



**Fizioloģiskais pamats dārza zemeņu (*Fragaria*
× *ananassa* Duch.) šķirņu dažādai izturībai
pret parasto tīklērci (*Tetranychus urticae*
Koch), nozīmīgu zemeņu kaitēkli**

Promocijas darbs
bioloģijas doktora zinātniskā grāda iegūšanai
augu fizioloģijas apakšnozarē

Darba autors: Ineta Samsone (Šteinīte)

Darba vadītājs: Dr. hab. biol., prof. Ģederts Ieviņš

Rīga 2008

KOPSAVILKUMS

Darba mērķis - noskaidrot ar zemenēm trofiski saistīto posmkāju faunu zemeņu agrocenozē un izpētīt morfoloģiski-bioķīmiskās īpatnības un pretstresa adaptīvās reakcijas dārza zemenēm ar dažādu izturību pret parasto tīklērci (*Tetranychus urticae*). Faunistiskie pētījumi un lauka izmēģinājumi veikti Valsts Pūres Dārzkopības izmēģinājumu stacijā no 1997. līdz 1999. gadam, bet fizioloģiskie eksperimenti izdarīti LU Bioloģijas institūtā un Bioloģijas fakultātē no 2000. līdz 2005. gadam. Zemeņu agrocenozē Pūres DIS konstatēta 55 posmkāju suga, no kurām 41 ir augēdāji un saprofāgi, bet 14 – entomofāgi un akarofāgi. Noskaidrots, ka visizplatītākie zemeņu kaitēkļi ir parastā tīklērce (*Tetranychus urticae*) un zemenāju ērce (*Phytonemus pallidus*). Konstatēts, ka dažādām zemeņu šķirnēm ir atšķirīga izturība pret parasto tīklērci, kas apstiprinājās gan lauka, gan laboratorijas izmēģinājumos. Atšķirīgo uzņēmību nosaka morfoloģiskās īpašības, bioķīmiskā sastāva īpatnības un inducējamo aizsargreakciju atšķirības. Tīklērcu izturīgajām šķirnēm ir lielāks daudzšūnu dziedzermatīņu skaits un ievainojuma inducēto aizsargreakciju aktivitāte – lielāka etilēna sintēzes intensitāte, oksidatīvo fermentu aktivitāte. Aizsargreakciju regulācija zemenēm ar dažādu izturību pret tīklērcēm notiek gan pa etilēna, gan jasmonāta transdukcijas ceļu, un to regulētās atbildes reakcijas darbojas neatkarīgi viena no otras. Tīklērcu izturīgajai šķirnei ‘Zephyr’ etilēns ir galvenais signālu pārnese ceļa komponents.

ABSTRACT

The aim of the study was to investigate arthropod fauna of strawberries in Latvia and establish morphological - biochemical characteristics and induced plant defense reactions of strawberry cultivars differing in susceptibility to the two-spotted spider mite. Faunistic investigations were done in 1997 - 1999 on the strawberry plantations of the Pure State Horticultural Experimental Station, and physiological experiments – at the Institute of Biology and Faculty of Biology, University of Latvia in 2000 - 2005. In total 55 species of invertebrate pests and predators on strawberries have been recorded. The two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae*) and cyclamen mite (*Phytonemus pallidus*) are the most important strawberry pests with a high level of plant infestation. Significant differences in resistance levels of *T. urticae* among strawberry cultivars have been found in field tests and in laboratory experiments. A difference in susceptibility to spider mite population is affected by the morphological structure of foliage, biochemical characteristics of plants, and induced defense reactions. Resistant cultivars have a higher number of glandular trihomes and higher ethylene production rates and activities of defense enzymes. The defence reactions induced by spider mites are regulated by jasmonic acid and ethylene signaling pathway and these signals act independently. Ethylene is the main component in the signal transduction pathway for resistant cultivar ‘Zephyr’.

SATURS

Ievads	5
1. Literatūras apskats	7
1.1. Bezmugurkaulnieku fauna zemeņu agroekosistēmās	7
1.1.1. Galvenie zemeņu kaitēkļi	9
1.1.2. Augēdāju ērcu raksturojums	11
1.2. Kultūraugu izturība pret tīklērci	13
1.3. Augu rezistences nodrošināšanas mehānismi	15
1.3.1. Augu-augēdāju mijiedarbība un aizsargreakcijas	15
1.3.2. Augēdāju inducētie augu aizsargproteīni un sekundārie savienojumi	18
1.3.3. Inducētie augu gaistošie savienojumi, to ietekme uz entomofāgiem	22
1.3.4. Endogēnais oksidatīvais stress un augu aizsargreakciju regulācija	24
2. Materiāls un metodes	28
2.1. Izmēģinājumu vietas raksturojums	28
2.2. Faunistiskie pētījumi	28
2.3. Zemeņu šķirņu rezistences pētījumi	29
2.4. Augu materiāla audzēšana, augu kultivēšana <i>in vitro</i>	30
2.5. Tīklērcu laboratorijas kultūra, audzēšana	31
2.6. Laboratorijas izmēģinājums šķirņu rezistences noteikšanai pret tīklērci	31
2.7. Zemeņu lapu trihomu izpēte	31
2.8. Augu aizsargreakciju noteikšana zemenēm	32
2.9. Etilēna analīze	33
2.10. Oksidatīvo fermentu aktivitātes noteikšana	34
3. Rezultāti	35
3.1. Faunistiskie pētījumi	35
3.2. Dažādu zemeņu šķirņu uzņēmība pret tīklērci lauka apstākļos un laboratorijā	44
3.3. Lapu matiņu iespējamā saistība ar zemeņu izturību pret tīklērci	47
3.4. Konstitutīvās atbildes reakcijas zemenēm ar dažādu uzņēmību pret tīklērci	49
3.5. Ievainojuma inducētās atbildes reakcijas zemenēm ar dažādu uzņēmību pret tīklērci	50
3.6. Iespējamie aizsargreakciju regulācijas mehānismi zemenēm	55
4. Diskusija	58
5. Secinājumi	66
6. Literatūras saraksts	67

levads

Augļkopība ir prioritāra Latvijas lauksaimniecības nozare, kurā arī nākotnē ir plānots ieguldīt investīcijas ekonomisko darbības rādītāju un konkurētspējas uzlabošanai. Zemenes ir vienas no iecienītākajām augļaugu kultūrām ar izcilu garšu un aromātu, tās ienākas sezonā vienas no pirmajām. Latvijā ir zemeņu audzēšanai piemēroti agroekoloģiskie apstākļi. Ar katru gadu palielinās to stādījumu platības. Zemeņu ražošanas ir svarīga uzņēmējdarbības nozare, jo nodrošina darbu gan augļkopībā, gan pārtikas rūpniecībā. Zemeņu audzēšana pasaulē pēdējo 20 gadu laikā ir pieaugusi par 53%, kopā 35 valstīs selekcionētas 459 jaunas šķirnes (Faedi *et al.* 2002). Eiropā gada laikā saražo 1 milj. t zemeņu, ASV – 800 000 t (Kaska 2002). Tomēr, joprojām aktuāla ir ražas kvalitātes nodrošināšana un audzēšanas apjoma palielināšana.

Lielus zaudējumus augļkopībā rada kaitēkļi un slimības. Augļu un ogu kultūras bojā kukaiņi, ērces, gliemji, nematodes, zīdītāji. Tie nodara kaitējumu augu saknēm, lapām, ziediem un augļiem, novājina augus, aizkavē to augšanu un attīstību, paildzina jauno stādījumu ražošanas sākumu, samazina ražas apjomu un ogu kvalitāti (Maas 1998). Kukaiņi un ērces nodara lielu kaitējumu arī zemeņu audzētājiem. Zemeņu stādījumos konstatēti vairāki simti ar zemenēm trofiski saistītu posmkāju. Latvijā pēdējos 30 gados nav veikti pētījumi par kaitēkļiem zemeņu stādījumos, bet par saimnieciski nozīmīgiem tiek uzskatīti zemenāju skrejvabole (*Pseudophonus pubescens*), avenāju ziedu smecernieks (*Anthonomus rubi*), zemenāju lapgrauzis (*Galerucella tenella*) (Ozols 1948), zemeņu ērce (*Phytonemus pallidus*), zemenāju nematode (*Aphelenchoides fragariae*) (Ozols 1973), parastā tīklērce (*Tetranychus urticae*), stublāju nematode (*Ditylenchus dipsaci*), jostainā zāglapsene (*Emphytus cinctus*), zaļā dārza blakts (*Lygus pabulinus*), putu cikāde (*Philaenus spumarius*), dažādas laputis (*Aphididae*) u.c. kaitēkļi (Dūks 1976). Latvijā zaudējumi no kaitēkļiem zemenēm ir 10 - 15% no kopējās ražas (Ozols 1973).

Līdz šim plaši izmantotā ķīmiskā augu aizsardzības metode nedod vēlamo efektu un rada draudus vides un produkcijas piesārņošanai. Vismaz 80% zemeņu ogu, kas nonāk tirgū, satur pesticīdu atliekas (Wibe *et al.* 2003). Daudzu kaitēkļu, bet it īpaši, tīklērču, ķīmiskā kontrole kļūst arvien neiespējamāka, jo strauji palielinās augēdāju rezistence pret pesticīdiem (Sterk, Meesters 1997). Tāpēc arvien aktuālāka kļūst nepieciešamība meklēt jaunus ceļus augu aizsardzības nodrošināšanā.

Salīdzinot ar dabiskajām ekosistēmām, lauksaimniecības kultūras ražojošās sistēmas ir ekoloģiski nestabilas un nav ilgtspējīgas. Kultivējot un introducējot augus lielās, ģenētiski viendabīgās audzēs,

notiek iejaukšanās sugu daudzveidībā un dabīgajos aizsargmehānismos, kā rezultātā palielinās ekonomiski nozīmīgu kaitīgo organismu invāzija. Videi draudzīgā, vitālā veidā ekoloģisko stabilitāti varētu veicināt pret slimībām un kaitēkļiem rezistentu šķirņu izvēle (Teetes 1996). Rezistenti augi vai nu spēj pārvarēt augstu kaitēkļu blīvumu, vai paaugstināt kaitējuma tolerances līmeni.

Fizioloģiskais un bioķīmiskais mehānisms, kas nosaka zemeņu šķirņu izturību pret augēdājērcēm, līdz šim nav noskaidrots. To varētu ietekmēt auga morfoloģiskās īpatnības, gan bioķīmiskais sastāvs – sekundāro savienojumu un oksidatīvo fermentu saturs, gan inducējamo aizsargreakciju atšķirības – regulācijas sistēmu darbība, pretoksidatīvo fermentu aktivitāte. Inducētās aizsargreakcijas saistītas ar noteiktu signālpārneses regulācijas sistēmu, kuras precīza darbības secība nav skaidra. Šeit varētu piedalīties hormonu dabas faktori – etilēns, jasmonskābe, kā arī sekundārie mesendžeri – ūdeņraža peroksīds, reducēšanās - oksidēšanās reakciju līdzsvars, taukskābju derivāti. Augu izturība pret kaitēkļiem bieži ir atkarīga no ķīmiskajām aizsargvielām, kuru augs ātri uzsāk sintezēt ievainojuma vietā. Bojātajos audos aktivizējas polifenoloksidāzes veidošanās, izraisot toksisku fenoloksidācijas produktu uzkrāšanos, inducējas proteīnāzes inhibitoru sintēze, kas inhibē kukaiņu gremošanas trakta proteīnāzes.

Fizioloģiskā un bioķīmiskā mehānisma atklāšana, kas nosaka dažādu zemeņu šķirņu izturību, dotu iespēju nākotnē mērķtiecīgi izmainīt augu *in planta* rezistenci pret augēdājām ērcēm.

Promocijas **darba mērķis** ir konstatēt izplatītākos kaitēkļus zemeņu agrocenozē Latvijā, kā arī noskaidrot morfoloģiski-bioķīmiskās īpatnības un pretstresa adaptīvās reakcijas zemenēm ar dažādu izturību pret tīklērcēm.

Darba uzdevumi:

1. Noskaidrot ar zemenēm trofiski saistīto posmkāju faunu zemeņu agrocenozē. Konstatēt bīstamākos zemeņu kaitēkļus.

2. Noteikt dažādu zemeņu šķirņu uzņēmību pret parasto tīklērci gan lauka apstākļos, gan laboratorijā.

3. Analizēt pret tīklērcēm relatīvi izturīgu un neizturīgu šķirņu zemeņu lapu morfoloģiskās īpatnības.

4. Pētīt pretstresa adaptīvo reakciju atšķirības pret tīklērcēm ieņēmīgu un izturīgu šķirņu zemenēs:

- Analizēt konstitutīvās aizsargreakcijas, nosakot oksidatīvo un pretoksidatīvo fermentu aktivitāti un etilēna sintēzi zemenēs ar dažādu uzņēmību pret augēdājiem.

- Noteikt inducējamo aizsargreakciju atšķirības stresa ietekmē.

5. Noskaidrot iespējamo aizsargreakciju regulācijas mehānismu zemenēm ar dažādu uzņēmību pret parasto tīklērci.

1. Literatūras apskats

1.1. Bezmugurkaulnieku fauna zemeņu agroekosistēmās

Bezmugurkaulnieku taksonomisko sastāvu zemeņu stādījumos pārstāv posmkāji, nematodes, gliemeži un citi bezmugurkaulnieki, bet nozīmīgākie šīs agroekosistēmas komponenti ir kukaiņi un ērces.

Bezmugurkaulnieku faunas bagātību nosaka tas, ka zemenes ir daudzgadīgi lakstaugi. To stumbri un stumbru pārveidnes – sakneņi – veģetācijas perioda beigās neatmirst, kā tas ir viengadīgiem lakstaugiem, bet saglabājas arī ziemā. Arī lapas ziemās ar labvēlīgiem klimatiskajiem apstākļiem saglabājas zaļas. Tas ļauj daudziem kaitēkļiem un derīgajiem posmkājiem akumulēties un iedzīvoties stādījumos labāk nekā viengadīgajās kultūrās.

Posmkāju sugu sastāvu ietekmē dažādi faktori. Tas mainās atkarībā no augu rotācijas un kultivēšanas apstākļiem, ķīmisko augu aizsardzības līdzekļu lietošanas, vispārējās kaitēkļu apkarošanas stratēģijas, kā arī no klimatiskajiem apstākļiem un augu uzņēmības, blakus esošās veģetācijas, kultūras vecuma, ģeogrāfiskā novietojuma (Maas 1998).

Uz zemenēm konstatētas vairāk nekā 700 dažādu posmkāju sugas. No tām, apmēram 80% ir kukaiņi, galvenokārt no vaboļu (Coleoptera), plēvspārņu (Hymenoptera), divspārņu (Diptera), blakšu (Hemiptera) kārtām (Tuovinen, Tolonen 2002). Plaši pārstāvēti ir arī zirnekļi (Araneae) un ērces (Acari). Liela daļa posmkāju ir augēdāji, kas trofiski saistīti ar zemenēm, kā arī to dabiskie ienaidnieki – plēsīgie kukaiņi un ērces. Tomēr, daudzi no zemeņu laukos konstatētajiem posmkājiem ir zemenēm netipiski, nejauši vai arī saistīti ar nezālēm un blakus zemeņu laukam augošiem augiem.

Bezmugurkaulnieku strauju izplatīšanos nosaka tradicionālā zemeņu audzēšanas metode – veģetatīvā pavairošana ar stīgām (sakņu stoloniem). Kamēr zemenes izaug, stīgām ļauj brīvi sakņoties starp rindām un augiem. No starprindu augiem atbrīvojas, stādījumus kultivējot. Rezultātā izveidojas biezi saaudzis stādījums. Pirms ražas ienākšanās augus mulčē ar salmiem, zāģu skaidām, lai novērstu ogu un augsnes saskaršanos. Arī mulčējamais materiāls ietekmē gan augēdāju daudzumu (Metspalu *et al.* 2000), gan plēsīgo posmkāju, piemēram, skrejvaboļu skaitu (Tuovinen *et al.* 2006). Pēdējos gados izmanto arī stādījumu ierīkošanu uz polietilēna plēves ar pilienu laistīšanas metodi. Polietilēna plēves noklāšana uz augsnes veicina vairāku nozīmīgu kaitēkļu, īpaši sakņu smecernieku kāpuru palielinātu

aktivitāti (Cross *et al.* 2001). Tā kā aktuāla ir zemeņu ražas perioda pagarināšana, arvien vairāk audzē remontantās zemenes, kuras ražo tradicionālajā zemeņu ienākšanās laikā vasaras sākumā un arī rudenī. Šiem augiem ir bīstami kaitēkļi, kas aktivējas veģetācijas sezonas otrajā pusē. Piemēram, pūkainā pļavu blakts *Lygus rugulipennis* nav nozīmīgs kaitēklis jūnijā, bet nodara būtisku kaitējumu zemenēm, kas ienākas vasaras beigās. Agrāku ražu iegūšanai izmantotie plēves tuneļi, kuros ir augstāka gaisa un augšnes temperatūra, aktivizē tādu termofilo kaitēkļu darbību kā tīklērces. Siltumnīcās uz zemenēm postoša ir arī siltumnīcu baltblusiņa *Trialeurodes vaporariorum* (Cross *et al.* 2001).

Tā kā zemenes vienā vietā audzē trīs līdz piecus gadus, lokālās bezmugurkaulnieku populācijas palielinās ar katru audzēšanas gadu, maksimumu sasniedzot pēdējā audzēšanas cikla gadā (Tuovinen, Parikka 1997). Piemēram, zirnekļu skaits divgadīgajā zemeņu laukā ir 3,7 reizes lielāks nekā viengadīgajā (Easterbrook *et al.* 1997).

Nozīmīga bezmugurkaulnieku faunas sastāvdaļa ir plēsīgie kukaiņi un ērces – dabiskie augēdāju ienaidnieki, kas regulē to daudzumu. Visiem zemeņu kaitēkļiem ir dabiskie ienaidnieki, dažiem, piemēram, mīkstblaktīm pat vairāki. Plēsēju faunu uz zemenēm pārstāv skrejvaboles, mārītes, īsspārņi, laupītājblaktis, tīklspārņi, plēsējērces, zirnekļi (Tuovinen, Tolonen 2002). Komerciālās zemeņu audzētavās izmanto vairākas dabisko ienaidnieku grupas kā kaitēkļu populāciju limitējošo faktoru. Tās ir plēsējērces, kas regulē augēdājērcu un tripšu populācijas, un plēsīgās skrejvaboles, kas ierobežo sakņu smecernieku daudzumu (Cross *et al.* 2001).

No plēsīgajiem posmkājiem uz zemenēm visbiežāk sastop skrejvaboles, īsspārņus, plēsējērces un zirnekļus. Skrejvaboles ir plaša spektra zoofāgi. Tās ir ļoti aktīvas un spēj efektīgi regulēt laputu, auglapseņu, cikāžu, kolembolu, gliemju skaitu (Kromp 1999).

Zirnekļi (Araneae) ir plēsēji, kas barojas ar dažādu sugu augēdājkukaiņiem un citiem posmkājiem, piemēram, kolembolām (Collembola), plēvspārņiem (Hymenoptera), divspārņiem (Diptera), arī citiem zirnekļiem. Pētījumos zemeņu laukos Somijā konstatēts, ka zirnekļi bija 17-51% no visiem noķertajiem posmkājiem. Identificētas 1129 sugas un kā visizplatītākie minēti *Trochosa ruricola*, *Oedothorax apicatus*, *Paradosa agrestis* (Tuovinen, Tolonen 2002). Dažādi zirnekļi lieto atšķirīgu laupījumu ķeršanas stratēģiju. Daži veido tīklus, citi upuri medī, uzbrūkot ar strauju lēcianu. Riteņtīklu audēji barojas ar Homoptera, Diptera, Orthoptera kārtu pārstāvjiem, visbiežāk ar cikādēm, sienāžiem. Segveida tīklos tiek noķerti Diptera, Hemiptera un Homoptera kukaiņi, it īpaši, laputis un cikādes, kā arī smecernieki, bet piltuvveida tīklos - Orthoptera, Coleoptera un Lepidoptera pārstāvji (Riechert, Bishop 1990; Nyffeler *et al.* 1994). Lēcējzirnekļi visbiežāk apēd Orthoptera, Homoptera, Hemiptera, Lepidoptera, Thysanoptera, Diptera, kā arī Coleoptera and Hymenoptera (Riechert, Bishop 1990; Young, Edwards 1990; Nyffeler *et al.* 1994).

Plēsējērces barojas ar sīkiem posmkājiem visās to attīstības stadijās, it īpaši, ar tīklērcēm, tripšiem, kā arī nematodēm, kolembolām (Venzon *et al.* 2000; Ferguson 2004).

Zemeņu agrocenožu fauna Latvijā ir maz pētīta. Literatūrā līdz 1984. gadam minētas 48 ar zemenēm

trofiski saistītas bezmugurkaulnieku sugas. Zemeņu augēdāju faunu sāka pētīt E. Ozols, V. Eglītis un J. Cinovskis 1930-os gados. Vēlākā laikā apkopota informācija par bezmugurkaulniekiem, kas noteiktos apstākļos ir zemeņu kaitēkļi (Čakstiņa 1962; Ozols 1948, 1973; Dūks 1976). Autori visbiežāk veikuši pētījumus par atsevišķu sugu izplatību, kā arī apkopojusi literatūras datus par zemeņu kaitēkļiem. Plašāka bezmugurkaulnieku izpēte zemeņu agrocenozēs vairākus gadus pēc kārtas Latvijā nav veikta.

1.1.1. Galvenie zemeņu kaitēkļi

Zemeses apdraud gandrīz 200 augēdāju sugas (Maas 1998). Katram agroekosistēmas tipam raksturīgs savs kaitēkļu komplekss, un katrā noteiktā areālā vieniem augēdājiem ir lielāka nozīme, nekā citiem. Ekonomiski nozīmīgākos kaitēkļus nosaka pēc vairākiem faktoriem: potenciālā bīstamība ekosistēmai, nepieciešamais augu aizsardzības apjoms, iespējamība izmantot alternatīvas populācijas regulējošas metodes (Cooley *et al.* 1996). Tādējādi, vairumā Rietumeiropas valstu un ASV par ekonomiski nozīmīgiem zemeņu kaitēkļiem uzskata vairākas posmkāju sugas. Avenāju ziedu smecernieks (*Anthonomus rubi*) ir apmēram 30 mm gara vabole ar garu smeceri. Tā var samazināt ražu līdz 70% (Maas 1998). Tas grauž jaunās lapas un ziedpumpuru iekšējās daļas, galvenokārt cieš agrās šķirnes. Parastā tīklērce (*Tetranychus urticae*) sastopama dažādās zemeņu cenozēs. Tās izplatību sevišķi veicina sauss, karsts laiks. Mīkstblakšu (Miridae) darbības rezultātā neattīstas ogas apekss, jo tās izsūc zemeņu pumpurus, neienākušās ogas. Šādas deformētas ogas samazina ražu no 60 līdz 70%. Zemenāju ērce (*Phytonemus pallidus*) dzīvo uz jaunām, plaukstošām lapām. Invadētajiem augiem jau pavasarī aizkavējas jauno lapu attīstība, tās ir dzeltenīgas, sačokurojušās. Ogas šādiem augiem ir sīkas, sausas, saplaisājušas, deformētas, sēklas izspiedušās uz āru. Ērces izplatās ar stādāmo materiālu, pa stīgām pāriet uz jaunajām rozetēm. Kaitējumu nodara arī cikādes, baltblusiņas, sakņu smecernieki, tripši, laputis, un gliemeži (Cooley *et al.* 1996; Cross *et al.* 2001). Bez posmkājiem kaitējumu nodara arī nematodes, 1 mm gari tārpi, kas dzīvo pumpuros, jaunajās lapās un ziednešos, barojas no augu sulas. Augam ziedkāti kļūst resni, pumpuri deformējas, saaug kopā. Ogas neattīstās nemaz vai ir deformētas.

Bīstamo kaitēkļu saraksts ir mainīgs. Laika gaitā notikušas ievērojamas tā izmaiņas. 20. gadsimta sākumā kā zemenēm bīstami kaitēkļi minēti tikai trīs: zemenāju lapgrauzis, avenāju ziedu smecernieks un maijvabole. Laika periodā no 1926. līdz 1959. gadam īpaši bīstamo kaitēkļu saraksts papildinājies ar tīklērci, zemeņu ērci, sakņu smecernieku (*Sciaphilus asperatus*), avenāju spradzi (*Batophila rubi*) (Савздарг 1960). Sugu skaits uz zemenēm palielinājies no 14 sugām 1883. gadā līdz 53 sugām 1926. gadā, 92 sugām 1959. gadā (Савздарг 1960) un gandrīz 200 sugām 1998. gadā (Maas 1998). Kaitēkļu sugu palielināšanās saistīta gan ar izpētes intensitāti, gan to, ka attīstoties ogu audzēšanai, dažas šauri specializētās “vecu” kaitēkļu sugas ir papildinājušās ar jaunām polifāgām un oligofāgām sugām, kuras

ir pielāgojušies dzīvei daudzgadīgos ogulāju stādījumos.

Tomēr kaitēkļu sastāva izmaiņas nav viennozīmīgi vērstas sugu skaita pieauguma virzienā. Laika gaitā daļai sugu izplatība un kaitīgums samazinās, mainoties dabiskajiem apstākļiem un pateicoties cilvēku saimnieciskajai darbībai, kas samazina kaitēkļiem piemērotas platības. Tā piemēram, uzlabojot agrotehniku, veiksmīgi iznīcināti tādi “veci” un bīstami kaitēkļi kā pumpuru kode avenēm, garkāji un gliemeži zemenēm, kas mitinājās mitros laukos. Specializētas stādu audzētavas ierobežoja nematožu, zemeņu ērcu u.c. kaitēkļu izplatību un veicina zemenāju atveseļošanu (Cooley *et al.* 1996).

Līdztekus specializētajām sugām, kas pārsvarā izplatās ar stādāmo materiālu (zemeņu ērce, avenu stiklspārnis, pangodiņš utt.), sastopami arī polifāgi augēdāji, piemēram, tīklērcē. Tie inficē zemenājus, atbilstošos ekoloģiskajos apstākļos pārnākot no savvaļas augiem vai arī no citiem kultūraugiem. Daži invāzijas gadījumi ir epizodiski un ierobežoti, citi – plaši un ilgstoši masveida uzliesmojumi (Maas 1998).

Gandrīz visi zemeņu kaitēkļi ir polifāgi un tikai nedaudzi ir specializējušies baroties ar zemenēm. Vairumam sugu ir alternatīvi savvaļas un/vai kultūras saimniekaugi. Visbiežāk tās ir meža zemenes *Fragaria spp.*, un *Potenilla spp.* vai *Rosaceae* dzimtas daudzgadīgas nezāles (bitene, raskrēsliņš, purva vīgrieze). Specializēts kaitēklis, kas stipri bojā zemenes lauka apstākļos, ir zemeņu ērce. Tās specifiskums strauji palielinās siltumnīcas apstākļos (van de Vrie *et al.* 1972).

Kaitēkļi zemeņu ražai nodara gan tiešu kaitējumu, bojājot ziedus un augļus (smecernieki, blaktis, skrejvaboles, gliemeži), gan netiešu – bojājot lapas, saknes (cikādes, laprauži, stublāju nematodes, dārza vaboļu kāpuri), vai arī samazinot ogu kvalitāti kā to dara, piemēram, mīkstblaktis izraisot ogu deformāciju. Bez tam kukaiņi un ērces no viena auga uz otru pārnēs slimību izraisītājus – vīrusus, fitoplazmas. Laputis bieži sastopamas lielā skaitā uz zemenēm, bet tiešu bojājumu nenodara. Toties tām ir liela nozīme kā vairāku zemeņu vīrusu pārnēsētājām (Maas 1998).

Katras kaitēkļu sugas barošanās pārsvarā ir saistīta ar noteiktu auga orgānu, lai arī dažiem kaitēkļiem šī saistība mainās atkarībā no to individuālas attīstības dažādās fāzēs. Atbilstoši šai organotropijai, kaitēkļus var sagrupēt pēc to izraisītajiem bojājumiem pumpuriem, lapām, dzinumiem, saknēm, ģeneratīvajiem orgāniem. Uz zemenēm kā mūžzaļiem augiem dominē lapu kaitēkļi (vaboles, zāglapsenes, cikādes un ērces). Daudzi bojā ģeneratīvos orgānus (ziedpumpurus, ziedus, sēklotni) – smecernieki, zāglapsenes, pangodiņi u.c. kaitēkļi. Uz stumbra un vasas sastopami svilņi (Maas *et al.* 1998), stublāju nematodes, uz saknēm – maijvaboļu kāpuri, garkāji, sakņu smecernieki (Dūks 1976).

Izveidojusies trofiskā saikne starp kaitēkli un augu ar tā orgāniem saskaņota ar vairāk vai mazāk izteiktu selektivitāti attiecībā uz auga vecumu un fizioloģisko un bioķīmisko stāvokli. Piemēram, zemeņu ērces, laputis, lapu pangodiņu kāpuri parasti dod priekšroku jaunajām lapām un audiem. Turpretī tīklērces un zāglapsenes barībai izvēlas vecākās lapas. Bruņutis spēcīgāk invadē novājinātus augus. Smecernieki koncentrējas uz zemenēm ar divdzimumu vai vīrišķajiem ziediem. Šādu posmkāju ontogēnētisko barošanās specializāciju nosaka auga dažādo daļu nozīme noteiktā vecumā. Auga

fizioloģiskais stāvoklis un vecums ir izšķirošais faktors kaitēkļu barošanās un vairošanās regulācijā ne tikai monofāgiem, bet arī mazāk specializētiem kaitēkļiem. Ar agrotehniskajiem līdzekļiem regulējot bioķīmisko procesu virzienu un aktivitāti, kā arī augu ontoģenētiskās attīstības virzienu, var paaugstināt šķirņu un individuālo izturību ne tikai pret slimībām, bet arī kaitēkļiem. Fitofāgiem dažādās to attīstības stadijās var vairāk vai mazāk izmainīties prasības pēc barības un dzīves vietas. Šī ekoloģiski-fizioloģiskā piemērošanās raksturīga, piemēram, avenju smecerniekam, lapgraužiem un spradžiem, kuru barošanās pavasarī un dzimumnobrašanās notiek uz jaunajām sulīgajām lapām, bet barošanās rudenī pirms ziemošanas – uz nobriedušām lapām, kas satur mazāk ūdens un olbaltumvielu, bet vairāk ogļhidrātu un lipīdu (Савздарг 1960).

1.1.2. Fitofāgo ērcu raksturojums

Zemenēm kaitējošas ir divas ērcu sugas. Zemenāju ērce *Phytonemus pallidus* (Tarsonemidae) ir ekonomiski nozīmīgs zemeņu kaitēklis, kas bojā augu lapas. Pieaugušās ērces ir 0,2 - 0,25 mm garas, ovālas, bāli iedzeltenas, it kā caurspīdīgas. Olas ir eliptiskas, apmēram divas reizes mazākas nekā ērces. Zemenāju ērces dzīvo uz jaunajām plaukstošajām lapām, izraisot to sakrokošanos, attīstības kavēšanu un bojāeju. Ziemo pieaugušas mātītes pie lapu kātu pamatiem vai starp jaunajām lapām (Dūks 1976; Maas 1998). Zemenāju ērces attīstība un auglība ir atkarīga no temperatūras. Attīstība no olas līdz pieaugušam īpatnim ilgst no 28,4 dienām 12,5°C temperatūrā līdz 8,8 dienām 25,0°C temperatūrā. Ninfas neattīstās par pieaugušām ērcēm, ja temperatūra ir zemāka par 10 °C. Mātītes dzīvo apmēram 45 dienas un vidēji izdēj 24,3 olas 20,0 °C vai 28,5 olas 25,0 °C (Easterbrook *et al.* 2003). Ērces izplatās galvenokārt ar invadētu stādāmo materiālu. Tās pa stīgām pāriet uz jaunajām rozetēm. Pa augsni tās nepārvietojas, bet izplatās ar darba rīkiem, rokām un apģērbu, kopjot zemenes un vācot ražu.

Parastā tīklērce *Tetranychus urticae* (Tetranychidae) barojas ar augļu koku, ogulāju lapām, dārzeniņiem, labību, nezālēm. Tās nodara lielus zaudējumus daudziem kultūraugiem, arī zemenēm (van de Vrie *et al.* 1972).

Tīklērces parasti atrodas lapu apakšpusē, bet, ja populācijas blīvums ir liels, tās apdzīvo lapas abas puses un veido tīklojumu, pie kura piestiprinās olas, kāpuri un nimfas (Jeppson *et al.* 1975).

Tīklērcēm ir četras attīstības stadijas: olas, kāpuri, nimfas, pieaugušie īpatņi.

Olas ir 0,14 mm mazas, apaļas, spīdīgas, salmu dzeltenā krāsā. Tīklojums, ko veido tīklērces, palīdz piestiprināt olas uz lapas virsmas un padara tās grūti pamanāmas. Inkubācijas periods ilgst no 3 dienām (27,0 °C) līdz 19 dienām (19,0 °C). No olām izšķiļas kāpuri. Tie ir ar sešām kājām, bezkrāsaini, olu lielumā, ķermeņa forma līdzīga ninfām un pieaugušajiem īpatņiem. Kāpura stadijā tās patērē nedaudz barības. Ninfām ir astoņas kājas un tās izskatās kā pieaugušie īpatņi, bet ir mazākas un nav dzimumnobraudušas. Pirms tās kļūst par pieaugušām ērcēm, tās iziet divas ninfālās fāzes – protonimfu un deitonimfu stadiju. Šajā periodā daļu savas attīstības laika tās pavada uzņemot barību,

bet daļu ir nekustīgas (Laing 1969). Pieaugušajiem īpatņiem ir astoņas kājas. Mātīte ir aptuveni 0,42 mm gara, tēviņš aptuveni 0,32 mm garš. To krāsa ir no bāli dzeltenas līdz brūnai. Uz muguras tām ir divi pigmentēti punkti, kuri redzami cauri ķermeņa apvalkam. Mātītes dzīvo vidēji 30 dienas. Viena tīklērce savas dzīves laikā izdēj no 50 līdz 100 olām (Shih *et al.* 1976; Carey, Bradley 1982), labvēlīgos apstākļos mātīte izdēj pat 200 olas (Jeppson *et al.* 1975). Izdēto olu skaits ir atkarīgs no mātītes vecuma, temperatūras, relatīvā mitruma, saimniekauga sugas, barības vielām saimniekaugā, pesticīdu klātbūtnes (Watson 1964; van de Vrie *et al.* 1972 Karaban, Carey 1984). Tīklērcēm raksturīga partenogēnēze. No neapaugļotām olām attīstās sievišķie īpatņi, bet no apaugļotām – vīrišķie un sievišķie. Dzimumu skaitliskā attiecība ir mainīga, bet parasti dominē mātītes (Helle 1967).

Paaudzes attīstības laiks ir apmēram 19 dienas. Karstā, sausā vasarā attīstās 7 līdz 10 paaudzes. Bet optimālos apstākļos – pietiekami augstā temperatūrā un nelielā mitrumā – tīklērces attīstās no olas līdz vairoties spējīgam īpatnim pat 5 līdz 7 dienu laikā. Izdējot tik daudz olu īsā laika periodā, populācija nedēļas laikā palielinās 70 reizes. Pastiprināta barošanās notiek augstas temperatūras un zema mitruma apstākļos, kad tīklērcēm jāpalielina augu sulu uzņemšana, lai nodrošinātu aktīvo metabolismu, kas nepieciešams straujas augšanas, attīstības un vairošanās laikā. Sausā augsne augošiem augiem barības vielas ir lielākā koncentrācijā. Tās darbojas kā sava veida olbaltumvielu koncentrāts, kas veicina tīklērcu augšanu un attīstību. Sausums samazina dabisko populācijas ierobežojošo patogēno sēņu (galvenokārt *Neozygites floridana*) un plēsēju daudzumu, kuri parasti uztur to ekonomiski nenozīmīgā līmenī (Иванова, Шымакова 1966). Ja tīklērcu blīvums uz lapām kļūst ļoti liels, tīklērces (g.k. jaunās mātītes) uzkāpj auga galotnē un sāk izdalīt tīmekļa pavedienu. Vējš to aiznes uz citu augu.

Pieaugušās tīklērces pārziemo gan uz zemenēm, gan uz savvaļas augiem, nezāļainās vietās uz lauka, zālainās grāvmalās, ceļmalās, papuvēs un ganībās. Agri pavasarī tās sāk baroties ierobežotās kolonijās jaunizaugušo lapu apakšpusē. Bojājumu vietās uz lapām vispirms parādās atsevišķi sīki, bāli punktiņi, kas vēlāk saplūst, lapas dzeltē, kļūst raupjas un noveco.

Tīklērces rada lapu bojājumus pat tad, ja populācijas blīvums ir zems. Piecas līdz desmit ērces uz lapas izraisa nelielu lapu plankumainību; 20 un vairāk – pilnīgu lapu nobrūnēšanu.

Tīklērcu bojājumi uz zemenēm vispirms parādās lauka sausākajās vietās. No mitruma trūkuma cietuši augi ir uzņēmīgāki pret ērcēm, salīdzinot ar labos apstākļos augošiem augiem (Maas 1998).

Ja tīklērcu ir daudz jau vasaras pirmajā pusē, tad ir traucēta lapu attīstība, ogas kļūst sīkas, kroplas, samazinās raža. Ja tīklērces savairojas pērcražas periodā, pazeminās augu ziemcietība un samazinās nākamā gada raža (Dūks 1976).

Kad tīklērces barojas, to ķermeņa gals ir pavērsts augšup tā, ka trešā un ceturrtā kāja neatrodas uz lapas virsmas, un ērce balstās tikai uz pirmā un otrā kāju pāra (Jeppson *et al.* 1975). Ar mutēs orgāniem, kas sastāv no daļēji saaugušu helicerālu stiletu pāra, tās caurdur lapu parenhīmas šūnu šūnapvalkus un sabojā zem tās esošās mezofila šūnas izsūcot to saturu. Ievainotās šūnas kļūst funkcionēt nespējīgas, to bojājumi ir neatgriezeniski. Taču tas nenozīmē, ka augi nespēj veidot jaunas lapas, ja apstākļi ir augu

attīstībai labvēlīgi.

Primārā saimniekauga reakcija uz tīklērcu ietekmi ir atvārsnīšu aizvēršanās, tā ierobežojot CO₂ uzņemšanu, kā rezultātā samazinās transpirācijas un fotosintēzes intensitāte (Sances *et al.* 1979). Šis efekts novērojams jau tad, kad tīklērcu blīvums vēl ir tik mazs, ka bojājumi vēl nav redzami. Fotosintēze turpina kristies palielinoties ērcu invāzijai (Hussey, Parr 1963; French *et al.* 1976). Tīklērcu darbības rezultātā samazinās funkcionējošo hloroplastu daudzums, līdz ar to kopējais hlorofila saturs var kristies vairāk nekā par 50%, bet karotinoīdu daudzums pat par 79%, palielinās šķīstošo cukuru koncentrācija. Novēroti arī olbaltumvielu un fosfora zudumi, kas izsauc līdzīgus simptomus kā lapām novecojot (Hildebrand *et al.* 1986).

1.2. Kultūraugu izturība pret tīklērcēm

Tīklērces ir plaši izplatīts polifāgs augēdājs, kas ir atrasts uz vairāk nekā 900 dažādām saimniekaugu sugām (Bolland *et al.* 1998). Tīklērcu izplatīšanās notiek galvenokārt pasīvi. Pieaugušās mātītes sasniedz potenciālo saimniekaugu vai nu nejauši pārvietojoties, vai izplatoties ar vēju. Tās vienkārši saimniekaugu akceptē vai nē, nevis meklē ko īpašu. Izdzīvošana un auglība ir divi galvenie rādītāji, kas raksturo šo augēdāja mijiedarbību ar augu (Greco *et al.* 2006). Salīdzinājumā ar specializētajiem augēdājiem, risks, ka tīklērces pametīs nepiemērotu saimniekaugu, ir mazs, salīdzinot ar varbūtību, ka tā nav atradusi derīgu barību dabiskajā veģetācijā (Yano *et al.* 1998). Tās atšķirīgi akceptē dažādas augu sugas, kā arī vienas sugas dažādas šķirnes. Auglīgām mātītēm būtu jādēj olas uz vislabākā iespējamā saimniekauga, lai izdzīvotu kāpuri un turpinātos vairošanās. Tomēr, *Tetranychus urticae* priekšroka konkrētam saimniekaugam un dēšana uz plaša spektra saimniekaugiem nav pozitīvi korelējošas pazīmes (Yano *et al.*, 1998). Sākotnēja auga ēšana pirms dēšanas ļauj novērtēt tā kvalitāti, tomēr mātīte var arī sākt dēt uz nepiemērota auga un uzrādīt zemu auglību (Greco *et al.* 2006). Ļaujot tīklērcēm pārvietoties, izvēloties vairākus desmitus savvaļas augus, novērots, ka uz dažiem, piemēram, *Rumex crispus*, *Artemisia princeps*, *Desmodium sp.* neviena mātīte nedēja. Bet uz citiem dēja olas 80% un vairāk mātīšu, piemēram, uz *Taraxacum officinale*, *Rubus sp.* Mātīšu auglība pozitīvi korelē ar saimniekauga piemērotību. Saimniekaugu diapazonu dabīgos apstākļos daļēji nosaka atkārtota mātīšu aiziešana no nepiemērota saimniekauga. No otras puses, īpatņus, kuri apmetas uz nepiemērota auga apdraud izlases spiediens, jo uz šī auga ir zema auglība. Tā rezultātā *T. urticae* nav spējīga saglabāt populāciju, atrodoties uz nepiemērotiem saimniekaugiem (Yano *et al.* 1998).

No zemenēm, sīpoliem, puraviem un pētersīļiem, tīklērcē dod priekšroku zemenēm – 40% tīklērcu aiziet uz zemenēm no sīpoliem, 32% no puraviem un 27% no pētersīļiem. Uz zemenēm viena tīklērcē piecu dienu laikā izdēj 50,61 olu, bet uz puraviem 9,87. Pēcncēju skaits no vienas mātītes uz zemenēm ir 33,14, bet uz sīpoliem - 1,00 (Greco *et al.* 2006).

Tīklērces labi akceptē visus Fabaceae dzimtas augus, bet liela dažādība ir starp Solanaceae, kur ļoti

labi der tabaka, bet slikti – saldie pipari. Tās pilnīgi neakceptē *Ginkgo biloba* (van den Boom *et al.* 2003).

Dažādām zemeņu šķirnēm ir atšķirīga uzņēmība pret parasto tīklērci (Leska *et al.* 1964; Luczynski *et al.* 1990; Ferrer *et al.* 1993; Uselis *et al.* 2006,) gan pēc izraisīto bojājumu pakāpes un tīklērcu dējības *in vitro*, gan arī pēc kopējā tīklērcu skaita noteiktā laika periodā. Tā kā tīklērcu skaits palielinās zemeņu ziedēšanas laikā, augstāko blīvumu sasniedzot ogu ienākšanās laikā un pēc tam strauji kritās, tad tīklērcu uzskaitīšanu veic no ziedēšanas sākuma līdz brīdim, kad to skaits sāk samazināties (Shanks, Moore 1995). Pārbaudot vairākus simtus zemeņu klonu, konstatēts, ka vairums no tiem ir vidēji vai stipri uzņēmīgi pret tīklērcēm, un tikai daži ir izturīgi. Uz tiem ir par 75% mazāk tīklērcu nekā uz, piemēram, uzņēmīgās šķirnes ‘Totem’ lapām (Shanks *et al.* 1995; Shanks, Moore 1995). Augstu rezistenci uzrāda Čīles zemene (*Fragaria chiloensis* L.) un kloni, kuros tā ir viens no priekštečiem (Luczynski *et al.* 1990). Tādējādi *Fragaria chiloensis* L. varētu izmantot selekcijā rezistences palielināšanai (Shanks, Moore 1995). Novērots, ka rezistence ir saistīta ar lapu matiņu daudzumu. Šķirnēm un kloniem, uz kuru lapām ir daudz vienkāršo trihomu, ir lielāka uzņēmība pret tīklērcēm. Hibrīds ar *F. chiloensis* ar ļoti matainām lapām, uzrādīja vislielāko uzņēmību. Mazāk uzņēmīgi bija savvaļas zemeņu hibrīdi *F. virginiana* Duchesne *glauca*, kas bija gandrīz pilnīgi bez matiņiem (Kishaba *et al.* 1972).

Noskaidrots, ka augēdājērcu izturību neietekmē ģeogrāfiskais izvietojums, klimats, temperatūra, dienas garums, ja tas nav būtiski atšķirīgs (Shanks *et al.* 1995).

Fitofāgo ērcu vajadzība pēc barības vielām nav līdz galam izpētīta. Vairākās publikācijās parādās, ka populācijas blīvums un auglība ir atkarīga no augu kvalitātes. Augu kvalitāti tieši ietekmē mēslojums, bet netieši – apstrāde ar pesticīdiem, kura var izsaukt hormoligozi (subletālās devās pesticīdi reizēm pat veicina kaitēkļu dzīvotspēju) (Jesitotr *et al.* 1979). Tetranychidae dzimtas ērces ir jutīgas pret saimniekauga ķīmisko sastāvu, piemēram, slāpekļa daudzumu. Konstatēta pozitīva korelācija starp slāpekļa saturu zemeņu lapās dažādos klonos un tīklērcu bojājumiem. Aminoskābju sastāvs ērcu ķermeņos negatīvi korelē ar ērcu auglību. Uzņēmīgajām šķirnēm ir mazāks aminoskābju daudzums. Mazāk aminoskābju ir ērcēs, kuras barojušās ar augiem, kuri audzēti substrātā ar lielu slāpekļa koncentrāciju (Rodriguez *et al.* 1970). Lapu barības vielu kvalitātes sezonālās izmaiņas ir galvenais faktors, kas nosaka avokādo šķirņu uzņēmību pret *O. perseae*. (Kerguelen, Hoddle 2000). Novērota pozitīva korelācija starp *T. urticae* populācijas pieaugumu un cukura koncentrāciju vairāku saimniekaugu lapās (Rodriguez *et al.* 1960). Pārāk liels aminoskābju saturs diētā var būt kritisks *T. urticae*, jo tas izraisa osmotiskās vērtības pārmērīgu pieaugumu to hemolimfā.

Pētot *Fragaria chiloensis* L. klonus un *Fragaria x ananassa* L. šķirni ‘Totem’ konstatēts, ka tās atšķiras ne tikai ar augēdāju auglību un mirstību, bet arī ar vienkāršo un dziedzermatiņu blīvumu uz lapām un kopējo uz katehola pamata veidoto fenola savienojumu koncentrāciju. Negatīva saistība novērota starp ērcu izdzīvošanu un dziedzermatiņu daudzumu. Lipīgie dziedzermatiņu izdalījumi ērces salipina un apgrūtina to pārvietošanos. Mātišu dējība negatīvi korelē ar vienkāršo un dziedzermatiņu daudzumu

un kopējo fenola savienojumu koncentrāciju lapās (Luczynski *et al.* 1990).

Fenolskābe un kondensētie tannīni palielina augu rezistenci pret kukaiņiem un slimībām. Rezistence pret tīklērcēm atšķiras arī dažādiem kokvilnas genotipiem (*Gossypium hirsutum* L.) ar atšķirīgu fenolskābes un kondensēto tannīnu koncentrāciju. Tā kā fenolskābe ir priekštecis kondensēto tannīnu sintēzei pa šikimātu ceļu, šo komponentu līmenim jābūt pozitīvi korelējošam. Lielā koncentrācijā konstatētas kafijskābe, *p*-kumārskābe un salicilskābe. Genotipos, kuriem ir augsts kondensēto tannīnu līmenis, ir arī ievērojami lielākas kopējo fenolskābju, cerīnskābes un *p*-kumārskābes koncentrācijas. Fenolskābju koncentrācijas samazinājās, bet kondensēto tannīnu koncentrācija palielinājās visu genotipu augos līdz pirmo ziedu stadijai. Lai arī genotipus ar zināmu rezistences līmeni pret tīklērci var atlasīt pēc paaugstināta kondensēto tannīnu līmeņa, šiem genotipiem raksturīgs arī paaugstināts fenolskābju līmenis. Tāpēc, šādiem genotipiem piemītošā rezistence var būt saistīta ne vien ar kondensēto tannīnu, bet arī fenolskābju paaugstinātu saturu (Lege *et al.* 1995).

1.3. Augu rezistences nodrošināšanas mehānismi

1.3.1. Augu – augēdāju mijiedarbība un aizsargreakcijas

Starp augiem un kukaiņiem evolūcijas procesā izveidojušās dažādas attiecības – gan savstarpēji izdevīgas, kā piemēram, apputeksnēšana, gan antagonistiskas, augēdājiem apdraudot augus.

Augēdāju kukaiņu darbība viennozīmīgi ir saistīta ar auga ievainošanu, tāpēc kukaiņu darbības rezultātā augā inducējas ievainojuma aizsargreakcijas (Zhu-Salzman 2008). Tomēr, fitofāgo posmkāju izraisītie bojājumi ir ļoti dažādi un ir atkarīgi no veida kā tie iegūst barības vielas no saimniekauga. Tāpēc posmkāju inducētās aizsargreakcijas augos regulē vairāki signālu pārnese ceļi – izmantojot jasmonskābi (JA), salicilskābi (SA) un/vai etilēnu (Zhu-Salzman 2008). Kukaiņi ar grauzējtipa mutes orgāniem (vaboles, kāpuri) izraisa relatīvi lielus audu bojājumus un aktivizē jasmonāta atkarīgās atbildes reakcijas (Walling 2000). Savukārt, kukaiņi un ērces ar dūrēja-sūcēja tipa mutes orgāniem vai nu izsūc šūnas saturu, bojājot floēmu (cikādes, lapblusiņas, baltblusiņas, laputis), vai arī barojas ar mezofīla šūnām (ērces, tripši). Uz kukaiņiem, kas bojā floēmu, augi reaģē līdzīgi kā uz patogēniem, un aizsardzībai izmanto salicilskābes un jasmonāta/etilēna atkarīgo signālu pārnese ceļu. Sūcējkukaiņi, kas barojas ar mezofīla šūnām, aktivē citus ievainojuma signālu pārnese ceļus, kas atkarīgi gan no jasmonskābes, gan no salicilskābes (Grinberg *et al.* 2005). Hipersensitīvā rezistence, kas efektīgi darbojas pret patogēniem, varētu būt noderīga arī pret brīvi dzīvojošiem no šūnas iekšienes barību uzņemošiem kukaiņiem, kā laputis un pangas veidojošie pangodiņi (Baldwin, Preston 1999). Patogēnu invāzijas gadījumā tā sākas ar hipersensitīvo atbildes reakciju un oksidatīvo uzliesmojumu, kura rezultātā auga šūnas ap infekcijas vietu iet bojā, tā ierobežojot un nonāvējot patogēnus. Vairumā gadījumu pret augēdājiem šis fenomēns netiek novērots. Tomēr, dažos gadījumos, kad kukaiņi un ērces ir nelieli vai

mazkustīgi, ir konstatēta arī hipersensitīvā rezistence un oksidatīvais uzliesmojums (Fernandes 1990). Kukaiņi un ērces ar dūrēja-sūcēja tipa mutes orgāniem atrodas ilgstoši ciešā kontaktā ar augu, atšķirībā no grauzējiem fitofāgiem, kas parasti ir kustīgi, kas arī nosaka atšķirīgos aizsargreakciju regulācijas veidus (Walling 2000).

Augiem ir attīstījusies spēja eksistēt nelabvēlīgos vides apstākļos un stresa situācijās. Tas pilnībā attiecas arī uz augu – augēdāju mijiedarbību. Tiem piemīt bioķīmiskie aizsargmehānismi, kuri var atbaidīt vai neļaut baroties augēdājiem, kas uz tiem atrodas, vai pat nogalināt tos. Augiem ir izveidojušās dažādas aizsargstratēģijas, lai aizsargātu sevi no augēdāju uzbrukumiem. Atbildes reakcijas virza resursus no veģetatīvas un reproduktīvas augšanas uz aizsargmehānismu nodrošināšanu. Augam jāspēj izdzīvot pēkšņu un sekojošu uzbrukumu rezultātā, nezaudējot vitalitāti un reproduktivitātes spējas (Baldwin 1999). Auga rezistence pret patogēniem un kaitēkļiem var būt pasīva vai aktīva. Pasīvā auga rezistence ir atkarīga no aizsardzības, kas ir ekspresēta augā konstitutīvi. Inducētā rezistence ir aktīvs process, kas sevī ietver fitoaleksīnu veidošanos, strauju proteīnu un sekundāro metabolisma produktu uzkrāšanos, kas novērš vai samazina tālāku augēdāju kaitējumu. Katru proteīnu kodē gēns, kuru var izolēt un izmantot gēnu inženierijā, lai uzlabotu augu izturību pret kaitēkļiem (Hammerschmidt, Nicholson 1999).

Konstitutīvo aizsargreakciju pamatā ir augu audu struktūru īpatnības, kas nodrošina mehānisku barjeru – sabiezināti šūnapvalki, kutikulas, suberīna uzkrāšanās, kalleze, epidermas veidojumi – ērkšķi, dzeloņi, matiņi, zvīņas, vaski, kas fiziski aizkavē pret augēdāju uzbrukumu (Schulze *et al.* 2005).

Augu aizsargā arī sekundārie metabolīti (alkoloīdi, terpenoīdi, steroīdi, ciānīdi u.c. vielas), kuri auga dzīves laikā veidojas konstitutīvi, uzkrājoties vakuolās vai šūnapvalkos. Tie ir toksiski savienojumi, kas nomāc augēdāju augšanu, attīstību, vairošanos, izdzīvošanu, kā arī piedod augiem nepatīkamu garšu, tā atturot zālēdājus no barošanās (Wittstock, Gershenzon 2002). Lai arī vairumam mugurkaulnieku šie komponenti ir indīgi, tomēr no augēdāju kukaiņiem tie augu pilnībā neaizsargā. Evolūcijas laikā augēdāji ne tikai ir adaptējušies šim ķīmiskajām vielām un barojoties tās uzkrāj savā organismā, lai aizsargātu sevi no ienaidniekiem, bet ir attīstījuši arī mehānismu izmantot gaistošās vielas kā signālu, lai atrastu barību. Gaistošie sekundārie metabolīti darbojas arī kā informācijas nesēji, kas aizbaida vai pievilina augēdāju (Kessler, Baldwin 2002).

Konstitutīvās rezistences priekšrocība ir īsais laiks starp sākotnējo augēdāja uzbrukumu un auga atbildes reakciju. Ātrā iedarbība uz augēdāju ļauj pasargāt augu un nekavējoties novērst tā uzbrukumu.

Dažādu toksisku vielu biosintēze, uzkrāšana un glabāšana auga metabolismam ir enerģētiski „dārga“. Tādējādi konstitutīvās aizsargreakcijas augam ir izdevīgas vienīgi tad, ja augēdāju iedarbība ir iepriekš paredzams vides faktors (Gershenzon 1994).

Bieži vien augi ar augstu konstitutīvo aizsargkomponentu līmeni ir mazāk toleranti pret augēdāju bojājumiem. Tā, *Brassica rapa* augi ar augstu glikozinolātu koncentrāciju ir mazāk toleranti pret

mehānisku bojājumu nekā augi ar zemu tā līmeni (Stowe 1998). Tabakas līnijām ar augstu konstitutīvu nikotīna saturu nematožu infekcija izraisa samazinātu ziedēšanu. Pie tam, konstitutīvais nikotīna līmenis neietekmē nematožu attīstību un vairošanos (Preisser *et al.* 2007).

Inducējamo aizsargreakciju gadījumā nepieciešamie aizsargkomponenti tiek veidoti tikai tad, ja pastāv reāla vajadzība pēc tiem, t.i., kad auga sensorās sistēmas uztvērušas signālus, kas liecina par ārējo apstākļu nelabvēlīgu izmaiņu.

Inducētā rezistence pret augēdājiem aprakstīta vairāk nekā 100 augu sugām. Dažiem augiem atbildes reakcijas notiek ļoti ātri – vienas stundas laikā pēc indukcijas (Zangler, Berenbaum 1995), citiem tā ir novēlota – parādās pat tikai nākošās veģetācijas sezonas laikā (Bryant *et al.* 1991), dažiem novērota gan ātrā gan novēlotā atbilde (Neuvonen, Haukioja 1991). Inducētās rezistences procesam raksturīgās *lag* fāzes dēļ augs vairākas stundas vai dienas ir viegli ievainojams, kamēr sāk īstenot savu aizsardzību. Inducējamās aizsargreakcijas ir gan lokālas – izmaiņas novēro faktora iedarbības vietā, gan sistēmiskas – izmaiņas parādās attālos auga audos. Tā kā šo reakciju rezultātā palielinās auga izturība pret otrreizēju nelabvēlīgā faktora iedarbību, var runāt par auga imunitātes rašanos.

Visas aizsargreakcijas ir “dārgas”, jo to nodrošināšanai tiek izlietas kritiskas metabolisma izejvielas (slāpekļis, ogleklis), ko varētu izmantot veģetatīvajai augšanai un ģeneratīvo procesu nodrošināšanai. Tā piemēram, tabakas atbildes reakcijās uz augēdāju uzbrukumiem notiek pastiprināta nikotīna sintēze, kurā izmanto 6 % no auga kopējā slāpekļa satura. Šis slāpekļis kļūst nepieejams citām vajadzībām, piemēram, sēklu veidošanai (Baldwin, Preston 1999). Inducēto aizsargreakciju evolucionārā priekšrocība ir tāda, ka šādā veidā tiek ietaupīti enerģētiskie resursi situācijā, kad aizsardzība reāli nav nepieciešama. Situācijā, kas ir tuvu optimālai, visi auga resursi un tā attīstība ir orientēta tā, lai panāktu kvantitatīvi un kvalitatīvi efektīvāku vairošanos. Šajā gadījumā enerģētiskās “izmaksas” nevajadzīgām aizsargreakcijām ievērojami samazina vairošanās resursu lielumu. Tāpēc arī evolūcijas izlases spiediena rezultātā ir veidojušies augi, kuriem aizsargreakcijas ieslēdzas tikai tad, kad pastāv reālas briesmas auga eksistencei (Karaban, Baldwin 1997).

Lai samazinātu „izmaksas”, kas saistītas ar inducēto rezistenci, augam jāspēj atpazīt uzbrucējs, lai uzsāktu visefektīvāko aizsardzības stratēģiju. Augs spēj pielāgot savas aizsardzības atbildes noteiktam augēdājam transkripcijas līmeni, inducējot signālmolekulu (jasmonskābe, etilēns) un aizsargmolekulu (nikotīns, proteīnāžu inhibitori), kā arī gaistošo savienojumu sintēzi. Šādām bioķīmiskajām un fizioloģiskajām atbildēm vispirms nepieciešama augēdāja atpazīšana fizisku un ķīmisku signālu rezultātā, kuri aktivizē sekojošās signālu pārneses kaskādes un nobeigumā ieslēdz ar aizsardzību saistīto gēnu ekspresiju. Augu spēja reaģēt dažādi uz dažādu uzbrucēju bojājumiem ļauj efektīvāk aizsargāties un nepieļaut lielus zaudējumus.

Gan konstitutīvās, gan inducētās aizsargreakcijas pret augēdājiem var būt tiešas vai netiešas (Karaban, Baldwin 1997). **Tiešās** aizsardzības pamatā ir tikai auga līdzdalība. Tiešās aizsargreakcijas attur augēdājus no barošanās tādu fizisko barjeru dēļ, kā ērkšķi, dzeloņi, trihomi, vaski, kā arī ražojot

toksīnus vai gremošanu kavējošas un neēdamas vielas, kas kukaiņus nogalina uzreiz vai iedarbojas uz kukaiņu gremošanas traktu, palēninot kukaiņu augšanu un attīstību. Tiešā inducētā rezistence nodrošina ātru auga bioķīmisko, fizioloģisko in morfoloģisko procesu izmaiņu, kas samazina auga barības vielu kvalitāti, no kuras ir atkarīgs augēdājs. Primārie metabolīti, morfoloģiskas īpatnības, piemēram, tādas vielas kā silīcija dioksīds, kas veicina augēdāju apakšžokļu un zobu nodilšanu, padarot funkcionēt nespējīgu to barošanās aparātu, arī darbojas kā tiešā aizsardzība. Tiešās aizsargreakcijas padara augu izturīgāku pret turpmākajiem iespējamiem bojājumiem (Baldwin, Preston 1999). **Netieši** augi aizsargājas ar gaistošo, vidē izdalīto ķīmisko savienojumu palīdzību pievilinot augēdāju dabīgos ienaidniekus – entomofāgus, akarofāgus, parazitoīdus un patogēnus.

1.3.2. Augēdāju inducētie augu aizsargproteīni un sekundārie savienojumi

Augu aizsardzība pret augēdājiem ir aktīva un ietver sevī strauju proteīnu un sekundāro vielmaiņas produktu uzkrāšanos. Tie novērš vai samazina tālākus augēdāju uzbrukumus. Svarīgākie ievainojuma inducētie proteīni ir proteīnāžu inhibitori, oksidatīvie fermenti, šūnapvalka proteīni un fenilpropanoīdu fermenti. Pie inducētajiem sekundārajiem vielmaiņas produktiem pieder dažādi fenolu savienojumi, terpenoīdi, alkaloidi un glikozinolāti.

Proteināžu inhibitori (PI) inhibē dažādas kukaiņu gremošanas proteīnāzes, izraisot kukaiņu augšanas bremsēšanu vai bojāeju no bada, samazinot pieeju neaizvietojamajām aminoskābēm (Green, Ryan 1972). Augstā koncentrācijā PI atrodas augu uzkrājējorgānos vai audos – sēklās, gumos. To bioķīmiskā aizsargfunkcija izpaužas kā stabila kompleksu veidošanās starp inhibitoru un specifisko proteīnāzi, kas bloķē proteīnu sadalīšanos (Zhu-Salzman 2008).

Gremošanas proteīnāžu veids, kas dominē zarnu traktā, ir atkarīgs no iekšējās vides pH. Augēdājiem, atkarībā no aminoskābju sekvencēm, ir konstatētas aspartāma, tionīna, serīna, cisteīna un metaloproteāzes ar dažādu substrāta specifiskumu, kas nosaka uzņemto proteīnu proteolīzi. Serīna un cisteīna proteīnāžu inhibitori ir plaši izplatīti augu sēklās un rezerves audos (Richardson 1991). Serīna proteīnāzes ir tauriņu (Lepidoptera) un divspārņu (Diptera) kārtas kukaiņiem. Vabolēm (Coleoptera) pārsvara sastopamas cisteīna proteīnāzes. Augsts proteīnāžu inhibitoru konstitutīvs līmenis ir kartupeļu bumbuļos, sojas un citu pākšaugu sēklās. Serīna un cisteīna proteīnāžu inhibitori ir lielā koncentrācijā graudaugos un pākšaugos (Richardson 1991). Cisteīna PI satur sorgo lapas, sinepju lapas, ziedi un saknes (Lim *et al.* 1996). *Phaseolus* sēklas satur specifisku α -amilāzes inhibitoru – gremošanas fermentu, kas hidrolizē cieti (Pueyo, Delgado-Salinas 1997). Pupiņu sēklās atrasti proteīni, kas veido kompleksus ar dažām amilāzēm un varētu piedalīties augu aizsargreakcijās. Šo proteīnu ekspresija zirņos izraisa augstu rezistenci pret vabolēm, kas bojā sēklas to uzglabāšanas laikā. Iegūta virkne transgēno augu, kas pastiprināti ekspresē serīna proteīnāzes inhibitorus, tā izsaucot paaugstinātu izturību pret augēdājiem. Tādā veidā būtu iespējams palielināt augu izturību, ģenētiski izmainot proteīnāzes inhibitoru gēnus.

Tomēr atsevišķi kukaiņi ir spējīgi pretoties šādai aizsardzībai, palielinot proteolītisko aktivitāti vai inducējot dažādus proteolītiskos fermentus, kas ir nejutīgi pret atbilstošo augu proteīnāžu inhibitoriem, vai arī ekspresējot specifisku proteīnāžu sintēzi, kas sadala proteīnāžu inhibitorus.

Ir zināma gan lokāla, gan sistēmiska PI indukcija, kas seko augēdāja uzbrukumam. PI sistēmiska uzkrāšanās pierāda mobila ievainojuma signāla eksistenci. Noskaidrots, ka šis sistēmiskais signāls tomātu lapās ir sistemīns (Pearce *et al.* 1991). Sistemīns un metiljasmonāts ir oktadekanoīdu signālu pārneses ceļa komponenti. Ievainojuma vai augēdāja darbības rezultātā sistemīns ieplūst vadaudu sistēmā un palielina vismaz 15 gēnu transkriptu uzkrāšanos, ieskaitot PI gēnus (Farmer, Ryan 1992).

Otra fermentu grupa, kas negatīvi ietekmē barošanos, ir **oksidāzes** – fenoloksidāzes, peroksidāzes, lipoksigenāzes. To darbība balstās uz spēju iznīcināt pamata barības vielas kukaiņu gremošanas traktā. Svarīgi, ka oksidatīvo fermentu aizsardzības efektivitāte ir atkarīga no kukaiņu zarnās esošās ķīmiskās vides, redokspotenciāla un antioksidantu līmeņa, kas strauji reducē reakcijās iesaistītās vielas. Turklāt proteīnu kvalitāti un kvantitāti uzturā ievērojami ietekmē oksidatīvo fermentu efektivitāte augēdājā.

Polifenoloksidāze (PPO) ir varu saturošs ferments, kas izmanto molekulāro skābekli, lai katalizētu fenola sekundāro savienojumu (monofenolu un orto-difenolu) oksidēšanos par hinoniem (Constabel *et al.* 1996). PPO lokalizēta specifiskās plastīdās – amiloplastos, leikoplastos, etioplastos, hromoplastos, kā arī epidermālo šūnu un dziedzermaņu plastīdās (Yu *et al.* 1992). PPO aktivitāte novērota gandrīz visās auga daļās – lapās, stumbrā, saknēs, hipokotilā, mizā, bumbuļos. Īpaši augsta tās aktivitāte novērota ziedos un augļos (Constabel *et al.* 1996). Veselos augos PPO piedalās fenilpropanoīdu biosintēzē. PPO ir vajadzīga bumbuļu suberizācijā un sēklapvalku sklerotizācijā (Egley *et al.* 1983; Espelie *et al.* 1986), kā arī tās klātbūtne plastīdās liecina par piedalīšanos fotosintēzes procesā (Sherman *et al.* 1995).

Slimos un ievainotos audos šis ferments bieži ir ekspresēts augstā līmenī. Augsti reaktīvie ortohinoni var spontāni polimerizēties un savienoties ar citām biomolekulām. Tā rezultātā rodas bieži sastopamā slimu un bojātu audu brūnēšana. Iespējams arī, ka polifenoloksidāze piedalās ievainojumu sadzīšanā un slimību rezistencē (Mayer, Harel 1979). PPO piedalās aizsardzības reakcijās pret augēdājiem gan fizisku lamatu veidošanā, gan radot toksiskas vielas kukainim barojoties (Felton *et al.* 1992). Dažādu nelielu kukaiņu pievilināšana ir novērota uz *Solanum* un *Lycopersicon* sugu lapām ar lielu dziedzermaņu blīvumu. Ja kāds kukainis, piemēram, laputs, ir ievainojis lapu, no trihomiem izdalās vielas, kas rada ātru brūnēšanu un cietēšanu, ko izraisa trihoma satura oksidēšanās un polemerizēšanās. Nonākot kontaktā ar šo izdalījumu, kad tas sāk sacietēt, kukainis pielīp vai tiek atturēts no barošanās, jo aizsprostojas tā mutes orgāni (Tingey 1991). Noskaidrots, ka 50 - 70 % no kopējā proteīnu daudzuma dziedzermaņos ir polifenoloksidāze (Kowalski *et al.* 1992). Tie satur arī peroksidāzi, kas var veicināt oksidācijas reakcijas. Bet polifenoloksidāze, domājams, ir galvenais proteīns, kas sekmē šo aizsardzības mehānismu. Novērots, ka augēdāja augšana un attīstība ir apgriezti proporcionāla PPO daudzumam lapās un augļos (Felton *et al.* 1989). Ievainojums inducē PPO aktivitāti arī sistēmiski. Prosistemīna ekspresētos augos vairākkārtīgi palielinās PPO aktivitāte (Constabel *et al.* 1995). PPO indukcija

ievainojuma vai sistēmīna iedarbības rezultātā caur oktadekanoīdo signālu pārneses ceļu apstiprina pieņēmumu, ka PPO aktivitāte funkcionē kā enzimatiska aizsardzība pret augēdājiem (Constabel *et al.* 1996).

Tomēr, ne visu augēdāju bojājumi inducē PPO aktivitātes palielināšanos. Novērots, ka augēdājērces un lapu alotāji PPO aktivitāti neietekmē (Felton 2005).

Peroksidāze ir hēmu saturošs ferments, kas izmantojot H_2O_2 oksidē ļoti dažādus bioloģiskos substrātus: fenolus, indoliletikskābi, askorbātu (Butt 1980). Peroksidāze ir plaši izplatīta augos un tai piemīt liels fizioloģisko funkciju klāsts. Peroksidāze piedalās stresa aizsargreakcijās (Hammerschmidt *et al.* 1982), lignīna biosintēzē (Griesebach 1977), šūnapvalku polisaharīdu polimerizācijā, suberizācijā (Fry 1986) un citos procesos.

Augēdāju ievainojumu rezultātā augos novērota gan lokāla, gan sistēmiska peroksidāzes aktivitātes palielināšanās (Felton *et al.* 1994; Ito *et al.* 1994, Smith *et al.* 1994). Līdzīgi polifenoloksidāze, peroksidāze, oksidējot dažādus fenola savienojumus, izraisa augu proteīnu alkilēšanos, kas padara tos nepieejamus kukaiņiem (Duffey, Felton 1991). Dažādu šūnapvalku komponentu polimerizācija un lignifikācija izraisa šūnapvalku sabiezinājumus, kas aizkavē augēdāju negatīvo iedarbību uz augu (Coley 1983).

Peroksidāzes aktivitāte korelē ar auga rezistenci pret patogēnu uzbrukumiem. Inokulējot patogēnu, peroksidāzes aktivitāte rezistentu šķirņu augos palielinās nekavējoties, bet uzņēmīgajās aktivitātes palielināšanās neparādās vai tās palielināšanās ir novēlota. Hipersensitīvās atbildes reakcijas laikā, kuras gaitā uz auga lapām izveidojas nekrotiski laukumi ap patogēna iekļūšanas vietu, peroksidāzes aktivitāte pieaug vairākkārt, maksimumu sasniedzot nekrotisko laukumu malās (Esnault, Chibbar 1997).

Peroksidāze ūdeņraža donora un peroksīda klātbūtnē veido toksiskus savienojumus, piemēram, oksidētos fenolus, kas ir nāvējoši patogēniem, bet nav zināms vai *in vivo* šie patogēni ir jutīgāki pret šīm vielām nekā saimniekauga šūnas. Tomēr peroksidāzes aktivitātes pieaugums piedalās šūnu bojāejās izraisīšanā, tā inhibējot patogēna vairošanos un izplatību uz citām auga daļām. Šūnu bojāeju pavada peroksidāzes aktivitātes palielināšanās un specifisku izofermentu indukcija (Doke 1983).

Lipoksigenāze, izmantojot molekulāro skābekli, oksidē tādas nepiesātinātās taukskābes kā linolskābi un linolēnskābi, veidojot taukskābju peroksīdus (Galliard, Chan 1980). Šis ferments ir izolēts no dažādiem augu audiem – lapām, saknēm, dīgļlapām, hipokotīla. Augstu lipoksigenāzes aktivitāti uzrāda tauriņziežu sēklas un kartupeļu bumbuļi (Galliard, Chan 1980).

Lipoksigenāzes aktivitātes palielināšanos galvenokārt inducē patogēnu uzbrukumi, mazāk – ievainojumi un augēdāju bojājumi (Siedow 1991). Polinepiesātināto taukskābju sadalīšanās ir reakcija, kas tieši vērsta uz augēdāja barošanās samazināšanu un kas ietekmē kukaiņu augšanu un attīstību (Duffey, Stout 1996). Lipoksigenāze ir nepieciešama arī jasmonāta sintēzei. Tā ne tikai katalizē jasmonāta sintēzi no nepiesātinātās linolskābes, bet arī atbild par radikāļu un reaktīvo atvasinājumu veidošanās no polinepiesātinātām taukskābēm (Schulze *et al.* 2005).

Askorbāta oksidāze ir potenciāls antioksidants un brīvo radikāļu pārtvērējs. Šī fermenta klātesamība kukaiņu barībā paaugstina citu oksidatīvo fermentu efektivitāti (Duffey, Felton 1991).

Augstāko augu šūnapvalku veido ogļhidrātu, proteīnu un fenolu komplekss. Tie visi var modificēties tāda stresa laikā kā kaitēkļu un patogēnu uzbrukums. **Šūnapvalka proteīniem** raksturīga struktūra ar ievērojamu aminoskābju palieku secību atkarīgos. Tos parasti kodē gēnu grupas, kas regulē gan attīstības, gan vides ietekmes atkarīgās izmaiņas (Ye, Varner 1991). Lapu vai stumbra ievainojums inducē dažāda veida šūnapvalka proteīnu mRNS ekspresiju. Izmaiņas augu šūnu šūnapvalkā parasti tiek interpretētas kā iespējamo patogēnu iekļūšanas novēršana. Šūnapvalka stīgrības palielināšanās ir potenciāls traucēklis kukaiņu un citu augēdāju barības uzņemšanai (Showalter 1993).

Sekundārie augu metabolīti ir organiski savienojumi ar mazu molekulmasu, kas nav nepieciešami primārajos augšanas un attīstības procesos. Pie sekundārajiem augu metabolītiem pieder vairāk nekā 6000 alkaloīdu, 5000 terpenoīdu, steroīdi, liels skaits fenolu savienojumu, piemēram, tannīns, ciānīdi un daudzi citi (Luckner 1990). Tie piedalās daudzās ekoloģiskajās mijiedarbībās (augēdāju atbaidīšana, aizsardzība pret patogēniem, alelopātija, simbioze, parazītaugu sēklu dīgšana, mijiedarbība ar apputekšnētājiem), nodrošina aizsardzību pret UV starojumu, augstu temperatūru. Tie ir specifiskāki sugām nekā primārie vielmaiņas produkti.

Daudzi sekundārie augu metabolīti ir toksīni – mazas, enerģētiski „dārgas“ molekulas ar molmasu mazāku nekā 500. Tie ir iedarbīgi zemā koncentrācijā un sastāda mazāk nekā 2 % no lapu sausās masas. Toksīni atbaida augēdājus iedarbojoties uz nervu un muskuļu aktivitāti, hormonu funkcijām, aknām, nierēm. Savukārt tannīni un terpenoīdi aizbaida augēdājus ar rūgto, nepatīkamo garšu. To molekulas ir relatīvi lielas, ar molmasu 500-3000 un veido 6 % no lapas sausās masas (Rost *et al.* 2006).

Sekundāro savienojumu koncentrācija augā ir atkarīga no auga vecuma un abiotiskiem vides apstākļiem (gaismas intensitātes, ūdens stresa, appludinājuma, sala, piesārņojuma, barības vielu daudzuma), kā arī augēdāju klātbūtnes. Piemēram, *Camellia sinensis* dzinumos kofeīna ir vairāk, ja augs audzis labā apgaismojumā nevis ēnā. Priedēm ūdens stresa rezultātā veidojas mazāk sveķu un tās ir uzņēmīgākas pret augēdājvabolēm. Arī citiem augiem stresa ietekmē palielinās sekundāro savienojumu veidošanās. Vītoliem tannīni un lignīni veidojas vairāk, ja tie aug ar slāpekli nabadzīgā augsnē (Bryant *et al.* 1983). Konstitutīvie monoterpēni tomātos ir β -pinīns, β -mircīns, 2-karēns, β -felandrēns, limonēns, terpinolēns, bet linalols un β -ocimēns tajos tiek inducēti pēc tīklērcu uzbrukumiem (Kant *et al.* 2004).

Daži sekundārie metabolīti nomāc specifiskas stadijas mitohondriālajā elpošanā. Piemēram, cianīdi bloķē citohromoksidāzi, fluoracetāts bloķē aconitāzi, platanetīns nomāc NADH dihidrogenāzi (Roberts *et al.* 1996).

Augu **fenoli** ir plaša sekundāro metabolītu grupa, sākot no mazmolekulārām fenolskābēm līdz kompleksiem polimēriem kā tannīni un lignīni (Dey, Harborne 1997). Fenolu veidošanos visbiežāk inducē tādi stresa apstākļi kā pārmērīga gaisma, ultravioletais starojums, aukstums, barības vielu

deficīts, augēdāju un patogēnu uzbrukumi (Dixon, Paiva 1995). Visos augstākajos augos sastopamas vairākas fenolskābes – ferul-, kafij- un p-kumārskābes, kas ir lignīna priekšteči. Lignīns lielā daudzumā parasti ir atrodams ksilēmas sekundārajos šūnapvalkos un citos vadaudos. Lignīna uzkrāšanās ievainojuma vietā darbojas kā aizsargs pret augēdājiem, jo sabiezina auga lapas. Lignifikācija ir saistīta arī ar ievainojumu sadzišanu (Kahl 1982). Arī hlorogēnskābe kopā ar citiem fenolu savienojumiem ievainojuma rezultātā uzkrājas augos, piemēram, kartupeļu bumbuļos, salātu lapās (Hahlbrock, Scheel 1989; Loiza-Velarde *et al.* 1997).

Lieltmolekulāri fenola savienojumi – tannīni – pārsvarā sastopami kokaugos un arī piedalās kukaiņu izraisītās aizsargreakcijās, nogulsneņot proteīnus un tā traucējot gremošanu (Swain 1979). Bērzu, vītoli, akāciju un vairāku ozolu sugu augēdāju bojātās lapās ir konstatēts paaugstināts tannīnu līmenis (Wratten *et al.* 1984, Faeth, Hammon 1991). Bieži arī koksnē un mizā ir augsts konstitutīvais tannīnu daudzums (Swain 1979). Starp tannīnu hidroksilgrupām un olbaltumvielu slāpekli saturošām grupām veidojas ūdeņraža saites, kas inhibē daudzus fermentus, tāpēc tannīnu saistītās proteīnāzes nespēj hidrolizēt olbaltumvielas. Veģetācijas perioda laikā kokaugu lapās pieaug tannīnu molekulmasa. Ar to var izskaidrot vecāku lapu lielāku izturību pret slimībām, jo lielākas molekulmasas tannīnu antimikrobiālā, fitofāgo insektu un zālēdāju pretdarbība pastiprinās (Heldt 2005).

Augi ražo arī dažāda veida **terpenoīdus**, kas primāri darbojas kā hormoni (giberlīnskābe, abscīzskābe), veido sterolus, ir pigmenti, kā arī piedalās elektronu pārneses ķēdēs (ubihinoni) (McGarvey, Croteau 1995). Vairāk nekā 20000 dažādi terpenoīdi ir augu sekundārie metabolīti (Sacchetti, Poulter 1997). Daži terpenoīdi tiešajā aizsardzībā darbojas kā fitoaleksīni, kuri uzkrājas patogēna infekcijas tuvumā. Gaistošie monoterpēni un seskviterpēni nodrošina mijiedarbību starp augiem un citiem organismiem, arī kā atbilde augēdāja uzbrukumiem. Inducētā terpēnu izdalīšanās pievilina entomofāgus un parazītus (Takabayashi *et al.* 2000; Kant *et al.* 2004). Šos gaistošos terpēnus ražo seskvi- un monoterpēnu sintetāze (nerolidola sintetāze, mircēna/ocimēna sintetāze, β-ocimēna sintetāze), kuru ierosina augēdāja ievainojums. Mākslīga ievainošana vai apstrāde ar jasmonātu arī inducē terpēnu sintetāzes. Tas aprakstīts gan skujkokiem (Steele *et al.* 1995; Martin *et al.* 2002; Miller *et al.* 2005), gan vairākiem segsēkļiem (Shen *et al.* 2000; Arimura *et al.* 2004; Gomez *et al.* 2005).

Alkaloīdi ir bioaktīvākie sekundārie savienojumi (Harborne 1993). Tie ir svarīgi kā konstitutīvie aizsargkomponenti. Vairums no tiem ir no *Solanaceae* dzimtas. Piemēram, tabakas lapās mehāniskais ievainojums, kukaiņu bojājums vai jasmonāts izsauc desmitkārtīgu nikotīna daudzuma pieaugumu (Baldwin 1999).

1.3.3. Inducētie augu gaistošie savienojumi, to ietekme uz entomofāgiem

Veseli, neievainoti augi parasti izdala nelielu daudzumu gaistošu savienojumu, kas izplatās no lapu virsmas un uzglabāšanās vietām. Gan abiotiskie, gan biotiskie stresa faktori inducē pastiprinātu gaistošo

vielu veidošanos un izdalīšanos no auga. Tās ir organiskās vielas, kas pieder spirtiem, aldehīdiem, aromātiskajiem savienojumiem, esteriem, ketoniem, pirazīniem, terpēniem, terpenoīdiem (Gutierrez-Alcala *et al.* 1997). Šīs konstitutīvās ķīmisko vielu rezerves lielā daudzumā uzkrājas īpašos dziedzeros un trihomos (Pare, Tumlinson 1997). Augi šos savienojumus izdala no dažādām daļām. Tie difundē caur šūnām, starpšūnu telpu un izdalās caur atvārsnītēm (Charron *et al.* 1995).

Zaļo lapu smarža, sastāvoša no piesātinātu un nepiesātinātu sešoglekļu spirtu, aldehīdu un esteru maisījuma, kas veidojas autolītiski, oksidatīvi sadaloties membrānu lipīdiem, izdalās, kad lapa tiek mehāniski bojāta (Pare, Tumlinson 1999). Bojātie augi izdala dažādas gaistošu savienojumu kombinācijas, kas ir specifiskas katra konkrētā augēdāja gadījumā. Šie savienojumi pievilina gan kaitēkļu parazītus, gan entomofāgus – dabiskos kaitēkļu ienaidniekus. Faktori, kas ietekmē gaistošo vielu emisiju, ir šķirne, morfoloģiskās īpatnības, gaiss, temperatūra, augļu gatavība. Ar tīklērcēm invadētas pupiņas *Phaseolus lunatus* uz ievainojumu reaģē, izdalot gaistošas vielas, kas pievilina plēsējērces *Phytoseiulus persimilis*. Viens no svarīgākajiem komponentiem ir homoterpēns 4,8-dimethyl-1,3(E),7-nonatriēns. Tas izdalās arī no citu sugu augu lapām pēc augēdāja uzbrukuma – no gurķiem, kukurūzas, kokvilnas, ābelēm (Dicke *et al.* 1990; Takabayashi *et al.* 1994).

Vairums no vielām, kas izdalās tūlīt pēc ievainojuma, ir veidojušās no lipoksigenāzes ceļa produktiem un ietver (Z)-3-heksanālu, (E)-2-heksanālu un izometrisko heksanāl butirātu. Tās piedalās arī augu tiešajā aizsardzībā. Indolilterpēni un vairāki mono-, homo-, un seskviterpēni, kā (E,E)-(farnezēns, linalols, (E)-(3-ocimēns, (E)-4,8-dimetil-1,3,7-nonatriēns sintezējas *de novo* dažu stundu laikā pēc ievainojuma (Baldwin, Preston 1999). *Pieris brassicae* kāpuram uzbūkot kāpostam, augs atbild uz specifisku kāpura fermentu beta-galaktozidāzi ar gaistošu savienojumu maisījuma sintēzi, kuru specifiski atpazīst parazītiskās lapsenes. Auga lapas, kuras apstrādātas ar beta-galaktozidāzi, reaģē līdzīgi, kas norāda, ka šis savienojums ir elisitors.

Ievainojuma rezultātā gaistošie savienojumi izdalās no rezerves pula vai arī sintezējas *de novo*. Tie izraisa aizsargreakcijas arī blakus esošajos neievainotajos augos (Dicke, Dijkman 2001). Kukainim uzbrūkot, izdalās konstitutīvie komponenti, kas atbrīvojas nekavējoties un to daudzums korelē ar bojājuma lielumu. Kukainim beidzot baroties, šo vielu izdalīšanās apstājas (Pare, Tumlinson 1997; Pare, Tumlinson 1998). Savukārt, inducētie komponenti pēc ievainojuma izdalās ar nokavēšanos. Novērota gan lokāla inducētā gaistošo vielu izdalīšanās bojājuma vietā, gan sistēmiska – no nebojātajām auga daļām vairākas stundas pēc augēdāja uzbrukuma (Quiroz *et al.* 1997). Savienojumi, kas izdalās no neievainotām lapām, ir citādāki, nekā tie, kas izdalās no ievainotām. Sistēmiski neizdalās lipoksigenāzes ceļa produkti, heksanāli, heksanoli, kuru izdalīšanās novērota no ievainotajām lapām (Pare, Tumlinson 1999).

No dažādu sugu augiem izdalās atšķirīgs gaistošo savienojumu sastāvs. Tas atšķiras arī atkarībā no augēdāja, kas tam uzbrūk. Parazitoidu *Oomyzus gallerucae* pievilina vielas no lapām ar gobu vaboles *Xanthogaleruca luteola* olām, bet neietekmē mehānisks ievainojums vai vaboļu olas bez lapām.

Parazītisko lapseni *Cotesia kariyai* pievilina kukurūza, kas invadēta ar *Pseudalia separata* kūniņām tikai pirmajās trijās attīstības stadijās, bet tālāk attīstījušās kūniņas – nē (Baldwin, Preston 1999). Atšķirība gaistošo savienojumu daudzumā ir atkarīga no vides apstākļiem, kas ietekmē auga fizioloģiskos procesus. Plēsējērces labāk izvēlas augu ar augēdājiem un ūdens deficītu, nekā pietiekoši apūdeņotu augu (Takabayashi *et al.* 1994).

Izdalītie gaistošie savienojumi augēdāju bojātiem augiem atšķiras mehāniski ievainotiem un neievainotiem augiem (Pare, Tumlinson 1999). Augēdāju ievainojuma rezultātā vai nu veidojas jauns vielu sastāvs, kas nav raksturīgs mehāniski ievainotam augam, vai arī izdalās tās pašas vielas, kas mehāniski bojātam augam, tikai lielākā daudzumā (Dicke *et al.* 1998). Piemēram, tīklērcēm *T. urticae* barojoties uz pupiņu lapām, izdalās virkne terpenoīdu un fenolu, kas atšķiras no tiem, ko izdala neievainots vai mehāniski bojāts augs (Takabayashi, Dicke 1996). Kartupeļu lapās, kuras ēd *Manduca sexta* kāpurs, uzkrājas *Pin2* mRNS un 3-hidroksi-3-metil-glutaril-CoA-reduktāze, tāpat kā pēc mehāniska bojājuma, bet tikai daudz ātrāk un neatkarīgi no mehāniskā stimula. Neievainotu lapu apstrādājot ar kāpura siekalām, arī novēro *Pin2* mRNS un minētā fermenta uzkrāšanos. Tas liecina, ka fitofāgu siekalu sekrēts, kas satur taukskābju un aminoskābju konjugātus, ir elisitors aizsargreakciju indukcijā (Pare, Tumlinson 1997; Schulze *et al.* 2005).

Viens no pirmajiem atklātajiem augēdājspecifiskajiem gaistošo savienojumu veidošanas elisitoriem ir volicitīns, kas ir izolēts no augēdāju kukaiņu siekalām un orālajiem sekrētiem (Alborn *et al.* 1997). Šī savienojuma taukskābju daļa nāk no paša auga un tiek modificēta kukaiņa gremošanas traktā. Kāpurs sintezē elisitoru, pievienojot hidroksilgrupu un glutamīnskābi pie linolskābes, kas iegūta tieši no auga, uz kura tas barojas. Bioaktīvais produkts nāk tikai no kāpura (Pare, Tumlinson 1999). Volicitīnu pielietojot eksogēni uz ievainotām kukurūzas lapām, novēro parazītus pievilinošu gaistošu savienojumu izdalīšanos. Savukārt, augēdāju bojātas pupiņu lapas nereaģē uz volacitīnu, kas pierāda specifisku atpazīšanas mehānismu eksistenci (Truitt *et al.* 2004).

1.3.4. Endogēnais oksidatīvais stress un augu aizsargreakciju regulācija

Lielākajā daļā augu mijiedarbība ar vidi un arī daudzi attīstības procesi ir saistīti ar skābekļa aktivāciju augā. Dažādi stresori izraisa fotosintēzes, elpošanas un citu fizioloģisku procesu darbības traucējumus, kā rezultātā veidojas **aktīvās skābekļa formas**, kas negatīvi ietekmē šūnu metabolismu – sagrauj membrānas, denaturē olbaltumvielas, fragmentē DNS un galu galā paātrina šūnu bojāeju. Brīvie radikāļi un reaktīvās skābekļa formas tiek ģenerētas augu hloroplastos, mitohondrijos, endoplazmatiskajā tīklā, peroksisomās, glioksisomās, plazmatiskajās membrānās un apoplastā (Foyer, Noctor 2000).

Stresa apstākļos skābekļa aktivācijas procesi pastiprinās un var rasties situācija, kad endogēnā pretoksidatīvā sistēma nespēj detoksificēt visas aktīvās skābekļa formas. Tad rodas **endogēnais**

oksidatīvais stress (Allen 1995). Lipīdu membrānas, DNS un olbaltumvielas ir brīvo radikāļu tiešie mērķi. Radikāļi darbojas uz šūnu metabolismu arī netieši, inicējot signālu kaskādes, kas ietvertas sekundāro pārnēsēju, kā piemēram Ca^{2+} , atbrīvošanā. Oksidatīvais bojājums parādās kā hlorotiska, un/vai nekrotiska audu reakcija ar samazinātu produktivitāti, mainītu attīstību un, galu galā, auga bojāeju. Lipīdi hloroplastos satur augstu polinepiesātināto taukskābju daudzumu un ir sevišķi jutīgi pret peroksidāciju. Radikāļu inducētā lipīdu peroksidācija ietilpst ķēdes reakciju iniciācijā, izplatīšanā un terminācijā. Saraujot lipīdu struktūru, peroksidācija palielina membrānu dubultslāņa caurlaidību, inaktīvā membrānu fermentus, ražo citotoksiskus aldehīdus un ketonus.

Oksidatīvais stress paātrina DNS bojājumus. Hidroksilradikālis ($\text{OH}\bullet$) izsauc vienkāršās un dubultspirāles saraušanu, dezoksiribozes cukuru fragmentāciju, bāzu ķīmiskās izmaiņas, krusteniskās saites starp DNS un olbaltumvielām, kas vājina hromatīna atritināšanos, DNS labošanu un transkripciju. Proteīniem, kas pakļauti $\text{OH}\bullet$, raksturīgi bojāti aminoskābju atlikumi, polipeptīdu fragmentācija, denaturācija un agregācija (Gould 2003).

Lai samazinātu agresīvo radikāļu līmeni, augi izmanto pretoksidatīvās aizsargsistēmas, kas nodrošina šo aktīvo formu detoksifikāciju. Antioksidanti – dažādi fermenti, pigmenti, sekundārie metabolīti – zemās koncentrācijās, salīdzinot ar oksidējamo substrātu, ievērojami kavē vai inhibē substrāta oksidēšanos. Antioksidantu funkcijas ir aizkavēt brīvo radikāļu veidošanos, aizvākt nesapārotos elektronus, slāpēt ierosinātās molekulas un pārtraukt ķēdes reakcijas.

Augu šūnas parasti satur antioksidantu kompleksu, kas atrodas dažādos kompartmentos. Antioksidantu sastāvs bieži mainās augu orgāniem augot un diferencējoties un to ievērojami ietekmē vides stress. Superoksididismutāze (SOD) ir visvairāk pētītais fermentatīvais antioksidants. Tas ir ļoti efektīvs un ir viens no ātrākajiem zināmajiem fermentiem. Tas sadala $\text{O}^{\bullet -}_2$, kas veidojas gan hloroplastos, gan mitohondrijos (Bannister *et al.* 1987). H_2O_2 neitralizē katalāze un peroksidāze. Galvenais ūdeņraža peroksīdu sadalošais ferments hloroplastos ir askorbāta peroksidāze. Katalāze atrodama galvenokārt peroksisomās, kur tiek neitralizēts H_2O_2 , kas radies fotoelpošanā. Tā atrasta arī mitohondrijos (Asada 1994). Mazmolekulārie antioksidanti ir dažādi ūdenī un taukos šķīstoši vitamīni, glutationi un vairāki augu pigmenti. Vissvarīgākais ir vitamīns E, kas atrodas tilakoīdu membrānās, askorbāts (vitamīns C), kas atrodas citozolā un apoplastā, hloroplastos (Soll *et al.* 1980).

Stresa faktori ietekmē hormonu metabolismu, kas izsauc noteiktu gēnu ekspresiju ar sekojošu attiecīgo proteīnu sintēzi un fermentu aktivitātes izmaiņām.

Ja augš tiek mehāniski ievainots kukainim barojoties, vairumā gadījumu tiek bojāti tālā transporta ceļi – ksilēma un floēma. Tā rezultātā tiek inducēta hidraulisku, elektrisku, bioķīmisku reakciju kaskāde, kas noved pie ievainojuma gēnu ekspresijas indukcijas, kas ieslēdz kalla veidošanos ap ievainojumu. Tas arī ierosina dažādu aizsargproteīnu veidošanos, kā, piemēram, proteīnāžu inhibitori.

Augu dabiskā imunitāte balstās uz kompleksām atbildes reakcijām, kas ir elastīgas uzbrucēju atpazīšanā un pretdarbībā. Dažādie inducētās rezistences tipi vismaz daļēji tiek kontrolēti pa

atšķirīgiem signālu pārnesei ceļiem, lai sasniegtu maksimālu efektivitāti. Daudzos gadījumos iegūtā aizsargkapacitāte nenotiek, tieši aktivējot attiecīgos aizsarggēnus, bet gan ar ātras un spēcīgas pamataizsargmehānismu ieslēgšanas palīdzību, kad augu inducē patogēns vai augēdājs (Conrath *et al.* 2002).

Inducēto rezistenci pārsvarā regulē augu hormoni – jasmonskābe, salicilskābe un etilēns. Uz augēdāju ievainojumiem augs atbild ar specifisku šo trauksmes signālu veidošanu. Tie atšķiras kvantitatīvi, kompozicionāli, kā arī mainās laikā un telpā. Dažādie signālu pārnesei ceļi veicina auga primārās inducētās aizsardzības atbildes specifiskumu (Koornneef, Pieterse 2008).

Jasmonskābe (JA) ir taukskābju peroksidācijas produkts. Tā ir plaši izplatīta augu valstī un dominē jaunos meristemātiskos audos. Jasmonāta metilesteris ir gaistošs savienojums, kas inducē gēnu ekspresiju, kas piedalās stresa aizsargreakcijās - PR proteīni, fitoaleksīni, osmotīns, ABA, etilēns (Schulze *et al.* 2005). Tas inducē arī dažādu proteīnu un fermentu ekspresiju (jasmonāta inducētos proteīnus) (Kramell *et al.* 1995).

JA veidošanās notiek stresa ietekmē. Tiklīdz tiek bojātas bioloģiskās membrānas, linolskābe atdalās no fosfolipīdiem. Ievainojuma vietā veidojošies depolarizējošie viļņi aktivē iekššūnu signālķēdes, kas iniciē sistemāna veidošanos no prosistemāna, kam seko lipāzes aktivēšanās. Tā atbrīvo linolēnskābi no šūnu membrānām. Brīvā linolēnskābe tiek pakļauta daudzām metabolisma reakcijām, ko katalizē lipoksigenāze. Viens no produktiem ir jasmonāts, kas inducē vairāku gēnu ekspresiju, kuri atkodē proteīnus, kas pret darbojas stresam. Šie gēni ir aktīvi tikai tajās auga daļās, kas nav tikušas pakļautas stresam vai attīstījušās pēc stresa. Šī sistēmiskā reakcija tiek saukta par imunizāciju (Krumm, Boland 1996).

Tā kā lipoksigenāze ir konstitutīva un aktīva, linolēnskābes hidroperoksīda reakcija sākas tūlīt pēc iedarbības. Paralēli notiek arī reakcijas ar dehidratāzēm, liāzēm, peroksigenāzēm vai peroksidāzēm. Veidojas jasmonāts, heksanāls, nonenols. Nepiesātinātie aldehīdi (t.sk. heksanāls) uzrāda bakteriocīdas, fungicīdas, insekticīdas īpašības un ir iespējamie rezistences aizsargkomponenti (Schulze *et al.* 2005).

JA koncentrācija palielinās augēdāju darbības rezultātā. *Manduca sexta* kāpuram ievainojot tabaku, JA koncentrācija lapās ir lielāka salīdzinot ar mehānisku ievainojumu, kas atdarina šī augēdāja darbību. Savukārt mehānisko bojājumu apstrādājot ar kāpura siekalām, arī novēroja strauju JA pieaugumu (McCloud, Baldwin 1997). Ievainojuma un augēdāja inducētā jasmonāta veidošanās ir nepieciešama, lai inducētu arī sakņu producētos toksīnus – nikotīnu (Baldwin, Preston 1999).

Etilēns (C_2H_4) ir gāzveida hormons, kas veidojas augos visā to ontogēzes laikā un piedalās vairāku dzīvības procesu regulācijā – stimulē augļu nogatavošanos, veicina to nobiršanu, nosaka dzimumu diferencēšanos, regulē dzimumu pagarināšanos (Davies 1995). Etilēns, balstoties uz aizsargmehānismu realizējošo gēnu aktivāciju, var radīt šādas fizioloģisks izmaiņas augā – augu novecošanu, epinastiju, atsevišķu orgānu vai auga daļu atmiršanu, aerenhīmas veidošanos, slimības attīstības ietekmēšanu, fitoaleksīnu un antibiotisko fermentu sintēzes inducēšanu (Abeles *et al.* 1992).

Etilēna biosintēze inducējas kā vispārēja un nespecifiska atbilde uz stresa faktoru iedarbību. Pastiprinātā etilēna sintēzē radušos etilēnu, ko izraisa vides vai bioloģiskais stress, sauc par stresa etilēnu. Paaugstināts etilēna līmenis rada augā stresa simptomus, ierosina augšanas izmaiņas un sekmē aizsargvielu sintēzi, lai aklimatizētu augu un paaugstinātu tā izdzīvošanas iespējas nelabvēlīgos apstākļos (Morgan, Drew 1997). Augs uztver etilēnu caur proteīnkināzes kaskādi. Vismaz divi gēni ir būtiski etilēna signālu pārnesei. Šie gēni CTR1 un ETR1 kodē proteīnkināzes sensorus (Hall *et al.* 2007). Etilēna biosintēze vaskulārajos augos sākas ar aminoskābes L-metionīna pārveidošanu par S-adenozilmetionīnu (SAM). Šo reakciju katalizē ferments metionīna adenoziltransferāze, un tās norisei ir nepieciešams ATP. Reakcija ir endergoniska, notiek gaismā. Šūnā SAM tiek pārsvarā izmantots citās ķīmiskās reakcijās, kas nav saistītas ar etilēna veidošanos, un relatīvi nelielais etilēna sintēzē izmantotais daudzums nevar būtiski izmainīt SAM stabili augsto līmeni šūnā (Davies 1995). Tāpēc normālos apstākļos adenoziltransferāze nav etilēna sintēzi limitējošs faktors. Etilēna rašanās specifiskais posms sākas ar SAM pārvēršanos par 1-aminociklopropān-1-karbonskābi (ACKS) reakcijā, ko katalizē ferments ACSKS-sintetāze. Etilēna veidošanos no ACSKS katalizē ACSKS-oksīdāze, un šajā etapā ir nepieciešams skābeklis (Davies 1995). Dažādu stresa faktoru iedarbībā pieaug fermentu ACSKS-sintetāzes un ACSK-oksīdāzes aktivācija gēnu ekspresijas un olbaltumvielu sintēzes *de novo* līmenī, un tam sekojošais etilēna sintēzes pieaugums (Davies 1995).

Etilēns ir signāls augu aizsargmehānismu aktivēšanai (Ievinsh, Ozola 1997). Augi izmanto vairākus signālu pārnesei ceļus, kas nodrošina rezistences atbildes reakcijas. Jasmonskābe un etilēns kopēji regulē vairāku gēnu ekspresiju, kā arī atsevišķu jasmonskābes inducējamo gēnu indukcija norisinās tikai etilēna klātbūtnē (Reymond, Farmer 1998).

Vairums augu izdala etilēnu kā atbildi uz augēdāju kukaiņu bojājumiem. Etilēna izdalīšanās elisitors varētu būt mikroorganismi vai siekalu sekretā esošas vielas, kas nonāk saskarē ar augu. Etilēna atkarīgās atbildes reakcijas uz augēdāju ievainojumiem ir specifisku gaistošo savienojumu izdalīšanās, kā arī fenola savienojumu uzkrāšanās un proteīnāzes inhibitoru aktivitātes palielināšanās (Dahl, Baldwin 2007).

Ar zemenēm trofiski ir saistīti vairāki simptomi posmkāju, bet parastā tīklērcē ir viens no izplatītākajiem zemeņu kaitēkļiem gan Eiropā, gan ASV. Dažādām dārza zemeņu šķirnēm ir atšķirīga uzņēmība pret tīklērci. Augēdāju darbības rezultātā inducējas ievainojuma aizsargreakcijas, kas var būt gan konstitutīvas, gan inducētas. Fizioloģiskais un bioķīmiskais mehānisms, kas nosaka zemeņu šķirņu atšķirīgu uzņēmību pret augēdājērcēm, nav noskaidrots. Lai iegūtu pret augēdājiem izturīgas augu šķirnes, jānoskaidro augu stresa nodrošināšanas mehānisms.

2. Materiāls un metodes

2.1. Izmēģinājumu vietas raksturojums

Lauka izmēģinājumus veica Valsts Pūres dārzkopības izmēģinājumu stacijā Tukuma rajonā 1997., 1998., 1999. gadā. Zemeņu stādījumi atradās Abavas senlejas Ziemeļaustrumu nogāzē ar velēnu vāji podzolētu augsni ar dolomīta cilmiezi pamatā, tā granulometriskais sastāvs bija viegls līdz vidēji smags smilšmāls, augsnes reakcija – vāji skāba līdz neitrāla. Kopējā zemeņu stādījumu platība bija seši ha, ko aizņēma divi atsevišķi ražojoši lauki, kuros auga apmēram 30 zemeņu (*Fragaria* × *ananassa*) šķirnes, trīs līdz deviņas rindas no katras.

Zemeses stādītas rindās $0,3 \times 1,0$ m attālumā. Pirms zemeņu stādīšanas laukā uzturēta melnā papuve un iestrādāti kūtsmēsli 45 t ha^{-1} . Audzēšanas sezonas laikā zemeņu stādījumos dots papildmēslojums – amonija nitrāts 100 kg ha^{-1} un kompleksais mēslojums Kemira Horti 200 kg ha^{-1} , septiņas reizes kultivētas rindstarpas, vienu reizi ravēts un divas reizes laistīts. Pēc ražas novākšanas nopļāva vecās lapas un aizvāca no lauka. Augu aizsardzības nodrošināšanai neizmantoja herbicīdus, insekticīdus un akaracīdus. Dominējošās nezāles bija *Taraxacum officinale*, *Elytrigia repens*, *Chenopodium album*, *Stellaria media*, *Capsella bursa-pastoris*, *Rumex obtusifolius*, *Ranunculus repens*, *Cirsium arvense*, *Artemisia vulgaris*, *Tripleurospermum perforatum*, *Urtica urens*. No vienas puses zemeņu lauki ierobežoti ar smaržīgās ievas *Prunus mahaleb* dzīvžogu.

Meteoroloģisko apstākļu raksturojumam izmantoja vietējā Pūres meteopunktā veiktos novērojumus – ikdienas gaisa temperatūras un nokrišņu daudzuma mērījumus.

2.2. Faunistiskie pētījumi

Zemeņu lapu paraugus vāca vienu reizi mēnesi no maija līdz septembrim. No katra auga paņēma divas trīsdalīgas lapas – vienu jaunu neatvērušos lapu rozetes vidū, otru – vecāku apakšējo lapu. Paraugus ievietoja plastmasas maisiņos un glabāja ledusskapī $4 - 5 \text{ }^{\circ}\text{C}$ temperatūrā līdz posmkāju uzskaites pabeigšanai. Zemeņu lapas skatīja ar stereoskopisko mikroskopu MBC-10 un visus kukaiņus un ērces fiksēja spirtā sugas noteikšanai. Plēsējērces identificēja J. Meškova Krievijas Fitopatoloģijas zinātniski pētnieciskajā institūtā, smecerniekus - B. Korotjajevs, tripšus – V. Velikans, laputis, baltās lapu blusiņas – A. Stekoļščikovs, cikādes – A. Jemeljanovs, blaktis – I. Kežners Zooloģijas institūtā St.

Peterburgā, kolembolas – E. Juceviča LU Bioloģijas institūtā, lapgraužus – D. Telnovs, bet skrejvaboles – N. Savenkovs Latvijas Dabas muzejā.

1997. gadā ievāca paraugus uz zemeņu lapām esošo posmkāju identificēšanai un augēdāju uzskaitēi dažāda vecuma zemeņu stādījumos – divos viengadīgajos laukos, kas ierīkoti 1996. gada pavasarī un 1996. gada rudenī, divgadīgajā laukā – 1995. gada pavasarī un trīsgadīgajā – 1994. gada pavasarī. Ievāca 200 lapas (no katra auga divas) katrā laukā, ejot pa diagonāli no dažādu šķirņu zemenēm piecos atkārtojumos. Ievāca identificēšanai visus posmkājus un aprēķināja, cik procentu augu invadēti ar katru augēdāju un cik to konstatēts uz katras lapas. 1997. jūlijā, augustā un septembrī ievāca uz zemeņu lapām sastaptās plēsējērces un noteica to sugu sastāvu visu vecumu stādījumos kopā.

1998. gadā kopējo augēdāju daudzumu maijā, jūlijā un septembrī noteica no vidējiem septiņu šķirņu rezultātiem, bet jūnijā un septembrī no kopējā lauka – jūnijā piecos un septembrī trīs atkārtojumos. Noteica arī plēsējērcu sugu sastāva izmaiņas no maija līdz septembrim.

1999. gadā maijā, jūnijā, jūlijā, augustā un septembrī no 1996. gadā stādīta lauka ar dažādu šķirņu zemenēm uz ievāktajām lapām uzskaitīja visus augēdājus un noteica, cik procentu augu ir invadēti ar tīklērcēm, zemeņu ērcēm, laputīm, baltblusiņām, cikādēm, lapgraužu kāpuriem un cik šo augēdāju ir uz vienas lapas. Uzskaiti veica maijā un septembrī trīs atkārtojumos, bet jūnijā, jūlijā un augustā – septiņos atkārtojumos.

Lai noteiktu uz ziediem esošo posmkāju sugu sastāvu un daudzumu, 1999. gada jūnijā ievāca ziedošu zemeņu ziedkātus ar ziediem. No katra lauka ņēma 50 ziedkātus trīs atkārtojumos. Uzskaitīja tripšus, blaktis, smecerniekus, laputis un cikādes un noteica ar tiem invadēto ziedkātu procentuālo daudzumu.

Ar lapu paraugiem un ziedkātiem pārsvarā ievākti tikai lēni pārvietojošies posmkāji. Lai konstatētu arī aktīvos, 1999. gadā veica posmkāju uzskaiti, izmantojot entomoloģisko tīklu. Pārstaigājot laukus pa diagonāli, izdarīja 200 vēzienus un uzskaitīja atrasto kukaiņu daudzumu.

2.3. Zemeņu šķirņu rezistences pētījumi

Lai noskaidrotu vai dažādām zemeņu šķirnēm ir atšķirīga ieņēmība pret parasto tīklērci, analizēja septiņu šķirņu ‘Zephyr’, ‘Venta’, ‘Korona’, ‘Induka’, ‘Tenīra’, ‘Senga Sengana’, ‘Kokinskaja Pozdņaja’ lapu paraugus. Šķirnes izvēlējās, balstoties uz 1997. gada Latvijā ieteicamo šķirņu sarakstu.

Zemeņu šķirņu raksturojums:

‘Zephyr’ selekcionēts Dānijā. Agra šķirne, izturīga pret slimībām, ar labu ziemcietību. Ogas vidēji lielas vai lielas, nedaudz saplacinātas formas, spilgti sarkanas, blīvas ar izcilu garšu. Šo šķirni ieteicams stādīt augsnē ar augstu humusa saturu (Dargaard 1999).

‘Venta’ selekcionēta Lietuvā. Vidēji agra deserta šķirne ar ļoti lielām, saldām, aromātiskām ogām.

Slikti transportējama, izturīga pret sēņu slimībām (Laugale, Jurevica 1997).

'Korona' selekcionēta Nīderlandē. Vidēji agra augstražīga šķirne. Ogas lielas, tumši sarkanas, garšīgas ar vāji izteiktu aromātu. Labi transportējamas, vidēji ieņēmīgas pret vīti, miltrasu. Mazprasīgas augšanas apstākļu ziņā. Piemērotas mitrām, vieglām, smilšainām augsnēm ar augstu humusa saturu. Ziemcietība vidēja (Wassenuar 1988).

'Induka' selekcionēta Nīderlandē. Vidēji agra, augstražīga šķirne ar vidēji lielām, labi transportējamām ogām ar vāji izteiktu aromātu. Piemērota pārstrādei. Vidēji ieņēmīga pret sakņu puvi un lapu plankumainību. Laba ziemcietība un mazprasīgas augšanas apstākļu ziņā (Wassenuar 1988).

'Tenīra' selekcionēta Nīderlandē. Ļoti ražīga vidēji vēla šķirne ar lielām, stingrām, aromātiskām, labi transportējamām ogām. Piemērota saldēšanai, pārstrādei un lietošanai svaigā veidā. Izturīga pret slimībām, vidēja ziemcietība, vajadzīga trūdvielām bagāta augsne (Wassenuar 1988).

'Senga Sengana' selekcionēta Vācijā. Vidēji vēla šķirne ar lielām, garšīgām labi transportējamām ogām ar universālu izmantošanu. Vidēja ziemcietība, ieņēmīga pret pelēko puvi (Dūks 1976).

'Kokinskaja Pozdņaja' selekcionēta Krievijā. Vēla, ražīga šķirne ar lielām, saldskābām gaiši sarkanām ogām ar tumšu vidu. Vidēji transportizturīga, labi ziemcietīga, bet ieņēmīga pret pelēko puvi (Laugale, Jurevica 1997).

Pētījumu veica 1998. gada maijā, jūlijā un augustā. Zemes bija iestādītas pirms diviem gadiem – 1996. gada pavasarī un dabīgi inficētas ar tīklērcēm. Katra šķirne aizņēma trīs līdz deviņas rindas. Lapas ņēma no 100 nejauši izvēlētiem augiem. Noteica, cik katra zemeņu šķirne procentuāli ir invadēta ar tīklērcēm un plēsējērcēm un kāds ir to blīvums uz vienas lapas.

2.4. Augu materiāla audzēšana, augu kultivēšana *in vitro*

Zemeņu mikroaugus pavairoja Nacionālā botāniskā dārza Audu kultūru laboratorijā. Izmantoja bezhormonu agarizētu barotni ar makro- un mikroelementiem, saharozi, glicīnu un vitamīniem (Boxus 1974). Augi atradās audzēšanas kamerās 23 ± 2 °C temperatūrā, gaismu nodrošināja fluorescentās lampas ar 16/8 stundu (gaisma/tumsa) fotoperiodu. Pirms izstādīšanas *ex vitro* augus trīs reizes ar četru nedēļu intervālu pārlika jaunā barotnē. Mikroaugus izstādīja kastītēs sterilizētā neitralizētā kūdrā (pH 5,3) ar pilnu barības elementu piedevu un audzēja gaismas plauktos 18 ± 2 °C temperatūrā, 60 % relatīvajā gaisa mitrumā, 16/8 stundas (gaisma/tumsa) fotoperiodā. Pēc trīs mēnešiem augus izstādīja plastmasas podiņos (50 x 100 mm) un pārvietoja uz neapkurinātu plēves siltumnīcu ar dabīgo apgaismojuma un temperatūras režīmu. Visām zemenēm nodrošināja vienādu minerālās barošanas režīmu.

2.5. Tīklērcu laboratorijas kultūra, audzēšana

Tīklērcu kultūru uzturēja uz dārza pupiņām (*Phaseolus vulgaris*), kas auga laboratorijas apstākļos. Pirms eksperimenta uz katras pupiņas uzlauda desmit tīklērcu mātītes. Kad katra izdēja vismaz desmit olas, tās no augiem noņēma. No šīm olām attīstījās jaunas tīklērcu mātītes, un kad tās bija sākušās dēt, uz katras zemes uzlika pa trīs mātītēm.

2.6. Laboratorijas izmēģinājums šķirņu rezistences noteikšanai pret tīklērcēm

Eksperimentu veica 1999. gada janvārī ar septiņu zemeņu šķirņu 'Zephyr', 'Venta', 'Korona', 'Induka', 'Tenīra', 'Senga Sengana', 'Kokinskaja Pozdņaja' augiem, kas pavairoti *in vitro* apstākļos augu audu kultūrās, lai iegūtu viendabīgu materiālu. No septiņām šķirnēm atlasīja līdzīgus desmit atsevišķos podiņos augošus augus, kam bija četras vai piecas lapas.

Ar tīklērcēm invadētos augus audzēja gaismas plauktos un pēc astoņām dienām pārbaudīja, cik mātītes atradās uz zemeņu lapām, bet vēl pēc 12 dienām uzskaitīja visas dzīvās un bojā gājušās tīklērces visās attīstības stadijās. Aprēķināja katras šķirnes vidējo pēcnācēju skaitu no vienas mātītes, bojā gājušo tīklērcu procentuālo daudzums no kopējā pēcnācēju skaita un cik procenti uzlaisto mātīšu izdzīvoja pēc astoņām un 20 dienām.

2.7. Zemeņu lapu trihomu izpēte

Eksperimentu veica 2001. gada jūnijā ar septiņu šķirņu 'Zephyr', 'Venta', 'Korona', 'Induka', 'Tenīra', 'Senga Sengana', 'Kokinskaja Pozdņaja' zemenēm, kas augušas siltumnīcā. No katras šķirnes augiem ņēma trīs nobriedušas lapas un ar korķurbja palīdzību izgriezta lapu diskus 14 mm diametrā. Visām lapām diskus ņēma no lapas vidējās daivas apakšējās daļas blakus galvenajai dzīslai. Vienšūnu lapu matiņus skaitīja, izmantojot stereoskopisko mikroskopu (14-kārtīgs palielinājums) diska abās pusēs.

Šķirnēm 'Korona' un 'Zephyr' matiņu uzskaiti atkārtoja 2001. gada oktobrī Pūres Dārzkopības izmēģinājumu stacijas laukos augošām zemenēm. Lapu matiņu mikroskopēšanu veica gan ar augu audu kultūrās, gan siltumnīcā augušām zemenēm. Gaismas mikroskopā Olympus CH30 skatījās svaigas lapas apakšējo epidermas šūnu kārtu. Uzskaitīja dziedzermatiņu skaitu vienā redzes laukā.

Fenola savienojumu pierādīšanai epidermas kārtu iekrāsoja ar 30 % FeCl₃ šķīdumu. Kateholfenolu klātbūtnē dziedzermatiņi nokrāsojās zilā krāsā (Bisio et al. 1999).

Peroksidāzes pierādīšanai izmantoja gvajakola spirta šķīdumu un H₂O₂. Griezumu apstrādājot ar gvajakolu auga šūnas iekrāsojas zilā krāsā. Kad krāsojums pazuda, uzpilināja 3 % H₂O₂ šķīdumu. Peroksidāzes klātbūtnē atkal parādījās zila krāsa (Джапаридзе 1953).

2.8. Augu aizsargreakciju noteikšana zemenēm

2000. gadā noteica konstitutīvo aizsargreakciju atšķirības trīs šķirņu zemeņu – ‘Zephyr’, ‘Korona’ un ‘Senga Sengana’ lapās. Polifenoloksidāzes, peroksidāzes un katalāzes aktivitāti noteica *in vitro* augos tūlīt pēc izņemšanas no agarizētas barotnes. Etilēna izdalīšanās intensitāti mērija neievainotos *in vitro* augušos augos, kas inkubēti hermētiski noslēgtās stikla pudelītēs četras stundas.

Ievainojuma inducēto aizsargreakciju pētījumiem pret tīklērcēm rezistentajai šķirnei ‘Zephyr’ un ieņēmīgajai ‘Korona’ kā stresa faktorus izmantoja lapu mehānisku ievainojumu un apstrādi ar H₂O₂ divos dažādos apstākļos augušiem augiem. Zemeņu lapās noteica polifenoloksidāzes, peroksidāzes aktivitāti un etilēna izdalīšanās intensitāti.

Tā kā tīklērces izmanto stiletu, lai piekļūtu šūnu saturam, lapu sadurššanu ar adatu izmantoja tīklērcu izraisīto ievainojumu modelēšanai. Stresa faktors bija lapas atdalīšanu no auga, lapas atdalīšanu un sadurššanu ar medicīniskās šļirces adatu, izdarot aptuveni 10 dūrienus uz 1 cm². Lapas uz vienu stundu ievietoja slēgtos Petri traukos uz mitra filtrpapīra gaismā 18 °C temperatūrā. Ķīmiskā stresa ietekmes novērtēšanai lapas ar kātu eksperimenta sākumā atdalīja no auga un uz 30 min iemērcā 0,33 % H₂O₂ šķīdumā un arī ievietoja Petri traukos. Petri traukus ik pēc stundas vēdināja, lai izvairītos no gāzu līdzsvara izmaiņu ietekmes. Kontroles varianta lapas uz 30 min ievietoja destilētā ūdenī un pēc tam pārvietoja Petri traukos. Etilēna sintēzes intensitāti mērija ik pēc divām stundām 12 h intervālā. Polifenoloksidāzes aktivitāti noteica uzreiz pēc lapu noraušanas (kontrolē), bet norautajām vai norautajām un sadurštajām lapām pēc 12 h.

Krusteniskās izturības pētījumiem izmantoja optimālos apstākļos (siltumnīcā) augušus augus un abiotiskā stresa apstākļos (laboratorijā) augušus augus. Zemenes, kas bija pavairotas audu kultūrās, maijā izstādīja *ex vitro* kūdras substrātā kastēs un audzēja gaismas plauktos telpās, bet jūnijā pārstādīja neapsildāmā plēves seguma siltumnīcā dabīgā temperatūras un gaismas apstākļos. Eksperimenta vajadzībām nākošā gada februārī zemenes pārstādīja plastmasas podiņos (90mm x 90mm x 100 mm) un audzēja gaismas plauktos laboratorijā jautā apgaismojumā – dienas gaisma un regulēts fotoperiods 16/8 stundas (gaisma/tumsa) 20 ± 1 °C temperatūrā. Tā kā šie audzēšanas apstākļi zemenēm nebija piemēroti – pārāk zema gaismas intensitāte, nepietiekošs gaisa mitrums un neregulējams temperatūras režīms – četru mēnešu laikā augi bija fizioloģiski novājināti atradās abiotiskā stresa iespaidā. Optimālie apstākļi izpaudās kā miera periods plēves siltumnīcā līdz aprīlim, kad zemenes iestādīja podiņos un ienesas telpās. Sākoties jauno lapu augšanai, ņēma paraugus fizioloģiskiem pētījumiem.

Ievainojuma inducētās aizsargreakcijas noteica ‘Zephyr’ un ‘Korona’ zemenēs, kuras bija saņēmušas abiotiskā stresa apstrādi augot nelabvēlīgos apstākļos laboratorijā. Neatdalot lapas no augoša auga, tās mehāniski ievainoja saduršot ar medicīniskās šļirces palīdzību (10 reizes uz 1 cm²) vai sacaurumojot ar korķurbi (6 mm diametrā) piecas līdz septiņas reizes vienā lapā. Tad šīs un neievainotas kontroles lapas nogrieza, ievietoja stikla pudelītēs, inkubēja 30 minūtes un noteica izdalītā etilēna daudzumu tūlīt, kā arī pēc četrām un sešām stundām no sākotnējās ievainošanas brīža.

Eksperimentā ar lapu diskiem izmantoja ‘Zephyr’ un ‘Korona’ šķirņu zemenes, kas augušas

optimālos apstākļos siltumnīcā un abiotiskā stresa apstākļos laboratorijā. Pavisam 60 lapu diskus, kas bija iegūti no vairākām lapām ar korķurbja palīdzību (diametrs 6 mm), ievietoja stikla pudelītēs un 6 h ik pēc 30 min mērīja izdalītā etilēna daudzumu. Pēc katras gāzu maisījuma analizēšanas reizes pudelītes vēdināja, lai saglabātu gāzu līdzsvaru. Eksperimenta beigās diskus nosvēra. Eksperimentu atkārtoja divas reizes un darbā parādīja vidējos rezultātus no abiem eksperimentiem.

Lai noskaidrotu aizsargreakciju regulāciju zemenēs ar dažādu izturību pret parasto tīklērci, veica eksperimentus ar 'Zephyr' un 'Korona' šķirņu zemenēm, kas audzētas siltumnīcā. Tām nogrieza lapas un ar kātiem ievietoja 2 mM aminooksietīkskābes (AOA) šķīdumā uz 4 h, lai bloķētu etilēna biosintēzi. Kontroles varianta lapas ielikas destilētā ūdenī. Noteica etilēna daudzumu, kas bija sakrājies stikla pudelītē vienas stundas laikā pēc izņemšanas no AOA šķīduma. Polifenoloksidāzes aktivitātes noteikšanai zemeņu lapas pēc turēšanas AOA šķīdumā uz astoņām stundām ievietoja Petri traukos, kurus vēdināja ik pēc stundas. Tad nogrieza lapu kātus un sagatavoja paraugus fermenta noteikšanai. Kontroles "0" variantam fermenta aktivitāti noteica uzreiz pēc lapas nogriešanas, bet kontrolei "12" lapas turēja 4 h destilētā ūdenī un 8 h Petri platēs.

Podiņos augošas 'Zephyr' un 'Korona' šķirņu zemeses apsmidzināja ar 0,3% ūdeņraža peroksīda šķīdumu, 200 μM metiljasmonāta šķīdumu un 10 mg 5 ml⁻¹ 1-metilciklopropānu (MCP). Kontroles variantu apsmidzināja ar destilētu ūdeni. Pēc 48 stundām nogrieza piecas lapas, ievietoja kolbās ar ūdeni un uzlaida uz katras lapas deviņas tīklērcu mātītes vienādā attīstības stadijā no laboratorijas kultūras. Pēc 13 dienām veica visu tīklērcu pēcnācēju uzskaiti un aprēķināja vidējo tīklērcu skaitu no vienas mātītes.

No tādu pašu apstrādātu augu lapām ar korķurbi izgriezta 30 mm lielus diskus. Katru disku ievietoja Petri traukā uz destilētā ūdenī samitrināta filtrpapīra. Uz katra diska uzlaida trīs tīklērcu mātītes un pēc sešām dienām saskaitīja visas izdētās olas un kāpurus. Eksperimentu veica piecos atkārtojumos. Aprēķināja vidējo tīklērcu pēcnācēju skaitu no vienas mātītes.

2.9. Etilēna noteikšana

Vienāda vecuma lapas vai lapu audu diskus ievietoja 4 ml stikla pudelītēs, kas noslēgtas ar skrūvējamu korķi, kura vidū bija gumijas membrāna. Pudelītes inkubēja gaismā 20 °C temperatūrā. Izdalīto etilēna daudzumu noteica pēc 4 h vai citā laika intervālā ar gāzu hromotogrāfu CHROM 5. Etilēna analīzei 1 ml gāzu fāzes parauga no pudelītēm ieguva ar medicīnisko šļirci un ievadīja gāzu hromotogrāfā, kas aprīkots ar liesmas jonizācijas detektoru. Lietoja 3,5 m garu stikla kolonnu ar 3 mm diametru, pildītu ar aktivētu Al₂O₃ (80 - 120 *mesh*). Kolonnas temperatūra bija 80 °C, detektora temperatūra – 120 °C. Kā nesējgāzi izmantoja hēliju ar plūsmas ātrumu 20 ml min⁻¹. Etilēnu identificēja pēc pīķa iznākšanas laika atbilstoši etilēna standarta mērījumam konkrētajos apstākļos. Etilēna daudzumu aprēķināja pēc etilēna pīķa laukuma atbilstoši attiecīgajai kalibrācijas liknei.

Pēc etilēna noteikšanas lapu paraugu nosvēra un aprēķināja etilēna izdalīšanās intensitāti $\text{nmol h}^{-1} \text{g}^{-1}$ svaigās masas. Katru paraugu analizēja piecos atkārtojumos.

2.10. Oksidatīvo fermentu aktivitātes noteikšana

Zemeņu lapas vai *in vitro* augus sasaldēja šķidrā slāpekļī un saberza porcelāna tiģelī ar pestiņu līdz pulverveida stāvoklim. Saberztos audus ekstrahēja ar 25 mmol l^{-1} HEPES buferi (pH 7.2), kas saturēja 1 mM EDTA un 1 % polivinilpolipirrolidona, 15 min 4°C temperatūrā. Uz 1 g audu izmantoja 5 ml bufera. Homogenātu centrifugēja 15 min ar paātrinājumu 15000 g. Iegūto supernatantu izmantoja fermentu aktivitātes noteikšanai.

Gvajakola peroksidāzes aktivitāti noteica spektrofotometriski reakcijas maisījumā, kas sastāvēja no $0,05 \text{ mol l}^{-1}$ Na fosfāta bufera (pH 7,0), 15 mol l^{-1} gvajakola, $0,03 \text{ mol l}^{-1} \text{H}_2\text{O}_2$ un 100 μl parauga ar kopējo tilpumu 3 ml. Reakciju iniciēja, pievienojot H_2O_2 . Mērot absorbcijas izmaiņas 470 nm gaismas viļņu garumā noteica fermentatīvās reakcijas ātruma dinamikas lineāro daļu (Maehly, Chance 1954). Fermenta aktivitāti aprēķināja kā absorbcijas izmaiņas minūtē uz 1 g audu svaigās masas.

Polifenoloksidāzes aktivitāti noteica spektrofotometriski reakcijas maisījumā, kas sastāvēja no 20 mol l^{-1} Na fosfāta bufera (pH 6,5), 25 mol l^{-1} pirokatehola un 100 μl parauga ar kopējo tilpumu 3 ml. Absorbcijas izmaiņas noteica 410 nm gaismas viļņa garumā (Gauillard et al. 1993).

Katalāzes aktivitāti noteica spektrofotometriski reakcijas maisījumā, kas sastāvēja no $0,05 \text{ mol l}^{-1}$ Na fosfāta bufera (pH 7,0), $0,03 \text{ mol l}^{-1} \text{H}_2\text{O}_2$ un 100 μl parauga ar kopējo tilpumu 3 ml. Absorbcijas izmaiņas noteica 240 nm gaismas viļņa garumā kā H_2O_2 sadalīšanās ātrumu uz 1 g audu svaigās masas (Aebi 1984).

3. Rezultāti

3.1. Faunistiskie pētījumi

Zemeņu laukos Valsts Pūres dārzkopības izmēģinājumu stacijā 1997. - 1999. gadā uz zemeņu lapām konstatēja 55 posmkāju sugu no Insecta un Arachnida klasēm (1. tabula), kas pārstāv sešas posmkāju kārtas. Vairums no tām ir trofiski saistītas ar zemenēm un ir nozīmīgi zemeņu kaitēkļi vai to dabīgie ienaidnieki, bet pārējās ir netipiskas sugas zemenēm, saistītas ar nezālēm vai blakus laukos augošiem augiem.

Uz zemeņu lapām un ziediem atrada 14 vaboļu (Coleoptera) sugas (1. tabula). Visizplatītākais bija avenāju ziedu smecernieks *Anthonomus rubi* (Curculionidae), kas bija bojājis ziedpumpurus 38.8% zemeņu augu (2. tabula). Pārējās šīs dzimtas vaboles konstatēja relatīvi nelielā daudzumā. Astoņas smecernieku sugas uz zemenēm Latvijā atrastas pirmo reizi (*Ceuthorhynchus floralis*, *Neocoenorrhinus virens*, *Chlorophanus viridis*, *Phyllobius maculicornis*, *Rhinoncus bruchoides*, *Sitona lineatus*, *Tychyus picirostris* un *Hypera* sp.).

Maijā un jūnijā zemeņu lapu apakšpusē bija sastopami lapgraužu *Galerucella tenella* (Coleoptera, Chrysomelidae) kāpuri. Tie sastādīja 1,9 līdz 6,3% no kopējā kaitēkļu daudzuma uz zemenēm (4. tabula). 1998. gada maijā lapgrauži bija uz 4,4% augu, bet jūnijā – uz 7,9% (6. tabula). Vēl mazāk tos novēroja 1999. gadā – uz 0,4% augu maijā, 1,2% maija beigās, 3,8% jūnijā (7. tabula). Vidējais kāpuru skaits uz vienas lapas bija viens (6., 7. tabula). Jūlijā un augustā lapgraužus uz lapām neatrada.

Uz zemenēm konstatēja desmit tripšu sugas (Thysanoptera, Thripidae). No tām *Oxythrips ajugae* Latvijā reģistrēts pirmo reizi. Līdz šim Latvijā tripši nav bijuši minēti starp zemeņu kaitēkļiem. Šajos pētījumos konstatēja, ka tie ir vieni no trīs visbiežāk sastaptajiem augēdājiem uz zemeņu lapām Pūres DIS. To daudzums atsevišķos mēnešos bija pat 39,8% no kopējā augēdāju skaita (4. tabula). Vairāk to bija vasaras sākumā. 1998. gadā, kad maijā bija invadēti 33,6% augu, jūnijā – 41,4%, jūlijā un augustā – tikai nedaudz vairāk par 7%. Augēdājtripšu blīvums uz vienas lapas 1998. gadā variēja: 1,2 īpatņi maijā, 1,9 jūnijā, 1,1 jūlijā, 2,3 augustā, 1,0 septembrī (6. tabula). 1999. gadā entomoparaugus ievācot ar entomoloģiskā tīkliņa palīdzību lielu skaitu tripšu konstatēja augustā - 126 indivīdus 200 tīkliņa vēzienos, kas varētu būt saistīts ar zemeņu laukā esošajām nezālēm (3. tabula).

Pētījumos konstatēja desmit Homoptera sugas no 4 dzimtām – septiņas sugas no Aphididae un

1. tabula. Identificētie posmkāji uz zemeņu lapām Pūres Dārzkopības izmēģinājumu stacijā 1997. - 1999. gadā. Sistemātika pēc <http://www.faunaeur.org>.

Klase	Kārta	Dzimta	Suga	Statuss		
INSECTA	Coleoptera	Curculionidae	<i>Anthonomus rubi</i> (Herbst 1795)	fitofāgs		
			<i>Ceuthorhynchus floralis</i> (Payk. 1792)	fitofāgs		
			<i>Chlorophanus viridis</i> (Linnaeus 1758)	fitofāgs		
			<i>Hypera</i> spp.	fitofāgs		
			<i>Otiorrhynchus ovatus</i> Boheman 1843	fitofāgs		
			<i>Phyllobius maculicornis</i> Germar 1824	fitofāgs		
			<i>Phyllobius pomaceus</i> Gyllenhal 1834	fitofāgs		
			<i>Rhinoncus bruchoides</i> (Herbst 1784)	fitofāgs		
			<i>Sitona lineatus</i> (Linnaeus 1758)	fitofāgs		
			<i>Tychius picirostris</i> (Fabricius 1787)	fitofāgs		
			Apionidae	<i>Neocoenorrhinus germanicus</i> (Herbst 1797)	fitofāgs	
			Attelabidae	<i>Apoderus erythropterus</i> (Gmelin 1790)	fitofāgs	
			Chrysomelidae	<i>Galerucella tenella</i> (Linnaeus 1761)	fitofāgs	
			Scarabaeidae	<i>Phyllopertha horticola</i> (Linnaeus 1758)	fitofāgs	
	Thysanoptera	Thripidae	<i>Anaphothrips obscurus</i> (Müller 1776)	fitofāgs		
			<i>Chirothrips manicatus</i> Haliday 1836	fitofāgs		
			<i>Haplothrips leucanthemi</i> (Schrank 1781)	fitofāgs		
			<i>Frankliniella intonsa</i> (Trybom 1895)	fitofāgs		
			<i>Frankliniella occidentalis</i> (Pergande 1895)	fitofāgs		
			<i>Haplothrips aculeatus</i> (Fabricius 1803)	fitofāgs		
			<i>Oxythrips ajugae</i> Uzel 1895	fitofāgs		
			<i>Thrips fuscipennis</i> Haliday 1836	fitofāgs		
			<i>Thrips nigropilosus</i> Uzel 1895	fitofāgs		
			<i>Thrips tabaci</i> Lindeman 1889	fitofāgs		
			Homoptera	Aphididae	<i>Acyrtosiphon malvae</i> (Mosley 1841)	fitofāgs
					<i>Acyrtosiphon pisum</i> (Harris 1776)	fitofāgs
					<i>Aphis forbesi</i> Weed 1889	fitofāgs
	<i>Aulacorthum solani</i> Kaltenbach 1843	fitofāgs				
	<i>Dysaphis</i> spp.	fitofāgs				
	<i>Macrosiphum rosae</i> (Linnaeus 1758)	fitofāgs				
	<i>Rhopalosiphum</i> sp.	fitofāgs				
	Cicadellidae	<i>Alebra albostriella</i> (Fallén 1826)			fitofāgs	
	Aleyrodidae	<i>Aleyrodes lonicerae</i> Walker 1852			fitofāgs	
	Aphrophoridae	<i>Philaenus spumarius</i> (Linnaeus 1758)			fitofāgs	
	Heteroptera	Miridae	<i>Lygus pratensis</i> (Linnaeus 1758)	fitofāgs		
			<i>Lygus rugulipennis</i> Poppius 1911	fitofāgs		
	Collembola	Entomobryidae	<i>Entomobrya nivalis</i> (Linnaeus 1758)	saprofāgs		
			<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i> (Gmelin 1788)	saprofāgs		
	ARACHNIDA	Acari	Sminthuridae	<i>Deuteriosminthurus repandus</i> Agren 1903	saprofāgs	
			Tetranychidae	<i>Tetranychus urticae</i> Koch 1836	fitofāgs	
			Tarsonemidae	<i>Phytonemus pallidus</i> Banks	fitofāgs	
			Anystidae	<i>Anystis baccharum</i> (Linnaeus 1758)	zoofāgs	
			Cheyletidae	<i>Cheletomorpha lepidopterorum</i> (Schaw 1794)	zoofāgs	
			Phytoseiidae	<i>Amblyseius agrestis</i> (Karg 1960)	zoofāgs	
				<i>Amblyseius aurescens</i> (Athias-Hekriot 1961)	zoofāgs	
				<i>Amblyseius barkeri</i> (Hughes 1948)	zoofāgs	
				<i>Amblyseius bicaudus</i> Wainstein 1962	zoofāgs	
<i>Amblyseius cucumeris</i> (Oudemans 1930)				zoofāgs		
<i>Amblyseius herbarius</i> Wainstein 1960				zoofāgs		
<i>Amblyseius rademacheri</i> (Dosse 1958)				zoofāgs		
<i>Amblyseius reductus</i> Wainstein 1962				zoofāgs		
<i>Amblyseius zwoelferi</i> (Dosse 1975)				zoofāgs		
<i>Proprioseiopsis okanagensis</i> (Chant 1957)	zoofāgs					
Tydeidae	<i>Tydeus californicus</i> (Banks 1904)	zoofāgs				
	<i>Tydeus kochi</i> (Oudemans 1928)	zoofāgs				

2. tabula. Ar kaitēkļiem invadēto ziedkopu daudzums zemeņu stādījumos Pūres Dārzkopības izmēģinājumu stacijā 1999. gada 8. jūnijā.

Kaitēklis	Invadēto ziedkopu skaits (%)
Tripši	80.0 ± 2.9
Smecernieki	38.8 ± 2.3
Blaktis	22.0 ± 4.0
Laputis	4.0 ± 1.6
Cikādes	4.0 ± 0.9

3. tabula. Ar entomoloģisko tīkliņu ievāktu augēdāju daudzums zemeņu stādījumos Pūres Dārzkopības izmēģinājumu stacijā 1999. gadā. Rezultāti izteikti kā indivīdu skaits 200 entomoloģiskā tīkliņa vēzienos.

Paraugu ievākšanas datums	Blaktis	Cikādes	Tripši	Laputis	Smecernieki
31. maijs	19	2	2	2	9
8. jūnijs	8	13	0	10	4
6. jūlijs	124	124	0	150	3
21. jūlijs	89	45	40	0	5
20. augusts	202	153	126	53	1
20. septembris	55	300	23	240	0

pa vienai no Aphrophoridae, Cicadellidae un Aleyrodidae dzimtām (1. tabula). Septiņas no tām uz zemenēm Latvijā konstatētas pirmo reizi. Zemeņu laukos 1997. - 1999. gadā laputis zemenes bija invadējušas nelielā daudzumā – no 0,2 līdz 3,2% augu, un to izraisītie bojājumi nebija ievērojami. Laputu daudzums uz vienas lapas 1998. gada maijā bija 0,7, jūnijā – 1,0, jūlijā – 0,3, augustā – 1,0, septembrī – 1,6. Ar entomoloģisko tīkliņu 1999. gada jūlijā un septembrī zemeņu laukā noķerto laputu daudzums bija ievērojams, bet tas varēja būt saistīts ar blakus zemenēm esošajām nezālēm (3. tabula).

Kukaiņi no Aphrophoridae, Cicadellidae un Aleyrodidae dzimtām uz zemenēm bija atrodami nelielā skaitā. Cikāžu kāpuri konstatēti 1998. gadā maijā un 1999. gadā maijā un jūnijā. Vairāk to bija 1998. gadā – uz 7,2% augu, bet 1999. gadā – 0,6 - 2,0% augu. No kopējā kaitēkļu skaita visvairāk cikāžu bija abos gados maijā – nedaudz vairāk par 8% (4. tabula). Vasaras otrajā pusē lapu paraugos cikādes neatrada, jo kāpuri jau bija pārveidojušies par pieaugušiem īpatņiem. Jūlijā, augustā un septembrī lielu daudzumu cikāžu noķēra ar entomoloģisko tīkliņu (3. tabula).

Baltblusiņu daudzums tikai vienā mēnesī bija lielāks par vienu procentu no visu kaitēkļu daudzuma (4. tabula).

Viens no izplatītākajiem zemeņu fitofāgiem no Heteroptera kārtas bija mīkstblaktis *Lygus pratensis* un *L. rugulipennis* (Heteroptera, Miridae). Tās 1999. gada jūnijā bija invadējušas 22% zemeņu ziedkopu (2. tabula). Visvairāk mīkstblakšu bija augustā, kad ar 200 entomoloģiskā tīkliņa vēzieniem savāca 202 īpatņus, jo šajā laikā ziedēja remontanto šķirņu zemenes (3. tabula).

4. tabula. Uz zemeņu lapām konstatēto augēdāju procentuālā sastāva izmaiņas sezonas laikā 1997., 1998. un 1999. gadā Pūres Dārzkopības izmēģinājumu stacijā. n.u., nav uzskaitīts

	Parastās tiklērces	Zemenāju ērces	Tripši	Laputis	Baltblusiņas	Cikādes	Lapgaužu kāpuri
10. VI 1997.	67.45 ± 5.78	4.96 ± 1.97	26.82 ± 4.12	0.77 ± 0.77	n.u.	n.u.	n.u.
12. VII 1997.	51.25 ± 0.74	42.50 ± 2.15	5.76 ± 1.67	0.50 ± 0.33	n.u.	n.u.	n.u.
12. VIII 1997.	63.20 ± 8.40	29.50 ± 9.80	6.95 ± 1.75	0.35 ± 0.35	n.u.	n.u.	n.u.
10. IX 1997.	48.85 ± 0.05	44.55 ± 1.25	5.40 ± 0.10	1.20 ± 1.20	n.u.	n.u.	n.u.
12. V 1998.	38.65 ± 3.91	4.53 ± 1.55	39.75 ± 2.81	1.6 ± 0.56	0.57 ± 0.57	8.59 ± 2.04	6.31 ± 1.71
26. VI 1998.	40.26 ± 5.30	43.23 ± 5.98	13.14 ± 4.47	0	1.50 ± 0.99	0	1.86 ± 1.38
13. VII 1998.	32.86 ± 5.82	53.75 ± 8.81	6.58 ± 1.25	0.13 ± 0.13	0	0.21 ± 0.21	0.21 ± 0.21
10. VIII 1998.	15.19 ± 5.10	71.22 ± 5.77	10.36 ± 3.71	3.22 ± 1.64	0	0	0
25. IX 1998.	10.40 ± 3.67	81.34 ± 2.28	3.69 ± 0.68	4.53 ± 1.31	0	0	0
10. V 1999.	61.26 ± 0.98	11.53 ± 5.90	17.23 ± 0.81	0	0	8.10 ± 5.23	2.97 ± 1.84
30. V 1999.	49.38 ± 7.95	21.68 ± 2.57	16.74 ± 4.93	5.58 ± 3.37	0.81 ± 0.81	4.99 ± 2.32	1.91 ± 0.83
14. VI 1999.	49.28 ± 4.51	37.56 ± 4.19	6.61 ± 2.72	2.21 ± 1.45	0	0.18 ± 0.18	4.15 ± 2.44
21. VII 1999.	50.62 ± 5.97	42.17 ± 6.97	6.23 ± 0.57	0	0	0	0
20. VIII 1999.	51.78 ± 10.25	42.49 ± 12.88	17.2 ± 2.93	0	0	0	0
20. IX 1999.	50.63 ± 0.52	40.22 ± 8.63	9.15 ± 9.15	0	0	0	0

5. tabula. Uz zemeņu lapām dažāda vecuma stādījumos konstatēto augēdāju ar dūrējsūcejtīpa mutes orgānu daudzuma izmaiņas sezonas laikā 1997. gadā Pūres Dārzkopības izmēģinājumu stacijā.

Stādījums	Mēnesis	Parastās tiklērces		Zemenāju ērces		Tripši		Laputis	
		%	uz 1 lapu	%	uz 1 lapu	%	uz 1 lapu	%	uz 1 lapu
Viengadīgs rudens	VI	1.4 ± 1.4	1.0	0	0	15.6 ± 3.4	1.3	0.2 ± 0.0	1.0
rudens	VII	43.3 ± 2.4	25.5	6.7 ± 1.1	21.0	17.8 ± 2.6	1.5	1.4 ± 0.4	1.0
pavasara	VIII	82.2 ± 1.7	27.0	41.0 ± 19.0	102.0	8.9 ± 0.9	1.1	0.5 ± 0.0	1.0
pavasara	IX	72.0 ± 8.0	15.1	66.0 ± 6	78.0	8.0 ± 0.7	1.1	2.0 ± 0.6	1.0
Divgadīgs pavasara	VI	29.6 ± 3.3	13.4	5.7 ± 2.0	210.0	25.2 ± 2.8	1.6	0	0
pavasara	VII	81.1 ± 1.9	62.3	63.5 ± 0.5	138.5	5.8 ± 0.4	1.3	1.1 ± 0.3	1.0
Trīsgadīgs pavasara	VI	22.6 ± 6.0	3.0	0	0	7.1 ± 1.2	1.0	0	0
pavasara	VII	76.7 ± 6.5	45.0	75.5 ± 14.2	49.0	3.3 ± 0.3	1.0	0	0

Kolembolu kārtu pārstāvēja trīs sugas no Entomobryidae un Sminthuridae dzimtām. Uz zemenēm kolembolas atrastas pirmo reizi Latvijā.

Arachnida klasi pārstāvēja Acarina kārtā ar 6 dzimtām un 16 sugām – divas augēdājērces un 14 plēsējērces.

Parastā tiklērce *Tetranychus urticae* un zemenāju ērce *Phytonemus pallidus* bija visbiežāk atrastie zemeņu kaitēkļi. Tiklērces 1997. un 1999. gadā bija apmēram puse no visiem augēdājiem, kas atrasti uz zemeņu lapām. 1997. gada maijā tās bija pat 67,5% un augustā – 63,2% no kopējā skaita (2. tabula). 1998. gadā to bija nedaudz mazāk – no 10,4 līdz 40,3% (2., 3., 4. tabula). Arī zemenāju ērces

6. tabula. Uz zemeņu lapām konstatēto augēdāju daudzuma izmaiņas sezonas laikā 1998. gadā Pūres Dārzkopības izmēģinājumu stacijā.

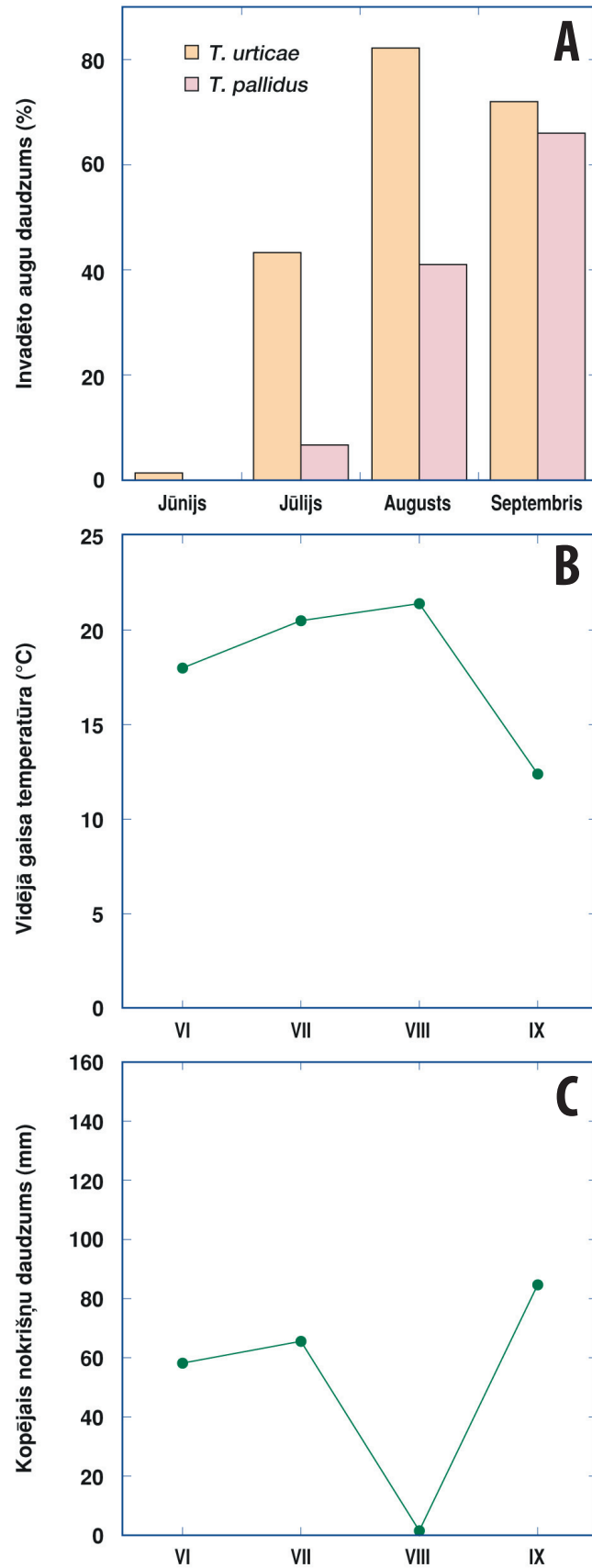
Augēdājs		Maijs	Jūnijs	Jūlijs	Augusts	Septembris
Parastā tīklērce	Procentuāli	33.4 ± 8.6	74.7 ± 8.0	35.2 ± 9.3	14.3 ± 4.5	7.8 ± 3.3
	Uz 1 lapu	4.0 ± 1.5	13.4 ± 3.3	13.7 ± 3.7	7.7 ± 2.0	1.9 ± 0.5
Zemenāju ērces	Procentuāli	3.0 ± 1.0	58.2 ± 5.6	57.9 ± 8.3	56.3 ± 8.0	58.5 ± 5.1
	Uz 1 lapu	2.0 ± 1.0	42.1 ± 7.7	31.0 ± 10.1	31.5 ± 9.9	19.5 ± 4.6
Tripši	Procentuāli	33.6 ± 5.8	41.4 ± 7.8	7.2 ± 1.7	7.3 ± 2.4	2.6 ± 0.2
	Uz 1 lapu	1.2 ± 0.1	1.9 ± .3	1.1 ± 0.2	2.3 ± 0.5	1.0 ± 0.0
Laputis	Procentuāli	1.0 ± 3.3	1.1 ± 1.1	0.2 ± 0.2	2.3 ± 0.8	3.2 ± 0.9
	Uz 1 lapu	1.0 ± 1.0	1.0 ± 0.0	1.0 ± 0.0	1.3 ± 0.2	1.0 ± 0.0
Baltblusiņas	Procentuāli	0.1 ± 0.1	4.0 ± 2.5	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0
	Uz 1 lapu	1.0 ± 0.0	1.0 ± 0.0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0
Cikādes	Procentuāli	7.2 ± 2.0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0
	Uz 1 lapu	1.0 ± 0.0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0
Lapgraužu kāpuri	Procentuāli	4.4 ± 1.5	7.9 ± 4.4	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0
	Uz 1 lapu	1.0 ± 0.2	1.2 ± 0.2	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0

7. tabula. Uz zemeņu lapām konstatēto augēdāju daudzuma izmaiņas sezonas laikā 1999. gadā Pūres Dārzkopības izmēģinājumu stacijā.

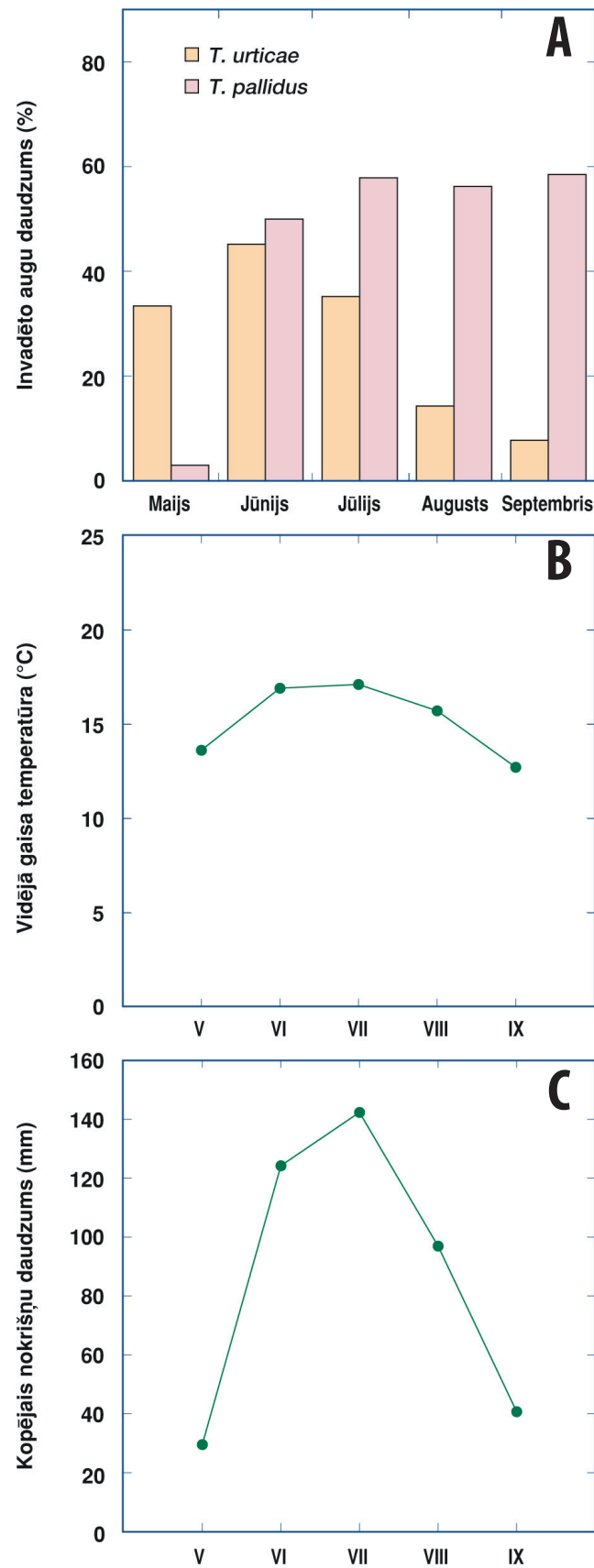
Augēdājs		Maijs 1	Maijs 2	Jūnijs	Jūlijs	Augusts	Septembris
Parastā tīklērce	Procentuāli	10.3 ± 0.9	37.8 ± 11.8	56.5 ± 8.2	60.7 ± 11.3	49.2 ± 5.8	31.4 ± 15.7
	Uz 1 lapu	4.4 ± 0.4	20.4 ± 3.6	32.8 ± 14.7	17.3 ± 5.4	6.4 ± 0.2	3.0 ± 0.4
Zemenāju ērces	Procentuāli	2.2 ± 1.1	14.5 ± 4.2	46.4 ± 8.8	70.3 ± 12.3	46.7 ± 21.7	22.4 ± 7.4
	Uz 1 lapu	5.3 ± 0.3	13.0 ± 4.3	46.5 ± 10.2	142.6 ± 35.6	132.5 ± 46.2	33.2 ± 9.3
Tripši	Procentuāli	2.9 ± 0.2	7.8 ± 1.2	6.1 ± 2.6	12.1 ± 3.6	5.4 ± 2.4	8.6 ± 8.6
	Uz 1 lapu	1.0 ± 0.0	1.1 ± 0.0	1.1 ± 0.1	1.3 ± 0.2	1.0 ± 0.0	1.0 ± 0.0
Laputis	Procentuāli	0 ± 0	2.3 ± 0.8	1.7 ± 1.2	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0
	Uz 1 lapu	0 ± 0	1.0 ± 0.0	1.0 ± 0.0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0
Baltblusiņas	Procentuāli	0 ± 0	0.2 ± 0.2	0 ± 0	0.7 ± 0.7	0 ± 0	0 ± 0
	Uz 1 lapu	0 ± 0	1.0 ± 0.0	0 ± 0	1.0 ± 0.0	0 ± 0	0 ± 0
Cikādes	Procentuāli	1.1 ± 0.7	2.0 ± 1.1	0.6 ± 0.0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0
	Uz 1 lapu	1.2 ± 0.2	1.0 ± 0.0	1.0 ± 0.0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0
Lapgraužu kāpuri	Procentuāli	0.4 ± 0.4	1.2 ± 0.5	3.8 ± 1.5	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0
	Uz 1 lapu	1.0 ± 0.0	1.0 ± 0.0	1.0 ± 0.0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0

atsevišķos mēnešos bija pat 81,3% un 71,2% no kopējā kaitēkļu daudzuma. Vidēji vasaras sākumā to bija 5% līdz 11,5%, bet jūlijā un augustā – ap 40% no visiem uz zemeņu lapām konstatētajiem kaitēkļiem (4. tabula).

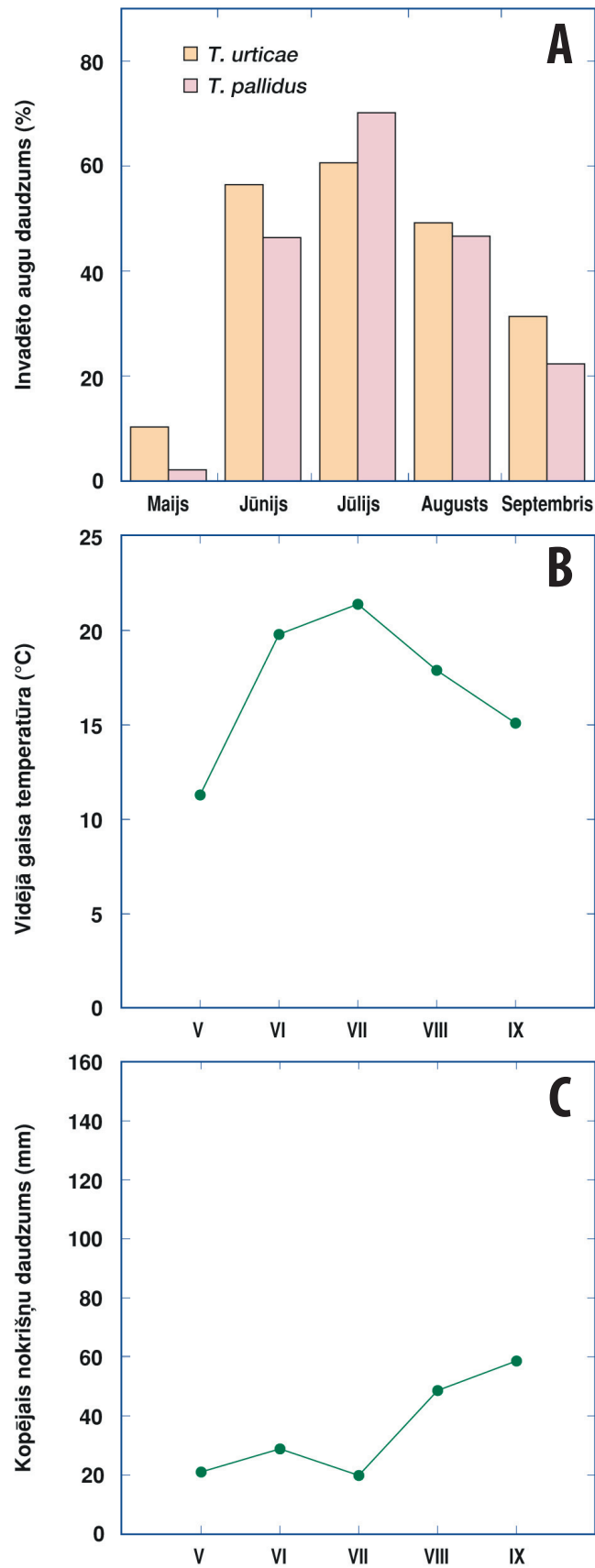
Tīklērču daudzumu ietekmēja zemeņu stādījuma vecums. 1997. gada jūnijā viengadīgajās zemenēs, kas iestādītas iepriekšējā gada rudenī, ar *Tetranychu urticae* bija invadēti tikai 1,4% augu un populācijas blīvums bija viena tīklērce uz vienas lapas, bet divgadīgajās un trīsgadīgajās zemenēs atrada 29,6% un 22,6 % augu ar šiem kaitēkļiem. Jūlijā novēroja strauju tīklērču skaita pieaugumu visos laukos, tomēr viengadīgajā stādījumā to daudzums palielinājās tikai līdz 43,3% ar 25,5 īpatņiem uz vienas lapas, kamēr divgadīgajā – līdz 81,1% ar 62,3 īpatņiem uz lapas, bet trīsgadīgajā – 76,7%



1. attēls. Invadēto augu daudzums (%) ar augēdājercēm lauka izmēģinājumos (A); vidējās mēneša gaisa temperatūras (B) un kopējais mēneša nokrišņu daudzums (C) 1997. gadā Pūres Dārzkopības izmēģinājumu stacijā.



2. attēls. Invadēto augu daudzums (%) ar augēdājercēm lauka izmēģinājumos (A); vidējās mēneša gaisa temperatūras (B) un kopējais mēneša nokrišņu daudzums (C) 1998. gadā Pūres Dārzkopības izmēģinājumu stacijā.



3. attēls. Invadēto augu daudzums (%) ar augēdājercēm lauka izmēģinājumos (A); vidējās mēneša gaisa temperatūras (B) un kopējais mēneša nokrišņu daudzums (C) 1999. gadā Pūres Dārzkopības izmēģinājumu stacijā.

ar 45 īpatņiem uz lapas (5. tabula). Arī zemenāju ērces pirmajā gadā jūlijā bija uz 6,7% augu, bet divgadīgajās – uz 63,5% un trīsgadīgajās – uz 75,5% augu (5. tabula).

1997., 1998. un 1999. gadā bija atšķirīgi klimatiskie apstākļi (1., 2., 3. att.). Tas būtiski ietekmēja tīklērcu populācijas attīstību uz zemenēm. 1997. gadā bija karsts un sauss laiks. Vidējā gaisa temperatūra jūlijā un augustā turējās virs 20 °C, bet nokrišņu daudzums bija neliels – pa visu jūliju nolija tikai 65,6 mm, augustā tikai 1,5 mm. Savukārt, 1998. gada vasara bija vēsa un lietaina. Vidējā gaisa temperatūra jūnijā bija 16,9 °C, jūlijā – 17,1 °C, augustā – 15,7 °C, bet mēneša kopējie nokrišņi jūnijā 124,1 mm, jūlijā – 142,2 mm, augustā – 96,8 mm. Tā kā tīklērcēm ir labvēlīgs karsts un sauss laiks, tad 1997.gadā augustā tās bija invadējušas 82,2% augu, septembrī – 72%, savukārt, 1998. gada augustā – tikai 14,3%, septembrī – 7,8%. Arī populācijas blīvums 1997. gadā ievērojami atšķīrās – jūlijā konstatēja 25,5 tīklērces uz vienas zemeņu lapas, augustā – 27, bet 1998. gada jūlijā 13,7, augustā – 7,7% (5., 6. tabula). 1999. gadā vasaras pirmā puse bija ļoti karsta un bez nokrišņiem. Tīklērcu daudzums jūnijā uz vienas lapas bija vairāk par 30 un inficēti bija 56,5% augu, bet jūlijā – 17,3 tīklērces uz vienas lapas un inficēti 60,7% augu (7. tabula). 1999. gada augustā gaisa temperatūra bija zemāka salīdzinājumā ar 1997. gada augusta temperatūru, bet par diviem grādiem augstāka, nekā 1998. gadā, mitruma daudzums bija vidēji liels. Tā rezultātā, tīklērcu daudzums bija gandrīz 50%, kas ir par 30% mazāk nekā 1997. gadā (5., 7. tabula).

Zemenāju ērcu *Phytonemus pallidus* daudzums visos trijos gados būtiski neatšķīrās. Vienīgi sausais augusts 1997. gadā nedaudz nobremzēja populācijas attīstību rudenī, bet siltais, mitrais pavasaris 1998. gadā paātrināja to augšanas un attīstības sākumu maijā un jūnijā (1. att.). Salīdzinot visus trīs gadus, visvairāk zemenāju ērcu bija 1999. gada jūlijā – 70% invadētu augu ar vidēji 142 ērcēm uz vienas lapas (7. tabula, 3.att.).

Plēsējērces pārstāvēja Phytoseiidae dzimta ar 10 sugām, Anystidae un Cheyletidae – katra ar vienu sugu, Tydeidae - ar divām sugām. Pirmo reizi uz zemenēm Latvijā atrastas 13 plēsējērcu sugas, viena – *Amblyseius barkeri* – reģistrēta pirmo reizi Latvijas faunā. Dominējošās sugas bija

8. tabula. Uz zemeņu lapām konstatēto plēsējērcu daudzuma izmaiņas 1997. un 1998. gada sezonā.

	1997			1998			
	Jūlijs	Augusts	Septembris	Maijs	Jūnijs	Jūlijs	Augusts
<i>Amblyseius agrestis</i>	2	0	11	0	0	0	0
<i>Amblyseius cucumeris</i>	8	10	7	4	0	3	1
<i>Amblyseius bicaudus</i>	1	0	2	1	0	1	1
<i>Amblyseius barkeri</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Amblyseius aurescens</i>	1	0	6	0	9	7	9
<i>Amblyseius zwoelferi</i>	9	0	0	0	1	0	0
<i>Amblyseius herbarius</i>	3	0	0	0	0	5	2
<i>Amblyseius reductus</i>	0	3	0	0	0	0	0
<i>Amblyseius rademacheri</i>	0	13	0	0	1	0	0
<i>Proprioseiopsis okanagensis</i>	0	0	0	0	0	0	4

Anystis baccarum, *Amblyseius cucumeris*, *A. herbarius*, *A. aurescens* un *A. rademacheri*. Plēsējērcu skaits atšķīrās pa gadiem : 1997. gadā trīs mēnešos kopumā ievāca 75 īpatņus, bet 1998. gadā četros mēnešos – 50. Karstais un sausais laiks 1997. gadā bija labvēlīgs plēsējērcu attīstībai.

Divas dominējošas sugas *Amblyseius aurescens* un *A. cucumeris* kopā veidoja 52% no visiem 1997. - 1998. gadā ievāktajiem fitoseīdiem. Šīs plēsējērces dominēja visā pētāmajā laika periodā. Sešas sugas atrada gan 1997. gadā, gan arī 1998.gadā, bet četras – vai nu tikai 1997., vai arī 1998. gadā (8. tabula).

1997. gadā konstatēja 8 Phytoseiidae sugas. No tām, sešas – jūlijā, trīs – augustā un četras – septembrī. Jūlijā dominēja *Amblyseius cucumeris* (33,3%), *A. zwoelferi* (37,5%) un *A. herbarius* (12,5%), augustā – *A. rademacheri* (52%), *A. cucumeris* (40%), bet septembrī – *A. agrestis* (42,3%), *A. cucumeris* (26,9%) un *A. aurescens* (23,1%). Kopumā 1997. gadā dominēja *A. cucumeris* (33,4%), *A. agrestis* (17,3%), *A. rademacheri* (17,3%) (8. tabula).

Arī 1998. gadā ievāca astoņu fitoseīdu sugu pārstāvjus. Trīs sugas ievāca maijā, trīs – jūnijā, četras – jūlijā un piecas – augustā. *A. cucumeris* veidoja 66,6% no visiem maijā konstatētajiem indivīdiem, *A. aurescens* dominēja jūnijā (81,8%), *A. aurescens* (40%), *A. herbarius* (33,3%) un *A. cucumeris* (20%) konstatēti jūlijā, *A. aurescens* (52,9%) un *Propriseiopsis okanagensis* (23,5%) – augustā. Kopumā 1998. gada dominēja *A. aurescens* (50%), *A. cucumeris* (16%) un *A. herbarius* (14%).

Uz zemenēm novēroja arī citus augēdājērcu dabīgos ienaidniekus, piemēram, plēsējtrīpšus Aeolothripidae, plēsējblaktis Anthocoridae, zālāju laupītājblaktis Nabidae, mārītes Coccinellidae, pangodiņus Cecidomyiidae un zeltactiņas Chrysopidae.

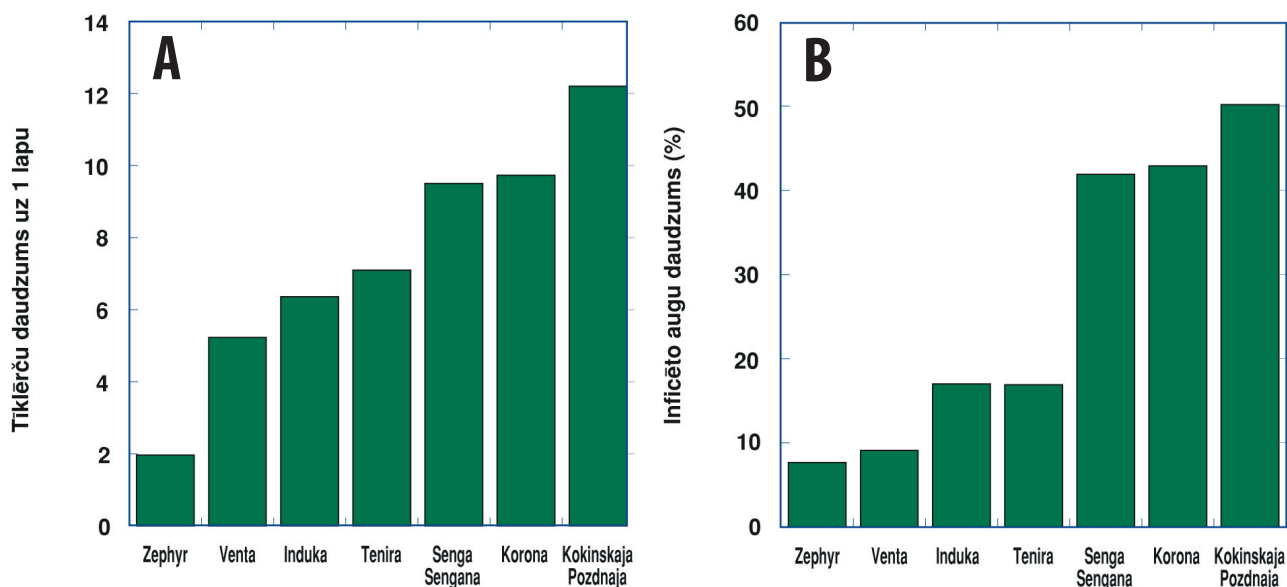
3.2. Dažādu zemeņu šķirņu ieņēmība pret parasto tīklērci *Tetranychus urticae* lauka apstākļos un laboratorijā

Lauka izmēģinājumos 1998. gadā salīdzināja ar parasto tīklērci dabiski inficētu septiņu zemeņu šķirņu ('Venta', 'Zephyr', 'Induka', 'Korona', 'Tenīra', 'Kokinskaja Pozdņaja' un 'Senga Sengana') tīklērcu uzņēmību. Konstatēts, ka neviena no pētītajām šķirnēm nebija pilnīgi rezistentā. Vismazāk inficētas ar tīklērcēm maijā bija vidēji agrā šķirne 'Venta' (13,3%) un vidēji vēlā 'Induka' (18%) (9. tabula). Šīm šķirnēm augēdājērcu skaits uz vienas lapas bija 4,9 īpatņi šķirnei 'Zephyr', 5,2 – 'Tenīra' un 6,7 – 'Senga Sengana'.

Visvairāk inficētu augu bija vidēji agrajai šķirnei 'Korona' (68%) un vidēji vēlajai šķirnei 'Kokinskaja Pozdņaja' (63%), attiecīgi ar 12,3 un 9,8 tīklērcēm uz vienas lapas. Tā kā 1998. gada jūlijs un augusts bija auksts un lietains, kas ir nelabvēlīgi apstākļi tīklērcu populācijas attīstībai, tad visu šķirņu inficētība ar tīklērcēm samazinājās, izņemot šķirni 'Senga Sengana'. Augustā trīs šķirnes 'Venta', 'Zephyr' un 'Induka' bija pat pilnīgi brīvas no tīklērcēm, bet šķirnēm 'Korona', 'Tenīra' un 'Senga Sengana' to daudzums uz vienas lapas bija samazinājies divas reizes (9. tabula). Aprēķinot vidējos rādītājus pa visiem trīs mēnešiem kopā, konstatēja, ka visuzņēmīgākās pret tīklērcēm ir šķirnes

9. tabula. Dažādu zemeņu šķirņu invadētība ar tīklērci lauka apstākļos 1998. gadā un 1999. gada maijā Pūres Dārzkopības izmēģinājumu stacijā.

Laiks		Zephyr	Venta	Induka	Tenira	Senga Sengana	Korona	Kokinskaja Pozdņaja
1998.								
V	Inficētie augi (%)	22.0 ± 3.7	13.3 ± 3.3	18.0 ± 0.0	22.0 ± 4.9	31.0 ± 0.0	68.0 ± 7.4	63.0 ± 0.0
	Ērču skaits uz lapu	4.9 ± 1.3	11.0 ± 4.7	10.8 ± 0.0	5.2 ± 3.0	6.7 ± 0.0	12.3 ± 2.9	9.8 ± 0.0
VII	Inficētie augi (%)	1.0 ± 1.0	14.0 ± 1.6	33.0 ± 6.0	21.3 ± 3.0	71.0 ± 0.0	52.7 ± 0.0	48.6 ± 8.0
	Ērču skaits uz lapu	1.0 ± 0.0	10.3 ± 4.4	8.3 ± 1.8	7.2 ± 1.3	15.4 ± 0.0	11.4 ± 0.0	13.0 ± 2.5
VIII	Inficētie augi (%)	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	7.5 ± 2.5	23.8 ± 1.5	8.1 ± 3.2	39.0 ± 4.3
	Ērču skaits uz lapu	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	3.3 ± 0.9	6.6 ± 1.9	5.4 ± 3.2	13.8 ± 2.7
1999.								
V	Inficētie augi (%)	5.0 ± 3.4	21.7 ± 7.5	67.8 ± 6.6	25.0 ± 4.0	86.7 ± 4.9	55.3 ± 8.1	8.3 ± 4.0
	Ērču skaits uz lapu	3.7 ± 0.0	17.2 ± 0.0	24.2 ± 5.0	10.3 ± 1.9	31.7 ± 0.0	21.5 ± 6.1	30.2 ± 0.0

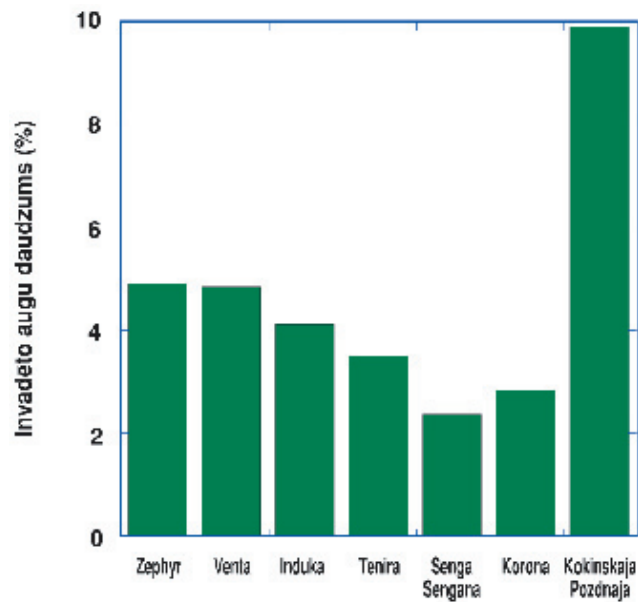


4. attēls. Dažādu zemeņu šķirņu invadētība ar parasto tīklērci (*Tetranychus urticae*) lauka apstākļos 1998. gadā Pūres Dārzkopības izmēģinājumu stacijā. A, invadēto zemeņu augu daudzums (%); B, tīklērcu skaits uz vienu lapu. Parādīti vidējie rādītāji pa 3 mēnešiem.

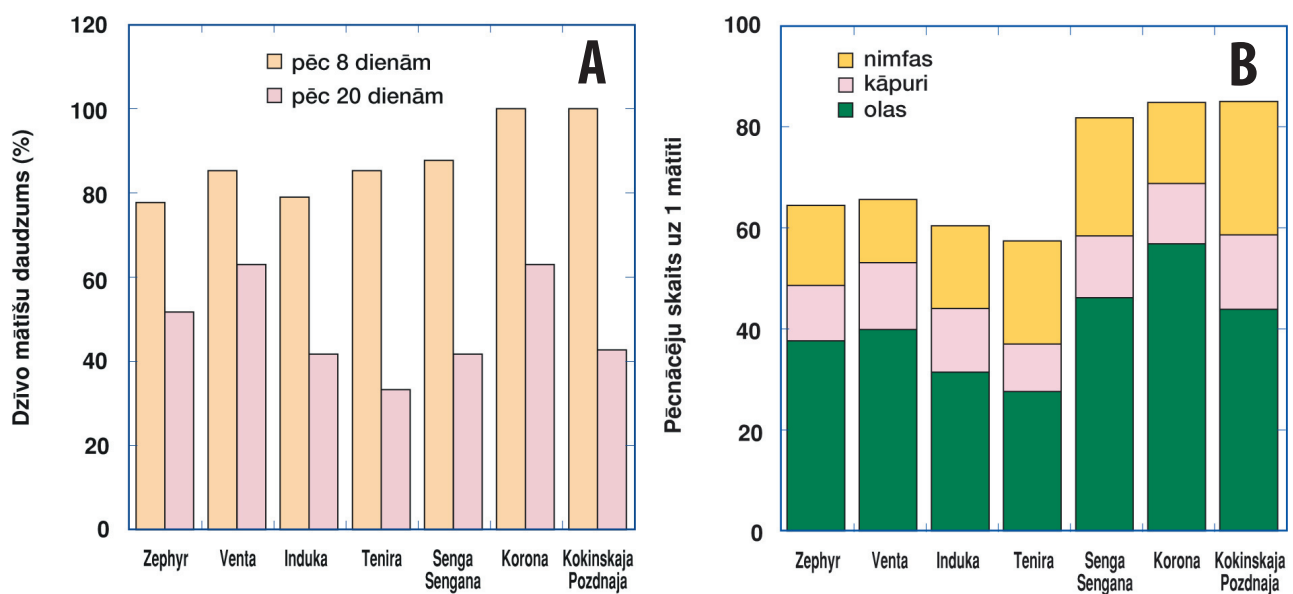
‘Kokinskaja Pozdņaja’ (50,2%), ‘Korona’ (42,9%) un ‘Senga Sengana’ (41,9%), bet ‘Zephyr’ (7,67%) un ‘Venta’ (9,11%) ir visizturīgākās (4., 5. att.).

Pārbaudīja arī, vai atšķiras plēsējērcu daudzums uz dažādām šķirnēm. Lai arī to skaits uz zemenēm nebija liels, vidēji viens īpatnis uz lapas un invadēti 2,4 līdz 9,9% augu, nelielas atšķirības starp šķirnēm tomēr varēja novērot. Izrādījās, ka vismazāk to ir uz divām pret tīklērcēm neizturīgajām šķirnēm ‘Senga Sengana’ (2,4%) un ‘Korona’ (2,8%). Savukārt, uz trešās uzņēmīgās šķirnes ‘Kokinskaja Pozdņaja’ bija visvairāk plēsējērcu – 9,9% augu. Relatīvi rezistentajām šķirnēm ‘Zephyr’ un ‘Venta’, kā arī vidēji izturīgajām ‘Tenira’ un ‘Induka’ ar plēsējērcēm bija invadēti 3,5 - 4,9% augu (5. att.).

Laboratorijas izmēģinājumā uz lauka iepriekš pētītās septiņas zemeņu šķirnes mākslīgi invadējot ar parasto tīklērci konstatēja, ka pēc astoņām dienām tikai uz divām šķirnēm - ‘Korona’

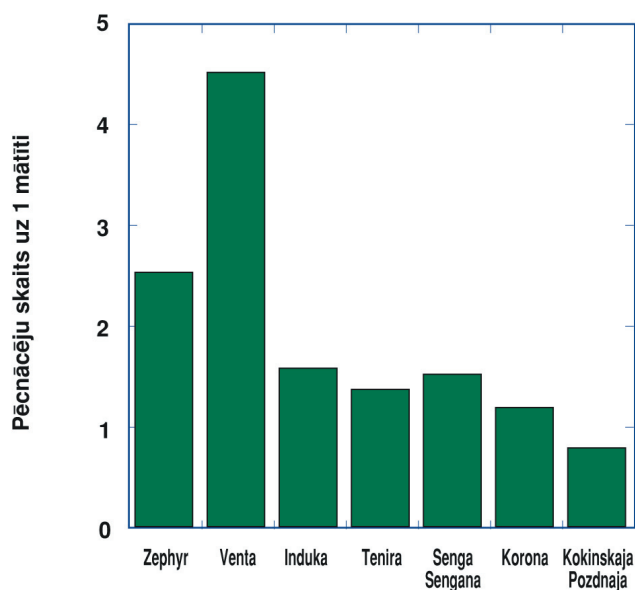


5. attēls. Dažādu zemeņu šķirņu invadētība ar plēsējercēm lauka apstākļos 1998. un 1999. gadā Pūres Dārzkopības izmēģinājumu stacijā. Parādīti vidējie rādītāji pa 2 gadiem.



6. attēls. Dzīvo mātīšu daudzums (%) uz dažādu zemeņu šķirņu lapām (A) un pēcnācēju skaits uz 1 mātīti pēc 20 dienām (B),

un 'Kokinskaja Pozdnaja' visas uzlaistās mātītes bija dzīvas. Uz 'Zephyr' un 'Induka' bojā gājušas vai pazudušas bija attiecīgi 22,3% un 21,0% tiklērču. Uz pārējām šķirnēm bija palikuši vairāk nekā 85% tiklērču mātīšu. Divdesmitajā dienā vismazākais to skaits bija uz 'Tenīra' (33,3%), 'Induka' un 'Senga Sengana' (41,7%), vislielākais – 63% uz 'Venta' un 'Korona' (6.A att.). Kopējais pēcnācēju skaits dažādās attīstības stadijās uz vienu mātīti divdesmitajā dienā pēc invadēšanas variēja no 59,4 īpatņiem šķirnei 'Tenīra' līdz 85,3 šķirnei 'Kokinskaja Pozdnaja'. Pie tam, 'Senga Senga', 'Korona' un 'Kokinskaja Pozdnaja' uzrādīja līdzīgus rezultātus – apmēram 85 pēcnācēji, bet pārējās četras šķirnes



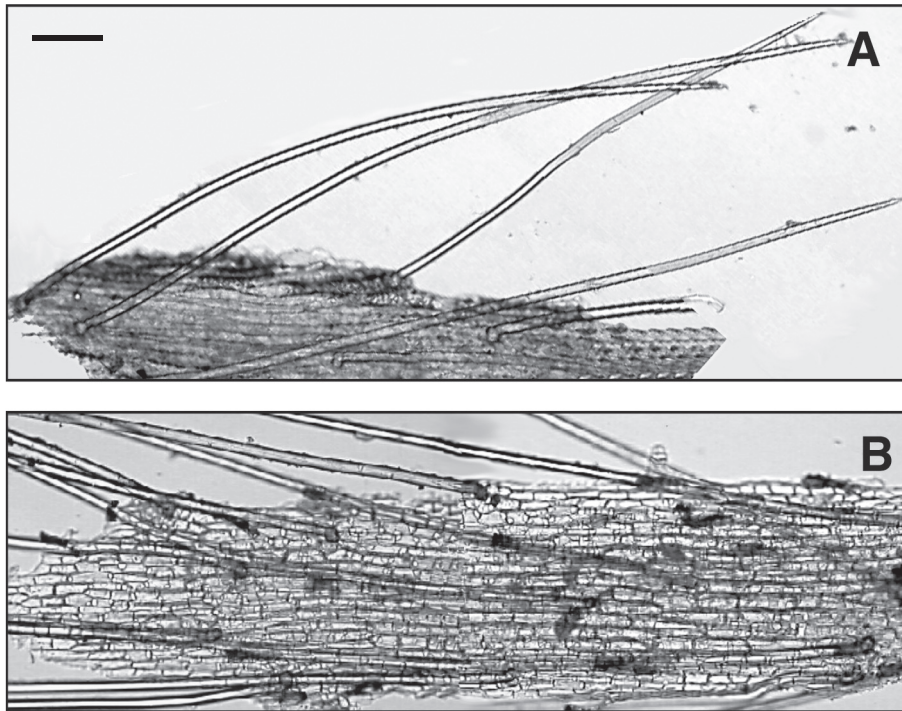
7. attēls. Bojā gājušo tīklērcu daudzums (% no kopējā pēcncēju skaita) uz dažādu šķirņu zemeņu lapām.

– no 59,4 līdz 67,0 (6.B att.). Aprēķinot bojāgājušo pēcncēju skaitu, konstatēts, ka vismazāk to bija uz šķirnēm ‘Korona’ un ‘Kokinskaja Pozdņaja’ – ap vienu procentu no kopējā pēcncēju skaita, bet visvairāk – šķirnēm ‘Venta’ (4,5%) un ‘Zephyr’ (2,5%) (7. att.). Populācijas attīstības temps, ko raksturo kopējais protonimfu, kāpuru un olu daudzums, parādīja, ka vislielākais tas bija ‘Kokinskaja Pozdņaja’ – kopā 41,1, bet vismazākais – šķirnēm ‘Venta’ (25,7), ‘Zephyr’ (26,8). Savukārt vislielākais olu skaits bija šķirnei ‘Korona’ – 56,85, divas reizes mazāk – šķirnei ‘Tenīra’ (27,6), bet, šķirnēm ‘Zephyr’, ‘Venta’, ‘Induka’ – virs 30, ‘Senga Sengana’, ‘Kokinskaja Pozdņaja’ – virs 40 (6.B att.).

3.3. Lapu matiņu iespējamā saistība ar zemeņu izturību pret tīklērci

Pētīja septiņu zemeņu šķirņu – ‘Venta’, ‘Zephyr’, ‘Induka’, ‘Korona’, ‘Tenīra’, ‘Kokinskaja Pozdņaja’ un ‘Senga Sengana’ lapu morfoloģiskās īpatnības – to lapu plātņu un lapu kātu viensūnas un daudzšūnu matiņus jeb trihomus. Varēja atšķirt divu veidu matiņus. Uz visu zemeņu lapām un kātiem novēroja tievus, 0,8 līdz 1,0 mm garus, vienkāršus, nezarotus **viensūnas** matiņus ar smailu galu, kas pārsvarā bija izvietoti uz lapu malām un dzīslām, galvenokārt lapas apakšpusē (8. att.). Līdztekus viensūnas matiņiem, uz lapām bija arī **daudzšūnu** dziedzermatiņi 0,04 līdz 0,05 mm garumā, kas sastāvēja no vienas epidermālās pamatsūnas, 4 līdz 5 kāta šūnām un vienas iegarenas galviņas šūnas.

Vienkāršo matiņu daudzumu uz dažādām šķirnēm noteica divas reizes – jūnijā siltumnīcā augušām zemenēm un oktobrī – lauka zemenēm (10., 11. tabula). Pirmajā mērīšanas reizē lielāku matiņu daudzumu novēroja tīklērcu uzņēmīgajām šķirnēm ‘Senga Sengana’, ‘Kokinskaja Pozdņaja’, ‘Korona’ lapu apakšpusēs. Tomēr, šī sakarība nebija spēkā vairākām šķirnēm ar daļēju rezistenci/



8. attēls. Vienšūnas matiņi uz zemeņu šķirņu 'Korona' (A) un 'Zephyr' (B) lapām. Nogrieznis 0.1 mm.

10. tabula. Vienšūnas trihomu daudzums uz siltumnīcā augušu dažādu šķirņu zemeņu lapu abām pusēm.

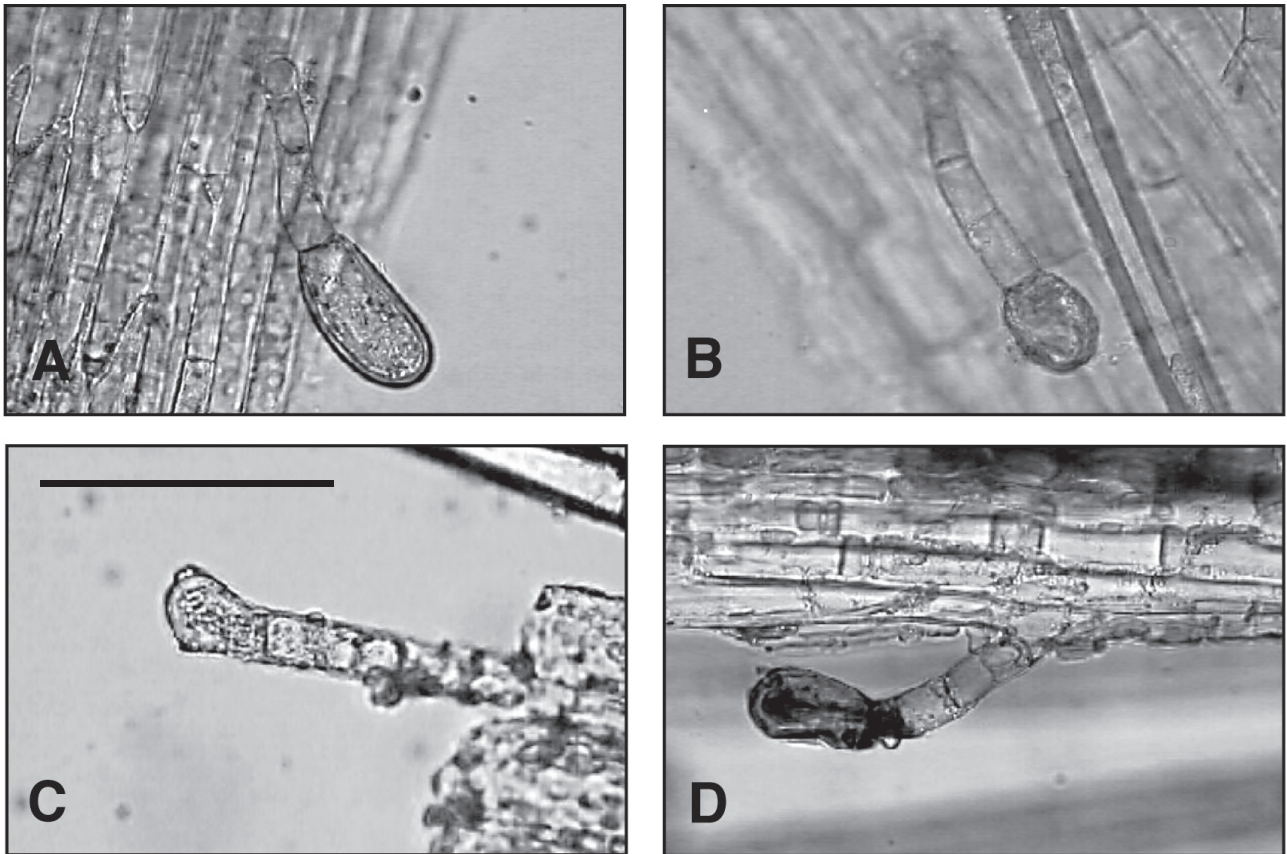
Zemeņu šķirne	Izturība pret tiķlērci	Trihomu skaits uz 1 cm ²	
		lapas apakšpusē	lapas virspusē
Senga Sengana	uzņēmīga	309 ± 38	0
Kokinskaja Pozdņaja	uzņēmīga	289 ± 21	0
Korona	uzņēmīga	217 ± 17	1
Venta	izturīga	200 ± 26	15 ± 4
Zephyr	izturīga	188 ± 21	22 ± 4
Tenira	izturīga	174 ± 18	2 ± 1
Induka	izturīga	85 ± 13	0

11. tabula. Vienšūnas trihomu daudzums uz lauka augušu Zephyr un Korona zemeņu šķirņu dažādu lapu abām pusēm.

Lapas novietojums	Zephyr		Korona	
	lapas apakšpusē	lapas virspusē	lapas apakšpusē	lapas virspusē
jaunā augšējā lapa	232 ± 15	37 ± 4	132 ± 20	0.3
vecā apakšējā lapa	244 ± 20	29 ± 5	62 ± 9	3 ± 2

uzņēmību. Savukārt, rudenī salīdzinot uz lauka augušo relatīvi rezistentās šķirnes 'Zephyr' un uzņēmīgās 'Korona' augu lapas, konstatēja, ka uz 'Zephyr' ir gandrīz divas reizes vairāk trihomu gan uz jaunajām, gan vecākajām lapām nekā uz 'Korona'. Abos pētījumos novēroja, ka uz lapas virspuses matiņu skaits bija ļoti neliels, bet to vairāk bija uz rezistentajām šķirnēm.

Daudzšūnu matiņu daudzums un krāsa bija atšķirīga augu audu kultūrās un siltumnīcā augušām

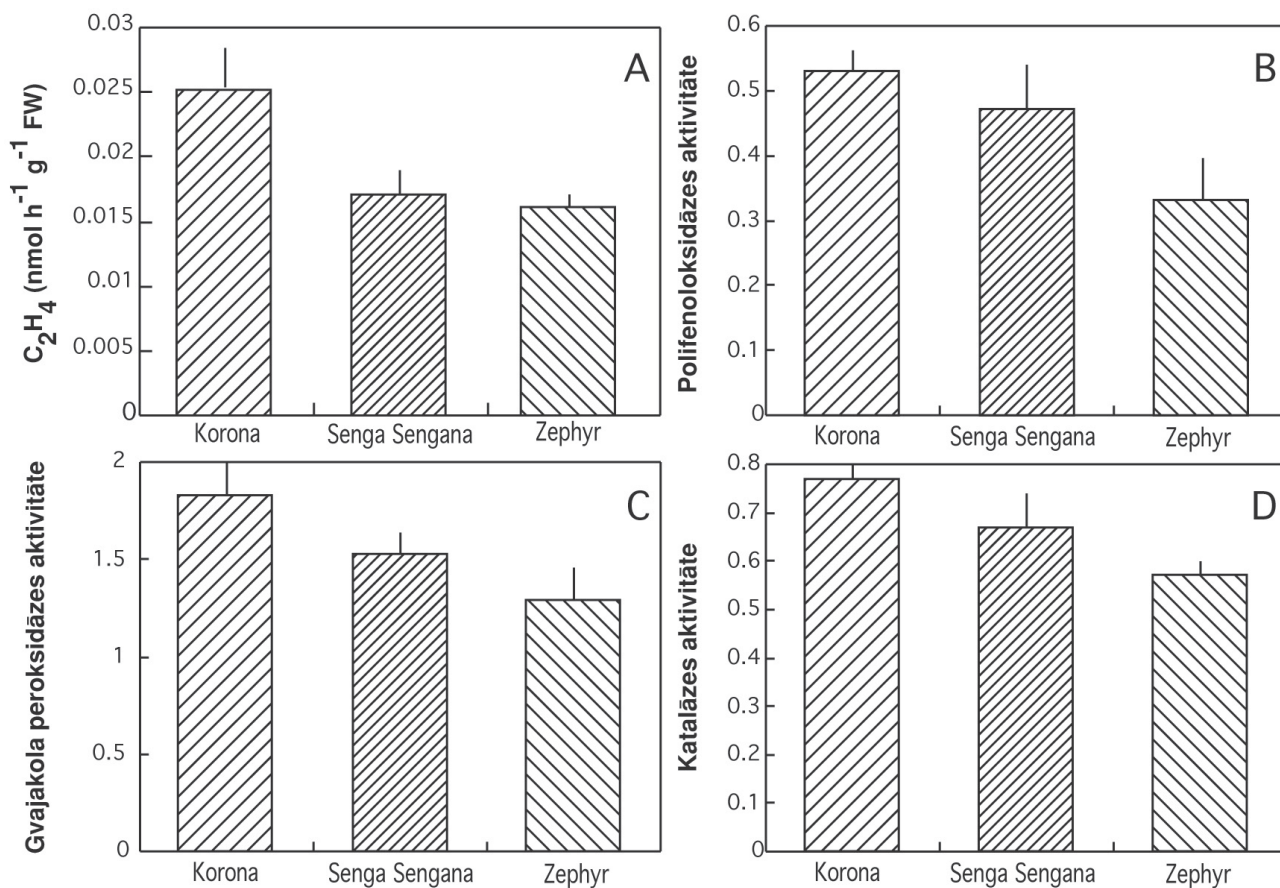


9. attēls. Dziedzermatiņi uz zemeņu šķirņu 'Korona' (A) un 'Zephyr' (B) augu lapām, kas audzēti audu kultūrā un uz zemeņu šķirņu 'Korona' (C) un 'Zephyr' (D) augu lapām, kas audzēti siltumnīcā. Nogrieznis 0.1 mm.

zemenēm (9. att.). *In vitro* augiem dziedzermatiņu daudzums uz lapām bija neliels un galviņas šūnas sekrēts bija bezkrāsains. Siltumnīcas zemenēm dziedzermatiņu daudzums bija lielāks un galviņas krāsojums – tumši sarkanbrūns, it īpaši, rezistentajai šķirnei 'Zephyr'. Iekrāsojot ar FeCl_3 apstiprinājās pieņēmums, ka trihomos atrodas dihidrofenola savienojumi (katehofenoli), jo matiņu sekrēts nokrāsojās zilā krāsā. Lapu apstrādājot ar gvajakola šķīdumu, dziedzermatiņi sākotnēji atkrāsojās, bet, pievienojot H_2O_2 , tie nokrāsojās zili, tādējādi pierādot peroksidāzes klātbūtni.

3.4. Konstitutīvās atbildes reakcijas zemenēm ar dažādu uzņēmību pret tīklērcēm

Konstitutīvās (neinducētās) aizsargreakcijas raksturojot *in vitro* audzētos augos pret tīklērcēm uzņēmīgajās šķirnēs 'Korona', 'Senga Sengana' un rezistentajā šķirnē 'Zephyr', konstatēja, ka oksidatīvo fermentu – gvajakola peroksidāzes, polifenoloksidāzes, kā arī pretoksidatīvā fermenta katalāzes aktivitāte un etilēna sintēzes intensitāte bija augstāki uzņēmīgajai šķirnei 'Korona' (10. att). Tomēr tikai etilēna izdalīšanās intensitāte bija statistiski būtiski atšķirīga.



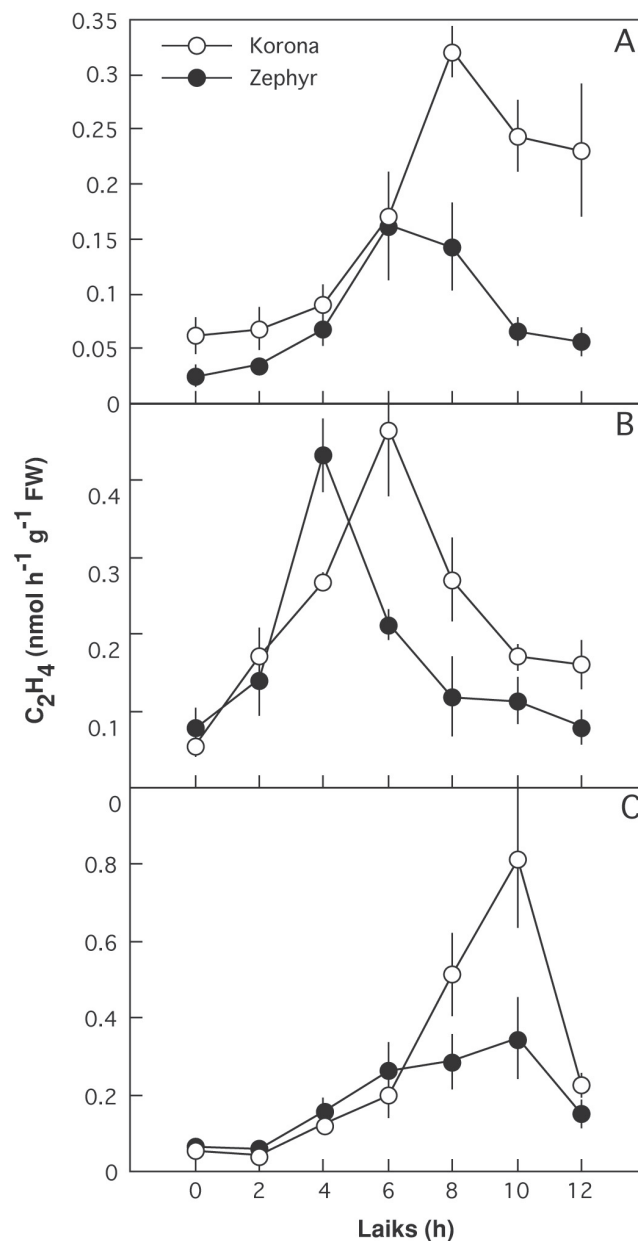
10. attēls. Etilēna veidošanās intensitāte (A), polifenoloksidāzes aktivitāte (B), peroksidāzes aktivitāte (C), katalāzes aktivitāte (D) dažādu šķirņu zemeņu mikroaugos, kas auguši audu kultūrā.

3.5. Ievainojuma inducētās aizsargreakcijas zemenēm ar dažādu uzņēmību pret tīklērci

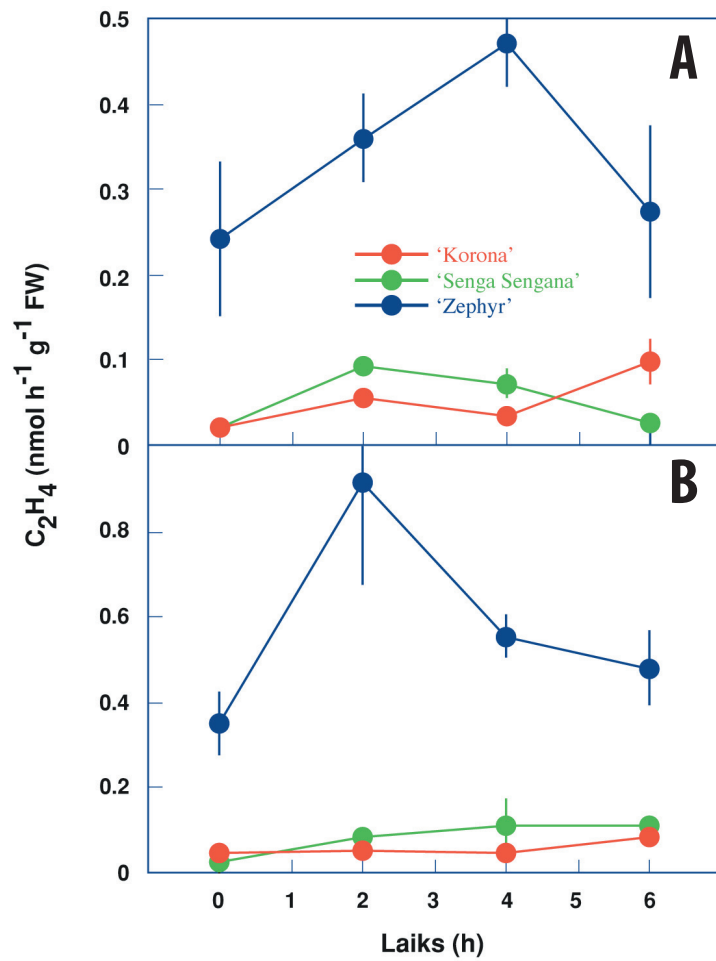
Mehāniski ievainojumi un ķīmiskas vielas ir abiotiskie stresa faktori, kas rada auga audos fizioloģiskus traucējumus, izraisot etilēna sintēzes pieaugumu un oksidatīvo fermentu aktivitātes izmaiņas.

Etilēna sintēzes intensitāti noteica optimālos apstākļos siltumnīcā augušie augiem ievainojuma un ķīmiskā stresa rezultātā. Etilēna izdalīšanās intensitāte abu šķirņu augu norautās lapās (kontrolē) pirmajās sešs stundās bija līdzīga, bet maksimālais izdalītā etilēna daudzums bija divas reizes mazāks relatīvi izturīgajai šķirnei 'Zephyr' (11.A att.). Līdzīgi rezultāti iegūti, norautās zemeņu lapas apstrādājot ar 80 mmol l⁻¹ H₂O₂ šķīdumu, kas stimulē oksidatīvo stresu (11.C att.). Toties vienāds maksimālais izdalītā etilēna daudzums bija abu šķirņu zemeņu norautām lapām, kas ievainotas saduršot, lai arī 'Zephyr' tas parādījās par divām stundām ātrāk t.i. pēc četrām stundām (11.B att.). H₂O₂ apstrādes rezultātā inducētā stresa etilēna daudzums abām šķirnēm izdalījās divas reizes vairāk nekā kontroles variantā, pie tam pirmo divu stundu laikā konstatēta *lag* fāze, bet etilēna izdalīšanās maksimums bija novērojams tikai pēc desmit stundām (11.C att.). Šie augi bija auguši optimālos apstākļos siltumnīcā ar dabīgo fotoperiodu un optimālu temperatūras režīmu. Nākošajā eksperimentā izmantoti augi,

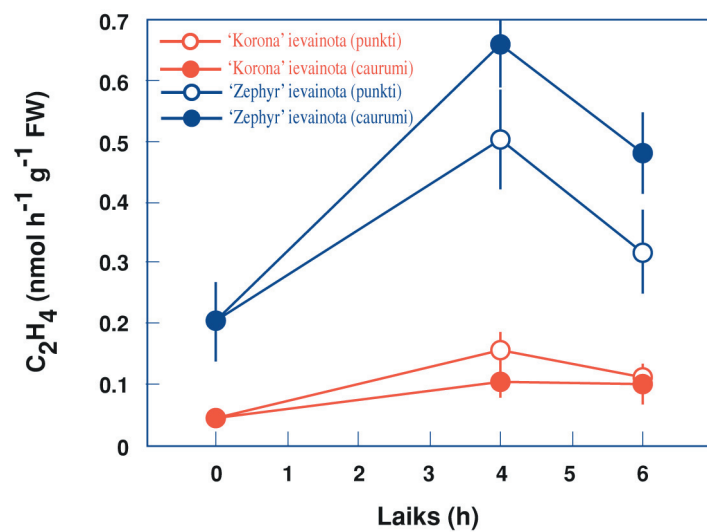
kam pirms mehāniskās ievainošanas izraisīts abiotiskais stress, nenodrošinot pietiekami optimālus audzēšanas apstākļus. Uz sekojošo stresu tie modulēja pretēju atbildes reakciju, kas liecina, ka etilēna sintēzes regulācijā šajā gadījumā piedalās dažādas endogēnās signālu pārnese sistēmas. Atdalot lapas no auga, kā arī ievainojot lapu audus ar adatu, jau pēc vienas stundas inkubācijas perioda 'Zephyr' uzrādīja lielāku etilēna izdalīšanās intensitāti, nekā 'Korona' un 'Senga Sengana' (12. att.). Ievainojuma inducētā etilēna sintēze paātrināja maksimuma sasniegšanu un divkārti pastiprināja etilēna sintēzi 'Zephyr', jo kontroles variantā sintēzes maksimumu konstatēja pēc četrām stundām pēc ievainošanas, savukārt, etilēna sintēzes maksimums 'Zephyr' bija vērojams jau pēc divām stundām. Pēc etilēna sintēzes maksimuma sasniegšanas producētā etilēna daudzums divu nākamo stundu laikā strauji



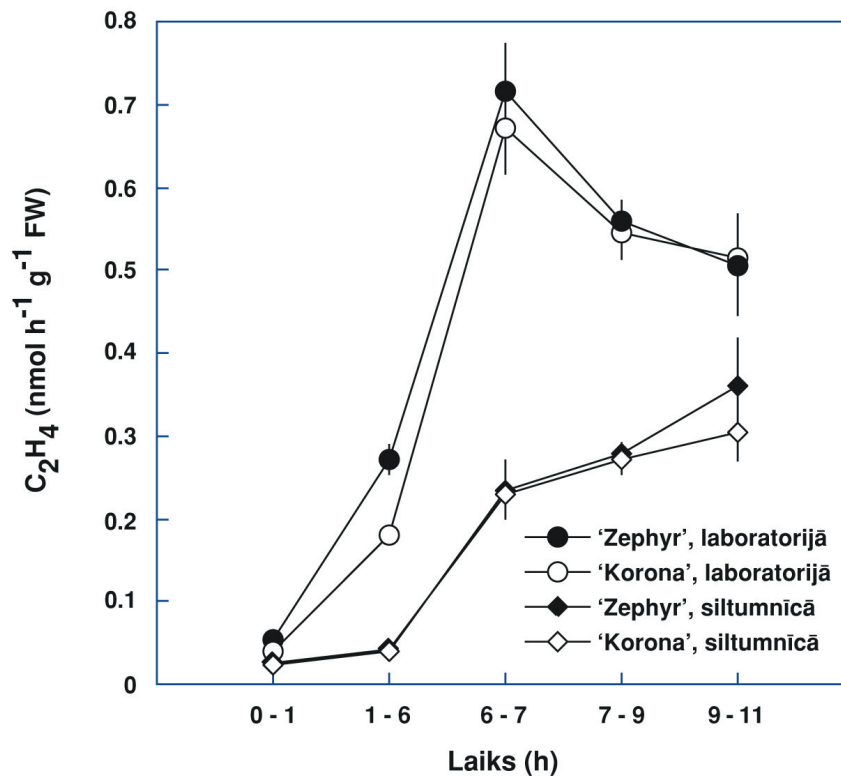
11. attēls. Etilēna izdalīšanās intensitātes dinamika siltumnīcas apstākļos augušu zemeņu augu lapās. Etilēna veidošanās inducēta ar lapu atdalīšanu (A), lapu atdalīšanu un mehānisku ievainošanu sadurstot (B), lapu atdalīšanu un apstrādi ar ūdeņraža peroksīdu (C).



12. attēls. Etilēna izdalīšanās intensitātes dinamika laboratorijas apstākļos augušu zemeņu augu lapās. Etilēna veidošanās inducēta ar lapu atdalīšanu (A), lapu atdalīšanu un mehānisku ievainošanu (B).



13. attēls. Etilēna izdalīšanās intensitātes dinamika laboratorijas apstākļos augušu zemeņu augu neatdalītās lapās. Etilēna veidošanās inducēta ar lapu saduršīšanu vai sacaurumošanu.



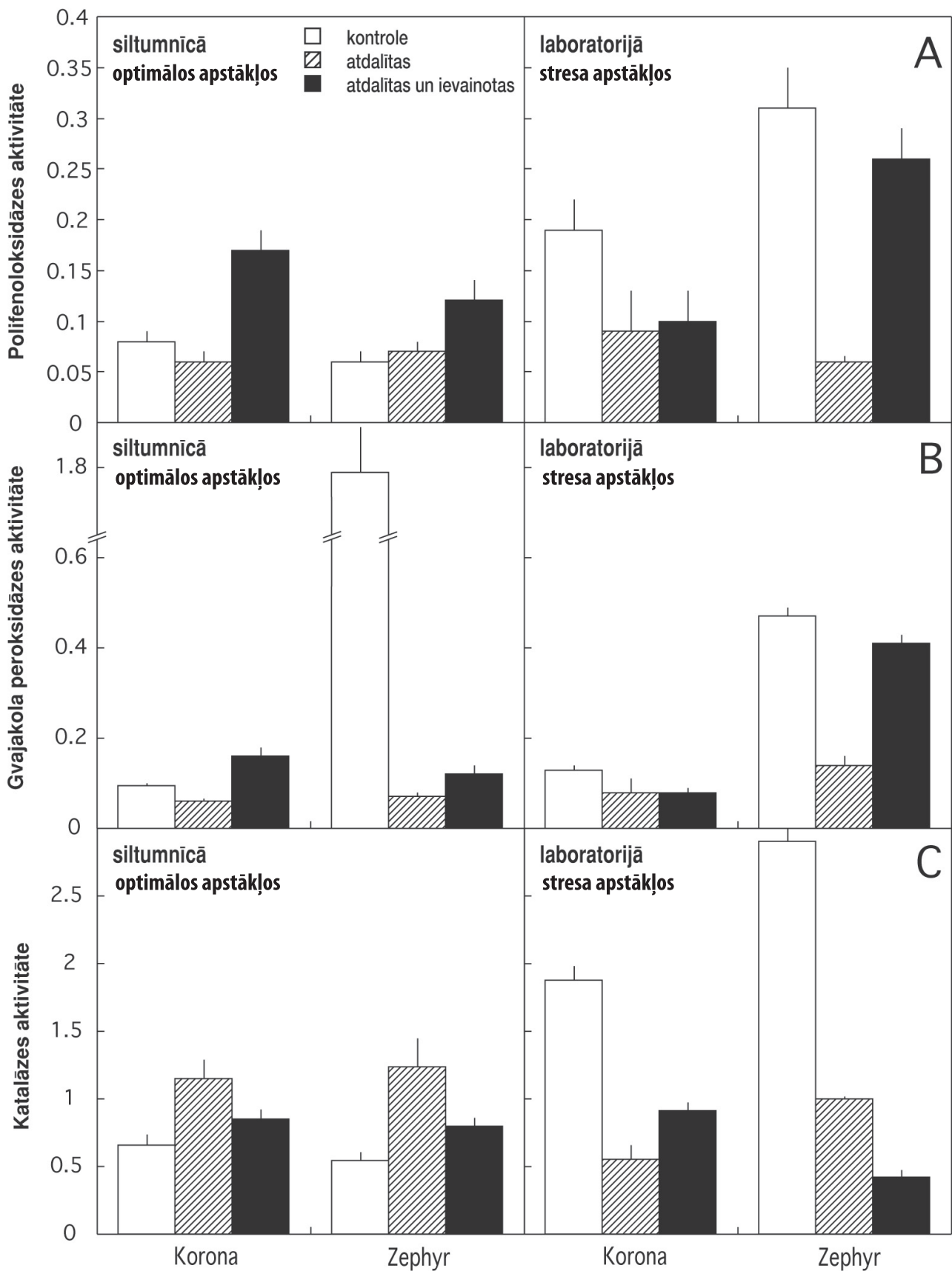
14. attēls. Etilēna izdalīšanās intensitātes dinamika lapu diskos no laboratorijas apstākļos augušiem vai siltumnīcas apstākļos augušiem zemeņu augiem.

samazinājās un arī laikā no ceturttā līdz sestajai stundai tas pakāpeniski turpināja samazināties.

'Senga Sengana' audu ievainojuma gadījumā novēroja pakāpenisku etilēna sintēzes palielināšanos visu sešu eksperimenta stundu laikā, savukārt, kontroles variantā nelielu etilēna sintēzes maksimumu konstatēja pēc divām stundām, bet pēc sešām etilēna sintēze bija atgriezusies sākotnējā līmenī. 'Korona' kontroles variantā uzrādīja etilēna sintēzes maksimumu pēc sešām stundām, bet ievainojuma gadījumā pirmās četras stundas etilēna izdalīšanās bija minimāla un tikai pēdējo divu stundu laikā tā nedaudz palielinājās (12. att.).

Tātad, no šķirnes 'Zephyr' lapām izdalās 2,5 līdz 15 reizes vairāk etilēna salīdzinot ar 'Korona' un 'Senga Sengana'. Papildus sadurstat norautās lapas šī atšķirība palielinājās vēl vairāk. Lai parliecinātos, vai etilēna izdalīšanās atšķirības nav artefakts, ko izraisa lapas noraušana, izmēģināja etilēna noteikšanu no auga nenorautai lapai, vispirms to ievainojot sadurstat vai izgriežot caurumus ar korķurbi. Iegūtie rezultāti apliecināja jau iepriekš iegūto likumsakarību starp rezistentu un uzņēmīgo šķirni. Šķirnei 'Zephyr' etilēna izdalīšanās maksimums gan sadurstatās, gan sacaurumotās lapās bija pēc četrām stundām, pie tam, sacaurumojot tā izdalīšanās intensitāte bija lielāka. Šķirnei 'Korona' maksimālais etilēna daudzums arī sintezējās pēc četrām stundām, bet tā izdalīšanās intensitāte bija gandrīz sešas reizes mazāka nekā 'Zephyr' (13. att.).

Atsevišķā eksperimentā pārbaudīja, vai no šķirnes atkarīgā etilēna izdalīšanās ir saistīta ar lapas veselumu. Lapu diskus no optimālos un stresa apstākļos augušām zemenēm uzrādīja dažādu etilēna



15. attēls. Polifenoloksidāzes aktivitāte (A), peroksidāzes aktivitāte (B), katalāzes aktivitāte (C) pret tīklērcēm izturīgas šķirnes 'Zephyr' un uzņēmīgas šķirnes 'Korona' lapās to noraušanas un ievainošanas ietekmē siltumnīcā (optimālos apstākļos) un laboratorijā (stresa apstākļos) augušiem augiem.

izdalīšanos, bet nebija novērojama būtiska atšķirība starp šķirnēm. Nelabvēlīgos apstākļos augušu 'Zephyr' un 'Korona' šķirņu zemeņu lapu diski etilēna sintēzes intensitātes maksimumu sasniedza pēc 6 līdz 7 stundām un pakāpeniski samazinājās turpmākajā laikā. Labvēlīgos apstākļos augušu zemeņu lapu diski etilēna sintēze pakāpeniski palielinājās visu inkubēšanas laiku – 12 stundas (14. att.).

Polifenoloksidāzes aktivitāte zemeņu lapās bija atkarīga no šķirnes, apstrādes veida (lapu noraušana vai noraušana un ievainošana), kā arī no augšanas apstākļiem. Kontroles varianta augiem, audzētiem abiotiskā stresa apstākļos, bija lielāka polifenoloksidāzes aktivitāte nekā optimālos apstākļos siltumnīcā augušajiem (15.A att.). Lapu noraušana abu šķirņu zemenēm, kas augušas siltumnīcā, izraisīja nelielas polifenoloksidāzes izmaiņas. Turpretim lapu ievainošana sadurstat izraisīja būtisku polifenoloksidāzes aktivitātes palielināšanos, it īpaši, uzņēmīgajai šķirnei 'Korona'. Pretējus rezultātus novēroja stresa apstākļos augušiem augiem. Lapu noraušana izraisīja ievērojamu polifenoloksidāzes aktivitātes pieaugumu abām šķirnēm, bet sadurstišanas rezultātā polifenoloksidāzes aktivitāte palielinājās tikai izturīgajai šķirnei 'Zephyr', bet 'Korona' – nemainījās.

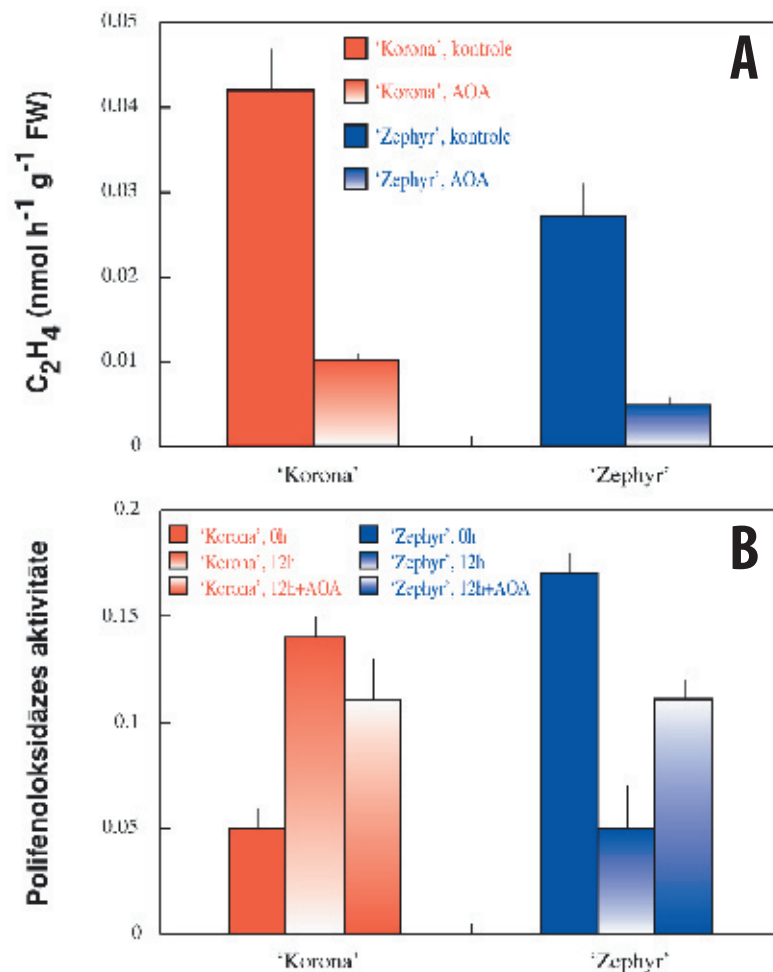
Līdzīgas izmaiņas lapu noraušana un ievainošana izraisīja gvajakola peroksidāzes aktivitātes izmaiņas, izņemot rezistentās šķirnes 'Zephyr' kontroles lapās, kur bija raksturīga augsta peroksidāzes aktivitāte (15.B att.).

Katalāzes aktivitāte optimālos apstākļos audzētiem augiem nebija atkarīga no šķirnes. Tomēr lapu noraušanas rezultātā tā palielinājās, bet lapu papildus ievainošana nobremzēja šo pieaugumu. Tāpat kā polifenoloksidāze, arī katalāze bija aktīvāka kontroles augiem, kas auguši abiotiska stresa nekā optimālos apstākļos. Noraujot vai noraujot un ievainojot šo augu lapas, konstatēja katalāzes aktivitātes samazināšanos, kas bija izteiktāka relatīvi rezistentajai šķirnei 'Zephyr' (15.C att.).

3.6. Iespējamie aizsargreakciju regulācijas mehānismi zemenēm

Lai noskaidrotu, kā notiek aizsargreakciju regulācija zemenēm ar dažādu ieņēmību pret parasto tīklērci, veica vairākus eksperimentus ar augiem, kas apstrādāti ar dažādiem fizioloģiski aktīviem savienojumiem – etilēna darbības inhibitoriem aminooksietīkskābi (AOA), 1-metilciklopropānu (MCP), kā arī ar metiljasmonātu (MeJ) un H_2O_2 .

Aminooksietīkskābe (AOA) bloķē 1-aminociklopropāna-1-karbonskābes (ACKS) biosintēzi, kas inhibē etilēna darbību. Pēc apstrādes ar AOA 'Zephyr' un 'Korona' šķirņu zemenēm novēroja etilēna sintēzes intensitātes samazināšanos, salīdzinot ar neapstrādātiem kontroles augiem (16.A att.). Polifenoloksidāzes aktivitātes izmaiņas AOA ietekmē pēc 12 stundu inkubācijas salīdzinātas ar diviem kontroles augu variantiem - neapstrādātiem augiem un neapstrādātiem augiem, kas 12 stundas inkubēti mitrā kamerā. Polifenoloksidāzes aktivitāte tīklērcu uzņēmīgās šķirnes 'Korona' apstrādātajās lapās bija vairāk kā divas reizes lielāka nekā kontroles augos, bet mazāka nekā lapās, kas bez apstrādes inkubētas 12 stundas. Izturīgajai šķirnei 'Zephyr' vislielākā PPO aktivitāte bija



16. attēls. Etilēna biosintēzes inhibitora AOA ietekme uz etilēna veidošanos (A) un polifenoloksidāzes aktivitāti (B) atdalītās zemeņu lapās. Atdalītās lapas inkubēja 2 mM aminooksietilšķābē (AOA) 4 h (A) vai 12 h (B).

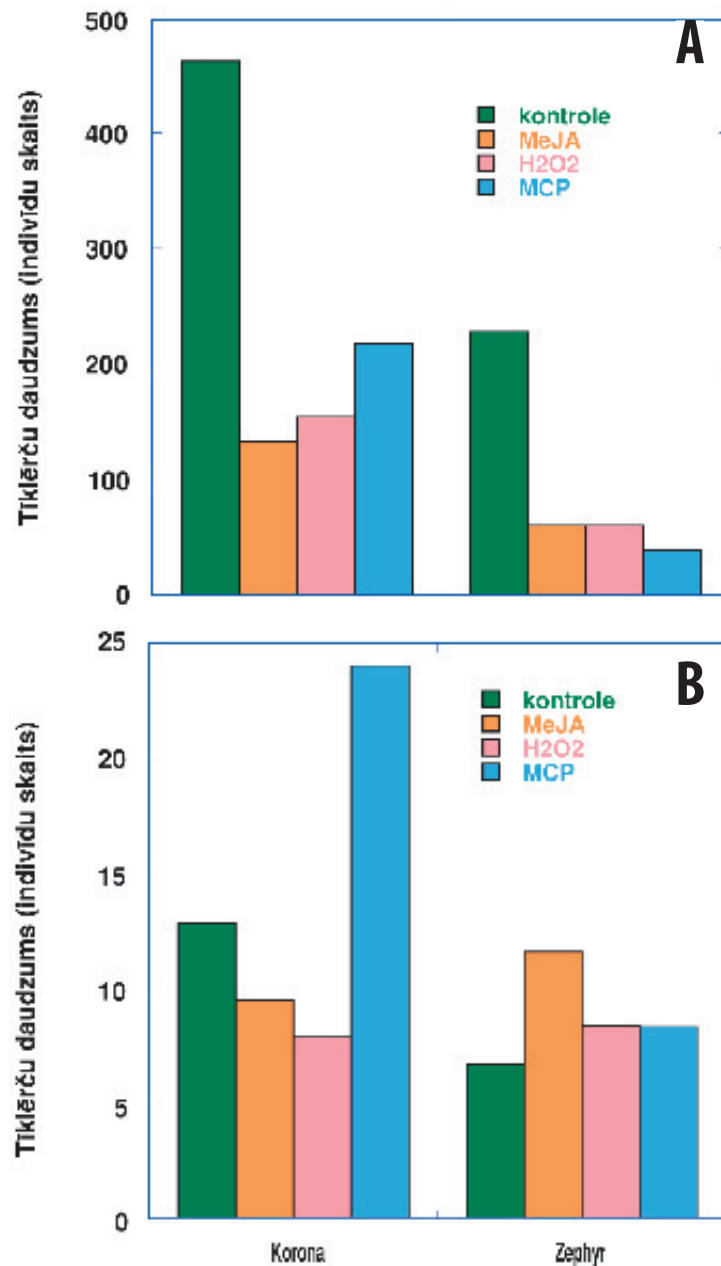
neapstrādātajiem un neinkubētajiem kontroles augiem, bet vismazākā neapstrādātajiem, bet inkubētajiem augiem. AOA ietekmē PPO aktivitāte nedaudz palielinājās salīdzinot ar inkubētajiem kontroles augiem (16.B att.).

Ar H_2O_2 , metiljasmonātu un MCP apstrādātiem augiem uz veselām lapām un lapu diskiem uzskaitīja tīklērcu pēcnācēju skaitu.

Eksogēna apstrāde ar H_2O_2 veselās lapās izraisīja paaugstinātu izturību pret tīklērcēm. Abu šķirņu zemenēm novēroja mazāku tīklērcu skaitu salīdzinot ar neapstrādātiem kontroles augiem (17.A att). Arī uz 'Korona' lapu diskiem, kas apstrādāti H_2O_2 tīklērces bija izdējušas mazāk olu, bet uz šķirnes 'Zephyr' lapu diskiem tīklērcu pēcnācēju skaits bija lielāks nekā kontroles varianta augiem (17.B att).

Tīklērcu daudzums ar metiljasmonātu apstrādātās lapās bija trīs līdz četras reizes mazāks nekā uz neapstrādātiem abu šķirņu augiem (17.A att.). Uz lapu diskiem ar MeJ uzņēmīgā šķirne 'Korona' uzrādīja palielinātu izturību pret tīklērcēm, bet uz 'Zephyr' inhibējošais efekts netika novērots (17.B att.).

Uz 'Zephyr' un 'Korona' lapām, kas apstrādāts ar MCP, tīklērcu pēcnācēju skaits pēc 13 dienām



17. attēls. Tīklērces pēcnācēju skaits uz 'Zephyr' un 'Korona' šķirņu zemeņu lapām (A) un lapu diskiem (B) no zemeņu augiem, kas apstrādāti ar dažādiem fizioloģiski aktīviem savienojumiem. Laiks pēc apstrādes – 13 dienas (lapas) un 6 dienas (lapu diski). MeJA: metiljasmonāts; H₂O₂: ūdeņraža peroksīds; MCP: metilciklopropāns.

bija mazāks nekā uz šo pašu šķirņu neapstrādātiem augiem (17.A att.). Pretēju iedarbību novēroja uz abu šķirņu lapu diskiem. Uz tīklērcu uzņēmīgās šķirnes Korona lapu diskiem, kas apstrādāti ar MCP, tīklērcu pēcnācēju skaits bija gandrīz divas reizes lielāks nekā kontroles variantā, bet uz izturīgās šķirnes 'Zephyr' tikai nedaudz lielāks nekā uz neapstrādātiem lapu diskiem (17.B att.).

4. Diskusija

Šajā pētījumā Valsts Pūres dārzkopības izmēģinājumu stacijā 44 bezmugurkaulnieku sugas – desmit tripšu, septiņas laputu, deviņas vaboļu, trīs kolembolu, viena cikāžu, viena blakšu, 13 plēsējērču sugas – uz zemenēm Latvijā konstatētas pirmo reizi. Četri no tām – tripši *Oxythrips ajugae*, *Frankliniella occidentalis*, laputis *Acyrtosyphon malvae* un plēsējērce *Amblyseius barkeri* ir reģistrētas pirmo reizi Latvijas faunā vispār.

No desmit tripšu sugām, tikai *Thrips fuscipennis*, *T. tabaci*, *Frankliniella intonsa* un *Fr. occidentalis* ir potenciālie zemeņu kaitēkļi Eiropā un Ziemeļamerikā (Крыжановский, Данциг 1972; Maas 1998). *Fr. occidentalis* ir galvenokārt siltumnīcu kaitēklis, bet Ziemeļamerikā nodara nopietnus bojājumus arī lauka zemenēm. Latvijā tai kā subtropu sugai atrašanās uz lauka zemenēm varētu būt gadījuma raksturs. Kopumā tripši sastopami nedaudz un nenodara nopietnus bojājumus zemeņu stādījumiem Latvijā.

Uz zemenēm konstatētās vaboles ir tipiskas sugas Rietumeiropai un nodara bojājumus zemeņu ogām un lapām. *Chlorophanus viridis*, *Phyllopertha horticola* – Latvijā atrastas pirmo reizi. No konstatētajām 11 smecernieku sugām, līdzīgi kā Rietumeiropā, vienīgā, kas nodara būtiskus bojājumus, ir *Anthonomus rubi*. Avenāju ziedu smecernieks *Anthonomus rubi* ir bieži sastopams visā Eiropā un jau iepriekš atzīmēts kā plaši izplatīts un bīstams kaitēklis Latvijā (Čakstiņa 1962; Ozols 1948; Ozols 1973). Pūres dārzkopības izmēģinājumu stacijā 1998. gadā ziedēšanas laikā tas bija nodarījis lielu kaitējumu, bojājot 17% ziedpumpuru. Ekonomiskais kaitējumu sliekšnis ir 10 līdz 25% bojātu ziedpumpuru (Łabanowska 1997). Smecernieki Latvijā dažos gados atsevišķās vietās varētu būt bīstams kaitēklis.

Dārza vaboles *Phyllopertha horticola* (Coleoptera, Scarabaeidae) kāpuri grauž zemeņu saknes, bet vaboles skeletonizē lielas lapu daļas. Pūres DIS tās atrada epizodiski, nenozīmīgā skaitā. V. Dūks (1976) kā bīstamus zemeņu kaitēkļus atzīmējis arī maijvaboles, kas šajos pētījumos netika konstatētas.

Lapgrauzi *Galerucella tenella* uz zemeņu lapām atrada nelielā daudzumā un tikai maijā un jūnijā. Tā kā uzskaitīja tikai kāpurus, bet lapas grauž gan kāpuri, gan pašas vaboles, tad kopējais nodarītais kaitējums varētu būt lielāks. Jūnija beigās pieaugušie kāpuri iekūņojas augsnes virskārtā. To attīstība ilgst 24 dienas. Jaunās vaboles izlido jūlija otrajā pusē (Dūks 1976).

Kolembolas, kuras atrada uz zemenēm, nav tām kaitējošas. Tie ir plaši izplatīti augsnes mikroposmkāji un ieņem nozīmīgu vietu ekosistēmu procesos (Vegter *et al.* 1988).

Līdz šim Latvijā novērotas tikai divas Homoptera sugas – *Philaenus spumarius* (Čakstiņa 1962; Dūks 1976) un *Aleyrodes lonicerae* (Dūks 1976). Putu cikādes *Philaenus spumarius* (Aphrophoridae) ir plaši izplatīts augēdājs lauksaimniecības un savvaļas ekosistēmās Eiropā un Ziemeļamerikā (Крыжановский, Данциг 1972; Maas 1998). Putu cikāde parasti sastopama tikai stipri sabiezinātos, nezālēm aizaugušos, noēnotos zemeņu stādījumos. Pūres DIS zemenēm to nevar uzskatīt par nozīmīgu kaitēkli, jo 1% ražas zuduma ir tad, ja atrodamas vismaz piecas nimfas uz 930 cm² (Maas 1998).

No sešām konstatētajām Aphididae sugām trīs – *Aulacorthum solani*, *A. malvae* un *Macrosiphum rosae* – uzskata par nozīmīgiem kaitēkļiem, īpaši kā zemeņu vīrusu pārnēsējus (Converse 1987). Šajos pētījumos uz lapām bija salīdzinoši maz laputu, bet, ņemot ar entomoloģisko tīklu, ievērojami vairāk, jo nevis zemenes, bet gan citi augi, kas aug laukā vai tā tuvumā, t.i. nezāles, ir laputu svarīgākais saimniekaugs (Tuovinen, Tolonen 2002).

Blaktis *Lygus rugulipennis* un *L. pratensis* ir plaši izplatīti un bīstami kaitēkļi Eiropā ar plašu saimniekaugu spektru (Крыжановский, Данциг 1972; Cross, Easterbrook 1998). Populācijas blīvums, kas nodara ievērojamu kaitējumu zemenēm ir viena blakts uz 50 augiem (Cross, Easterbrook 1998). Pūres DIS zemeņu stādījumos 1997. un 1998. gadā Heteroptera pārsniedza ekonomisko kaitējuma līmeni un nodarīja zaudējumus ražai. Citu autoru darbos 1930. - 1960. gados kā plaši izplatīts zemeņu kaitēklis Latvijā atzīmēta zaļā dārzu blakts *Lygus pabulinus* L. (Čakstiņa 1962; Ozols 1948; Ozols 1973; Dūks 1976), kas mūsu pētījumos identificēta kā spīdīgā pļavu blakts *L. pratensis*.

Ar entomoloģiskā tīkliņa palīdzību noķertie kukaiņi viennozīmīgi nav saistāmi tikai ar zemeņu cenozi, jo tajā bija arī nezāles. Piemēram, *Lygus* ģints mīkstblaktis ir trofiski saistītas gan ar balandām, gan ceļtekām, virzu, laputis *Dysaphis* – ar sūreņu dzimtas augiem, *Macrosiphum rosae* – ar dipsaku un baldriānu dzimtu, *Acyrtosiphon malvae* – ar parasto ancīti, dažādām retēju, gerāniju sugām, *Rhopalosiphum* – ar ložņu vārpatu. Arī lielais cikāžu daudzums, kas noķerts ar entomoloģisko tīkliņu, domājams, nācis no apkārtesošās veģetācijas. Putu cikādes saimniekaugi ir gan skābenes un sūrenes, gan madaras, tīruma usnes. Uz zemeņu ziediem atrastie *Thrips fuscipennis*, *Frankliniella intonsa* un daži *Thrips tabaci* un *Haplothrips aculeatus* īpatņi ir saistīti ar zemenēm, bet pārējo tripšu saimniekaugi ir graudzāles, āboliņš, pīpenes. *Oxythrips ajugae* pārsvarā barojas uz skuju kokiem. Četrām smecernieku sugām (*Anthonomus rubi*, *Chlorophanus viridis*, *Otiorynchus ovatus*, *Phyllobius pomaceus*) saimniekaugi ir zemenes, bet *Ceutorhynchus floralis* – ganu plikstiņš, *Sitona lineatus* – tauriņzieži, *Phyllobius maculicornis* – bērzi, *Neocoenorhynchus germanicus* – vītoli, avenes, meža zemenes, bet *Hypera spp.* ir polifāgi.

Zemenāju ērce un parastā tiklērce ir plaši izplatītas un nodara lielus zaudējumus zemenēm (Cooley et al. 1996; Maas 1998). Šīs ērces bieži bija sastopamas arī Latvijā periodā no 1930. līdz 1960. gadam (Ozols 1948; Čakstiņa 1962). Ekonomiskā kaitējuma sliekšnis *Tetranychus urticae* ir no 20 līdz 100 ērcēm uz lapas (Cooley et al. 1996), citos pētījumos pat divas līdz sešas, atkarībā no auga attīstības stadijas (Żurawicz et al. 1997). Noskaidrots, ka 10 - 45 *Phytonemus pallidus* īpatņi uz vienas lapas

ievērojami samazina augu produktivitāti (Maas 1998). Mūsu lauka pētījumos dažos mēnešos konstatēti pat 210 *Phytonemus pallidus* un 62 *Tetranychus urticae* īpatņi uz lapas. Tādējādi šīs augēdājērces Latvijas apstākļos spēj nodarīt lielus zaudējumus zemeņu audzētājiem, it īpaši karstās un sausās vasarās.

Lauka izmēģinājumos apstiprinājās fakts, ka augēdājērču daudzums korelē ar stādījuma vecumu un ir ļoti atkarīgs no meteoroloģiskajiem apstākļiem. Viengadīgā laukā gan tiklērču, gan zemenāju ērcu ir mazāk, nekā divgadīgā un trīsgadīgā stādījumā. Līdzīgus rezultātus ieguvuši arī somu zinātnieki T. Touvinens un P. Parikka (Touvinen, Parikka 1997). Karstas un sausas vasaras ir labvēlīgas tiklērču attīstībai, kā tas bija 1997. gadā, bet mēreni siltas un mitras ir labvēlīgas zemenāju ērcēm, līdzīgi kā 1998. gadā. Lai arī dažbrīd rezultātos vērojama liela variabilitāte, kas saistīta ar dažādiem mikroklimatiskajiem apstākļiem un atšķirīgu lauku ģeogrāfisko novietojumu, tomēr visu trīs gadu lauku pētījumu rezultātos saglabājas vienas un tās pašas kaitēkļu izplatības tendences.

No visiem uz zemenēm sastaptajiem bezmugurkaulniekiem 12 ir svarīgi zemeņu kaitēkļi Eiropā un Ziemeļamerikā (Cooley *et al.* 1996; Maas 1998; Cross, Easterbrook 1998). Tie ir ērces *Tetranychus urticae* un *Phytonemus pallidus*, tripši *Frankliniella occidentalis* un *Thrips tabaci*, laputis *Aphis forbesi*, augu blaktis *Lygus rugulipennis*, cikādes *Philaenus spumarius*, smecernieki *Anthonomus rubi*, *Otiorhynchus ovatus*. Tikai četras no tām - avenu smecernieks *Anthonomus rubi*, pūkainā pļavu blakts *Lygus rugulipennis*, parastā tiklērce *Tetranychus urticae* un zemeņu ērce *Phytonemus pallidus*, Latvijā ir plaši izplatītas un var nodarīt ievērojamus zaudējumus zemeņu stādījumiem.

Plēsējērču izplatību Latvijā ir pētījuši N. Kuzņecovs un V. Petrovs. Viņi konstatējuši sešas sugas (Кузнецов, Петров 1984). No 1997. līdz 1998. gadam ievāktās 14 plēsējērču sugas ir bieži sastopamas daudzās Eiropas valstīs (Кузнецов, Петров 1984; Wysoki 1985). Vairums šo sugu ir plaši sastopamas arī zemeņu stādījumos Lietuvā, Krievijā, Zviedrijas dienvidos un citās valstīs (Steeghs *et al.* 1993; Meshkov 1999). Latvijā atrastas 13 Phytoseiidae sugas, no tām 10 – mūsu pētījumos. Šīs 10 sugas uz zemenēm Latvijā aprakstītas pirmo reizi. No tām, *A. barkeri* ir jauna suga Latvijas faunai. *Euseius finlandicus* Oudemans, *Amblyseius subsolidus* Begljarov un *Phytoseius salicis* Wainstein et Arutjunjan, ko konstatēja N. Kuzņecovs un V. Petrovs 1984. gadā, Pūres dārzkopības izmēģinājumu stacijā netika reģistrētas. Vairums atrasto fitoseīdu ir potenciāli zemeņu augēdājērču ienaidnieki (Meshkov 1999). Piecas no tām – *A. agrestis*, *A. bicaudus*, *A. cucumeris*, *A. herbarius*, *A. reductus* – ir potenciālie zemenāju ērcu *Phytonemus pallidus* plēsēji, sešas *A. agrestis*, *A. bicaudus*, *A. cucumeris*, *A. herbarius*, *A. reductus*, *A. aurescens* ir tiklērču *Tetranychus urticae* plēsēji. Pēc J. Meškova (Meshkov 1999) domām, *Amblyseius rademacheri* un *Propriseiopsis okanagensis* nav specializēti šo augēdājērču ienaidnieki. Lai arī Phytoseiidae dzimtas plēsējērces ir svarīgi tiklērču un zemenāju ērcu skaita dabiskie regulatori labvēlīgos vides apstākļos (Maas 1998), tomēr bieži vien to daudzums nav pietiekams efektīvai cīņai ar tām, it īpaši, pirmajā gada pēc zemeņu iestādīšanas. Integrētā zemeņu audzēšanas metode paredz agri pavasarī introducēt plēsējērces, lai regulētu tiklērču un zemeņu ērcu skaitu (Cooley *et al.* 1996; Cross, Easterbrook 1998).

Lauka un laboratorijas eksperimentos apstiprinājās pieņēmums, ka zemeņu šķirnes atšķiras pēc uzņēmības pret tiķlēcēm (Leska *et al.* 1964; Luczynski *et al.* 1990; Ferrer *et al.* 1993; Shanks *et al.* 1995; Uselis *et al.* 2006). Pie tam, lauka apstākļos šīs atšķirības ir izteiktākas. Optimālos siltumnīcas apstākļos katra šķirne realizē savas potenciālās iespējas, ko neietekmē dažādi klimatiskie faktori un dabiskā mijiedarbība. Izmantotajiem *in vitro* augiem lapas ir juvenīlas un, acīm redzot, to bioķīmiskā sastāva atšķirības, kas varētu noteikt dažādo ieņēmību, nav tik izteiktas. Nozīmīgs faktors, kas ietekmē šķirņu dažādo invadētības pakāpi, ir plēsējērces, kas tika izslēgtas laboratorijas eksperimentā. Lai arī plēsējērču daudzums uz lauka bija neliels, pēc divu gadu datiem izrādījās, ka uz izturīgajām šķirnēm to ir divas reizes vairāk nekā uz uzņēmīgajām. Šī likumskarbība nebija spēkā šķirnei 'Kokinskaja Pozdņaja', kurai, acīm redzot, ir spēcīgāk izteiktas netiešās aizsargreakcijas.

Gan lauka, gan laboratorijas eksperimentā izrādījās, ka tiķlēcū uzņēmīgas ir šķirnes 'Senga Sengana', 'Korona' un 'Kokinskaja Pozdņaja'. Lauka eksperimentā visizturīgākā bija 'Zephyr', bet laboratorijas eksperimentā – gan 'Zephyr', gan arī 'Venta', 'Tenīra' un 'Induka'. 'Korona' ir šķirne, kas ir uzņēmīga arī pret vairākām sēņu izraisītām slimībām – miltrasu, baltplankumainību un prasa nodrošināt optimālus audzēšanas apstākļus (Wassenuar 1988). Iespējams, ka piemērotākos augšanas apstākļos (augstā ar augstu humusa saturu, regulāra ravēšana, laistīšana un mēslošana), tās tiķlēcū izturība būtu lielāka.

Uzņēmīgajām šķirnēm mātītes ne tikai dzīvo ilgāk un dēj vairāk olu, bet arī rada pēcnācējus īsākā laikā. Tiķlēcū populācijas vecuma struktūras analīze rāda, ka tiķlēcū uzņēmīgajām šķirnēm ir lielāks olu skaits, kas raksturīgi ātri augošās populācijās. Kopumā, ērcu barošanās ir atkarīga no auga kvalitātes – tā ķīmiskā sastāva (Kerguelen, Hoddl 2000).

Korelācija starp šķirnes agrinumu un izturību pret tiķlēcēm netika novērota.

Šo pētījumu turpinājumā laika periodā no 2000. līdz 2008. gadam kopumā reģistrētas 518 bezmugurkaulnieku sugas (Cibuļskis, Petrova 2002; Karpa *et al.* 2006, Petrova *et al.* 2005a; Petrova *et al.* 2005b; Petrova *et al.* 2007). Mūsu darbā entomoloģiskos paraugus ievāca tikai no zemeņu lapām, bet neizmantoja lamatas, tāpēc kopējais ievāktu kukaiņu un ērcu skaits bija salīdzinoši neliels. Liels daudzums vēlāk konstatēto posmkāju ir saistīts ar nezālēm un blakus esošo veģētāciju nevis zemenēm. Vēlākajos pētījumos šajā pašā vietā, izmantojot entomoloģisko tīkliņu un lamatas, konstatētas 120 Diptera sugas, starp kurām nebija neviena zemeņu kaitēkļa, bet bija derīgie kukaiņi Asilidae, Cecidomyiidae, Dolichopodidae, Empididae, Hybotidae, Rhagionidae, Syrphidae, Stratiomyidae, Therevidae un atsevišķas Chloropidae, Muscidae, Scatophagidae, pangodiņi (Cecidomyiidae), ziedmušas (Syrphidae) sugas (Karpa *et al.* 2006). 2001. gada veģētācijas periodā Pūres dārzkopības izmēģinājumu stacijas zemeņu laukos ievāktos bioparaugos atrastas 26 skrejvaboļu (Carabidae) sugas no 10 ģintīm: *Amara*, *Bembidion*, *Broscus*, *Calathus*, *Carabus*, *Harpalus*, *Poecilus*, *Pterostichus*, *Synuchus*, *Trechus*, kas nav trofiski saistītas ar zemenēm (Petrova *et al.* 2005a).

Lapu matiņu ietekme uz augu izturību pret augēdājiem ir pētīta jau agrāk. Vairums autoru uzskata, ka augi ar lielāku matiņu blīvumu uz lapām ir izturīgāki pret augēdāju uzbrukumiem. Tiķlēcū dējība

samazinājās uz ābeļu, tomātu, kokvilnas, apiņu lapām ar lielāku matiņu skaitu (Peters, Berry 1980; Snyder *et al.* 1998; Chu *et al.* 1998; Luczynski *et al.* 1990; Skorupska 2004). Noskujot matiņus, palielinās tīklērcu dējība, piemēram uz budleju lapām (Gillman *et al.* 1999). Tomēr, ir iegūti arī pretēji rezultāti, kas parāda, ka auga izturība pret augēdāju pozitīvi korelē ar matiņu daudzumu. Piemēram, tīklērcu uzņēmīgiem zemeņu kloniem ir vairāk matiņu kā izturīgajiem (Kishaba 1972).

Mūsu pētījumos iegūti pretrunīgi rezultāti par vienkāršo viensūnas lapu matiņu iespējamo saistību ar zemeņu izturību pret tīklērci. Siltumnīcā augušajām zemenēm vasaras pirmajā pusē rezistentajām šķirnēm bija mazāk vienkāršo matiņu, nekā uzņēmīgajām. Savukārt, rudenī uz lauka augušajām zemenēm vairāk matiņu bija tieši tīklērcu izturīgajai šķirnei 'Zephyr'. Ir zināms, ka trihomu blīvums uz lapas palielinās pēc augēdāju uzbrukumiem. Piemēram, savvaļas redīsam augēdāja inducētā atbildes reakcija izpaužas kā indolglikozinolāta koncentrācijas pieaugums un matiņu skaita palielināšanās uz jaunizaugušajām lapām, salīdzinot ar nebojājamiem kontroles augiem (Agrawal 1999). Arī sinepēm augēdāju bojājumi inducē trihomu daudzuma palielināšanos (Traw, Dawson 2002). Matiņu daudzumu ietekmē arī auga attīstības stadija un augšanas apstākļi. Pēc mūsu pētījumos iegūtajiem rezultātiem nevar secināt, ka viensūnas trihomu daudzums ir saistīts ar šķirnes izturību pret tīklērcēm.

Lielāka nozīme auga aizsargreakciju nodrošināšanā pret augēdājiem ir daudzšūnas dziedzermatiņiem. Mūsu pētījumā pēc dziedzeršūnas sekrēta krāsojuma varēja konstatēt tā ķīmisko sastāvu. Apstiprinājās pieņēmums, ka dziedzermatiņi satur oksidatīvos fermentus, kas nodrošina inducēto aizsardzību. Pie tam, lielāka to aktivitāte bija lauka apstākļos augušajām rezistentajām šķirnēm, ko varēja spriest pēc krāsojuma intensitātes. Arī tabakai un tomātiem novērota dziedzermatiņu saistība ar rezistences nodrošināšanu (Patterson *et al.* 1974; Rodriguez *et al.* 1972). Nakteņu dzimtas augiem 50 līdz 70% no kopējā proteīna daudzuma trihomos ir polifenoloksidāze (Kowalski *et al.* 1992; Yu *et al.* 1992). Dziedzermatiņi satur arī peroksidāzi (Levin 1973). Šie fermenti piedalās fenolu oksidācijas un polimerizācijas reakcijās, kas rada fizisku barjeru augēdāju barošanās iespējām. Daudzšūnu trihomi vairāk piedalās inducētajās aizsargreakcijās, nekā konstitutīvajās. To pierāda arī mūsu pētījumi, jo neinducētos *in vitro* augos oksidatīvo fermentu aktivitāte bija minimāla. Tātad, var secināt, ka daudzšūnu dziedzermatiņi zemenēm ir viens no rezistences faktoriem pret tīklērcēm.

Tālākie eksperimenti, kuru gaitā kvantitatīvi analizēta oksidatīvo fermentu aktivitāte, kā arī etilēna izdalīšanās intensitāte, pierādīti rezistences nodrošināšanas bioloģiskais pamats.

Nosakot etilēna veidošanās atšķirības un oksidatīvo fermentu aktivitāti šķirnēm ar dažādu uzņēmību pret tīklērcēm, iegūtie rezultāti rāda, ka rezistences spēju 'Korona' šķirnes zemenēm nodrošina paaugstināts etilēna veidošanās intensitātes līmenis. To apliecina iegūtie dati eksperimentā ar *in vitro* augiem.

Šķirnēm, kas atšķiras ar ieņēmīguma pakāpi pret *T. urticae*, ir dažādas ievainojuma izraisītās atbildes reakcijas. Tādi posmkāji kā tīklērces ar dūrējsūcējtipa mutes aparātu, kas izmanto stiletu, lai ievainotu auga šūnu un izsūktu šūnas saturu, izraisa ievērojamu šūnu bojājumu (Walling 2000). Tāpēc, lai imitētu

tīklērces bojājumu, eksperimentos izdarīja ievainojumu, iedurot lapā ar adatu. Tomēr, vienu pašu audu ievainošanu nevar izmantot kā modeli ērcu izraisītām atbildes reakcijām. Līdzīgi tam, grauzējtipa kukaiņu un augu mijiedarbībā, kur augēdājspecifiskās augu atbildes reakcijas inducē kukaiņu atkarīgs elisitors, augu-ērcu mijiedarbība varētu ietvert elisitora-auga mijiedarbību (Takabayashi *et al.* 2000). Pašlaik hitozāns ir vienīgais gaistošais identificētais ērcu izcelsmes elisitors (Bronner *et al.* 1989).

Ievainojuma atbildes reakcijas ir tieši atkarīgas no augu audzēšanas apstākļiem. Pret tīklērcēm izturgākām šķirnēm ievainojuma rezultātā ir augstāka aizsargfermentu aktivitāte un etilēna izdalīšanās intensitāte, kas apstiprinājās tikai stresa apstākļos audzētiem augiem. Ir labi zināms, ka zemeņu šķirņu atšķirīgo uzņēmību pret tīklērcēm lielā mērā nosaka augšanas apstākļi (Maas 1998). Ir izpētīts, ka izturību pret tīklērcēm ietekmē slāpekļa pieejamība (Hoffland *et al.* 2000). Tomēr, slāpekļa daudzums lapās nav vienīgais faktors, kas nosaka augu dažādo uzņēmību (Kerguelen, Hoddle 2000). Mūsu eksperimentos zemenēm nodrošināja vienādu minerālās barošanās režīmu, izslēdzot atšķirīga slāpekļa daudzuma efekta iespēju. Augsta gaisa temperatūra naktīs un relatīvi zema gaismas intensitāte dienā ir stresa faktors zemenēm. Mūsu laboratorijas apstākļi izraisīja abiotiskā stresa situāciju, kura tieši pretēji modulēja atbildes uz stresu. Tas sasaucas ar citiem atklājumiem, kuros abiotiskā un biotiskā stresa priekšapstrāde var modulēt atbildes reakcijas uz sekojošo stresu (Hatcher, Paul 2000; Krokene *et al.* 2000; Lyngkjaer, Carver 2000).

Optimālos apstākļos audzētiem augiem konstatēta pretēja likumsakarība. Veicot eksperimentus etilēna veidošanās intensitātes noteikšanai labvēlīgos apstākļos audzētām zemenēm, konstatēts, ka tīklērcu ieņēmīgā šķirne 'Korona' sintezē vairāk etilēna, nekā tīklērcu rezistentā šķirne 'Zephyr'. Ievainotām lapām vērojama ātrāka maksimālā etilēna sintēzes sasniegšana, nekā atdalītās neievainotās lapās, savukārt, ķīmiskā stresa ietekmē etilēna sintēzes maksimums ir vēlāk, nekā kontroles variantā. Tas liecina, ka etilēna sintēzes regulācijā šajā gadījumā piedalās dažādas endogēnās signālu pārneses sistēmas. Analizējot mehānisku ievainojumu (caurumošanas un sadurstīšanas) ietekmi uz etilēna izdalīšanās intensitāti starp šķirnēm ar dažādu tīklērcu izturību, vērojams, ka atķirības parādās eksperimentā ar veselām lapām – 'Zephyr' etilēna sintēzes maksimumu sasniedz ātrāk nekā 'Korona', bet nav vērojamas eksperimentā ar lapu diskkiem.

Vairumam aizsargreakciju ar proteīnu piedalīšanos ir augēdāju barošanas traucēšanas efekts (Constabel 1999). Ievainojuma inducētā peroksidāzes un polifenoloksidāzes aktivitātes palielināšanās zemenēm, kas rezistentas pret *T. urticae*, apstiprina faktu, ka oksidatīvie fermenti ir daļa no bioķīmiskā mehānisma rezistences nodrošināšanai pret tīklērcēm. Kaut gan polifenoloksidāze ir atrodama visos augos, tikai dažu sugu augiem tā piedalās aizsargreakciju nodrošināšanā (Constabel *et al.* 2000). Ir zināms, ka peroksidāze augos piedalās rezistences nodrošināšanā pret kukaiņiem. Piemēram, laputu bojājumi inducē peroksidāzes aktivitāti kviešiem. Aktivitāte ir augstāka rezistentajām šķirnēm (van der Westhuizen *et al.* 1998). Šūnapvalka izturības palielināšanās matricas komponentu oksidatīvās polimerizācijas rezultātā varētu būt viens no iespējamajiem izskaidrojumiem paaugstinātai

peroksidāzes aktivitātei rezistentos augos aizsargreakciju laikā (McLusky *et al.* 1999). Tā kā etilēns ir viens no iespējamajiem oksidatīvo fermentu gēnu ekspresijas pozitīvajiem regulatoriem, etilēna regulētās aizsargreakcijas varētu būt zemeņu tīklērcu rezistences iespējamais pamats. Augu aizsargreakcijas regulē vairāki signālu pārnese ceļi, jasmonskābei un etilēnam ir īpaša nozīme atbildes reakciju nodrošināšanā (Dong 1998). Pētījumi par inducēto rezistenci tomātiem pret tīklērcēm apliecina, ka ievainojumu izraisītās atbildes reakcijas regulē pa prosistemīna-jasmonskābes signālu pārnese ķēdi (Howe 2000). Jasmonskābe un etilēns kopēji regulē vairāku gēnu ekspresiju, kā arī atsevišķu jasmonskābes-inducējamo gēnu indukcija norisinās tikai etilēna klātbūtnē. Kaut arī etilēns nav absolūti nepieciešams noteiktu ievainojumu atbildes gēnu indukcijai, tas nodrošina augstu inducēto gēnu ekspresijas līmeni (Reymond, Farmer 1998). Un, kā zināms, tieši atbildes reakciju ātrums ļoti bieži nosaka auga spēju pretoties augēdājiem.

Iegūtie rezultāti apliecina, ka rezistences spējas zemenēm nosaka paaugstināts etilēna un oksidatīvo fermentu veidošanās līmenis, ko ietekmē abiotiskie stresa apstākļi.

Ietekme uz etilēna izdalīšanās intensitāti ar ACKS blokatoru apstrādātiem augiem apliecināja etilēna nozīmi ievainojuma inducēto aizsargreakciju regulācijā. Augstā polifenoloksidāzes aktivitāte neapstrādātās 'Zephyr' zemeņu lapās pierāda augstu konstitutīvo šī fermenta līmeni, bet ievainojuma rezultātā, kas šajā gadījumā bija lapas atdalīšana no auga un inkubēšana 12 stundas, PPO aktivitāte strauji samazinājās. Apstrāde ar AOA fermenta aktivitāti palielināja, kas nepierāda etilēna klātbūtni aizsargreakciju regulācijā. Tīklērcu uzņēmīgajai šķirnei 'Korona' bija augsta ievainojuma inducēto aizsargreakciju aktivitāte, kas tikai nedaudz samazinājās AOA apstrādes ietekmē. Šajā eksperimentā AOA ietekme bija neliela un neskaidra, bet to varētu uzlabot optimizējot koncentrāciju, apstrādes laiku un kontroles variantus.

Eksperimentos ar tīklērcēm uz zemenēm, kas apstrādātas ar dažādām fizioloģiski aktīvām vielām izmantoja gan veselas lapas, gan lapu diskus, lai pierādītu kādi procesi darbojas veselās lapās salīdzinot ar atsevišķiem audiem, kuros zudusi vesela auga integritāte.

Augi izmanto vairākus signālu pārnese ceļus, kas nodrošina augu atbildes reakcijas uz augēdāju uzbrukumiem. Gan etilēns, gan jasmonskābe piedalās signālu pārnēsē, nodrošinot aizsargreakciju indukciju, regulējot vairāku gēnu ekspresiju, kas aktivē proteīnāzes inhibitoru, oksidatīvo fermentu, arī etilēna biosintēzi (Winz, Baldwin 2001). Jasmonāts un etilēns atbildes reakcijās var darboties sinerģiski (Thomma *et al.* 1999), gan arī neatkarīgi viens no otra (Diaz *et al.* 2002).

Kā jau iepriekšējos eksperimentos par stresa inducētajām aizsargreakcijām apstiprinājās, eksogēna apstrāde ar H_2O_2 izraisa etilēna sintēzes aktivāciju. Gan tīklērcu uzņēmīgās šķirnes 'Korona', gan izturīgās šķirnes 'Zephyr' lapās novēroja izturības palielināšanos. Tas apstiprina pieņēmumu, ka etilēns piedalās tīklērcu ierosināto aizsargreakciju regulācijā. H_2O_2 ierosinātā aizsargreakciju aktivitāte lapu diskos ir zema. Šķirnei 'Korona' salīdzinājumā ar kontroli tikai nedaudz palielinājās izturība pret tīklērcēm, bet 'Zephyr' samazinājās. Pie tam tīklērcu pēcnācēju skaits uz abu šķirņu lapām bija gandrīz

vienāds, kas parāda, ka audu līmenī pazūd atšķirības starp šķirnēm.

Veselu lapu apstrāde ar metiljasmonātu abu šķirņu zemenēm vairākkārtīgi palielināja izturību pret tiklēcēm. Tātad tiklērču ierosinātās atbildes reakcijas zemenēm tiek regulētas pa jasmonskābes signālu pārnese ceļu. Lapu disku apstrāde ar metiljasmonātu tikai uzņēmīgajai šķirnei 'Korona' palielināja izturību pret tiklērči, bet šķirnei 'Zephyr' izturību samazināja. Tātad audu līmenī izturīgajai šķirnei tika inhibēta aizsargreakciju ekspresija. Ir zināms, ka augsta jasmonskābes koncentrācija bloķē etilēna signālu pārnese ceļus un nomāc tiešās aizsargreakcijas, padarot augu uzņēmīgu augēdājam (Harfouche *et al.* 2006). Izturīgajā genotipā etilēns, iespējams, ir galvenais signālu pārnese ceļa komponents, kas nodrošina aizsardzību pret tiklēcēm. Iegūtie rezultāti liecina, ka jasmonāts un etilēns atbildes reakcijās darbojas neatkarīgi viens no otra.

MCP, neatgriezeniski saistoties ar etilēna uztveršanas receptoriem, bloķē etilēna darbību un būtiski izmainīja abu šķirņu jutību pret augēdājērcēm. Eksperimentā ar lapu diskiem uzņēmīgais genotips uzrādīja pazeminātu izturību pret tiklēcēm, kas apstiprina pieņēmumu, ka aizsargreakcijās pret tiklēcēm piedalās etilēns. Bloķējot etilēna darbību, uz tiklērču izturīgās šķirnes 'Zephyr' lapu diskiem, tiklērču skaits būtiski neatšķīrās no kontroles. Tas nozīmē, ka audu līmenī izturīgajam genotipam jasmonskābes regulētās aizsargreakcijas darbojas neatkarīgi no etilēna. Pretēji rezultāti iegūti eksperimentā ar veselām zemeņu lapām. Gan uzņēmīgajai, gan izturīgajai šķirnei apstrāde ar MCP palielināja izturību pret tiklēcēm. Līdzīgi novērojumi aprakstīti arī citiem augiem, piemēram, tomātiem. Pēc etilēna inhibitoru pielietošanas tiem novēro paaugstinātu aizsargreakciju aktivitāti, palielinātu proteīnāzes inhibitoru mRNS līmeni pat tad, ja nav infekcijas (Diaz *et al.* 2002). Šajā eksperimentā apstiprinājās, ka arī zemenēm aizsargreakcijas inducē apstrāde ar MCP. Dažādu etilēna ietekmi uz aizsargreakcijām var izskaidrot ar šī hormona dalību neskaitāmos fizioloģiskos procesos. Tāpēc dažos gadījumos etilēns inducē aizsargreakcijas, bet citos inhibē (Diaz *et al.* 2002).

Mūsu eksperimentos pierādījās pieņēmums, ka aizsargreakciju regulācija zemenēm ar dažādu izturību pret tiklēcēm notiek pa dažādiem signālu pārnese ceļiem. Gan tiklērču izturīgajai šķirnei 'Zephyr', gan uzņēmīgajai šķirnei 'Korona' ievainojuma signālu pārnese notiek pa etilēna un jasmonāta transdukcijas ceļu un to regulētās atbildes reakcijas darbojas neatkarīgi viena no otras. Tiklērču izturīgajai šķirnei 'Zephyr' etilēns ir galvenais signālu pārnese ceļa komponents.

5. Secinājumi

1. Pētījumos Pūres DIS 1997. -1999. gadā zemeņu agrocenozēs apzinātas 55 posmkāju sugas no sešām kārtām, kurās ietilpst desmit tripšu, desmit augutu, 14 vaboļu, trīs kolembolu, divas blakšu, 16 ērcu sugas. No tām 41 pārstāv fitofāgus un saprofāgus, bet 14 – entomofāgus un akarofāgus.
2. Bīstamākie zemeņu kaitēkļi ir avenāju ziedu smecernieks *Anthonomus rubi*, mīkstblaktis *Lygus rugulipennis*, *L. pratensis*, parastā tīklērcē *Tetranychus urticae*, zemenāju ērce *Phytonemus pallidus*, laputis *Macrosiphum rosae*, *Aulacorthum solani*, *Aphis forbesi*, tripši *Thrips fuscipennis*, *T. tabaci*, *Frankliniella intonsa*, *Haplothrips aculeatus*.
2. Parastā tīklērcē *Tetranychus urticae* un zemenāju ērce *Phytonemus pallidus* ir visbiežāk sastaptie un ekonomiski nozīmīgākie zemeņu kaitēkļi. Veģetācijas sezonas sākumā šīs sugas invadē 1,4 - 30% augu, bet sezonas beigās – līdz pat 82,2% zemeņu atkarībā no stādījuma vecuma un metereoloģiskajiem apstākļiem.
3. Dažādām zemeņu šķirnēm ir atšķirīga uzņēmība pret parasto tīklērci gan lauka, gan laboratorijas apstākļos. No septiņām salīdzinātajām šķirnēm relatīvi izturīga ir šķirne ‚Zephyr‘, ‚Venta‘, ‚Tenira‘, ‚Induka‘, bet uzņēmīga – ‚Senga Sengana‘, ‚Kokinskaja Pozdņaja‘ un ‚Korona‘.
4. Dažādu šķirņu atšķirīgu ieņēmību pret tīklērcēm nosaka zemeņu lapu morfoloģiskās īpatnības, bioķīmiskais sastāvs un inducējamo aizsargreakciju atšķirības. Izturīgajām šķirnēm daudzšūnu dziedzermatīņu daudzums ir lielāks nekā ieņēmīgajām. Vienkāršo viensūnas trihomu skaits nav saistīts ar šķirnes rezistenci.
6. Pret tīklērcēm izturīgajām zemeņu šķirnēm ir lielāks ievainojuma inducēto aizsargreakciju aktivitātes līmenis – lielāka etilēna sintēzes intensitāte un oksidatīvo fermentu aktivitāte.
7. Aizsargreakciju regulācija zemenēm ar dažādu izturību pret tīklērcēm notiek gan pa etilēna, gan jasmonāta transdukcijas ceļu, un to regulētās atbildes reakcijas darbojas neatkarīgi viena no otras. Tīklērcu izturīgajai šķirnei ‚Zephyr‘ etilēns ir galvenais signālu pārnese ceļa komponents.

6. Literatūras saraksts

- Aebi H. 1984. Catalase *in vitro*. *Methods Enzymol.* 105: 121–126.
- Abeles F.B., Morgan P.W., Saltveit M.E. 1992. *Ethylene in Plant Biology*. Academic Press, New York.
- Alborn H.T., Turlings, T.C.J., Jones T.H., Stenhagen G., Loughrin J.H., Tumilson J.H. 1997. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science* 276: 945–949.
- Agrawal A.A. 1999. Induced responses to herbivory in wild radish: effects on several herbivores and plant fitness. *Evol. Ecol.* 80: 1713–1723.
- Allen R.D. 1995. Dissection of oxidative stress tolerance using transgenic plants. *Plant Physiol.* 107: 1049–1054.
- Amirhusin B., Shade R.E., Koiwa H., Hasegawa P.M., Bresan R.A., Murdock L.L., Zhu-Salzman K. 2004. Soyacystatin N inhibits proteolysis of wheat α -amylase inhibitor and potentiates toxicity against cowpea weevil. *J. Econ. Entomol.* 97: 2095–2100.
- Arimura G., Huber D.P., Bohlmann J. 2004. Forest tent caterpillars (*Malacosoma disstria*) induce local and systemic diurnal emissions of terpenoid volatiles in hybrid poplar (*Populus trichocarpa* \times *deltoides*): cDNA cloning, functional characterization, and patterns of gene expression of (-)-germacrene D synthase, PtdTPS1. *Plant J.* 37: 603–616.
- Asada K. 1994. Causes of photooxidative stress and amelioration of defense. CRC Press.
- Awmack C.S., Leather S.R. 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annu. Rev. Entomol.* 47: 817–844.
- Baldwin I.T. 1999. Inducible nicotine production in native *Nicotiana* as an example of adaptive phenotypic plasticity. *J. Chem. Ecol.* 25: 3–30.
- Baldwin I.T., Preston C.A. 1999. The eco-physiological complexity of plant responses to insect herbivores. *Planta* 208: 137–145.
- Bannister J.V., Bannister W. H., Rotilio G., Fridovich I. 1987. Aspects of the structure, function, and applications of superoxide dismutase. *CRC Crit. Rev. Biochem.* 22: 111–180.
- Bertea C.M., Voster A., Verstappen F.W., Maffei M., Beekwilder J., Bouwmeester H.J. 2006. Isoprenoid biosynthesis in *Artemisia annua*: cloning and heterologous expression of a germacrene A synthase from a glandular trichome cDNA library. *Arch. Biochem. Biophys.* 448: 3–12.

- Bisio A., Corallo A., Gastaldo P., Romussi G., Ciarallo G., Fontana N., De Tommasi N., Prfumo P. 1999. Glandular hairs and secreted material in *Salvia blepharophylla* Brandege ex Epling grown in Italy. *Ann. Bot.* 83: 441–452.
- Bolland H.R., Gutierrez J., Flechtmann C.H.W. 1998. World catalogue of the spider mite family (Acari: Tetranychidae). Leiden, Brill Academic Publishers.
- Boughton A.J., Hoover K., Felton G.W. 2005. Methyl jasmonate application induces increased densities of glandular trichomes on tomato, *Lycopersicon esculentum*. *J. Chem. Ecol.* 31: 2211–2216.
- Bouwmeester H.J., Verstappen F.W., Posthumus M.A., Dicke M. 1999. Spider mite-induced (3S)-(E)-nerolidol synthase activity in cucumber and lima bean. The first dedicated step in acyclic C11-homoterpene biosynthesis. *Plant Physiol.* 121: 173–180.
- Boxus P. 1974. The production of strawberry plants by in vitro micropropagation. *J. Hort. Sci.* 49: 209–210.
- Bronner R., Wesptphal E., Dreger F. 1998. Chitosan, a component of the compatible interaction between *Solanum dulcamara* L. and the gall mite *Eriophyes cladophthirus* Na1. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 34: 117–130.
- Bryant J.P., Chapin III F.S., Klein D.R. 1983. Carbon / nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357–368.
- Bryant J.P., Heitkonig I., Kuropat P., Owen-Smith N. 1991. Effects of severe defoliation on the long-term resistance to insect attack and on leaf chemistry in six woody species of the southern African savanna. *American Naturalist* 137: 50–63.
- Butt V.S. 1980. Direct oxidases and related enzymes. *Plant Physiology Biochem.* 2: 81–123.
- Carey J.R., Bradley J.W. 1982. Developmental rates, vital schedules, sex ratios and life tables for *Tetranychus urticae*, *T. turkestani* and *T. pacificus* (Acarina:Tetranychidae) on cotton. *Acarologia* 23: 333–345.
- Charron C.S., Cantliffe D.J., Heath R.R. 1995. Volatile emissions from plants. *Hort. Rev.* 17: 43–72.
- Chen H., Gonzales-Vigil E., Wilkerson C.G., Howe G.A. 2007. Stability of plant defense proteins in the gut of insect herbivores. *Plant Physiol.* 143: 1954–1967.
- Chu C.C., Natwick E.T., Perkins H.H., Brushwood D.E., Henneberry T.J., Castle S.J., Cohen A.C., Boykin M.A. 1998. Upland cotton susceptibility to *Bemisia argentifoli* (Hemiptera: Aleyrodidae) infestations. *J. Cotton Sci.* 2: 1–9.
- Cibuļskis R., Petrova V. 2002. New species of rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) in fauna of Latvia from Pūre. *Acta Biol. Univ. Daugavp.* 2: 103–104.
- Coley P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Monogr.* 53: 209–233.
- Conrath U., Pieterse C.M.J., Mauch-Mani B. 2002. Priming in plant-pathogen interactions. *Trends Plant Sci.* 7: 210–216.

- Constabel C.P. 1999. A survey of herbivore- inducible defensive proteins and phytochemicals. In: *Induced Plant Defenses Against Pathogens and Herbivores*. APS Press, St. Paul. 137–166.
- Constabel C.P., Bergey D.R., Ryan C.A. 1995. Systemin activates synthesis of wound-inducible tomato leaf polyphenol oxidase via the octadecanoid defense signaling pathway. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 407–411.
- Constabel C.P., Bergey D.R., Ryan C.A. 1996. Polyphenol oxidase as a component of the inducible defense response in tomato against herbivores. In: *Phytochemical Diversity and Redundancy in Ecological Interactions*. Plenum Press, New York. 231–251.
- Constabel C.P., Yip L., Patton J.J., Christopher M.E. 2000. Polyphenol oxidase from hybrid poplar. Cloning and expression in response to wound and herbivory. *Plant Physiol.* 124: 285–296.
- Converse R.H. 1987. *Virus Diseases of Small Fruits*. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
- Cooley D.R., Wilcox W.F., Kovach J., Schoemann S.G. 1996. Integrated pest management programs for strawberries in the Northeastern United States. *Plant Disease* 80: 228–237.
- Cross J.V., Easterbrook M. A. 1998. Integrated management of flower pests of strawberry. *IOBC/WPRS Bulletin*. 21: 91-87.
- Cross J.V., Easterbrook M. A., Crook A.M., Crook D., Fitzgerald J.D., Innocenzi P.J., Jay C.N., Solomon M.G. 2001. Natural enemies and biocontrol of pests of strawberry in northern and central Europe. *Biocontrol. Sci. Tech.* 11: 165–216.
- Čakstiņa T. 1962. *Augļu dārzu kaitēkļi un slimības*. Latvijas Valsts Izdevniecība, Rīga. 221.lpp.
- Dahl C., Baldwin I. 2007. Deciphering the role of ethylene in plant-herbivore interactions. *J. Plant Growth Regul.* 26: 201–209.
- Davies P.J. 1995. *Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. Netherlands.
- Dargaard H. 1999. Strawberry cultivars from the fresh market in Denmark. *Fruit Varieties J.* 53: 69–72.
- Degenhardt J., Gershenzon J. 2000. Demonstration and characterization of (E)-nerolidol synthase from maize: a herbivore-inducible terpene synthase participating in (3E)-4,8-dimethyl-1,3,7-nonatriene biosynthesis. *Planta* 210: 815–822.
- Dey P.M., Harborne J.B. 1997. *Plant Biochemistry*. Academic Press, London.
- Diaz J., ten Have A., van Kan J.A.L. 2002. The role of ethylene and wound signaling in resistance of tomato to *Botrytis cinerea*. *Plant Physiol.* 129: 1341–1351.
- Dicke M., Dijkman H. 2001. Within-plant circulation of systemic elicitor of induced defence and release from roots of elicitor that affects neighbouring plants. *Biochem System. Ecol.* 29: 1075–1087.
- Dicke M., Sabelis M.W., Takabayashi J., Bruin J., Posthumus M.A. 1990. Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: Prospects for application in pest control. *J.*

Chem. Ecol. 16: 3091–3118.

- Dicke M., Takabayashi J., Posthumus M.A., Schütte C., Krips O.E. 1998. Plant-phytoseiid interactions mediated by prey-induced plant volatiles: variation in production of cues and variation in responses of predatory mites. *Exp. Appl. Acarol.* 22: 311–333.
- Dixon R.A., Paiva N.L. 1995. Stress-induced phenylpropanoid metabolism. *Plant Cell* 7: 1085–1097.
- Doke N. 1983. Involvement of superoxide anion generation in the hypersensitive response of potato tuber tissues to infection with an incompatible race of *Phytophthora infestans* and to the hyphal wall components. *Physiol. Plant Pathol.* 23: 345–357.
- Dong X. 1998. SA, JA, ethylene, and disease resistance in plant. *Curr. Opin. Plant Biol.* 1: 316–323.
- Duffey S.S., Felton G.W. 1991. Enzymatic antinutritive defenses of the tomato plant against insects. In: *Naturally Occurring Pest Bioregulators*. ACS Press, Washington, D.C. 167–197.
- Duffey S.S., Stout M.J. 1996. Antinutritive and toxic components of plant defense against insects. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 32: 3–37.
- Dūks V. 1976. *Zemenes*. Liesma, Rīga 175 lpp.
- Easterbrook M.A., Crook A.M.E., Cross J.V., Simpson D.W. 1997. Progress towards integrated pest management on strawberry in the United Kingdom. *Acta Hort.* 439: 899–904.
- Easterbrook M.A., Fitzgerald J.D., Pinch C., Tooley J., Xu X-M. 2003. Development times and fecundity of three important arthropod pests of strawberry in the United Kingdom. *Ann. Appl. Biol.* 143: 325–331.
- Eglītis V., Kaktiņa Dz. 1953. *Augu nematodes un to apkarošana*. LPSR ZA izdevn., Rīga 160 lpp.
- Egley G.H., Paul Jr.R.N., Vaugh K.C., Duke S.O. 1983. Role of peroxidase in the development of water-impermeable seed coats in *Sida spinosa* L. *Planta* 157: 224–232.
- Elle E., van Dam N.M., Hare J.D. 1999. Cost of glandular trichomes, a «resistance» character in *Datura wrightii* Regel (Solanaceae). *Evolution* 53: 22–35.
- Espelie K.E., Franceschi V.R., Kolattukudy P.E. 1986. Immunocytochemical localization and time course of appearance of an anionic peroxidase associated with suberization in wound-healing potato tuber tissue. *Plant Physiol.* 81: 487–492.
- Esnault R., Chibber R.N. 1997. Peroxidases and plant defense. *Plant Peroxidase Newsletter* 10: 34.
- Faedi W., Mourgues F., Rosati C. 2002. Strawberry breeding and varieties: situation and perspectives *Acta Hort.* 567: 51–59.
- Faeth S.H., Hammon K.E. 1997. Fungal endophytes in oak trees: long-term patterns of abundance and associations with leafminers. *Ecology* 78: 810–819.
- Farmer E.E., Ryan C.A. 1992. Octadecanoid precursors of jasmonic acid activate the synthesis of wound-inducible proteinase inhibitors. *Plant Cell* 4: 129–134.
- Felton G.W. 2005. Indigestion is a plant's best defense. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 18771–18772.
- Felton G.W., Donato K., Del Vecchio R.J., Duffey S.S. 1989. Activation of plant foliar oxidases by insect

- feeding reduces nutritive quality of foliage for noctuid herbivores. *J. Chem. Ecol.* 15: 2667–2693.
- Felton G.W., Donato K., Broadway R.M., Duffey S.S. 1992. Impact of oxidized plant phenolics on the nutritional quality of dietary protein to a noctuid herbivore, *Spodoptera exigua*. *J. Insect Physiol.* 38: 277–285.
- Felton G.W., Summers C.B., Mueller A.J. 1994. Oxidative responses in soybean foliage to herbivory by bean leaf beetle and three-cornered alfalfa hopper. *J. Chem. Ecol.* 20: 639–650.
- Ferguson S.H. 2004. Influence of edge on predator–prey distribution and abundance. *Acta Oecol.* 25: 111–117.
- Fernandes G.W. 1990. Hypersensitivity: a neglected plant resistance mechanisms against insect herbivores. *Env. Entomol.* 19: 1173–1182.
- Fernandes G.W., Negreiros D. 2001. The occurrence and effectiveness of hypersensitive reaction against galling herbivores across host taxa. *Ecol. Entomol.* 26: 46–55.
- Ferrer R.M.G., Scheerens J.C., Erb W.A. 1993. In vitro screening of 76 strawberry cultivars for twospotted spider mite resistance. *Hort. Sci.* 28:8 41–844.
- Foyer C.H., Noctor G. 2000. Oxygen processing in photosynthesis: Regulation and signalling. *New Phytol.* 146: 359–388.
- French N., Parr W.J., Gould H.J., Williams J.J., Simmonds S.P. 1976. Development of biological methods for the control of *Tetranychus urticae* on tomatoes using *Phytoseiulus persimilis*. *Ann. Appl. Biol.* 83: 177–189.
- Fry S.C. 1986. Cross-linking of matrix polymers in the growing cell walls of angiosperms. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 37: 165–186.
- Galliard T., Chan H.W-S. 1980. Lipoxygenases. In: *The Biochemistry of Plant*. Academic Press, New York. 132–161.
- Gauillard F., Richard-Forget F., Nicolas J. 1993. New spectrophotometric assay for polyphenol oxidase activity. *Anal. Biochem.* 215: 59–65.
- Gershenzon J. 1994. Metabolic costs of terpenoid accumulation in higher plants. *J. Chem. Ecol.* 20: 1281–1328.
- Gillman J.H., Dirr M.A., Braman S.K. 1999. Gradients in susceptibility and resistance mechanisms of *Buddleia* L. taxa to the two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae* Koch). *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 124: 114–121.
- Gomez S.K., Cox M.M., Bede J.C., Inoue K., Alborn H.T., Tumlinson J.H., Korth K.L. 2005. Lepidopteran herbivory and oral factors induce transcripts encoding novel terpene synthases in *Medicago truncatula*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 58: 114–127.
- Gould K.S. 2003. Free radicals, oxidative stress and antioxidants. In: *Encyclopedia of Applied Plant Sciences* (eds. Thomas B., Murphy D.J., Murray B.G.). Elsevier, Academic Press 9–16.
- Greco N.M., Pereyra P.C., Guillade A. 2006. Host-plant acceptance and performance of *Tetranychus*

- urticae* (Acari, Tetranychidae). *J. Appl. Entomol.* 130: 32–36.
- Green T.R., Ryan C.A. 1972. Wound-induced proteinase-inhibitor inducing factor. *Plant Mol. Biol.* 19: 123–133.
- Grinberg M., Perl-Treves R., Palevsky E., Shomer I., Soroker V. 2005. Interaction between cucumber plants and the broad mite, *Polyphagotarsonemus latus*: from damage to defense gene expression. *Entomol. Experim. Appl.* 13: 163–168.
- Grisebach H. 1977. Biochemistry of lignification. *Naturwissenschaften* 64: 619–625.
- Gutierrez-Alcala G., Gotor C., Meyer A.J., Fricker M., Vega J., Romero L.C. 1997. Glutathione biosynthesis in Arabidopsis trichome cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 11108–11113.
- Hahlbrock K., Scheel D. 1989. Physiology and molecular biology of phenylpropanoid metabolism. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40: 347–369.
- Hall B.P., Shakeel S.N., Schaller G.E. 2007. Ethylene receptors: ethylene perception and signal transduction. *J. Plant Growth Reg.* 26: 118–130.
- Hamilton-Kemp T.R., Andersen R.A., Rodriguez J.G., Loughrin J.H., Patterson C.G. 1988. Strawberry foliage headspace vapor components at periods of susceptibility and resistance to *Tetranychus urticae* Koch. *J. Chem. Ecol.* 14: 789–796.
- Hammerschmidt R., Nicholson R.L. 1999. A survey of defense responses to pathogens. In: A.A. Agrawal, S. Tuzun, E. Bent (Eds), *Induced Plant Defenses Against Pathogens and Herbivores: Biochemistry, Ecology, and Agriculture*. The American Phytopathological Society Press, St. Paul, Minnesota. 55–71.
- Hammerschmidt R., Nuckles E.M. and Kuc J. 1982. Association of enhanced peroxidase activity with induced systemic resistance of cucumber to *Colletotrichum lagenarium*. *Physiol. Plant Pathol.* 20: 73–82.
- Harborne J.B. 1991. Flavonoid pigments. In: Roshental GA, Berenbaum MR (eds) *Herbivores: their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, San Diego 389–429.
- Harborne J.B. 1993. *Introduction to Ecological Biochemistry*. Academic Press, London.
- Hare J.D., Walling L.L. 2006. Constitutive and jasmonate-inducible traits of *Datura wrightii*. *J. Chem. Ecol.* 32: 29–47.
- Harfouche A.L., Shivaji R., Stocker R., Williams P.W., Luthe D.S. 2006. Ethylene signaling mediates a maize defense response to insect herbivory. *Molec. Plant-Microbe Interact.* 19: 189–199.
- Hatcher P.E., Paul N.D. 2000. Beetle grazing reduces natural infection of *Rumex obtusifolius* by fungal pathogens. *New Phytol.* 146: 325–333.
- Helle W. 1967. Fertilization in the twospotted spider mite (*Tetranychus urticae*: Acari). *Entomol. Exp. Appl.* 10: 103–110.
- Heldt H.-W. 2005. *Plant Biochemistry*. Elsevier, Academic Press. pp 630.
- Hildebrand D.F., Rodriguez J.G., Brown G.C., Volden C.S. 1986. Twospotted spider mite (Acari:

- Tetranychidae) infestations on soybeans: effect on composition and growth of susceptible and resistant cultivars. *J. Econ. Entomol.* 79: 915–921.
- Hoffland E., Jeger M.J., van Beusichem M.L. 2000. Effect of nitrogen supply rate on disease resistance in tomato depends on the pathogen. *Plant Soil* 218: 239–247.
- Howe G.A. 2000. Induced resistance of tomato to spider mite is mediated by the prosystemin-jasmonic acid signaling pathway. *Plant Physiol.* 123: 899.
- Hussey N.W., Parr W.J. 1963. Dispersal of the glasshouse red spider mite *Tetranychus urticae* Koch (Acarina: Tetranychidae). *Entomol. Exp. Appl.* 6: 207–214.
- Ievinsh G., Ozola D. 1997. Ethylene and the defense against endogenous oxidative stress in higher plants In: *Biology and Biotechnology of Plant Hormone Ethylene*. Kluwer Academic Publishers. 217–228.
- Iijima Y., Gang D.R., Fridman E., Lewinsohn E., Pichersky E. 2004. Characterization of geraniol synthase from the peltate glands of sweet basil. *Plant Physiol.* 134: 370–379.
- Ito H., Kimizuka F., Ohbayashi A., Matsui H., Honma M., Shinmyo A., Ohashi Y., Caplan A.B., Rodriguez R.L. 1994. Molecular cloning and characterization of two complementary DNAs encoding putative peroxidases from rice (*Oryza sativa* L.) shoots. *Plant Physiol. Biochem.* 13: 361–366.
- Jeffers L.A., Thompson D.M., Ben-Yakir D., Roe R.M. 2005. Movement of proteins across the digestive system of the tobacco budworm *Heliothis virescens*. *Entomol. Exp. Appl.* 117: 135–146.
- Jeppson L.R., Keife H.H., Baker E.W. 1975. *Mites Injurious to Economic Plants*. University of California Press: Berkeley.
- Jesitotr J., Suski Z.W., Badowska-Czubik T. 1979. Food quality influences on a spider mite population. In: *Recent Advances in Acarology*. Acad. Press, New York. 169–189.
- Kahl G. 1982. Molecular biology of wound healing: the conditioning phenomenon In: *Plant Cells, Tumor Induction by Agrobacterium tumefaciens*. Academic Press, New York. 211–267.
- Kant M.R., Ament K., Sabelis M.W., Haring M.A., Schuurink R.C. 2004. Differential timing of spider mite-induced direct and indirect defenses in tomato plants. *Plant Physiol.* 135: 483–495.
- Karaban R., Baldwin I. T. 1997. *Induced Responses to Herbivory*. Chicago: University of Chicago Press.
- Karaban R., Carey J.R. 1984. Induced resistance of cotton seedlings to mites. *Science* 225: 53–54.
- Karpa A., Petrova V., Čudare Z. 2006. Study of Diptera fauna (Nematocera, Brachycera) from the strawberry plantings. *Acta Biol. Univ. Daugavp.* 7: 175–180.
- Kaska N. 2002. Present and future projection of strawberry production in Turkey. *Acta Hort.* 567: 539–541.
- Kerguelen V., Hoddle M.S. 2000. Comparison of the susceptibility of several cultivars of avocado to the perse mite, *Oligonychus perseae* (Acari: Tetranychidae). *Sci. Hortic.* 84: 101–114.
- Kessler A., Baldwin I.T. 2002. Plant responses to insect herbivory: the emerging molecular analysis. *Annu. Rev. Plant Biol.* 53: 299–328.

- Kishaba A.N., Voth V., Howland A.F., Bringhurst R.S., Toba H.H. 1972. Two-spotted spider mite resistance in California strawberries. *J. Econ. Entomol.* 65: 117–119.
- Kolattukudy P.E. 1981. Structure, biosynthesis, and biodegradation of cutin and suberin. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 32: 539–567.
- Koornneef A., Pieterse C.M.J. 2008. Cross talk in defense signaling. *Plant Physiol.* 146: 839–844.
- Kowalski S.P., Eannetta N.T., Hirze A.T., Steffens J.C. 1992. Purification and characterization of polyphenol oxidase from glandular trichomes of *Solanum berthaultii*. *Plant Physiol.* 100: 677–684.
- Kramell R., Altzorn R., Schneider G., Miersch O., Bruckner C., Schmidt J., Sembdner G., Parthier B. 1995. Occurrence and identification of jasmonic acid and its amino acid conjugates induced by osmotic stress in barley leaf tissue. *J. Plant Growth Reg.* 14: 29–36.
- Krokene P., Solheim H., Langstrom B. 2000. Fungal infection and mechanical wounding induce disease resistance in Scots pine. *Eur. J. Plant Pathol.* 106: 537–541.
- Kromp B. 1999. Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agric. Ecosyst. Environ.* 74: 87–228.
- Krumm T., Boland W. 1996. Leucine and isoleucine conjugates of 1-oxo-2,3-dihydro-indene-4-carboxylic acid: mimics of jasmonate type signals and the phytotoxin coronatine. *Molecules Online* 1: 23–26.
- Labanowska B.H. 1997. Control of the strawberry blossom weevil (*Anthonomus rubi* Herbst.) on strawberry. *J. Fruit Ornament. Plant Res.* 5: 157–162.
- Laing J.E. 1969. Life history and life table of *Tetranychus urticae* Koch. *Acarology* 11: 32–42.
- Lange B.M., Wildung M.R., Stauber E.J., Sanchez C., Pouchnik D., Croteau R. 2000. Probing essential oil biosynthesis and secretion by functional evaluation of expressed sequence tags from mint glandular trichomes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 2934–2939.
- Laugale V., Jurevica D. 1997. Field performance of strawberry cultivars in Latvia. Collection of Scientific Articles, Baktai 194–198.
- Lege K.E., Cothren J.T., Smith C.W. 1995. Phenolic acid and condensed tannin concentrations of six cotton genotypes. *Env. Exp. Bot.* 35: 241–249.
- Leska W., Suski Z.W., Leski R. 1964. The infestation of various strawberry varieties by the strawberry mite (*Steneotarsonemus pallidus* Banks.) and by the two-spotted mite (*Tetranychus telarius* L.). *Prace instytutu sadownictwa w Skierniewicach.* 8: 213–226.
- Levin D.A. 1973. The role of trichomes in plant defense. *Quart. Rev. Biol.* 48: 3–15.
- Lim C.O., Lee S.I., Chung W.S., Park S.H., Hwang I., Cho M.J. 1996. Characterization of a cDNA encoding cysteine proteinase inhibitor from Chinese cabbage (*Brassica campestris* L. ssp. *pekinensis*) flower buds. *Plant Mol. Biol.* 30: 373–379.
- Loiza-Velarde J.G., Tomas-Barbera F.A., Saltveit M.E. 1997. Effect of intensity and duration of heat-

- shock treatments on wound-induced phenolic metabolism in iceberg lettuce. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 122: 873-877.
- Luckner M. 1990. *Secondary Metabolism in Microorganisms, Plants and Animals*. Springer, Berlin.
- Luczynski A., Isman M. B., Raworth D.A., Chan C.K. 1990. Chemical and morphological factors of resistance against the twospotted spider mite in beach strawberry. *J. Econ.Entomol.* 83: 564-569.
- Lyngkjaer M.F., Carver T.L.W. 2000. Conditioning of cellular defence responses to powdery mildew in cereal leaves by prior attack. *Mol. Plant. Pathol.* 1: 41-49.
- Maas J.L. ed 1998. *Compendium of Strawberry Diseases* (2nd ed.), ARS Press, USA 98 pp.
- Maas J.L., Enns J.M., Hokanson S.C., Hellmich R. L. 1998. Injury to strawberry crowns caused by European corn borer larvae. *HortScience* 33: 866-867.
- Maehly A.C., Chance B. 1954. The assay of catalases and peroxidases. In: Glik D. (ed.) *Methods of Biochemical Analysis*. Interscience Publ., Inc., New York pp 357-424.
- Martin D., Tholl D., Gershenzon J., Bohlmann J. 2002. Methyl jasmonate induces traumatic resin ducts, terpenoid resin biosynthesis, and terpenoid accumulation in developing xylem of Norway spruce stems. *Plant Physiol.* 129: 1003-1018.
- Mayer A.M., Harel E. 1979. Polyphenol oxidases in plants. *Phytochemistry* 18: 193-215.
- McCloud E.S., Baldwin I.T. 1997. Herbivory and caterpillar regurgitants amplify the wound-induced increases in jasmonic acid but not nicotine in *Nicotiana sylvestris*. 203: 430-435.
- McGarvey D.J., Croteau R. 1995. Terpenoid metabolism. *Plant Cell* 7: 1015-1026.
- McLusky S.R., Bennett M.H., Lewis M.J., Gaskin P., Mansfield J.W. 1999. Cell wall alterations and localized accumulation of feruloyl-3'-methoxytyramine in onion epidermis at sites of attempted penetration by *Botrytis alii* are associated with polarisation, peroxidase activity and suppression of flavonoid biosynthesis. *Plant J.* 17:523-534.
- Meshkov Y.I. 1999. Contribution to phytoseiid fauna (Parasitiformes, Phytoseiidae) of Moscow district. *Zool. Zh.* 78: 426-431.
- Metspalu L., Hiiesaar K., Kuusik A., Karp K., Starast M. 2000. The occurrence of arthropods in strawberry plantation depending on the method of cultivation. *Proceedings of the International Conference: Fruit Production and Fruit Breeding*. 204-208.
- Miller B., Madilao L.L., Ralph S., Bohlmann J. 2005. Insect-induced conifer defense. White pine weevil and methyl jasmonate induce traumatic resinosis, de novo formed volatile emissions, and accumulation of terpenoid synthase and putative octadecanoid pathway transcripts in Sitka spruce. *Plant Physiol.* 137:369-382.
- Morgan P.W., Drew M.C. 1997. Ethylene and plant responses to stress. *Physiol. Plant.* 100: 620-630.
- Neuvonen S., Haukioja E. 1991. The effect of inducible resistance in host foliage on birch feeding herbivores. In: Tallamy D.W. and Raupp M.J., Wiley J (eds), *Phytochemical Induction by Herbivores*.

- New York. 277–291.
- Nyffeler M., Sterling W.L., Dean D.A. 1994. How spiders make a living. *Environm. Entomol.* 23: 1357–1367.
- Ozols E. 1948. *Lauksaimniecības entomoloģija*, Rīga, Latvijas Valsts Izdevniecība. 407 lpp.
- Ozols E. 1973. *Lauksaimniecības entomoloģija. Ar papildinājumiem par augiem kaitīgām nematodēm, ērcēm, daudzkājiem un mugurkaulniekiem*. Rīga, Zvaigzne. 495 lpp.
- Pare P.W., Tumlinson J.H. 1997. De novo biosynthesis of volatiles induced by insect herbivory in cotton plants. *Plant Physiol.* 114: 1161–1167.
- Pare P.W., Tumlinson J.H. 1998. Concerted biosynthesis of an insect elicitor of plant volatiles. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 13971–13975.
- Pare P.W., Tumlinson J.H. 1999. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. *Plant Physiol.* 21: 325–331.
- Patterson C.G., Thurston R., Rodriquez J.G. 1974. Twospotted spider mite resistance in *Nicotiana* species. *J. Econ. Entomol.* 67: 373–375.
- Pearces G., Strydom D., Johnson S., Ryan C.A. 1991. A polypeptide from tomato leaves induces wound-inducible proteinase inhibitor proteins. *Science* 23: 895–897.
- Peters K.M., Berry R.E. 1980. Effect of hop leaf morphology on twospotted spider mite. *J. Econ. Entomol.* 73: 235–238.
- Petrova V., Barševskis A., Čudare Z. 2005a. Functional biodiversity of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the strawberry agrocenosis. *Acta Biol. Univ. Daugavp.* /raksts akceptēts publicēšanai/
- Petrova V., Čudare Z., Barševskis A., Cibulskis R. 2007. Predators and herbivores (Coleoptera) naturally occurring on strawberry (Latvia). *Acta Biol. Univ. Daugavp.* /raksts akceptēts publicēšanai/.
- Petrova V., Čudare Z., Laugale V., Jankevica L. 2005b. Occurrence and biodiversity of weevils (Coleoptera, Curculionidae) on strawberry and observations of the blossom weevil (*Anthonomus rubi* Hbst) damage to 13 strawberry cultivars. *Acta Biol. Univ. Daugavp.* 5: 27–34.
- Preisser E.L., Gibson S.E., Adler L.S., Lewis E.E. 2007. Underground herbivory and the costs of constitutive defense in tobacco. *Acta Oecol.* 31: 210–215.
- Pueyo J.J., Delgado-Salinas A., 1997. Presence of α -amylase inhibitor in some members of the subtribe Phaselinae (Phaseoleas: Fabaceae). *Am. J. Bot.* 84: 79–84.
- Quiroz A., Pettersson J., Pickett J.A., Wadhams L.J., Niemeyer H.M. 1997. Semiochemical mediating spacing behavior of bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* feeding on cereals. *J. Chem. Ecol.* 23: 2599–2607.
- Reymond P., Farmer E.E. 1998. Jasmonate and salicylate as global signals for defense gene expression. *Curr. Opin. Plant Biol.* 1: 404–411.
- Richardson M. 1991. Seed storage proteins: the enzyme inhibitors. *Methods in Plant Biochemistry* 5:

259–305.

- Riechert S.E., Bishop L. 1990. Prey control by an assemblage of generalist predators: spiders in garden test systems. *Ecology* 71: 1441–1450.
- Roberts T.H., Rasmusson A.G., Moller I.M. 1996. Platenetin and 7-iodo-acridone-4-carboxylic acid are not specific inhibitors of respiratory NAD(P)H dehydrogenases in potato tuber mitochondria. *Physiol. Plant.* 96: 263–267.
- Rodriguez J.G., Chaplin C.E., Stoltz L.P., Lasheen A.M. 1970. Studies on resistance of strawberries to mites. I. Effects of plant nitrogen. *J. Econ. Entomol.* 63: 1855–1858.
- Rodriguez J.G., Knavel D.E., Aina O.J. 1972. Studies in the resistance of tomatoes to mites. *J. Econ. Entomol.* 65: 50–53.
- Rodriguez J.G., Maynard D.E., Smith Jr. W.T. 1960. Effects of soil insecticides and absorbents on plant sugars and resulting effect on mite nutrition. *J. Econ. Entomol.* 53: 491–495.
- Roush R.T., McKenzie J.A. 1987. Ecological genetics of insecticide and acaricide resistance. *Annu. Rev. Entomol.* 32: 361–380
- Sacchettini J.C., Poulter C.D. 1997. Creating isoprenoid diversity. *Science* 277: 1788–1789.
- Sances F.V., Wyman J.A., Ting L.P. 1979. Morphological responses of strawberry leaves to infestation of twospotted spider mite. *J. Econ. Entomol.* 72: 710–713
- Schnee C, Kollner T.G., Held M., Turlings T.C.J., Gershenzon J., Degenhardt J. 2006. The products of a single maize sesquiterpene synthase form a volatile defense signal that attracts natural enemies of maize herbivores. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103: 1129–1134.
- Schulze E.D., Beck E., Muller-Hohenstein K. 2005. *Plant Ecology*. Springer, Berlin. 702 pp.
- Shanks C.H., Chandler C.K., Show E.D., Moore P.P. 1995. *Fragaria* resistance to spider mites at three locations in the United States. *HortScience* 30: 1068–1069.
- Shanks C.H., Moore P.P. 1995. Resistance to twospotted spider mite and strawberry aphid in *Fragaria chiloensis*, *F. virginiana*, and *F. x ananassa* clones. *HortScience* 30: 596–599.
- Shen B., Zheng Z., Dooner H.K. 2000. A maize sesquiterpene cyclase gene induced by insect herbivory and volicitin: characterization of wild-type and mutant alleles. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 14807–14812.
- Sherman T.D., Le Gardeur T., Lax A.R. 1995. Implications of the phylogenetic distribution of polyphenol oxidase in plants. In: C.Y. Lee, J.R. Whitaker (eds) *Enzymatic Browning and its Prevention*. ACS, Washington, DC, pp. 103–119.
- Shie C.C.N., Haring M.A., Schuurink R.C. 2007. Tomato linalool synthase is induced in trichomes by jasmonic acid. *Plant Mol. Biol.* 64: 251–263.
- Shih C.T., Poe S.L., Cromroy H.L. 1976. Biology, life table, and intrinsic rate of increase of *Tetranychus urticae*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 69: 362–364.
- Showalter A.M. 1993. Structure and function of plant cell wall proteins. *Plant Cell* 5: 9–23.

- Siedow J. 1991. Plant lipoxygenase: structure and function. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42: 145–188.
- Skorupska A. 2004. Resistance of apple cultivars to two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* Koch (Acari, Tetranychidae) Part II. Influence of leaf pubescence of selected apple cultivars on fecundity of two-spotted spider mite. *J. Plant Protect. Res.* 44: 69–74.
- Smith C.G., Rodgers M.W., Zimmerlin A., Ferdinand D., Bolwel I G.P. 1994. Tissue and subcellular immunolocalisation of enzymes of lignin synthesis in differentiating and wounded hypocotyl tissue of French bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Planta* 192: 155–164.
- Snyder J.C., Simmons A.M., Thacker R.R. 1998. Attractancy and ovipositional response of adult *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) to type IV trichome density on leaves of *Lycopersicon hirsutum* grown in three day-length regimes. *J. Entomol. Sci.* 33: 270–281.
- Soll J., Kemmerling M., Schultz G. 1980. Tocopherol and plastoquinone synthesis in spinach chloroplasts subfractions. *Arch. Biochem. Biophys.* 204: 544–550.
- Steeghs N., Nedsam B., Lundovist L. 1993. Predatory mites of the family Phytoseiidae (Acari, Mesostigmata) from South Sweden. *Ent. Tidskr.* 114: 19–27.
- Steele C.L., Lewinsohn E., Croteau R. 1995. Induced oleoresin biosynthesis in grand fir as a defense against bark beetles. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 4164–4168.
- Sterk G., Meesters P. 1997. IPM on strawberries in glasshouse and plastic tunnels in Belgium, new possibilities. *Acta Hort.* 439: 905–912.
- Stowe K.A. 1998. Experimental evolution of resistance in *Brassica rapa*: correlated response of tolerance in lines selected for glucosinolate content. *Evolution* 52: 703–712.
- Swain T. 1979. *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, New York. p 682.
- Takabayashi J., Dicke M. 1996. Plant-carnivore mutualism through herbivore-induced carnivore attractants. *Trends Plant Sci.* 1: 109–113
- Takabayashi J., Dicke M., Posthumus M.A. 1994. Volatile herbivore-induced terpenoids in plant-mite interactions: Variation caused by biotic and abiotic factors. *J. Chem. Ecol.* 20: 1329–1354.
- Takabayashi J., Shimoda T., Dicke M., Ashihara W., Takafuji A. 2000. Induced response of tomato plants to injury by green and red strains of *Tetranychus urticae*. *Exp. Appl. Acarol.* 24: 377–383.
- Teetes G.L. 1996. Plant resistance to insects: a fundamental component of IPM. Redcliffe's IPM world textbook, University of Minnesota. 1–5.
- Thomma B.P.H.J., Eggermont K., Penninckx I.A.M.A., Mauch-Mani B., Vogelsang R., Cammue B.P.A., Broekaert W. 1998. Separate jasmonate-dependent and salicylate-dependent defense-response pathways in *Arabidopsis* are essential for resistance to distinct microbial pathogens. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 15107–15111.
- Tingey W. 1991. Potato glandular trichomes. In: *Naturally Occurring Pest Bioregulators*. ACS, Washington

- DC, 128–135.
- Traw M.B., Bergelson J. 2003. Interactive effects of jasmonic acid, salicylic acid, and gibberellin on induction of trichomes in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 133: 1367–1375.
- Traw M.B., Dawson T.E. 2002. Differential induction of trichomes by three herbivores of black mustard. *Oecologia* 131: 526–532.
- Truitt C.L., Wei H-X., Pare P.W. 2004. A plasma membrane protein from *Zea mays* binds with the herbivore elicitor volicitin. *Plant Cell* 16: 523–532.
- Tuovinen T., Kikas A., Tolonen T., Kivijärvi P. 2006. Organic mulches vs. black plastic in organic strawberry: does it make a difference for ground beetles (Col., Carabidae)? *J. Appl. Entom.* 130: 495–503.
- Tuovinen T., Parikka P. 1997. Monitoring strawberry pests and diseases: practical applications for decision making. *Acta Hort.* 439 2: 931–936.
- Tuovinen T., Tolonen T. 2002. Arthropod biodiversity on conventional and organic strawberry. *Acta Hort.* 567: 663–666.
- Uselis N., Valiuškaite A., Raudonis L. 2006. Incidence of fungal leaf diseases and phytophagous mite in different strawberry cultivars. *Agron. Res.* 4: 421–425.
- van den Boom C.E.M., van Beek T.A., Dicke M. 2003. Differences among plant species in acceptance by the spider mite *Tetranychus urticae* Koch. *J. Appl. Ent.* 127: 177–183.
- van der Vrie M., McMurtry J.A., Huffaker C.B. 1972. Ecology of tetranychid mites and their natural enemies: A review. III. Biology, ecology, and pest status, and host-plant relations of tetranychids. *Hilgardia* 41: 343–432.
- van der Westhuizen A.J., Quian X.M., Botha A.M. 1. 1998. Differential induction of apoplastic peroxidase and chitinase activities in susceptible and resistant wheat cultivars by Russian wheat aphid infestation. *Plant Cell Rep.* 18: 132–137.
- Vegter J.J., Joesse E.N.G., Ernsting G. 1988. Community structure, distribution and population dynamics of Entomobryidae (Collembola). *J. Animal Ecol.* 57: 971–981.
- Venzon M., Janssen A., Pallini A., Sabelis M.W. 2000. Diet of a polyphagous arthropod predator affects refuge seeking of its thrips prey. *Anim. Behav.* 60: 369–375.
- Walling L.L. 2000. The myriad plant responses to herbivores. *J. Plant Growth Reg.* 19: 195–216.
- Wassenaar L.M. 1988. Strawberry breeding in the Netherlands. *Acta Hort.* 265: 149–152.
- Watson T.F. 1964. Influence of host plant condition on population increase of *Tetranychus telarius* (Linnaeus) (Acarina: Tetranychidae). *Hilgardia* 35: 273–322.
- Wibe A., Bichao H., Rohloff J., Steen A.H. 2003. Identification of host plant volatiles for the strawberry blossom weevil. Plant protection in sustainable strawberry production. *Abstract Book of NJF Seminar* 352: 26–27.
- Winz R.A., Baldwin T. 2001. Molecular interactions between the specialist herbivore *Mnduca sexta*

- (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. IV. Insect-induced ethylene reduces jasmonate-induced nicotine accumulation by regulating putrescine N-methyltransferase transcripts. *Plant Physiol.* 125: 2189–2202.
- Wratten S.D., Edwards P.J., Dunn I. 1984. Wound-induced changes in the palatability of *Betula pubescens* and *B. pendula*. *Oecologia* 61: 372–375.
- Wittstock U., Gershenzon J. 2002. Constitutive plant toxins and their role in defense against herbivores and pathogens. *Curr. Opin. Plant Biol.* 5: 300–307.
- Wysocki M. 1985. Outdoor crops. In: Helle W., Sabelis M.W. (eds) *World Crop Pests. Spider mites. Their Biology, Natural Enemies, and Control*. Elsevier, Amsterdam, pp 375–384.
- Zangler A.R., Berenbaum M.R. 1995. Spatial, temporal, and environmental limits on xanthotoxin induction in wild parsnip foliage. *Chemoecology* 5/6: 37–42.
- Zhu-Salzman K., Luthe D.S., Felton G.W. 2008. Arthropod-inducible proteins: broad spectrum defenses against multiple herbivores. *Plant Physiol.* 146: 852–858.
- Żurawicz E., Labanowska B.H., Bielenin A. 1997. Integrated strawberry production in Poland. *Acta Hort.* 439: 957–968.
- Yano S., Wakabayashi M., Takabayashi J., Takafuji A. 1998. Factors determining the host plant range of the phytophagous mite, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae): a method for quantifying host plant acceptance. *Exp. Appl. Acar.* 22: 595–601.
- Ye Z.h., Varner J.E. 1991. Tissue-specific expression of cell wall proteins in developing soybean tissues. *Plant Cell.* 3: 23–37.
- Young O.P., Edwards G.B. 1990. Spiders in United States field crops and their potential effect on crop pests. *J. Arachnol.* 18: 1–27.
- Yu H., Kowalski S.P., Steffens J.C. 1992. Comparison of polyphenol oxidase expression in glandular trichomes of *Solanum* and *Lycopersicon* species. *Plant Physiol.* 100: 1885–1189.
- Джапаридзе Л.И. 1953. *Практикум по Микроскопической Химии*. Советская наука, Москва 151 стр.
- Иванова Н.А., Шумакова А.А. 1966. *Календарь-справочник по борьбе с вредителями и болезнями в садах*.
- Крыжановский О.Л., Данциг Е. 1972. *Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур*. Наука, Ленинград.
- Кузнецов Н.Н., Петров В.М. 1984. *Хищные клещи Прибалтики*. Зинатне, Рига.
- Савздарг 1960. *Вредители ягодных культур*. Государственное Издательство сельскохозяйственной литературы, Москва 272 стр.