, pp. 772—779, 1950—1951.
8. *Eliot J.* Essays upon Field-Husbandry in New-England, as It Is or May Be Ordered. Boston: Edes and Gill, 1760.
9. *Deane S.* The New England Farmer: or Georgical Dictionary. Worcester, Mass., Isaiah Thomas, 1790.
10. Editorial comments. Elder leaves, New York, Farmer and Amer. Gard. Mag., **3**, 143 (1830).
11. *Rafinesque C. S.* Medical Flora; or Manual of Medical Botany of the United States of North America, Philadelphia, Atkinson, vol. 2, 1830.
12. Miscellaneous. Acorn squash, New York, Farmer and Amer. Gard. Mag., **3**, 26 (1830).
13. Editorial Comments. Garlic, New York, Farmer and Amer. Gard. Mag., **7**, 247 (1834).
14. *Mackenzie P.* The bear's-foot (*Helleborus foetidus*), Gard. Chron., **5**, 594 (1845).
15. Editor's Note, Ailanthus bark, Gard. Chron., 3d ser., **18**, 619 (1895).
16. *Crosby D. G.* Minor insecticides of plant origin. In: Naturally Occuring Insecticides, eds. M. Jacobson and D. G. Crosby, New York, Marcel Dekker, pp. 177—239, 1971.
17. Aristotle. Historia Animalium, trans. D'Arcy Thompson, London, Oxford University Press, p. 624, 1910.
18. *Dobbs A.* Concerning bees, and their method of gathering wax and honey, Phylos. Trans. Roy. Soc., **46**, 536—549 (1750).

19. *Huber F.* New Observations an the Natural History of Bees, 3d ed., London, W. and C. Tait, and Longman, Hurst, Ress, Orne, and Brown, 1821.
20. *Darwin C. R.* On the Various Contrivances by Which British and Foreign Orchids Are Fertilised by Insects and on the Good Effects of Intercrossing, London, J. Murray, 1862.
21. *Darwin C. R.* The Effects of Cross and Self Fertilization in the Vegetable Kingdom, New York, D. Appleton, 1902.
22. *Rodway J.* In the Guiana Forest; Studies of Nature. In: Relation to the Struggle for Life, 2d ed., London, T. Fischer Unwin, 1895.
23. *Bethe A.* Vernachlässigte Hormone, Naturwissenschaften, **20**, 177—181 (1932).
24. *Karlson P., Butenandt A.* Pheromones (Ectohormones) in Insects, Annu. Rev. Ent., **4**, 39—58 (1959).
25. *Whittaker R. H.* The biochemical ecology of higher plants. In: Chemical Ecology, ed. E. Sondheimer and J. B. Simeone, New York, Academic Press, pp. 43—70, 1970.

Глава 3

1. *McCalla T. M., Duley F. L.* Stubble mulch studies: Effect of sweetclover extract on corn germination, Science, **108**, 163 (1948).
2. *McCalla T. M., Duley F. L.* Stubble mulch studies: III. Influence of soil microorganisms and crop residues on the germination, growth and direction of root growth on corn seedlings, Soil Sci. Soc. Amer. Proc., **14**, 196—199 (1949).
3. *Norstadt F. A., McCalla T. M.* Phytotoxic substance from a species of *Penicillium*, Science, **140**, 410—411 (1963).
4. *Ellis J. R., McCalla T. M.* Effects of patulin and method of application on growth stages of wheat, Appl. Microbiol., **25**, 562—566 (1973).
5. *Guenzi W. D., McCalla T. M.* Phytotoxic substances extracted from soil, Soil Sci. Soc. Amer. Proc., **30**, 214—216 (1966).
6. *Patrick Z. A., Koch L. W.* Inhibition of respiration, germination and growth by substances arising during the decomposition of certain plant residues in the soil, Canad. J. Bot., **36**, 621—647 (1958).
7. *Patrick Z. A., Toussoun T. A., Snyder W. C.* Phytotoxic substances in arable soils associated with decomposition of plant residues, Phytopathology, **53**, 152—161 (1963).
8. *Burgos-Leon W.* Phytotoxicité induite par les résidus de récolte de *Sorghum vulgare* dans les sols sableux de l'ouest Africain. Thèse pour Doctorat, Université de Nancy, France, 1976.
9. *Stevenson F. J.* Organic acids in soil. In: Soil Biochemistry, eds. A. D. McLaren and G. H. Peterson, New York, Marcel Dekker, pp. 119—142, 1967.
10. *Chou C. H., Lin H. J.* Autointoxication mechanisms of *Oryza sativa*. I. Phytotoxic effects of decomposing rice residues in soil, J. Chem. Ecol. **2**, 353—367 (1976).
11. *Huang C. Y.* Effects of nitrogen fixing activity of blue-green algae on the yield of rice plants, Bot. Bull. Academia Sinica, **19**, 41—52 (1978).
12. *Galston A. W.* The water fern-rice connection, Natural Hist., **12**, 10 (1975).
13. *Chou C. H., Lin T. J., Kao C. I.* Phytotoxins produced during decomposition of rice stubbles in paddy soil and their effect on leachable nitrogen, Bot. Bull. Academia Sinica, **18**, 45—60 (1977).
14. *Rice E. L., Lin C. Y., Huang C. Y.* Effects of decomposing rice straw on growth and nitrogen fixation by *Rhizobium*, J. Chem. Ecol., **7**, 333—344 (1981).

15. *Rice E. L., Lin C. Y., Huang C. Y.* Effects of decaying rice straw on growth and nitrogen fixation of a bluegreen alga, Bot. Bull. Academia Sinica, **21**, 111—117 (1980).
16. *Menzies J. D., Gilbert R. G.* Responses ofthe soil microflora to volatile components in plant residues, Soil. Sci. Soc. Amer. Proc., **31**, 495—496 (1967).
17. *Дадыкин В. П., Степанов Л. Н., Рыжкова В. Е.* О значении летучих выделений растений при разработке закрытых систем. В кн.: «Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах», ред. А. М. Гродзинский, Киев, Наукова думка, вып. 1, с. 118—124, 1970.
18. *Петрова А. Г.* Влияние фитонцидов сои, нута и фасоли на интенсивность фосфорного питания кукурузы. В кн.: «Взаимодействие растений и микроорганизмов в фитоценозах», ред. А. М. Гродзинский, Киев, Наукова думка, с. 91—97, 1977.
19. *Kozel P. C., Tukey H. B., Jr.* Loss of gibberellins by leaching from stems and foliage of *Chrysanthemum morifolium* «Princess Anne», Amer. J. Bot., **55**, 1184—1189 (1968).
20. *Tamura S., Chang C., Suzuki A., Kumai S.* Isolation and structure of a novel isoflavone derivative in red clover, Agric. Biol. Chem., **31**, 1108—1109 (1967).
21. *Tamura S., Chang C., Suzuki A., Kumai S.* Chemical studies on «clover sickness». Part. I. Isolation and structural elucidation of two new isoflavonoids in red clover, Agric. Biol. Chem., **33**, 391—397 (1969).
22. *Chang C., Suzuki A., Kumai S., Tamura S.* Chemical studies on «clover sickness». II. Biological functions of isoflavonoids and their related compounds, Agric. Biol. Chem., **33**, 398—408 (1969).
23. *Katznelson J.* Studies in clover soil sickness. I. The phenomenon on soil sickness in berseem and Persian clover, Pl. and Soil, **36**, 379—393 (1972).
24. *Рахтеенко И. Н., Кауров И. А., Минько И. Ф.* Влияние водорастворимых метаболитов ряда сельскохозяйственных культур на некоторые физиологические процессы. В кн.: «Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах», ред. А. М. Гродзинский, Киев, Наукова думка, вып. 4, с. 23—26, 1973.
25. *Grümmer G., Beyer H.* The influence exerted by species of *Cammelina* on flax by means of toxic substances. In: The Biology of Weeds, Symposium British Ecol. Soc., ed. J. L. Harper. Oxford, Blackwell Scientific Pub., pp. 153—157, 1960.
26. *Bieber G. L., Hoveland C. S.* Phytotoxicity of plant materials on seed germination of crownvetch, *Coronilla varia* L., Agron. J., **60**, 185—188 (1968).
27. *Schreiber M. M., Williams J. L., Jr.* Toxicity of root residues of weed grass species, Weeds, **15**, 80—81 (1967).
28. *Bell D. T., Koeppe D. E.* Noncompetitive effects of giant foxtail on the growth of corn, Agron. J., **64**, 321—325 (1972).
29. *Gressel J. B., Holm L. G.* Chemical inhibition of crop germination by weed seeds and the nature of inhibition by *Abutilon theophrasti*, Weed Res., **4**, 44—53 (1964).
30. *Anaya A. L., Gomez-Pompa A.* Inhibicion del crecimiento producida por el «piru» (*Schinus molle* L.), Revista Soc. Mex. Hist. Nat., **32**, 99—109 (1971).
31. *Salas M. C., Vieitez E.* Actividad de crecimiento de Ericaceas, Anales Edafol. Agrobiol., **31**, 1001—1009 (1972).
32. *Ballester A., Vieitez E.* Estudio de sustancias de crecimiento aisladas de *Erica cinerea* L., Acta Ci. Compostelana, **8**, 79—84 (1971).
33. *Einhellig F. A., Rasmussen J. A.* Allelopathic effects of *Rumex crispus* on *Amaranthus retroflexus*, grain sorghum and field corn, Amer. Midl. Naturalist, **90**, 79—86 (1973).
34. *Tames R. S., Gesto M. D. V., Vieitez E.* Growth substances isolated from tubers of *Cyperus esculentus* var. *aureus*, Physiol. Pl., **28**, 195—200 (1973).

35. *Buchholtz K. P.* The influcene of allelopathy on mineral nutrition. In: Environmental Physiol. Subcomm., U. S. Nat. Comm. for IBR, Biochemical Interactions Among Plants, Washington, D. C., National Academy of Science, pp. 86—89, 1971.
36. *Minar J.* The effect of couch grass on the growth and mineral uptake of wheat, Folia Fac. Sci. Nat. Univ. Purkynianae Brun, **15**, 1—84 (1974).
37. *Bendall G. M.* The allelopathic activity of California thistle [*Cirsium arvense* (L.) Scop.], in Tasmania, Weed Res., **15**, 77—81 (1975).
38. *Rasmussen J. A., Einhellig F. A.* Noncompetitive effects of common milkweed, *Asclepias syriaca* L., on germinatoin and growth of sorghum, Amer. Midl. Naturalist, **94**, 478—483 (1975).
39. *Wilson R. E., Rice E. L.* Allelopathy as expressed by *Helianthus annuus* and its role in old-field succesion, Bull. Torrey Bot. Club, **95**, 432—448 (1968).
40. *Gajić D.* Interaction between wheat and corn cockle on brown soil and smonitsa, J. Sci. Agric. Res., **19**, 63—96 (1966).
41. *Gajić D., Vrbaski M.* Identification of the effect of bioregulators from *Agrostemma githago* upon wheat in heterotrophic feeding, with special respect to argostemmin and allontoin, Fragm. Herb. Croatica, **7**, 1—6 (1972).
42. *Gajić D., Malencić S., Vrbaski M., Vrbaski S.* Study of the possible quantitative and qualitative improvement of wheat yield through agrostemin as an allelopathic factor, Fragm. Herb. Jugoslavica, **63**, 121—141 (1976).
43. *Peters E. J.* Toxicity of tall fescue to rape and birdsfoot trefoil seeds and seedlings, Crop Sci., **8**, 650—653 (1968).
44. *Дзюбенко Н. Н., Петренко Н. И.* К вопросу о биохимическом взаимодействии культурных растений и сорняков. В кн.: «Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах», ред. А. М. Гродзинский, Киев, Наукова думка, вып. 2, с. 60—66, 1971.
45. *Неуструева С. Н., Добрецова Т. Н.* Влияние некоторых яровых культур на марь белую. В кн.: «Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах», ред. А. М. Гродзинский, Киев, Наукова думка, вып. 3, с. 68—73, 1972.
46. *Маркова С. А.* Экспериментальные исследования влияния овса на рост и развитие желтушника левкойного. В кн.: «Физиолого-биохимические взаимодействия растений в фитоценозах», ред. А. М. Гродзинский, Киев, Наукова думка, вып. 3, с. 66—68, 1972.
47. *Прутенская Н. И.* Особенности взаимоотношений между горчицей полевой и культурными растениями. В кн.: «Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах», ред. А. М. Гродзинский, Киев, Наукова думка, вып. 5, с. 66—68, 1974.
48. *Gajić D.* The effect of agrostemins as a means of improvement of the quality and quantity of the grass-cover of the Zlatibor — as a preventive measure against the weeds, paper delivered at Yugoslav Symposium on Weed Control in Hilly and Mountainous Areas, Sarajevo, 1973.
49. *Putnam A. R., Duke W. B.* Biological suppression of weeds: evidence for allelopathy in accessions of cucumber, Science, **185**, 370—372 (1974).
50. *Fay P. K., Duke W. B.* An assessment of allelopathic potential in *Avena* germplasm, Weed Sci., **25**, 224—228 (1977).
51. *Панчук М. А., Прутенская Н. И.* К вопросу о наличии аллелопатических свойств пшенично-пырейных гибридов и их исходных форм. В кн.: «Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах», ред. А. М. Гродзинский, Киев, Наукова думка, вып. 4, с. 44—47, 1973.
52. *Гродзинский А. М., Панчук М. А.* Аллелопатические свойства пожнивных остатков пшенично-пырейных гибридов. В кн.: «Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах», ред. А. М. Гродзинский, Киев, Наукова думка, вып. 5, с. 51—55, 1974.

53. *Atsatt P. R.* Biochemical bridges between vascular plants, Biochemical Coevolution, ed. K. L. Chambers, Biol. Colloquium no. 29. Corvallis, Oregon State University Press, pp. 53—68, 1970.
54. *Graham B. F., Jr., Bormann F. H.* Natural root grafts, Bot. Rev., **32**, 255—292 (1966).
55. *Verrall A. F., Graham T. W.* The transmission of *Ceratostomella ulmi* through root grafts, Phytopathology, **25**, 1039—1040 (1935).
56. *Björkman E.* Monotropa hypopitys L. — an epiparasite on tree roots, Physiol. Plant., **13**, 308—327 (1960).
57. *Wilde S. A., Lafond A.* Symbiptrophy of Lignophytes and fungi: its terminological and conceptual deficiencies, Bot Rev., **33**, 99—104 (1967).
58. *Woods F. W., Brock K.* Interspecific transfer of Ca^{45} and P^{32} by root systems, Ecology, **45**, 886—889 (1964).
59. *Bell A. A.* Plant pathology as influenced by allelopathy, in Report of the Research Planning Conference on the Role of Secondary Compounds. In: Plant Interactions (Allelopathy), eds. C. G. McWhorter, A. C. Thompson, and E. W. Hauser. Tifton, Ga., Agricultural Research Service, USDA, pp. 64—99, 1977.
60. *Stotzky G., Schenck S.* Observations on organic volatiles from germinating seeds and seedlings, Amer. J. Bot., 63, 798—805 (1976).
61. *Allen R. N., Newhook F. J.* Suppression by ethanol of spontaneous turning activity in zoospores of *Phytophthora cinnamomi*, Trans. Brot. Mycol. Soc., **63**, 383—385 (1974).
62. *Mishra R. R., Pandey K. K.* Studies on soil fungistasis: V. Effect of temperature, moisture content and incubation period, Indian Phytopathol., **27**, 475—479 (1974).
63. *Mishra R. R., Pandey K. K.* Studies on soil fungistasis IV. Effect of physico-chemical characters and soil fungal flora on fungistasis, Ann. Edafol. Agrobiol., **34**, 423—428 (1975).
64. *Li C. Y., Lu K. C., Nelson E. E., Bollen W. B., Trappe J. M.* Effect of phenolic and other compounds on growth of *Poria weirii* in vitro, Microbios, **1**, 305—311 (1969).
65. *Li C. Y., Lu K. C, Trappe J. M., Bollen W. B.* Separation of phenolic compounds in arkari hydrolysates of a forest soil by thinlayer chromatography, Canad. J. Soil. Sci., **50**, 458—460 (1970).
66. *Li C. Y., Lu K. C., Trappe J. M., Bollen W. B. Poria weirii*-inhibiting and other phenolic compounds in roots of red alder and Douglas fir, Microbios, **5**, 65—68 (1972).
67. *Li C. Y. et al.* Formation of p-hydroxybenzoic acid from phenylacetic acid by *Poria weirii*, Canad. J. Bot., **51**, 827—828 (1973).
68. *Baker K. F., Snyder W. C.*, eds. Ecology of Soil-Borne Plant Pathogens, Berkeley, University of California Press, 1965.
69. *Baker K. F., Cook R. J.* Biological Control of Plant Pathogens, San Francisko, W. H. Freeman, 1974.
70. *Bruehl G. W.*, ed. Biology and Control of Soil-Borne Plans Pathogens. St. Paul. Minn., American Phytopathological Society, 1975.
71. *McGrath W. T.* Biological control of Fomes annosus: a new possibility in the United States, Consultant, **17**, 94—96 (1972).
72. *Wood R. K. S., Ballio A., Graniti A.*, eds. Phytotoxins in Plant Disease, New York, Academic Press, 1972.
73. *Strobel G. A.* Phytotoxins produced by plant parasites, Annual Rev. Plant. Physiol., **25**, 541—566 (1974).
74. *Farkas G. L., Kiraly Z.* Role of phenolic compounds in the physiology of plant diseases and disease resistance, Phytopathol. Z., **44**, 105—150 (1962).
75. *Bell A. A.* Biochemical bases of resistance of plants to pathogens, in Biological Control of Plant Insects and Diseases, eds. F. G. Maxwell and F. S. Harris, Jackson, University Press of Missisipi, pp. 403—461, 1974.

76. *Swain T.* Secondary compounds as protective agents, Annual Rev. Plant Physiol., **28**, 479—501 (1977).
77. *Kuć J.* Phytoalexins, Annual Rev. Phytopathol., **10**, 207—232 (1972).
78. *Wood R. K. S., Graniti A.*, eds. Specificity in Plant Disease, New York, Plenum Press, 1976.
79. *Cochrane V. W.* The role of plant residues in the etiology of root rot, Phytopathology, **38**, 185—196 (1948).
80. *Toussoun T. A., Patrick Z. A.* Effect of phytotoxic substances from decomposing plant residues on root rot of bean, Phytopathology, **53**, 265—270 (1963).
81. *Patrick Z. A., Koch L. W.* The adverse influence of phytotoxic substances from decomposing plant residues on resistance of tobacco to black root rot, Canad. J. Bot., **41**, 747—758 (1963).

Глава 4

1. *Chitwood B. G.* Introduction. In: An Introduction to Nematology, eds. B. G. Chitwood and M. B. Chitwood, Baltimore, University Park Press, 1974.
2. *Plinius Secundus C.* Natural History, trans. by H. Rackam, W. H. S. Jones, and D. E. Eichholz. Cambridge, Mass., Harvard University Press, 1938—1963.
3. *Coles W.* Adam in Eden: or Natures Paradise, London, V. Brooke, 1957.
4. *Tyler J.* Proceedings of the root-knot nematode conference held at Atlanta, Georgia, February **4**, 1938, Plant. Dis. Reptr. Suppl., **109**, 133—151 (1938).
5. *Steiner G.* Nematode parasitic on and associated with roots of marigold (*Tagetes hybrida*), Proc. Biol. Soc. Wash., **54**, 31—34 (1941).
6. *Oostenbrink M., Kuiper M., s'Jacobs J. J.* Tagetes als Feindpflanzen von *Pratylenchus* Arten, Nematologica Suppl., **2**, 424—433 (1957).
7. *Uhlenbroek J. H., Bijloo J. D.* Investigations of nematicides. I. Isolation and structure of a nematicidal principle occuring in *Tagetes* roots, Rev. Trav. Chim. Pays-Bas, **77**, 1004—1009 (1958).
8. *Visser T., Vythilingam M. K.* The effect of marigolds and some other crops on the *Pratylenchus* and *Meloidogyne* populations in tea soil, Tea Quart., **30**, 30—38 (1959).
9. *Omidvar A. M.* On the effects of root diffusate from *Tagetes* spp. on *Heterodera rostochiensis*, Nematologica, **6**, 123—129 (1961).
10. *Omidvar A. M.* The nematicidal effects of *Tagetes* spp. on the final population of *Heterodera rostochiensis* Woll., Nematologica, **7**, 62—64 (1962).
11. *Hesling J. J., Pawelska K., Shepherd A. M.* The response of potato root eelworm, *Heterodera rostochiensis* Woll. and beet eelworm, *H. schactii* Schimidt to root diffusates of some grasses, cereals and of *Tagetes minuta*, Nematologica, **6**, 207—213 (1961).
12. *Daulton R. A. C., Curtis R. F.* The effects of *Tagetes* spp. on *Meloidogyne javanica* in southern Rhodesia, Nematologica, **9**, 357—362 (1963).
13. *Daulton R. A. C.* The behavior and control of root-knot nematode *Meloidogyne javanica* in tobacco as influenced by crop rotation and soil fumigation practices, paper delivered at Third World Tobacco Scientific Congress Proc., Salisbury, Southern Rhodesia, 1963.
14. *Good J. M., Minton N. A., Jaworski C. A.* Relative susceptibility of selected cover crops and coastal bermudagrass to plant nematodes, Phytopathology, 55, 1026—1030 (1965).
15. *Hackney R. W., Dickerson O. J.* Marigold, castor bean and crysanthemum as controls of *Meloidigyne incognita* and *Pratylenchus alleni*, J. Nematol., **7**, 84—90 (1975).

16. *Khan A. M.* Studies on Plant Parasitic Nematodes Associated with Vegetable Crops in Uttar Pradesh, Final Technical Report, Aligarh Muslim University, Aligarh, India, 1969.
17. *Alam M. M., Saxena S. K., Khan A. M.* Influence of interculture of marigold and margosa with some vegetable crops on plant growth and nematode population, Acta Bot. Indica, 5, 33—39 (1977).
18. *Alam M. M., Masood A., Husain S. I.* Effect of margosa and marigold root-exudates on mortality and larval hatch of certain nematodes, Indian J. Exp. Biol., **13**, 412—414 (1975).
19. *Miller P. M., Ahrens J. F.* Influence of growing marigolds, weeds, two cover crops and fumigation on subsequent populations of parasitic nematodes and plant growth, Plant Dis. Rep., **53**, 642—646 (1969).
20. *Winoto-Suatmadji R.* Studies on the Effect of *Tagetes* spp. on Plant Parasitic Nematodes, Wageningen, Netherlands, Veenman and Zonen N. V., 1969.
21. *McBeth C. W., Taylor A. L.* Immune and resistant cover crops valuable in root-knot infested peach orchards, Amer. Soc. Hort. Sci. Proc. **45**, 158—166 (1944).
22. *Oschse J. J., Brewton W. S.* Preliminary report on *Crotalaria* versus nematodes, Florida Hort. Soc. Proc., **67**, 218—219 (1954).
23. *Endo B. Y.* Responses of root-lesion nematodes, *Pratylenchus brachyurus* and *P. zeae*, to various plant and soil types, Phytopathology, **49**, 417—421 (1959).
24. *Hesling J. J., Wallace H. R.* Susceptibility of varieties of crysanthemum to infestation by *Aphelenchoides ritzemabosi* (Schwartz), Nematologica, **5**, 297—302 (1960).
25. *Wallace H. R.* The nature of resistance in crysanthemum varieties to *Aphelenchoides ritzemabosi*, Nematologica, **6**, 49—58 (1961).
26. *Rohde R. A., Jenkens W. R.* Basis for resistance of *Asparagus officinalis* var *altilis* L. to the stubby root nematode *Trichodorus christei* Allen, 1957, Bull. Univ. Md. Agric. Sta. A., **97**, 19 (1958).
27. *Husain S. I., Masood A.* Effect of some plant extraxts on larval hatching of *Meloidogyne incognita* (Jofoid and White) Chitwood, Acta Bot. Indica, **3**, 142—146 (1975).

Глава 5

1. *Wigglesworth V. B.* Factors controlling moulting and metamorphosis in an insect, Nature, **133**, 725—726 (1934).
2. *Richards O. W., Davies R. G.* Imms' Outlines of Entomology, 6th ed., London, Chapman and Hall, 1978.
3. *Eisner T., Wilson E. O.* The Insects, San Francisco, Freeman, pp. 1—15, 1977.
4. *Dethier V. G.* Some general considerations of insects' responses to the chemicals in food plants. In: Control of Insect Behavior by Natural Products, ed. D. L. Wood, R. M. Silverstein and M. Nakajima, New York, Academic Press, pp. 21—28, 1970.
5. *Dethier V. G., Browne L. B., Smith C. N.* The designation of chemicals in terms of the responses they elicit from insects, J. Econ. Ent., **53**, 134—136 (1960).
6. *Hedin P. A., Jenkins J. N., Maxwell F. G.* Behavioral and developmental factors affecting host plant resistance to insects. In: Host Plant Resistance to Pests, ed. P. A. Hedin, Washington D. C., American Chemical Society, pp. 231—275, 1977.
7. *Verschaffelt E.* The cause determining the selection of food in some herbivorous insects, Proc. Acad. Sci., Amsterdam, **13**, 536—542 (1910).
8. *McIndoo N. E.* The olfactory sense of lepidopterous larvae, Ann. Entomol. Soc. Amer., **12**, 65—84 (1919).

9. *Dethier V. G.* Gustation and olfaction in lepidopterous larvae, Biol. Bull., **72**, 7—23 (1937).
10. *Thorsteinson A. J.* The chemotactic responses that determine host specifity in an oligophagous insect (*Plutella maculipennis* Curt.), Lepidoptera, Canad. J. Zool., **31**, 52—72 (1953).
11. *Yamamoto I., Yamamoto R.* Host attractants for the rice weevil and the cheese mite. In: Control of Insect Behavior by Natural Products, ed. D. L. Wood, R. M. Silverstein and M. Nakajima, New York, Academic Press, pp. 331—345, 1970.
12. *Saito T., Munakata K.* Insect attractants of vegetable origin, with special reference to the rice stem borer and fruit-piercing moths. In Control of Insect Behavior by Natural Products, ed. D. L. Wood, R. M. Silverstein and M. Nakajima, New York, Academic Press, pp. 225—236, 1970.
13. *Tumlinson J. H. et al.* The Boll weevil sex attractant, In: Chemicals Controlling Insect Behavior, ed. M. Beroza, New York, Academic Press, pp. 41—59, 1970.
14. *Matsumoto Y.* Volatile organic sulfur compounds as insect attractants with special reference to host selection. In: Control of Insect Behavior by Natural Products, ed. D. L. Wood, R. M. Silverstein and M. Nakajima, New York, Academic Press, pp. 133—160, 1970.
15. *Wood D. L.* Pheromones of bark beetles. In: Control of Insect Behavior by Natural Products, ed. D. L. Wood, R. M. Silverstein and M. Nakajima, New York, Academic Press, pp. 301—316, 1970.
16. *Rudinsky J. A.* Various host-insect interrelations in host-finding and colonization behavior of bark beetles on coniferous trees. In: The Host-Plant in Relation to Insect Behavior and Reproduction, ed. T. Jermy, Symp. Biol. Hung., **16**, New York, Plenum Press, pp. 229—235, 1976.
17. *Sutherland O. R. W.* The attraction of the newly hatched coding moth (*Laspeyresia pomonella*) larvae to apple, Ent. Exp. and Appl., **15**, 481—487 (1972).
18. *Sutherland O. R. W., Hutchins R. F. N.* α-Farnesene, a natural attractants for codling moth larvae, Nature, **239**, 170—171 (1972).
19. *Page C. R. III, Barber J. T.* Interactions between mosquito larvae and mucilaginous plant seeds II. Chemical attraction of larvae to seeds, Mosquito News, **35**, 47—54 (1975).
20. *Wilde J. de.* The olfactory component in host-plant selection in the adult Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say). In: The Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction, ed. T. Jermy, Symp. Biol. Hung., 16, New York, Plenum Press, pp 291—300, 1976.
21. *Hawkess C., Coaker T. H.* Behavioural responses to host-plant odours in adult cabbage root fly (*Erioischia brassicae* Bouché). In: The Host-Plant in Relation to Insect Behavior and Reproduction, ed. T. Jermy, Symp. Biol. Hung., **16**, New York, Plenum Press, pp. 85—89, 1976.
22. *Pettersson J.* Ethology of *Dasyneura brassicae Winn.* (Dipt; Cecidomyidae). I. Laboratory studies of olfactory reactions to the host-plant. In: The Host-Plant in Relation to Behaviour and Reproduction, ed. T. Jermy, Symp. Biol. Hung., **16**, New York, Plenum Press, pp. 203—208, 1976.
23. *Sáringer Gy.* Oviposition behaviour of *Ceutorrhynchus maculaalba* Herbst. (Col.: Curculionidae). In: The Host-Plant in Relation to Behavior and Reproduction, ed. T. Jermy, Symp. Biol. Hung., **16**, New York, Plenum Press, pp. 241—245, 1976.
24. *Marshall D. L., Beattie A. J., Bollenbacher W. E.* Evidence for diglycerides as attractants in an ant-seed interaction, J. Chem. Ecol., **5**, 335—344 (1979).
25. *Dethier V. G.* The importance of stimulus patterns for host-plant recognition and acceptance. In: The Host-Plant in Relation to Insect Behavior

and Reproduction, ed. T. Jermy, Symp. Biol. Hung., **16**, New York, Plenum Press, pp. 67—70, 1976.
26. *Acree F.* The chromatography of gyptol and gyptyl ester, J. Econ. Ent., **47**, 321—326 (1954).
27. *Gary N. E.* Pheromones of the honey bee, *Apis mellifera* L., In: Control of Insect Behavior by Natural Products, eds. D. L. Wood, R. M. Silverstein, M. Nakajima, New York, Academic Press, pp. 29—50, 1970.
28. *Birch M. C.*, ed. Pheromones, Amsterdam, North-Holland, 1974.
29. *Méry F.* Animal Languages, trans. Michael Ross, Farnborough, Hampshire, Eng.: Saxon House, Westmead, 1975.
30. *Shorey H. H.* Animal Communication by Pheromones, New York, Academic Press, 1976.
31. *Müller-Schwarze D., Mozell M. M.*, eds. Chemical Signals in Vertebrates, New York, Plenum Press, 1977.
32. *Ishii S.* Aggregation of the German cockroach, *Blatella germanica* (L.). In: Control of Insect Behavior by Natural Products, ed. D. L. Wood, R. M. Silverstein and M. Nakajima, New York, Academic Press, pp. 93—109, 1970.
33. *Grevillius A. Y.* Zur Kenntnis der Biologie des Goldafters (*Euproctis chrysorrhoea* L.), Botan. Centr. Bieheft., **18**, 222—322 (1905).
34. *Dethier V. C.* Chemical factors determining choice of food plants by *Papilio* larvae, Amer. Naturalist, **75**, 61—**73** (1941).
35. *Fraenkel G. S.* The raison d'être of secondary plant substances, Science, **129**, 1466—1470 (1959).
36. *Ehrlich P. R., Raven P. H.* Butterflies and plants: a study in coevolution, Evolution, **18**, 586—608 (1964).
37. *Chambliss O. L., Jones C. M.* Cucurbitacins: Specific insect attractants in Cucurbitaceae, Science, **153**, 1392—1393 (1966).
38. *Rees C. J. C.* Chemoreceptor specificity associated with choice of feeding site by the beetle, *Chrysolina brunsvicensis* on its foodplant, *Hypericum hirsutum*, Ent. Exp. and Appl., **12**, 565—583 (1969).
39. *Bernays E. A., Chapman R. F.* Plant chemistry and acridoid feeding behaviour. In: Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution, ed. J. B. Harborne, London, Academic Press, pp. 99—141, 1978.
40. *Wearing C. H., Hutchins R. F. N.* α-Farnesene, a naturally occurring oviposition stimulant for the codling moth (*Laspeyresia pomonella*), J. Insect Physiol., **19**, 1251—1256 (1973).
41. *Robert P. Ch.* Inhibitory action of chestnut-leaf extracts (*Castanea sativa* Mill.) on oviposition and oogenesis of the sugar beet moth (*Scrobipalpa ocellatella* Boyd.; Lepidoptera, Gelechiidae). In: The Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction, ed. T. Jermy, Symp. Biol. Hung., New York, Plenum Press, **16**, pp. 223—227, 1976.
42. *Deseo K. V.* The oviposition of the Indian meal moth (*Plodia interpunctella* HBN., Lep., Phyticidae) influenced by olfactory stimuli and antennectomy. In: Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction, ed. T. Jermy, Symp. Biol. Hung., New York, Plenum Press, **16**, pp. 61—65, 1976.
43. *Huignard J.* Interactions between the host-plant and mating upon the reproductive activity of *Acanthoscelides obtectus* females (Coleoptera, Bruchidae). In: The Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction, ed. T. Jermy, Symp. Biol. Hung., New York, Plenum Press, **16**, pp. 101—108, 1976.
44. *Norris D. M.* Physico-chemical aspects of the effects of certain phytochemicals on insect gustation. In: The Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction, ed. T. Jermy, Symp. Biol. Hung., New York, Plenum Press, **16**, pp. 197—201, 1976.

45. *Feeny P.* Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. In: Coevolution of Animals and Plants, ed. L. E. Gilbert and P. H. Raven, Austin, University of Texas Press, pp. 3—19, 1975.
46. *Beroza M.* Attractants and repellents for insect pest control. In: Pest Strategies for the Future, ed. Agricultural Board, Division of Biology and Agriculture, National Academy of Sciences, Washington, D. C., pp. 226—253, 1972.
47. *Alexander P., Barton D. H. R.* The excretion of ethylquinone by the flour beetle, Biochem. J., **37**, 463—465 (1943).
48. *Loconty J. D., Roth L. M.* Composition of the odorous secretion of *Tribolium castaneum*, Ann. Ent. Soc. Amer., **46**, 281—289 (1953).
49. *Jacobson M.* Chemical insect attractants and repellents, Annu. Rev. Ent., **11**, 403—422 (1966).
50. *Klun J. A., Tipton C. L., Brindley T. A.* 2,4-Dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazine-3-one (DIMBOA), an active agent in the resistance of maize to the European corn borer, J. Econ. Ent., **60**, 1529—1533 (1967).
51. *Klun J. A., Robinson J.* The concentration of two 1,4-benzoxazinones in dent corn at various stages of development of the plant and its relation to resistance of the host plant to the European corn borer, J. Econ. Ent., **62**, 214—220 (1969).
52. *Levin D. A.* The role of trichomes in plant defense, Quart. Rev. Biol., **48**, 3—15 (1973).
53. *Penfold A. R., Morrison F. R.* Some Australian essential oils in insecticides and repellents, Soap, Perfumery Cosmetics, **25**, 933—934 (1952).
54. *Maxwell F. G., Jenkins J. N., Keller J. C.* A boll weevil repellent from the volatile substance of cotton, J. Econ. Ent., **56**, 894—895 (1963).
55. *Eisner T.* Catnip: its raison d'être, Science, **146**, 1318—1320 (1964).
56. *Hsiao T. H.* Chemical and behavioral factors influencing food selection of *Leptinotarsa* beetle. In: The Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction, ed. T. Jermy, Symp. Biol. Hung., **16**, New York, Plenum Press, pp. 95—99, 1976.
57. *Karasev V. S.* The role of volatile oil composition for trunk pest resistance in coniferous plants. Experiments on lumber. In: The Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction, ed. T. Jermy, Symp. Biol. Hung., **16**, New York, Plenum Press, pp. 115—119, 1976.
58. *Norris D. M.* Role of repellents and deterrents in feeding of *Scolytus multistriatus*. In: Host Plant Resistance to Pests, ed. P. A. Hedin, Washington D. C., Americal Chemical Society, pp. 215—230, 1977.
59. *Maxwell F. G.* Biologically active substances in cotton and related plants affect boll weevil behavior and development. In: Insect-Plant Interactions, ed. United States National Committee for International Biological Program, Washington D. C., National Academy of Sciences, pp. 45—49, 1969.
60. *Lichtenstein E. P., Strong F. M., Morgan D. G.* Identification of 2-phenylethylisothicyanate as an insecticide occuring naturally in the edible part of turnips, J. Agr. Food Chem., **10**, 30—33 (1962).
61. *Lichtenstein E. P., Casida J. E.* Myristicin, an insecticide and synergist occuring naturally in the edible parts of parsnips, J. Agr. Food Chem., **11**, 410—415 (1963).
62. *Merz E.* Pflanzen und Raupen. Über einige Prinzipien der Futterwahl bei Grossschmetter-lingsraupen, Biol. Zentr., **78**, 152—188 (1959).
63. *Kogan M.* Plant resistance in pest management. In: Introduction to Insect Pest Management, ed. R. Metcalf and W. H. Luckman, New York, Wiley and Sons, pp. 103—146, 1975.
64. *Hardee D. D., Davich T. B.* A feeding deterrent for the boll weevil, *Anthonomus grandis*, from tung meal, J. Econ. Ent., **59**, 1267—1270 (1966).

65. *Munakata K.* Insect antifeedants in plants. In: Control of Insect Behavior by Natural Products, ed. D. L. Wood, R. M. Silverstein and M. Nakajima, New York, Academic Press, pp. 179—187, 1970.
66. *Soo Hoo C. F., Fraenkel G.* The resistance of ferns to the feeding of *Prodenia eridania* larvae, Ann. Entomol. Soc. Amer., **57**, 788—790 (1964).
67. *Reed G. L., Brindley T. A., Showers W. G.* Influence of resistant corn leaf tissue on the biology of the European corn borer, Ann. Entomol. Soc. Amer., **65**, 658—662 (1972).
68. *Chippendale G. M., Reddy G. P. V.* Dietary sterols: Role in larval feeding behaviour of the southwestern corn borer, Diatrae grandiosella, Experientia, **28**, 485—486 (1974).
69. *Ehrlich P. R.* Coevolution and the biology of communities. In: Biochemical Coevolution, ed. K. L. Chambers, Biol. Colloquium 29, Corvallis, Oregon State University Press, pp. 1—11, 1970.
70. *Bernays E. A., Chapman R. F.* Experiments to determine the basis of food selection by *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt) (Orthoptera: Acrididae) in the field, J. Anim. Ecol., **39**, 761—776 (1970).
71. *Bernays E. A., Chapman R. F.* The role of food plants in the survival and development of *Chortoicetes terminifera* (Walker) under drought conditions, Aust. J. Zool., **21**, 575—592 (1973).
72. *Blaney R. M., Chapman R. F.* The function of the maxillary palps of Acrididae (Orthoptera), Ent. Exp. and Appl., **13**, 363—376 (1970).
73. *Bernays E. A. et al.* The ability of *Locusta migratoria* L. to perceive plant surface waxes. In: The Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction, ed. T. Jermy, Symp. Biol. Hung., New York, Plenum Press, **16**, pp. 35—40, 1976.
74. *Rockwood L. L.* Seasonal changes in the susceptibility of *Crescentia alata* leaves to the flea beetle, *Oedionychus* sp., Ecology, **55**, 142—148 (1974).
75. *Feeny P. P.* Effect of oak leaf tannins on larval growth of the winter moth *Operophtera brumata*, J. Insect Physiol., **14**, 805—817 (1968).
76. *Feeny P. P., Bostock H.* Seasonal changes in the tannin content of oak leaves, Phytochemistry, **7**, 871—880 (1968).
77. *Bernays E. A., Chapman R. F.* Antifeedant properties of seedling grasses. In: The Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction, ed T. Jermy, Symp. Biol. Hung., New York, Plenum Press, **16**, pp. 41—46, 1976.
78. *Barry B. D., Burnside J. A., Myers H. S.* Cucumis species resistance to striped cucumber beetle seedling feeding and bacterial wilt, Agr. Res. Ser. NC-46, 33 pages (1976).
79. *Juneja P. S., Gholson R. K., Burton R. L., Starks K. J.* The chemical basis for greenbug resistance in small grains. I. Benzyl alcohol as a possible resistance factor, Ann. Entomol. Soc. Amer., **65**, 961—964 (1972).
80. *Bell E. A.* Toxins in seeds. In: Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution, ed. J. B. Harborne, New York, Academic Press, pp. 143—161, 1978.
81. *Burnett W. C. Jr., Jones S. B. Jr., Mabry T. J.* The role of sesquiterpene lactones in plant-animal coevolution. In: Biochemical Aspects of Plant and Anomal Coevolution, ed. J. B. Harborne, London, Academic Press, pp. 233—257, 1978.
82. *Brower L. P.* Plant poisons in a terrestrial food chain and implications for mimicry theory. In: Biochemical Coevolution, ed. K. L. Chambers, 29th Biol. Colloquium, Corvallis, Oregon State University Press, pp. 69—82, 1970.
83. *Brower L. P., Glazier S. C.* Localization of heart poisons in the monarch butterfly, Science, **188**, 19—25 (1975).
84. *Todd G. W., Getahun A., Cress D. C.* Resistance in barley to the greenbug, *Schizaphis graminum*. I. Toxicity of phenolic and flavonoid compounds and related substances, Ann. Entomol. Soc. Amer., **64**, 718—722 (1971).

85. *Erickson J. M., Feeny P.* Sinigrin: a chemical barrier to the black swallowtail butterfly, *Papilio polyxenes*, Ecology, **55**, 103—111 (1974).
86. *Bailey J. C., Maxwell F. G., Jenkins J. N.* Boll weevil antibiosis studies with selected cotton lines utilizing egg-plantation techniques, J. Econ. Ent., **60**, 1275—1279 (1967).
87. *Agarwal R. A., Krishnananda N.* Preference to oviposition and antibiosis mechanism of jassids (*Amrasca devastans* Dist.), in cotton (*Gossypium* sp.). In: The Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction, ed. T. Jermy, Symp. Biol. Hung., **16**, New York, Plenum Press, pp. 13—22, 1976.
88. *Lukefahr M. J., Martin D. F.* Cotton-plant pigments as a source of resistance to the bollworm and tobacco budworm, J. Econ. Ent., **59**, 176—179 (1966).
89. *Reese J. C., Beck S. D.* Effects of certain allelochemics on the growth and development of the black cutworm, in The Host-Plant in Relation to Insect Bahaviour and Reproduction, ed. T. Jermy, Symp. Biol. Hung., New York, Plenum Press, **16**, pp. 217—221, 1976.
90. *Reese J. C.* The effects of plant biochemicals on insect growth and nutritional physiology. In: Host-Plant Resistance to Pests, ed. P. A. Hedin, Washington D. C., American Chemical Society, pp. 129—152, 1977.
91. *Janzen D. H., Juster H. B., Bell E. A.* Toxicity of secondary compounds to the seed-eating larvae of the bruchid beetle (*Callosobruchus maculatus*), Phytochemistry, **16**, 223—227 (1977).
92. *Free J. B.* Insect Pollination of Crops, New York, Academic Press, 1970.
93. *Huber F.* New Observations on the Natural History of Bees, 3d ed., London, W. and C. Tait, and Longmann, Hurst, Rees, Orme, and Brown, 1821.
94. *Dobbs A.* Concerning bees, and their method of gathering wax and honey, Phylos. Trans. Roy. Soc., **46**, 536—549 (1750).
95. *Lepage M., Boch R.* Pollen lipids attractive to honeybees, Lipids, **3**, 530—534 (1968).
96. *Hopkins C. Y., Jewans A. W., Bock R.* Occurence of octadeca-*trans*-2-*cis* 9, *cis*-12-trienoic acid in pollen attractive to the honey bee, Canad. J. Biochem., **47**, 433—436 (1969).
97. *Pijl L. van der, Dodson C. H.* Orchid Flowers: Their Pollination and Evolution (Coral Gables: University of Miami Press, 1966).
98. *Dodson C. H., Hills H. G.* Gas chromatography of orchid fragrances, Amer. Orch. Soc. Bull., **35**, 720—725 (1966).
99. *Dodson C. H., Dressler R. L., Hills H. G., Adams R. M., Norris N. H.* Biologically active compounds in orchid fragrances, Science, **164**, 1243—1249 (1969).
100. *Dodson C. H.* Coevolution of orchids and bees. In: Coevolution of Animals and Plants, ed. L. E. Gilbert and P. H. Raven, Austin, University of Texas Press, pp. 91—99 (1975).
101. *Brantjes N. B. M.* Sensory responses to flowers in night-flying moths. In: The Pollination of Flowers by Insects, ed. A. J. Richards, London, Academic Press for The Linnean Society of London, pp. 13—19, 1978.
102. *Meeuse B. J. D.* The physiology of some sapromyophilous flowers. In: The Pollination of Flowers by Insects, ed. A. J. Richards, London, Academic Press for The Linnean Society of London, pp. 97—104, 1978.

Глава 6

1. *Williams C. M.* Third-generation pesticides, Scient. Amer. **217(1)**, 13—17 (1967).
2. *Feeny P.* Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores, In: Coevolution of Animals and Plants, ed. L. E. Gilbert and P. H. Raven, Austin, University of Texas Press, pp. 3—19, 1975.

3. *Horn D. H. S.* The ecdysones. In. Naturally Occurring Insecticides, ed. M. Jacobson and D. G. Crosby, New York, Marcel Dekker, pp. 333—459, 1971.
4. *DeBach P.* Biological Control by Natural Enemies, London, Cambridge University Press 1974.
5. *Nelson R. R.* Introduction. In: Breeding Plants for Disease Resistance — Concepts and Applications, ed. R. R. Nelson, University Park, Pennsylvania State University Press, pp. 3—12, 1973.
6. *Kingsbury J. M.* Poisonous Plants of the United States and Canada, Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall, 1964.
7. *Bell E. A.* Toxins in seeds. In: Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution, ed. J. B. Harborne, London, Academic Press, pp. 143—161, 1978.
8. *Toms G. C., Western A.* Phytohaemagglutinins, In: Chemotaxonomy of the Leguminosae, ed. J. B. Harborne, J. B. Boulter and B. L. Turner, London, Academic Press, pp. 367—456, 1971.
9. *Janzen D. H., Juster H. B., Liener I. E.* Insecticidal action of the phytohemagglutinin in black beans on a bruchid beetle, Science, **192**, 795—796 (1976).
10. *Janzen A. H., Juster H. B., Bell E. A.* Toxicity of secondary compounds to the seed-eating larvae of the bruchid beetle *Callosobruchus maculatus*, Phytochemistry, **16**, 223—227 (1977).
11. *Applebaum S. W., Birk Y.* Natural mechanisms of resistance to insects in legume seeds. In: Insect and Mite Nutrition, ed. J. G. Rodriguez, Amsterdam, North-Holland, pp. 629—636, 1972.
12. *Patrick Z. A.* The peach replant probelm in Ontario II. Toxic substances from microbial decomposition products of peach root residues, Canad. J. Bot., 461—486 (1955).
13. *Seigler D.* Determination of cyanolipids in seed oils of the Sapindaceae by means of their NMR spectra, Phytochemistry, **13**, 841—843 (1974).
14. *Smolenski S. J., Silinis H., Farnsworth N. R.* Alkaloid screening. VII, Lloydia, **38**, 411—441 (1975).
15. *Bell E. A.* Uncommon' amino acids in plants, FEBS Letts., **64**, 29—35 (1976).
16. *Lichtenstein E. P., Strong F. M., Morgan D. G.* Identification od 2-phenylethylisothiocyanate as an insecticide occuring naturally in the edible part of turnips, J. Agr. Food Chem., **10**, 30—33 (1962).
17. *Lichtenstein E. P., Casida J. E.* Myristicin, an insecticide and synergist occuring naturally in the edible parts of parsnips, J. Agr. Food Chem., **11**, 410—415 (1963).
18. *Busbey R. L.* Plants that help kill insects, in United States Department of Agriculture, The Yearbook of Agriculture: Crops in Peace and War, Washington D. C., Government Printing Office, pp. 765—771, 1950—1951.
19. *Schmeltz I.* Nicotine and other tobacco alkaloids. In: Naturally Occurring Insecticides, ed. M. Jacobson and D. G. Crosby, New York, Marcel Dekker, pp. 99—136, 1971.
20. *Matsui M., Yamamoto I.* Pyrethroids. In: Naturally Occurring Insecticides, ed. M. Jacobson and D. G. Crosby, New York, Marcel Dekker, pp. 3—70, 1971.
21. *Casida J. E.*, ed. Pyrethrum — The Natural Insecticide, New York, Academic Press, 1973.
22. *Fukami H., Nakajima M.* Rotenone and the Rotenoids. In: Naturally Occurring Insecticides, ed. M. Jacobson and D. G. Crosby, New York, Marcel Dekker, pp. 71—97, 1971.
23. *Jacobson M.* The unsaturated isobutyl-amides. In: Naturally Occurring Insecticides, ed. M. Jacobson and D. G. Crosby, New York, Marcel Dekker, pp. 137—176, 1971.

24. *Crosby D. G.* Minor insecticides of plant origin. In: Naturally Occurring Insecticides, ed. M. Jacobson and D. G. Crosby, New York, Marcel Dekker, pp. 177—239, 1971.
25. *Penfold A. R., Morrison F. R.* Some Australian essential oils in insecticides and repellents, Soap, Perfumery Cosmetics, **25**, 933—934 (1952).
26. *Painter R. R.* Repellents. In: Pest Control — Biological, Physical and Selected Chemical Methods, ed. W. W. Kilgore and R. L. Doutt, New York, Academic Press, pp. 267—285, 1967.
27. *Beroze M.* Current usage and some recent developments with insect attractants and repellents in the USDA. In: Chemicals Controlling Insect Behavior, ed. M. Beroza, New York, Academic Press, pp. 145—163, 1970.
28. *Metcalf R. L., Metcalf R. A.* Attractants, repellents, and genetic control in pest management. In: Introduction to Insect Pest Management, ed. R. L. Metcalf and W. H. Luckmann, New York, Wiley and Sons, pp. 275—306, 1975.
29. *Woodrow A. W., Green N., Tucker H., Schonhorst M. H., Hamilton K. C.* Evaluation of chemicals as honey bee attractants and repellents, J. Econ. Ent., **58**, 1094—1102 (1965).
30. *Wright D. P. Jr.*, Antifeedants. In: Pest Control: Biological, Physical, and Selected Chemical Methods, ed. W. W. Kilgore and R. L. Doutt, New York, Academic Press, pp. 287—293, 1967.
31. *Munakata K.* Insect antifeedants in plants. In: Control of Insect Behavior by Natural Products, ed. D. L. Wood, R. M. Silverstein, and M. Nakajima, New York, Academic Press, pp. 179—187, 1970.
32. *Capinera J. L., Stermitz F. R.* Laboratory evaluation of zanthophylline as a feeding deterrent for range catepillar, migratory grasshopper, alfalfa weevil, and greenbug, J. Chem. Ecol., **5**, 767—771 (1979).
33. *Sáringer Gy.* Oviposition behavior of *Ceutorrhynchus maculaalba* Herbst. (Col.: Curculionidae). In: The Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction, ed. T. Jermy, Symp. Biol. Hung., New York, Plenum Press, **16**, pp. 241—245, 1976.
34. *Robert P. Ch.* Inhibitory action of chestnut-leaf extracts (*Castanea sativa* Mill.) on oviposition and oogenesis of the sugar beet moth (*Scrobipalpa ocellatella* Boyd; Lepidoptera, Gelechiidae). In: The Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction, ed. T. Jermy, New York, Plenum Press, pp. 223—227, 1976.
35. *Beroza M.* Control of the gypsy moth and other insects with behavior-controlling chemicals. In: Pest Management with Insect Attractants and Other Behavior-Controlling Chemicals, ed. M. Beroza, Washington D. C., American Chemical Societi, pp. 99—118, 1976.
36. *Reynolds H. T., Adkisson P. L., Smith R. F.* Cotton insect pest management. In: Introduction to Insect Pest Management, ed. R. L. Metcalf and W. H. Luckmann, New York, Wiley and Sons, pp. 379—443, 1975.
37. *Hedin P. A., Gueldner R. C., Thompson A. C.* Utilization of the boll weevil pheromone for insect control. In: Pest Management with Insect Attractants and Other Behavior-Controlling Chemicals, ed. M. Beroza, Washington D. C., American Chemical Society, pp. 30—52, 1976.
38. *Cross W. H., Mitchell H. C.* Mating behavior of the female boll weevil, J. Econ. Ent., **59**, 1503—1507 (1966).
39. *Hardee D. D., Lindbig O. H., Davich T. B.* Suppression of populations of boll weevils over a large area in west Texas with pheromone traps in 1969, J. Econ. Ent., **64**, 928—933 (1971).
40. *Shorey H. H., Gaston L. K., Kaae R. S.* Air-permeation with gossyplure for control of the pink bollworm. In: Pest Management with Insect Attractants and Other Behavior-Controlling Chemicals, ed. M. Beroza, Washington D. C., American Chemical Society, pp. 67—74, 1976.

41. *Shorey H. H., Kaae R. S., Gaston L. K.* Sex pheromones of Lepidoptera. Development of a method for pheromonal control of *Pectinophora gossypiella* in cotton, J. Econ. Ent., **67**, 347—350 (1974).
42. *Klun J. A., Junk G. A.* Iowa European corn borer sex pheromones: Isolation and identification of four C_{14} esters, J. Chem. Ecol., **3**, 447—459 (1977).
43. *Klun J. A., Maini S., Chapman O. L., Lepone G., Lee G. H.* Suppression of male European corn borer sex attraction and precopulatory reactions with (E)-9-tetradecenyl acetate, J. Chem. Ecol., **5**, 345—352 (1979).
44. *Metcalf R. L.* Insecticides in pest management. In: Introduction to Insect Pest Management, ed. R. L. Metcalf and W. H. Luckmann, New York, Wiley and Sons, pp. 235—273, 1975.
45. *Madsen H. F., Vakenti J. M.* Codling moth: Use of Codlemone(R)-baited traps and visual detectoin of entries to determine need of sprays, Environ. Ent., **2**, 677—679 (1973).
46. *Bierl B. A., Beroza M., Collier C. W.* Potent sex attractant of the gypsy moth: Its isolation, identification, and synthesis, Science, **170**, 87—89 (1970).
47. *Wigglesworth V. B.* Insect Hormones, San Francisco, Freeman, 1970.
48. *Bowers W. S.* Juvenile hormones. In: Naturally Occuring Insecticides, ed. M. Jacobson and D. G. Crosby, New York, Marcel Dekker, pp. 307—332, 1971.
49. *Robbins W. E.* Hormonal chemicals for inverterbrate pest control. In: Pest Control Strategies for the Future, ed. Agricultural Board, Division of Biology and Agriculture, National Research Council, Washington D. C., National Academie of Sciences, pp. 172—196, 1972.

Глава 7

1. *Lanham U.* The Insects, New York, Columbia University Press, 1964.
2. *Chaplin C. E., Stoltz L. P., Rodriguez J. G.* The inheritance of resistance to the two-spotted mite, *Tetranychus urticae* Koch, in strawberries, Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 92, 376—380 (1968).
3. *Rodriguez J. G., Dabrowski Z. T., Stoltz L. P., Chaplin C. E., Smith W. O. Jr.* Studies on resistance of strawberries to mites. 2. Preference and nonpreference responses of *Tetranychus urticae* and *T. turkestani* to water-soluble extracts of foliage, J. Econ. Ent., **64**, 383—387 (1971).
4. *Dabrowski Z. T., Rodriguez J. G.* Studies on resistance of strawberries to mites. 3. Preference and nonpreference responses of *Tetranychus urticae* and *T. turkestani* to essential oils of foliage, J. Econ. Ent., **64**, 387—391 (1971).
5. *Yamamoto I., Yamamoto R.* Host attractants for the rice weevil and the cheese mite. In: Control of Insect Behaviour by Natural Products, ed D. L. Wood, R. M. Silverstein and M. Nakajima, New York, Academic Press, pp. 331—345, 1970.
6. *Faegri K., van der Pijl K.* The Principles of Pollination Ecology, 2d ed., New York, Pergamon Press, 1971.
7. *Dabrowski Z. T.* Some new aspects of host-plant relation to behavior and reproduction of spider mites (Acarina: Tetranychidae). In: The Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction, ed. T. Jermy, Symp. Biol. Hung., 16, New York, Plenum Press, pp. 55—60, 1976.
8. *Yakhontov A. F.* On the possibility of using the allelopathic action of some plants for controlling *Dactilospheara viticola* F., In: Physiological-Biochemical Basis of Plans Interactions in Phytocenoses, ed. A. M. Grodzinsky, Kiev, Naukova Dumka, **4**, 57—60, 1973.
9. *Jones D. A.* Selective eating of the acyanogenic form of the plant *Lotus corniculatus* L. by various animals, Nature, **193**, 1109—1110 (1962).

10. *Crawford-Sidebotham T. J.* The role of slugs and snails in the maintenance of the cyanogenesis polymorphisms of *Lotus corniculatus* and *Trifolium repens*, Heredity, **28**, 405—411 (1972).
11. *Ellis W. M., Keymer R. J., Jones D. A.* The defensive function of cyanogenesis in natural populations, Experientia, **33**, 309—311 (1977).
12. *Angseesing J. P. A., Angseesing W. J.* Field observations on the cyanogenesis polymorphism of *Trifolium repens*, Heredity, **31**, 276—282 (1973).
13. *Dement W. A., Mooney H. A.* Seasonal variation in the production of tannins and cyanogenic glucosides in the chaparral shrub, *Heteromeles arbutifolia*, Oecologia, **15**, 65—76 (1974).
14. *Sherbroke W. C.* Differential acceptance of toxic jojoba seed (*Simmondsia chinensis*) by four Sonoran Desert heteromyid rodents, Ecolody, **57**, 596—602 (1976).
15. *Rosenzweig M. L., Winakur J.* Population ecology of desert rodent communities: habitats and envirinmental complexity, Ecology, **50**, 558—572 (1969).
16. *Cooper-Driver G. A., Swain T.* Cyanogenic polymorphism in bracken in relation to herbivore predation, Nature, **260**, 604 (1976).
17. *Burnett W. C. Jr., Jones S. B. Jr., Mabry T. J.* The role of sesquiterpene lactones in plant-animal coevolution. In: Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution, ed. J. B. Harborne, New York, Academic Press, pp. 233—257, 1978.
18. *Dimock E. J.* II, *Silen R. R., Allen V. E.* Genetic resistance in Douglas-fir to damage by snowshoe hare and black-tailed deer, For. Sci., **22**, 106—121 (1976).
19. *Radwan M. A., Crouch G. L.* Selected chemical constituents and deer browsing preference of Douglas fir, J. Chem. Ecol., **4**, 675—683 (1978).
20. *Roe R., Mottershead B. E.* Palatability of *Phalaris arundinacea* L., Nature, **193**, 255—256 (1962).
21. *Williams M., Barnes R. F., Cassady J. M.* Characterization of alkaloids in palatable and unpalatable clones of *Phalaris arundinacea* L., Crop. Sci., **11**, 213—217 (1971).
22. *Atsatt P.*, O'Dowd D. Mutual aid among plants, Horticulture, **56**, 22—31 (1978).
23. *Kingsbury J. M.* Poisonous Plants of the United States and Canada, Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall, 1964.
24. *Rice E. L.* Allelopathy, New York, Academic Press, 1974.
25. *Rodriguez J. G.* Inhibition of acarid mite development by fatty acids. In: Insect and Mite Nutrition, ed. J. G. Rodriguez, Amsterdam, North-Holland, pp. 637—650, 1972.
26. *Bate-Smith E. C.* Plant phenolics in foods. In: The Pharmacology of Plant Phenolics, ed. J. W. Fairbairn, New York, Academic Press, pp. 133—149 (1959).
27. *Rayudu G. V. N., Kadirvel P., Vohra P., Kratzer F. H.* Toxicity of tannic acid and its metabolites for chickens, Poultry Sci., **49**, 957—960 (1970).
28. *Vohra P., Kratzer F. H., Joslyn M. A.* The growth depressing and toxic effects of tannins to chicks, Poultry Sci., **45**, 135 (1966).
29. *Joslyn M. A., Glick Z.* Comparative effects of gallotannic acid and related phenolics on the growth of rats, J. Nutr., **98**, 119—126 (1969).
30. *Peaslee M. H., Einhellig F. A.* Tannic acid-induced alterations in mouse growth and pituitary melanocyte-stimulating hormone activity, Toxicol. and Applied Pharmacol., **25**, 507—514 (1973).
31. *Peaslee E. H., Einhellig F. A.* Reduced fecundity in mice on tannic acid diet, Comp. Gen. Pharmacol., **4**, 393—397 (1973).
32. *Korpássy B.* The hepatocarcinogenicity of tannic acid, Cancer Res., **19**, 501—504 (1959).
33. *Morton J. F.* Economic botany in epidemiology, Econ. Bot., **32**, 111—118 (1978).

34. *Hungate R. E.* The Rumen and its Microbes, New York, Academic Press, 1966.
35. *Smart W. W. G., Jr., Bell T. A., Stanley N. W., Cope W. A.* Inhibition of rumen cellulase by extract of sericea forage, J. Dairy Sci., **44**, 1945—1946 (1961).
36. *Nagy J. G., Vidacs G., Ward G. M.* Separation of the essential oils of *Artemisia* spp. by gas chromatography and the effects of the oils on bacteria (Abstract), J. Colo.-Wyoming Acad. Science, **5**, 41—42 (1964).
37. *Sidhu K. S., Pfander W. H.* Metabolic inhibitor(s) in orchard grass (*Dactylis glomerata* L.), J. Dairy Sci., **51**, 1042—1045 (1968).
38. *Harris H. B., Cummins D. G., Burns R. E.* Tannin content and digestibility of sorghum grain as influenced by bagging, Agron. J., **62**, 633—635 (1970).
39. *Cummins D. G.* Relationships between tannin content and forage digestibility in sorghum, Agron. J., **63**, 500—502 (1971).
40. *Shorey H. H.* Animal Communication by Pheromones, New York, Academic Press, 1976.
41. *Mykytowycz R.* Odor in the spacing behavior of mammals. In: Pheromones, ed. M. C. Birch, Amsterdam, North-Holland, pp. 327—343, 1974.
42. *Stoddart D. M.* The role of odor in the social biology of small mammals. In: Pheromones, ed. M. C. Birch, Amsterdam, North-Holland, pp. 297—315 (1974).
43. *Ropartz Ph.* Chemical signals in agonistic and social behavior of rodents. In: Chemical Signals in Vertebrates, ed. D. Müller-Schwarze and M. M. Mozell, New York, Plenum Press, pp. 169—184 (1977).
44. *Bowers J. M., Alexander B. K.* Mice: individual recognition by olfactory cues, Science, **158**, 1208—1210 (1967).
45. *Bronson F. H.* Pheromonal influences on reproductive activities in rodents. In: Pheromones, ed. M. C. Birch, Amsterdam, North-Holland, pp. 344—365, 1974.
46. *Calhoun J. B.* The Ecology and Sociology of the Norway Rat, USPHS Publ. No. 1008, Washington D. C., United States Government Printing Office, 1962.
47. *Carr W. J., Loeb L. S., Dissinger M. L.* Responses of rats to sex odors, J. Comp. Physiol. Psychol., **59**, 370—377 (1965).
48. *Stacewicz-Sapuntzakis M., Gawienowski A. M.* Rat olfactory response to aliphatic acetates, J. Chem. Ecol., **3**, 411—417 (1977).
49. *Gawienowski A. M., Keedy D. A., Stacewicz-Sapuntzakis M.* Bioassay apparatus for rodent olfactory preferences under laboratory and field conditions, J. Chem. Ecol., **5**, 595—601 (1979).
50. *Mykytowycz R.,* Olfaction in relation to reproduction in domestic animals. In: Chemical Signals in Vertebrates, ed. D. Müller-Schwarze and Mozell M. M., New York, Plenum Press, pp. 207—224, 1977.
51. *Estes R. D.* The role of the vomeronasal organ in mammalian reproduction, Mammalia, **36**, 315—341 (1972).
52. *Donovan C. A.* Some clinical observations on sexual attraction and deterrence in dogs and cattle, Vet. Med. Small Anim. Clin., **62**, 1047—1051 (1967).
53. *Fletcher I. C., Lindsay D. R.* Sensory involvement in the mating behavior of domestic sheep, Anim. Behav., **16**, 410—414 (1968).
54. *Müller-Schwarze D.* Application of pheromones in mammals, In: Pheromones, ed. M. C. Birch, Amsterdam, North-Holland, pp. 452—454, 1974.
55. *Müller-Schwarze D.* Responses of young black-tailed deer to predator odors, J. Mammal., **53**, 393—394 (1972).
56. *Müller-Schwarze D.* Pheromones in black-tailed deer, Anim. Behav., **19**, 141—152 (1971).

Глава 8

1. *Rice E. L.* Allelopathy, New York, Academic Press, 1974.
2. *Jacobson M.* Chemical insect attractants and repellents, Annu. Rev. Ent., **11**, 403—422 (1966)
3. *Karasev V. S.* The role of volatile oil composition for trunk pest resistance in coniferous plants. Experiments on lumber. In: The Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction, ed. T. Jermy, Symp. Biol. Hung., New York, Plenum Press, 16, pp. 115—119, 1976.
4. *Rudinsky J. A.* Various host-insect inter-relations in host-finding and colonization behavior of bark beetles on coniferous trees. In: The Host-Plant in Relation to Behaviour and Reproduction, ed. T. Jermy, Symp. Biol. Hung., New York, Plenum Press, 16, pp. 229—235, 1976.
5. *Dodson C. H., Dressler R. L., Hills H. G., Adams R. M., Norris N. H.* Biologically active compounds in orchid fragrances, Science, **164**, 1243—1249 (1969).
6. *Todd G. W., Getahun A., Cress D. C.* Resistance in barley to the greenbug, *Schizaphis graminum*. I. Toxicity of phenolic and flavonoid compounds and related substances. Ann. Entomol. Soc. Amer., **64**, 718—722 (1971).
7. *Feeny P. P., Bostock H.* Seasonal changes in the tannin content of oak leaves, Phytochemistry, **7**, 871—880 (1968).
8. *Vohra P., Kratzer H., Joslyn M. A.* The growth depressing and toxic effects of tannins to chicks, Poultry Sci., **45**, 135 (1966).
9. *Joslyn M. A., Glick Z.* Comparative effects of gallotannic acid and related phenolics on the growth of rats, J. Nutr., **98**, 119—126 (1960).
10. *Peaslee M. H., Einhellig F. A.* Tannic acid-induced alterations in mouse growth and pituitary melanocyte-stimulating hormone activity, Toxicol. and Applied Pharmacol., **25**, 507—514 (1973).
11. *Feeny P. P.* Effect of oak leaf tannins on larval growth of the winter moth *Operophtera brumata*, J. Insect Physiol., **14**, 805—817 (1968).
12. *Radwan M. A., Crouch G. L.* Selected chemical constituents and deer browsing preference of Douglas fir, J. Chem. Ecol., **4**, 675—683 (1978).
13. *Dabrowski Z. T.* Some new aspects of host-plant relation to behaviour and reproduction of spider mites (Acarina: Tetranychidae). In: The Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction, ed. T. Jermy, New York, Plenum Press, pp. 55—60, 1976.
14. *Rodriguez J. G.* Inhibition of acarid mite development by fatty acids. In: Insect and Mite Nutrition, ed. J. G. Rodriguez, Amsterdam, North-Holland, pp. 637—650, 1972.
15. *Mykytowicz R.* Odor in the spacing behavior of mammals. In: Pheromones, ed M. C. Birch, Amsterdam, North-Holland, pp. 327—343, 1974.
16. *Bronson F. H.* Pheromonal influences on reproductive activities in rodents. In: Pheromones, ed. M. C. Birch, Amsterdam, North-Holland, pp. 344—365, 1974.
17. *Stacewicz-Sapuntzakis M., Gawienowski A. M.* Rat olfactory response to aliphatic acetates, J. Chem. Ecol., **3**, 411—417 (1977).
18. *Mykytowicz R.* Olfaction in relation to reproduction in domestic animals. In: Chemical Signals in Vertebrates, ed. D. Müller-Schwarze and M. M. Mozell, New York, Plenum Press, pp. 207—224, 1977.
19. *Robinson E. L.* Effect of weed species and placement on seed cotton yields, Weed Sci., **24**, 353—355 (1976).
20. *William R. D., Warren G. F.* Competition between purple nutsedge and vegetables, Weed Sci., **23**, 317—323 (1975).
21. *Knake E. L., Slife F. W.* Giant foxtail seeded at various times in corn and soybeans, Weeds, **13**, 331—334 (1965).
22. *Weatherspoon D. M., Schweizer E. E.* Competition between kochia and sugar beets, Weed. Sci., **17**, 464—467 (1969).

23. *Anonymous.* Metabolites of plant pathogens may prove useful in weed control, Crops and Soils, **32(4)**, 26 (1980).
24. *Gajić D., Malencić S., Vrbaski M., Vrbaski S.* Study of the possible quantitative and qualitative improvement of wheat yield through agrostemin as an allelopathic factor, Fragm. Herb. Jugoslavica, **63**, 121—141 (1976).
25. *Zabyalyendzik S. F.* Allelopathic interaction of buckwheat and its components through root excretions, Vyestsi Akad. Navuk BSSR Syer Biyal Navuk, **5**, 31—34 (1973) (in Belorussian, Russian summary).
26. *Лыхварь Д. Ф., Назарова Н. С.* О значении сортов бобовых культур в смешанных посевах с кукурузой. В кн.: «Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах», ред. А. М. Гродзинский, Киев, Наукова думка, вып. 1, с. 83—88, 1970.
27. *Eidt D. C., Little C. H. A.* Insect control by artificially prolonging plant dormancy — a new approach, Can. Entomol., **100**, 1278—1279 (1968).
28. *Scholze P.* Untersuchungen zum Einflus tropischer Faktoren auf die Entwicklung der Blattläuse speziell der Schwarzen Bohnenlaus, *Aphis fabae* Scop. (Homoptera, Aphidina), Zool. Jb. Syst., **98**, 455—510 (1971).
29. *Scheurer S.* The influence of phytohormones and growth regulating substances on insect development processes. In: The Host-Plant in Relation to Behaviour and Reproduction, ed. T. Jermy, Symp. Biol. Hung., **16**, New York, Plenum Press, **16**, pp. 255—259, 1976.
30. *Williams C. M.* Third-generation pesticides, Scient. Amer., **217(1)**, 13—17 (1967).
31. *Horn D. H. S.* The ecdysones. In: Naturally Occurring Insecticides, ed. M. Jacobson and D. G. Crosby, New York, Marcel Dekker, pp. 333—459, 1971.
32. National Academy of Sciences, Pest Control: An Assesment of Present and Alternative Technologies, vol. 1, Contemporary Pest Control Practices and Prospects, Washington D. C., National Academy of Sciences, 1975.
33. *Jones R. L., Lewis W. J., Gross H. R., Jr., Nordlund D. A.* Use of kairomones to promote action by beneficial insect parasites. In: Pest Management with Insect Sex Attractants and Other Behavior-Controlling Chemicals, ed. M. Beroza, Washington D. C., American Chemical Society, pp. 119—134, 1976.
34. National Research Council, Principles of Plant and Animal Pest Control, vol. 5, Vertebrate Pests: Problems and Control, report of Subcommitee on Vertebrate Pests, National Academy of Sciences, Washington D. C., 1970.
35. *Takahashi M.* Physiological and ecological studies of *Lycoric radiata* Herb. 2. Prevention of mice-boring to field levees, Weed Study, **25**, 6—9 (1980). (Japanese, English summary.)

Указатель латинских названий

Abrus precatorius 100
Acanthoscelides obtectus 101
Adris amurensis 60
Aesculus octandra 80
Agropyron repens 39
Agrostemma githago 41
Agrotis ipsilon 84
Ailanthus altissima 23, 105
Aleurites fordii 76, 101
Amrasca devastans 83
Anthonomus grandis 60
Apis mellifera 65, 66, 67, 76, 88—90
Araceae 95
Argyrotaenia velutinana 118
Avena sativa 9, 12, 15, 16, 39, 41, 42, 55, 152
Azadirachta indica 52, 54, 55, 152

Bellis perennis 77
Bombus terrestris 22
Bombyx mori 66, 72

Callosobruchus maculatus 100, 102
Camelina alyssum 36
Castanea sativa 69
Ceratitis capitata 111
Ceutorrhychus maculaalba 63, 69, 110
Chenopodium album 41
— *anthelminticum* 55
Chilo sappressalis 60
Chrysolina brunsvicensis 68
Cirsium arvense 40
Clerodendron tricotomum 76
Cocculus trilobus 76
Coronilla varia 36
Crescentia alata 78
Crotalaria 50, 52—53, 152
Cytisus laburnum 10

Dacus cucurbitae 111
— *dorsalis* 111
Dacrydium franklini 72
Dasyneura brassicae 63
Dendroctonus 61—62, 67, 70, 72
Diabrotica undecimpunctata howardi 68, 79
Diaerisia virginica 85
Diatraea grandiosella 77

Echinacea angustifolia 104
Erioschia brassicae 63
Euphorbia 12

Fagopyrum sagittatum 41, 54
Fraxinus 80

Glycine max 27, 34, 100—101
Gossypium 83—84, 113—117

Haplopappus tenuisectus 134
Helianthus annuus 41
Helleborus foetidus 22
Hemileuca oliviae 110
Heteromeles arbutifolia 130
Hibiscus esculentus 83
— *syriacus* 76
Hordeum vulgare 9, 27, 29, 42, 110
Hylemya antiqua 61
Hypera postica 110
Hypericum hirsutum 68

Ips confusus 62

Juglans nigra 9, 14, 16, 17, 22, 118
— *regia* 9, 14, 16, 17, 22, 118
Juniperus excelsa 19

Koelreuteria paniculata 101

Laspeyresia pomonella 63, 69, 108, 118
Latheticus 71, 75, 101
Leptinotarsa decemlineata 63, 67, 72, 75, 109
Linum usitatissimum 9, 12
Listroderes obliquus 61, 67
Lolium 12
— *perenne* 78
Lymantria dispar 65

Nepeta cataria 72

Oedionychus 78
Orchis pyramidalis 23
Oraesia emarginata 60
— *excavata* 60
Oryza sativa 31—33, 157

Panicum milliaceum 41, 42
Papaver somniferum 64, 110
Paratrioza cockerelli 108
Pectinophora gossypiella 115—117
Phalaris arundinacea 133
Phaseolus vulgaris 27, 34, 100—101
Phleum pratense 27
Pisum sativum 35, 41, 53
Plodia interpunctella 70
Poa pratensis 77
Populus deltoides 79
Protoparce sexta 68
Prunus persica 52
Pteridium aquilinum 10

Quercus 78, 80

Ranunculus 134
Robinia pseudoacacia 100
Rumex crispus 39

Sapindus 101
Scabiosa 12
Schinus molle 39
Schizaphis graminum 80
Scrobipalpa ocellatella 69
Secale cereale 27, 29, 42, 51, 100
Senecio: 75
Setaria faberii 36
Simmondsia chinensis 131
Sinapis arvensis: 42
Sitophilus zeamais 59
Solanum melongena 49, 55
Sorghum bicolor 39, 138
— *vulgare* 27, 29, 50
Stellaria 67
Symplocarpus foetidus 21

Tagetes 20, 48—52, 152
Thea sinensis 33, 53
Tribolium 71, 75, 101
Trichoplusia ni 84
Trifolium alexandrinum 35

Veratrum album 105
Vicia sativa 19

Xanthoxylum clava-herculis 104

Zea mays 21, 26, 27, 33, 34, 39, 110

Предметный указатель

Абрус 100
Айлант 23, 105
Алкалоиды 68—69, 75—76, 78, 79, 85, 102—104, 110, 157
Аллелопатия, биологическая борьба с сорняками 42—43; корневые выделения 34, 35; мосты между растениями 43—44; определение 17; роль в болезнях растений 44—47
Аллелопатическое влияние сорняков на культурные растения 36—41
Аллелопатические воздействия культурных растений, подавление роста сорняков 41, разлагающиеся остатки 26—34
Аллелохимики (аллелопатические агенты) 25, 149—150
Амбарная огневка 70
Аминокислоты 85, 102, 157

Бархатцы 20, 152; борьба с нематодами 48—52
Бабочки 59, 67, 81—82
Бодяк 12, 40
Божья коровка 75
Борьба с вредными насекомыми 105—106; аттрактанты 110—120; детерренты 108—110; репелленты 106—108; с помощью гормонов 120—125; см. также Инсектициды
Брокколи 27, 29
Бузина 21
Бук 12, 101
Бурые водоросли 21

Ваточник сирийский 40, 59, 67, 81
«Ведьмины кольца» 12—13
Вереск 13, 39
Весенняя капустная муха 63
Вигна 16, 53
Вика 27, 29, 35
Виноград 10—12
Восточная фруктовая муха 111

Галимон 10
Галлица капустная 63
Гексалур 116—118
Гелиотроп 19
Горох 35, 41, 53
Горчичные масла 61, 62, 75, 83
Госсиплур 116—118
Грандлур 114—115
Грецкий орех 9, 14, 16—17, 22, 118
Гречиха 41, 54

ДГМБО 71, 77, 79
Дербенник иволистный 20
Диспарлур 113, 118—119
Долгоносики, рисовый 59; хлопковый 60, 72, 76, 113—115; *Acanthoscelides obtectus* 70; *Callosobruchus maculatus* 100, 102; *Hypera postica* 110; *Listroderes obliquus* 61, 67
Дуб 78, 80
Дынная муха 111

Жвачные животные, действие на них полыни трехзубчатой, ежи сборной и сорго 138
Жирные кислоты 69, 89—90, 107, 128, 134—135, 143—147, 150, 154, 157
Жук-блошка одиннадцатиточечная Говарда: 68, 79
Жуки-короеды 61—62, 67, 70, 72
Жуки-листоеды 78

Звездчатка 67
Зерновые культуры 21, 26, 27, 33, 34, 39, 110
Злаковая тля 80, 82, 110
Зонтичные 67

Инсектициды природные 96—100; алкалоиды 102; ингибиторы ферментов 100—101; используемые на практике природные инсектициды 102—105; необычные аминокислоты 102; сапонины 101; фитогемагглютинины 100; цианогены 101
Иссоп 20

Канталупа 79
Капуста 10—12, 19, 21, 55, 63
Картофель 17, 49, 51, 63, 75; батат, 34
Квассия 23
Кельрейтерия 101
Клевер 34, 129
— египетский 35
Клевероутомление 14, 34
Клен 44, 80
Клен ясенелистный 80
Клещевина 52, 83, 100, 152
Клещи 75, 126—129, 134
Клоповник 36
Клубника 15, 127
Кодлемон 118
Кокономряд 59
Колорадский жук 63, 67, 72, 75, 109
Конские бобы 27, 29, 77, 154
Конский каштан 80
Котовник 72
Крестовник 75
Кролики 140—142
Кроталярия 50, 52—53, 152
Кротон 100
Крысы 19, 143—145
Куколь посевной 41, 42, 101, 151
Кукурбитацины 68, 76
Кумарины 80—81

Лавр 10, 12
Лен 9, 12
Листовертка 118
Луковая муха 61
Люпин 41, 152
Лютик ядовитый 134
Люцерна 16, 17, 33, 101, 110
Лядвенец рогатый 77, 130

Магнолия 80
Майоран 11
Мак 64, 110
Маковый жук 63, 69, 110
Марь белая 41
Меркаптаны 61, 69
Можжевельник 22
Морозник 22
Мотыльки, кукурузная огневка 77; кукурузный 79, 104, 118—119;; рисовая огневка 60
Муравьи 19, 64
Мухи 75, 88, 95, 109, 111
Мучной хрущак 71, 75, 101
Мыльное дерево 101

Мыши 142—143, 157—158
Мятлик 33, 77

Нематоды 48—55
Ненасыщенные изобутиламиды 104
Непарный шелкопряд 65, 112, 118—119
Нут бараний 9, 19, 34, 100

Обезьяны 150
Овес 9, 12, 15, 16, 39, 41, 42, 55, 152
Овсяница Кентукки-31 41
Огурцы 14, 22, 68
Олени 131, 143, 147—148, 150, 157
Ольха 20, 46
Оризанон 60
Орхидеи 90—94
Опыление летучими мышами 128; насекомыми 23—24, 88—95, 110

Падуб 12
Пажитник сенной 9
Папоротник-орляк 10, 131
Патулин 26
Подсолнечник 41
Полисахариды 100—101
Полынь 17, 20
Почечуйная трава 20
Просо посевное 41, 42
Пчела медоносная 65, 66, 67, 76, 88—90
Пчелы 88, 90, 93
Пшеница 10, 12, 16, 22, 26, 27, 29, 33, 41—43, 100, 152, 156
Пырей 43; ползучий 39

Рапс 19, 63
Растения, устойчивые к американскому хлебному пилильщику 98—99; к гессенской мухе 98; к корневым галловым нематодам 51; к паутинным клещам 127—128
Редька 10, 34
Ретрины 74, 103—104, 107, 109
Ризобитоксин 42
Рис 31—33, 157
Рожь 27, 29, 42, 51, 100
Росичка кровяная 36, 51, 52
Ротеноиды 99, 104
Рута 10—11, 20

Салат 28, 29
Сапонины 69, 79—80, 85, 101, 157
Саранчовые 68, 77—78, 80—81
Свекла 34, 69
Свекловичная моль 69
Сердечные гликозиды 81
Сесквитерпеновые лактоны 80, 85
Скорпионова трава 19
Слизни 130
Совка-ипсилон 84
Совки подгрызающие 85
Сорго зерновое 39, 138
Соя 32, 34, 85, 100
Спирты 45, 60, 65, 80, 107
Средиземноморская плодовая муха 111
Суданская трава 27, 29, 50
Сульфиды 61, 69
Сумах 20

Табак 21, 27, 49, 50, 51, 68, 102
Табачный бражник 68
Танины 67, 81—82, 102, 130, 135—138, 149, 157
Терпеноиды 60, 62, 69, 72, 74 80, 93, 123, 149
Тли 75, 80, 154
Томаты 16—17, 34, 49—52, 54—55, 68
Трава альфа 10
Триазины 108
Трифенилтин 109
Тростник 10
Тунг 76, 101
Тутовый шелкопряд 66, 72
Тыквенное дерево 78

Улитки 22, 130

Фасоль 27, 34, 100—101
Фиалка 64
Фиксация азота сине-зелеными водорослями 32—33
Фитогемагглютинины 100
Фенольные соединения 82, 84, 102, 107—108, 129, 150, 157
Феромоны животных (кроме насекомых), вызывающие чувство страха 142, 158; маркирование запахом 140—142; половые аттрактанты 143—147; репелленты 147—148
Феромоны насекомых, арестанты 66—67; аттрактанты 58—66; половые феромоны 110—120; стимулирующие сбор у пчел 90
Феромоны, определение 24
Флавоноиды 79, 82, 84, 89, 102

Химические воздействия растений на насекомых 57—95; аттрактанты насекомых 58—66; арестанты насекомых 66—67; стимуляторы насекомых 67—70; репелленты насекомых 70—75; детерренты насекомых 75—81; химические вещества замедленного действия 81—87; аттрактанты и репелленты клещей 127—128; пищевые детерренты и стимуляторы клещей 128—129; пищевые детерренты слизней, полевок и улиток 129—130; пищевые детерренты птиц 130; пищевые детерренты мышей, оленей, овец и кроликов 131—133; пищевые стимуляторы оленей 133; пищевые детерренты домашнего скота 133—134; вещества, оказывающие замедленное действие на клещей, цыплят, мышей и крыс, 134—138. *См. также* Опыление
Химические сигналы, классификация 57—58
Хиноны 70, 74, 84
Хлопковая моль 115—117
— совка 77
Хлопчатник 83—84, 113—117
Хохоба 131
Хризантема 34, 53—54, 103, 152

Цианогены 77, 101, 129—130, 157

Чай 33, 53
Чемерица 105; белая 21; болотная 21
Чуфа 39

Шалфей 11
Шпинат 29

Щавель курчавый 39
Щетинник гигантский 36

Экдизоны 120—125, 155
Энотера 36
Эфирные масла 72, 106—107, 138, 154

Ювенильные гормоны 120—122, 155
Юглон 74

Яблоня 16—18, 52, 80, 118
Яблонная плодожорка 63, 69, 108, 118
Ясень 80
Ячмень 9, 27, 29, 42, 110

Оглавление

Предисловие редактора перевода 5
Предисловие 7

Глава 1. Химические взаимодействия между растениями: исторический обзор 9

Глава 2. Химические взаимодействия между растениями и животными: исторический обзор 19

Глава 3. Аллелопатия в земледелии 26

Аллелопатическое влияние сорняков на культурные растения 35
Аллелопатические влияния культурных растений на сорняки 41
Аллелопатия и биологическая борьба с сорняками 42
Аллелопатия и болезни растений 44
Стимуляция заражения аллелопатическими агентами 47

Глава 4. Химические взаимодействия растение — нематоды в земледелии 48

Глава 5. Химические взаимодействия растение — насекомое и насекомое — насекомое; роль этих взаимодействий в земледелии 56

Химические воздействия растений-хозяев и насекомых на поведение и размножение насекомых 57
Аттрактанты 58
Аррестанты 66
Стимуляторы 67
Репелленты 70
Детерренты 75
Химические вещества замедленного действия 81
Химические аттрактанты и опыление насекомыми 88

Глава 6. Возможные пути использования химических взаимодействий между организмами в борьбе с насекомыми-вредителями . . . 96

Природные инсектициды в растениях 96
Используемые на практике природные инсектициды 102
Применение химических веществ, влияющих на поведение насекомых 105
Репелленты 106
Детерренты 108
Аттрактанты 110
Борьба с вредными насекомыми с помощью гормонов и их аналогов 120

Глава 7. Химические взаимодействия между культурными растениями и животными (кроме насекомых и нематод). Феромоны 126

Аттрактанты и репелленты в растениях или в хранящихся пищевых продуктах 127
Пищевые детерренты, продуцируемые растениями 128
Вещества растительного происхождения, оказывающие ингибирующее воздействие на животных 134
Непрямое действие соединений, продуцируемых растениями, на жвачных животных 138
Феромоны 139
Маркирование запахом 140
Применение феромонов животных 147

Глава 8. Взгляд в будущее 149

К интегрированной химической экологии 149
Перспективы применения взаимодействия между растениями 150
Перспективы применения взаимодействий между растениями и нематодами 152
Перспективы применения взаимодействий между растениями и насекомыми 153
Перспективы использования взаимодействий между насекомыми . . 154
Перспективы применения других химических взаимодействий в сельском хозяйстве 156

Литература 160

Указатель латинских названий 180

Предметный указатель 181