

УДК 632:551.583

## ОСОБЕННОСТИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ РАСТЕНИЙ И ФИТОФАГОВ В АГРОЦЕНОЗАХ ПРИ ИЗМЕНЕНИИ КЛИМАТА

© 2021 г. Е. И. Кошкин<sup>1</sup>, И. В. Андреева<sup>1,\*</sup>, Г. Г. Гусейнов<sup>2</sup>,  
К. Г. Гусейнов<sup>3</sup>, Ф. С.-У. Джалилов<sup>1</sup>, И. М. Митюшев<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева  
127550 Москва, Тимирязевская ул., 49, Россия

<sup>2</sup> Группа компаний НН group  
AZ1102 Баку, шоссе Хырдалан-Бинагади 34Н, Азербайджанская Республика

<sup>3</sup> Институт защиты растений и технических культур  
AZ1100 Гянджа, ул. Азиза Алиева, 91, Азербайджанская Республика

\*E-mail: i.andreeva@rgau-msha.ru

Поступила в редакцию 07.09.2020 г.

После доработки 18.09.2020 г.

Принята к публикации 13.10.2020 г.

В обзоре рассмотрено влияние факторов глобального изменения климата (температура, концентрация углекислого газа и озона, влагообеспеченность) в разных сочетаниях на трансформацию взаимосвязей между растениями и вредителями в агроценозах. Проанализированы возможные пути адаптации технологий защиты растений от вредителей к изменению климата.

*Ключевые слова:* изменения климата, вредители, защита посевов от вредителей, инсектициды, вторичные метаболиты растений, биогенные газообразные вещества.

DOI: 10.31857/S0002188121010063

### ВВЕДЕНИЕ

По данным, опубликованным Росгидрометом в “Докладе об особенностях климата на территории Российской Федерации в 2019 году”, средняя скорость роста среднегодовой температуры воздуха на территории России за период с 1976 по 2019 гг. составила 0.47°C за 10 лет, что более чем в 2.5 раза выше скорости роста глобальной температуры за тот же период [1]. Очевидным положительным последствием подобных температурных аномалий для аграрной отрасли нашей страны можно было бы назвать рост сумм активных температур и увеличение продолжительности вегетационного периода. Однако прогнозируемая урожайность зерновых в центральных и южных регионах Европейской части России ниже среднесуточных показателей на 15–20% из-за возросшего риска возникновения летних засух и других неблагоприятных погодных явлений, а также ожидаемого расширения ареала распространения вредных организмов и роста их активности. Настоящим сообщением мы завершаем цикл обзоров [2–4], посвященных рассмотрению реакции сельскохозяйственных культур, сорных растений, фитопатогенов и, наконец, насекомых-вредителей – на изменения основных пара-

метров климата и повышенный азотный фон, которые могут трансформировать взаимосвязи между растениями и вредителями путем воздействия на химические процессы в системе “растение–насекомое–фитофаг”, а также многовидовых взаимодействиях.

### АГРОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЗНАЧИМОСТЬ ПРОБЛЕМЫ

Реакцию вредителей на вариацию параметров изменения климата можно охарактеризовать, по меньшей мере, четырьмя показателями [5]: географическим ареалом их распространения [6], особенностями жизненного цикла [7], динамикой популяций [8] и трофическими связями [9], причем каждый из этих показателей может вносить значительный вклад в суммарный ущерб от данного вредителя. При оценке реакции 31 насекомого-фитофага удалось идентифицировать, по меньшей мере, влияние одного из четырех указанных выше параметров, зависящих от потепления и усиливающих вредоносность насекомых-фитофагов [10]. Из 29 вредителей, проявивших ту или иную реакцию, 26 (90%), 18 (62%), 16 (55%) и 4 (14%) обнаружили соответственно изменения ареала распространения, динамики популяции,

особенностей жизненного цикла и трофических связей; у 59% из изученных вредителей (17 из 29), реагирующих на повышение температуры, реакция различалась количественно в зависимости от специфики региона в пределах географического ареала распространения. Например, колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coleoptera: Chrysomelidae) в прошлые десятилетия распространялся на север Европы, в то время как плотность популяции возрастала в Центральной Европе. В зонах, где по состоянию на 2010 г. развивалось 1 поколение *L. decemlineata* за год, к 2050 г. прогнозируется развитие 2–3-х поколений [11]. В России, на протяжении всего XXI века, прогнозируется расширение ареала *L. decemlineata* в северном, северо-восточном и восточном направлениях.

В условиях глобального изменения климата значительно расширяется вторичный ареал и усиливается вредоносность инвазивных видов вредных насекомых. Зеленый овощной клоп *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae), происходящий из Восточной Африки, с 1960 года широко распространился в северном широтном направлении в Японии и Европе, из-за возросшей выживаемости в условиях повышения температуры зимой [12]. Среди опасных инвазивных вредителей растений, распространившихся в последнее десятилетие в России и Азербайджанской Республике, можно указать южноамериканскую томатную моль *Tuta absoluta* (Meurick) (Lepidoptera: Gelechiidae), в настоящее время наносящую серьезный вред томату в обеих странах [13].

Ареал зимней пяденицы *Operophtera brumata* (L.) (Lepidoptera: Geometridae) сместился в северные широты и возвышенные участки рельефа континентальной зоны Северной Европы. При этом вспышки размножения этого вредителя отмечены здесь не на основных, а на второстепенных кормовых растениях. Примечательно, что вредители однолетних полевых культур демонстрировали сходный тип реакции на потепление, что и вредители древесных культур, с меньшим ущербом для сельскохозяйственных культур. Например, западный кукурузный жук *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte (Coleoptera: Chrysomelidae) потенциально может нанести серьезный вред, являясь вектором вируса хлоротической пятнистости кукурузы, который может распространиться на нескольких дикорастущих видах растений — хозяев в окружающих поля экосистемах. Поскольку вредители в течение части сезона находятся в состоянии покоя или диапаузы, особенно в северных широтах [14, 15], даже небольшие фенологические несоответствия между растением-хозяином и основными жизненными циклами вредителя в условиях потепления, как у зимней

пяденицы, приводят к серьезным негативным последствиям для растений. Вместе с тем не исключена параллельная эволюция как вредителя, так и его растения-хозяина [16]. В последнее время связям между скоростью расширения ареала распространения вредителей, потеплением климата и процессам эволюции уделяется большое внимание [17, 18]. Однако эффекты совершенствования агротехнических мероприятий и эволюции рассматривались исследователями преимущественно отдельно, особенно в контексте изменения климата [5, 19]. Например, климатические изменения на территории Азербайджанской Республики вызвали адаптивные ответы колорадского жука, жизненный цикл которого характеризуется значительной растянутостью и перекрыванием фаз развития, связанных со сравнительно длительным периодом появления с зимовки и размножения. Это осложняет выбор оптимальных сроков обработок вегетирующих растений и понижает их эффективность. По результатам многолетних наблюдений, в Гянджа-Газахском экономическом районе Азербайджанской Республики, выход жуков из мест зимовки за последние 4 года ускорился на 2 декады по сравнению со средними сроками за предыдущие 14 лет. В теплые зимы этого периода жуки диапаузировали в почве на глубине 15–35 см вместо обычных 20–60 см, что обеспечивало ранний старт их активности [20].

По результатам наблюдений, проводимых с 1964 г. на Ротамстедтской опытной станции, при повышении среднесуточной температуры января и февраля на 1°C сроки заселения посевов сельскохозяйственных культур тлей (Hemiptera: Aphididae) сместились на 2 нед раньше, следствием чего явилось увеличение скорости роста или более раннее проявление активности после зимнего покоя, а также сохранение активности в течение более длительного периода с увеличением числа потомства [21]. По результатам 20-летних наблюдений, даже небольшое (на 1°C) повышение среднесуточной температуры в Великобритании в зимний период привело к более ранней (на 19 сут) миграции тли [21]. Диапазон вариации дневной температуры также влиял на скорость появления насекомых, обуславливая более раннее появление взрослых особей и увеличивая число поколений с возрастанием температуры [22].

Увеличение количества поколений вредителей, развивающихся за вегетационный сезон, приведет к необходимости разработки новых систем защиты растений, с акцентом на антирезистентные программы применения пестицидов, в связи с необходимостью увеличения количества обработок [23]. Например, в США повышение температуры в южных штатах привело к более

значительному увеличению популяции насекомых, чем в более прохладных условиях умеренных широт. В результате число обработок пестицидами против чешуекрылых вредителей в посевах сахарной кукурузы во Флориде было намного больше (15–32 обработки за вегетационный период), чем в Делавере (4–8) или Нью-Йорке (0–5) [24]. Подобные мероприятия оказывают существенное влияние на экологическую обстановку и здоровье населения [25]. Повышение температуры снижало эффективность отдельных пестицидов, например, токсичность двух пиретроидов (лямбда-цигалотрин и бифентрин) и спиносина (спиносада) против кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* (Hübner) (Lepidoptera: Pyralidae) [26]. В некоторых случаях обработка сублетальными концентрациями инсектицидов приводила к возрастанию устойчивости вредителя к повышенной температуре и инсектицидам, как, например, в случае с бурой рисовой цикадкой *Nilaparvata lugens* (Stål) (Hemiptera: Delphacidae), повреждающей рис в Азии [27]. Обработка посевов риса против данного вредителя инсектицидом триазофос в концентрации 40 ppm при температуре 40°C снижала смертность цикадок до 50%, в течение 48 ч, в сравнении с 94%-ной смертностью в контроле при той же температуре.

Если пестициды станут триггерами индуцированной термотолерантности (жароустойчивости), вредители смогут выживать при более высокой температуре и нанесут больший ущерб чувствительным культурам.

Между тем затраты на борьбу с насекомыми-вредителями в мире растут. Например, только на борьбу с капустной молью *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae) ежегодно тратится 4–5 млрд долларов [28]. Учитывая, что многие сельскохозяйственные и лесные вредители относятся к инвазивным видам, затраты на борьбу с ними оцениваются в почти 77 млрд долларов в год [29]. Ситуация осложняется тем, что защита посевов от вредителей может вносить существенный вклад в концентрацию парниковых газов в атмосфере. По оценкам, производство и транспортировка инсектицидов против соевой тли *Aphis glycines* Matsumura (Hemiptera: Aphididae), включая обработку ими посевов, только в США приводила к дополнительной эмиссии в атмосферу ежегодно от 6 до 40 тыс. т парниковых газов в CO<sub>2</sub>-эквиваленте. Ограничение внесения пестицидов с использованием критерия “экономический порог вредоносности” может привести к снижению эмиссии парниковых газов примерно на 300 тыс. т в год в CO<sub>2</sub>-эквиваленте [30]. Природные враги тли, в частности, божьи коровки (Coleoptera: Coccinellidae), способны уменьшить плотность популяции тли на более чем половине площадей сои в

США, снизив таким образом ежегодную эмиссию более, чем на 200 тыс. т в эквиваленте CO<sub>2</sub>. Эти примеры показывают, что, хотя на производство и применение пестицидов приходится только 9% от общих энергозатрат на выращивание культур [31], возможности снижения количества парниковых газов при их рациональном использовании могут быть значительными. Однако вопрос о том, является ли итоговый баланс парниковых газов в защите растений позитивным или негативным, окончательно не решен [32], особенно при химическом способе защиты.

Наряду с использованием химических средств популяции насекомых в агрофитоценозе контролируют с помощью их естественных врагов (паразитоидов и хищников) [33]. Сдвиги в межвидовых и внутривидовых взаимодействиях среди насекомых, обусловленные потеплением климата, могут неоднозначно влиять на эффективность естественных врагов насекомых-вредителей [34]. Даже незначительное изменение температурных условий влияло на эффективность действия паразитоидов против насекомых-фитофагов [35], как и на защиту последних от личинок паразитоидов [36]. При повышенной концентрации CO<sub>2</sub> численность популяции наездника *Diaeretiella rapae* (McIntosh) (Hymenoptera: Braconidae), паразитоида тли, снижалась почти вдвое, сокращалось время жизни взрослых особей [37]. Наездник *Cotesia melanoscela* (Ratzeburg) (Hymenoptera: Braconidae), развивающийся на гусеницах непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Erebidae), в этих же условиях демонстрировал высокую смертность личинок и куколок, развитие преимагинальных стадий замедлялось [38]. В то же время активность некоторых естественных врагов в условиях изменения климата может возрастать. Например, повышенная концентрация CO<sub>2</sub> приводила к сокращению периода развития паразитоида тли *Lysiphlebus japonicus* Ashmead (Hymenoptera: Braconidae) [39] и паразитоида капустной моли *Cotesia plutellae* (Kurdjumov) (Hymenoptera: Braconidae) [40]. Вместе с тем в Новой Зеландии в естественных травянистых ландшафтах паразитоиды практически не реагировали на повышение температуры на фоне увеличения популяции вредителей [41].

Со снижением азотного фона рост гусениц хлопковой совки *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) тормозился, и их легко поедал хищный клоп-щитник *Oechalia schellenbergii* (Guérin) (Hemiptera: Pentatomidae) [42]. Показано, что при повышенной концентрации CO<sub>2</sub> хищники-универсалы оказались более эффективны в борьбе с вредителями, чем специализированные хищники. Азиатская божья коровка хармония изменчивая *Harmonia axyridis* Pallas

(Coleoptera: Coccinellidae) в этих условиях потребляла больше хлопковой тли на растениях хлопчатника [43]. Вместе с тем при повышенной концентрации CO<sub>2</sub> хищник *H. axyridis* не поедает больше особей большой злаковой тли *Sitobion avenae* Fabricius (Hemiptera: Aphididae) в отличие от паразитоида бракониды *Aphidius picipes* (Nees) (Hemiptera: Braconidae) [44]. Синхронизация фаз развития в системе “фитофаг–паразитоид” играет ключевую роль в эффективности последнего против насекомых фитофагов, что показано, в частности, на конском каштане [45]. Более раннее появление бездействующих паразитоидов каштановой минирующей моли в отсутствие насекомого-хозяина приводило к низкому уровню паразитизма.

Модели изменения климата очень редко оценивают эффекты, оказываемые на урожайность полевых культур как непосредственно питанием вредителей, так и косвенно – пестицидами, применяемыми для снижения их ущерба урожаю [10]. Вместе с тем разные виды вредителей будут реагировать неодинаково на изменение климата в зависимости от региона и выращиваемой культуры. В связи с этим интересна количественная оценка глобального влияния вредителей в будущем на урожайность и валовый сбор зерна 3-х культур – кукурузы, риса и пшеницы, обеспечивающих население планеты 42% калорий, потребляемых с пищей. При этом повышение температуры влияет, по меньшей мере, на 2 параметра насекомых-вредителей – скорость метаболизма и связанное с этим потребление ими растительной пищи [46], а также на динамику роста численности популяций насекомых. При повышении средней температуры воздуха на 2°C среднее снижение валового сбора урожая пшеницы, риса и кукурузы в мире от вредителей практически по всем моделям изменения климата составляет примерно 59, 92 и 62 млн т, или 48, 19 и 31% соответственно [47]. Поскольку эти 3 культуры выращивают в разных климатических условиях, где потепление зачастую может обусловить противоположные изменения скорости роста популяций насекомых, выживание в диапаузе может вызвать неодинаковые потери их урожая. Потепление для пшеницы, выращиваемой обычно в более прохладных климатических условиях, будет означать рост популяций насекомых в посевах и их выживаемость при перезимовке. У риса, выращиваемого в условиях относительно теплого тропического климата, дальнейшее потепление, напротив, будет снижать скорость роста популяций насекомых и таким образом частично противостоять увеличению потерь урожая из-за повышения скорости метаболизма насекомых. Однако повышение температуры воздуха на 3°C и больше резко уве-

личивает потери урожая риса аналогично пшенице. Что касается кукурузы, рост численности популяций вредителей практически не оказывает итоговый негативный эффект на валовый сбор зерна в мире, поскольку в одних регионах скорость роста популяций увеличивается, а в других – примерно в такой же степени снижается. В соответствии с моделями наибольшее снижение урожайности из-за потепления климата и, соответственно, увеличения вредоносности насекомых, предсказывают для кукурузы во Франции, Китае и США, для пшеницы и риса соответственно – во Франции и Китае, в которых в настоящий момент достигнута максимальная урожайность этих культур.

Таким образом, глобальное потепление может ускорить рост популяций вредителей, увеличить вероятность вспышек, расширить географию их распространения, что, в конечном итоге, приведет к значительному увеличению экономических потерь и снижению продовольственной безопасности [14, 48]. Однако в имеющихся моделях корректно не оценена вероятность одновременного изменения, кроме температуры, целого ряда абиотических факторов, например, влагообеспеченности, которые способны оказать существенное влияние на поведение вредителей в посевах и, в конечном итоге, их вредоносность. Например, в условиях дефицита влаги растения оказались более чувствительными к вредителям и болезням [49]. Из-за экстремальной засухи в Словакии в мае 1993 г. паразитоида трихограмму *Trichogramma evanescens* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae) не удалось эффективно использовать против кукурузного мотылька [50]. На северо-востоке США в 2015–2016 гг. вслед за экстремальной засухой впервые за 30 лет наблюдали вспышку размножения непарного шелкопряда [51]. При выпадении избыточного количества осадков 10 стран в Западной и Северной Африке в 2004 г. подверглись нашествию пустынной саранчи *Schistocerca gregaria* (Forsskål) (Orthoptera: Acrididae) [52]. Эти тенденции необходимо учитывать сельхозтоваропроизводителям Европейской части России, на севере которой в последние годы фиксируется значительный избыток осадков, а на юге – их острый дефицит [1]. На юге России расширяется ареал и возрастает вредоносность отдельных стадных видов саранчовых: например, в 2012 г. впервые были зарегистрированы миграции марокканской саранчи *Locustotaurus maroccanus* (Thunberg) (Orthoptera: Acrididae) на территорию Ставропольского края, а в 2016 г. – на территорию Краснодарского края [53].

Последствия непосредственного влияния повышенной концентрации CO<sub>2</sub> на насекомых-вредителей не так очевидны, как на метаболизм рас-

тения-хозяина. Последние включают повышение соотношения концентрации C : N, снижение содержания белка, а также изменение содержания вторичных метаболитов как защитных компонентов [2, 54].

### РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ НА ПОВРЕЖДЕНИЕ ЛИСТЬЕВ

Грызущие вредители, питаясь листьями, вызывают у растений целый ряд ответных физиологических реакций. В результате исследования более чем в 50% систем “растение – фитофаг” было отмечено снижение фотосинтетической активности листового аппарата. Например, порог вредности хлебной полосатой блошки *Phyllotreta vittula* (Redtenbacher) (Coleoptera: Chrysomelidae) для яровой пшеницы – уничтожение не менее 50% поверхности ее первого листа. Меньшее повреждение несущественно и во многих случаях даже стимулирует рост. В США посевы сои в севообороте с кукурузой сильно повреждаются японским жуком *Popillia japonica* Newman (Coleoptera: Scarabaeidae) [55]. Соя устойчива к данному вредителю в фазе вегетативного развития. Из-за более мягкой зимы и весны вредитель появляется раньше именно в указанную фазу, но повреждения при этом оказывают лишь слабое влияние на конечную урожайность. Соевая тля использует сою в качестве промежуточного хозяина и на ней появляется позже – в фазе генеративного развития: усыхание 60% площади листьев в этот период снижает урожайность на 20%. Но если из-за потепления соевая тля покинет своего основного хозяина – крушину раньше и переместится на посевы сои в фазе вегетативного развития, потери урожая при подобном снижении площади фотосинтезирующих листьев будут минимальными.

Вместе с тем некоторые вредители могут снижать ассимиляцию CO<sub>2</sub> в большей мере, чем непосредственно уменьшение площади листьев. Например, вызванное поеданием гусеницами снижение площади отдельного листа дикого пастернака даже на 5% снижает фотосинтез оставшегося листового покрова на 20% [56, 57]. Согласно другим данным, потеря части листа может как не влиять на его фотосинтетическую способность [58], так и снижать [59] или даже повышать ее. В последнем случае имеет место классический пример автокомпенсации, что может быть обусловлено повышением спроса на ассимилянты со стороны акцептора. Вместе с тем независимо от того, какую специализированную ткань – флоэму, ксилему или стебель поражает открыто (закрыто) живущий фитофаг, фотосинтез, как правило, снижается [60, 61].

Уничтожение (поедание) части ткани листа вредителем представляет собой пример прямого снижения фотоассимиляционной способности растения. Наряду с этим может быть косвенное влияние, например, путем повреждения сосудистой системы, влияющей на фотосинтез за счет изменения скорости транспорта воды, элементов питания, фотоассимилятов, что может изменить скорость метаболических процессов. Последствия повреждения жилкования, например, могут длиться неделями и, в конечном итоге, привести к высыханию листа [62]. Сочетание сосудистых повреждений и поедания части листа, как, например, у сои, усиливает снижение фотосинтеза оставшейся части листа и двух соседних листьев (у сои тройчатый лист) [63]. Скелетирование листьев сои японским жуком резко увеличивало потерю воды из объеденных краев листа. Повреждение межжилковой ткани не оказывало влияния на интенсивность фотосинтеза, но повысило интенсивность транспирации на 150% в течение четырех суток после повреждения.

Известно, что растения используют достаточно много ресурсов на защиту от вредителей путем синтеза вторичных метаболитов [64]; многие из этих соединений достаточно токсичны. Например, ряд видов растений синтезируют фуранокумарины, сильно снижающие интенсивность фотосинтеза даже на значительном расстоянии от места поражения насекомым [65], что в свою очередь тормозит рост и уменьшает накопление биомассы. Вместе с тем, ингибирование роста растений в результате атаки патогенов объясняется скорее перенастройкой сигнальной системы растений, чем недостатком ресурсов из-за синтеза вторичных метаболитов [66, 67].

### РЕАКЦИЯ ВТОРИЧНОГО МЕТАБОЛИЗМА РАСТЕНИЙ НА АТАКУ ВРЕДИТЕЛЕЙ

Вторичные метаболиты растений (ВМР) как посредники при их взаимодействии с насекомыми включают азотсодержащие компоненты (алкалоиды, цианогенные гликозиды), серосодержащие компоненты (глюкозинолаты), фенолы (фенольные кислоты, фенилпропаноиды, танины, флавоноиды) и терпеноиды (моно- и дитерпены, секвитерпены), индолпроизводные бензоксаиноиды. Состав и содержание этих соединений, в свою очередь, могут влиять на защитные реакции растений от вредителей и привлечение опылителей. Однако наше понимание влияния изменений климата на фитохимию и взаимоотношения растений и насекомых часто осложняется как взаимодействием факторов изменения климата (повышенные температура, концентрация CO<sub>2</sub>, O<sub>3</sub>, NO<sub>x</sub>), высокими дозами вносимых в

почву азотных удобрений, так и прямым/косвенным влиянием факторов среды на растения и насекомых. Вследствие этого весьма трудно сформулировать обобщенное заключение о влиянии факторов изменения климата на систему “растение—фитофаг” в целом или прогнозировать изменения поведенческих реакций разных видов фитофагов (насекомых) на средне- и, особенно, долгосрочную перспективу [68]. Тем не менее уже очевидно, что ВМР занимают важное место в системе защитных реакций растений от вредителей, замедляя поедание фитомассы, снижая ее усвояемость из-за токсичности и привлекая естественных врагов вредителей [69]. При изменении вторичного метаболизма, в свою очередь, происходили также изменения первичного метаболизма растений, что влияло на содержание белков, жиров и углеводов [70, 71]. Вредители потребляют первичные метаболиты растений, одновременно пытаясь избежать негативные эффекты от вторичных метаболитов путем метаболической и поведенческой адаптации [72]. Кроме того, вторичные метаболиты в растениях могут служить также в качестве регуляторов и предшественников для синтеза первичных метаболитов в организме вредителей [73]. Например, личинки западного кукурузного жука вместе с растительной тканью потребляют комплекс железа с бензоксазиномидом, который необходим им для роста, используя, таким образом, вторичный метаболит в качестве первичного [74]. Ряд других вредителей на личиночной стадии также демонстрировали ускорение роста в присутствии вторичных метаболитов [75, 76], что свидетельствует об усвоении ВМР, по меньшей мере, частично в их организмах.

Климатические параметры могут изменить состав и концентрацию вторичных метаболитов в тканях растений. Например, повышенные температуры увеличивали содержание фенолов, включая танины и флавоноиды, а также сапонины и алкалоиды в проростках белой акации [77]. Однако фитохимическая реакция зависела от вида ткани (листья или стебли), времени отбора образцов для анализа и содержания тяжелых металлов в почве. Заметим при этом, что флавоноиды представляют один из самых старых и консервативных классов вторичных метаболитов [78]. Отмечено положительное влияние повышенных температур на содержание лигнина в молочае [79], сапонинов [80] и газообразных терпенов в сосне [81], а отрицательное — на содержание танинов [77] и лигнина [82]. Подобная различающаяся реакция отдельных вторичных метаболитов объясняется взаимодействием повышения температуры с другими абиотическими и биотическими факторами, влияющими на обмен веществ в растениях [83–85]. Например, водный стресс повы-

шал содержание карденолидов и снижал содержание латекса в молочае обыкновенном [79]. При этом диапазон изменения концентрации определялся температурой воздуха. Рост гусениц данаиды монарха *Danaus plexippus* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae) стимулировался повышенной температурой на фоне водного стресса, благодаря прямому действию температуры при одновременном изменении состава ВМР. В другом исследовании было отмечено, что засуха повышала содержание глюкозинолатов у арабидопсиса; при этом снижалась масса гусениц капустной совки *Mamestra brassicae* (L.) (Lepidoptera: Noctuidae), тормозился рост популяции зеленой персиковой тли *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae) [86]. Хотя изменение содержания глюкозинолатов в этой работе не объясняет прямо их отрицательный эффект на вредителей, по мнению авторов, индуцированные засухой изменения в содержании остальных ВМР, в том числе флавоноидов, могли определить подобный эффект. Что касается других факторов изменения климата (повышенные концентрации  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_3$ ), они увеличивали содержание фенольных соединений, в частности, танинов и флавоноидов. Например, повышенные концентрации  $\text{CO}_2$  увеличили общее содержание фенолов на 19, танинов — на 22, флавоноидов — на 27% [87]. Содержание терпеноидов в растениях снижалось с повышением концентрации  $\text{CO}_2$  и увеличивалось с повышением  $\text{O}_3$ , причем различные группы терпеноидов показывали отличающуюся реакцию [88, 89]. Влияние повышенной концентрации  $\text{CO}_2$  на синтез отдельных ВМР, в отличие от первичных, менее прогнозируемо за исключением фенолов. Последние синтезируются из фенилаланина в ходе реакций шикиматного метаболического пути, регулируемых активностью фенилаланин-аммоний лиазы (ФАЛ). Одни фенолы выполняют функцию защиты растений против вредителей, снижая потребление ими растительной ткани, а также рост и выживаемость вредоносных насекомых [90, 91], другие, как, например, флавоноиды с антиоксидантными функциями, напротив, стимулируют потребление пищи и рост насекомых [92, 93]. Танины часто содержатся в листьях в высокой концентрации и присоединяются со своими фенольными гидроксильными группами к растворимым белкам в кишечнике насекомых, ингибируя тем самым гидролиз белка и снижая питательную ценность растительных тканей. В то время как гидролизуемые танины содержатся, главным образом, в покрытосеменных растениях, конденсированные танины широко распространены в растительном мире.

Повышенная концентрация  $\text{CO}_2$  увеличивала содержание флавоноидов с антиоксидантными

свойствами, в т.ч. кверцетина, кэмпферола и физетина в листьях и ризомах 2-х сортов имбиря, стимулируя тушение свободных радикалов [94]. В листьях сои в подобных условиях увеличилось соотношение содержания кверцетина и кэмпферола, но снижалась концентрация изофлавоноида генистеина [95].

В отличие от содержания фенолов, данные по содержанию терпеноидов более противоречивы. Они образуются из молекул изопрена ( $C_5H_8$ ) в результате преимущественно реакций мевалонатного пути в цитозоле клетки или метилэритролфосфатного пути в пластидах [96]. Появляется все больше данных, согласно которым оба этих пути, ведущих к синтезу терпеноидов, активируются повышенной концентрацией  $CO_2$  в меньшей степени, чем шикиматный путь, в реакциях которого образуются фенолы [97].

Тритерпеноид карденолид является важным стероидным токсином против насекомых фитофагов, поскольку ингибирует  $Na^+/K^+$ -АТФазу, обеспечивающую поддержание трансмембранного потенциала в большинстве клеток вредителей. Повышенная концентрация  $CO_2$  снижала содержание карденолидов в тканях четырех генотипов молочая [97]. Вместе с тем реакция других ВМР на данный фактор далеко не всегда однозначная: их содержание в растениях может как увеличиваться, так и снижаться [98, 99]. Например, общее содержание глюкозинолатов увеличивалось у брокколи и арабидопсиса [100, 101], а индольных глюкозинолатов, напротив, снижалось [101].

Виды растений, растущих при повышенной концентрации  $CO_2$ , демонстрируют различную чувствительность к листогрызущим насекомым, и часть этой вариации объясняется косвенной реакцией на увеличение температуры. Если скорость роста популяции тли с увеличением концентрации  $CO_2$  возрастает [102, 103], у листогрызущих насекомых отмечено как снижение, так и увеличение скорости поедания листьев и роста массы особей [104–106]. Тли особо чувствительны к температуре [107] и косвенный позитивный эффект повышенной концентрации  $CO_2$  на температуру листьев может определить часть этой вариации. В этих же условиях увеличение концентрации фенольного альдегида госсипола в листьях хлопчатника оказывает сильный негативный эффект на листогрызущие насекомые и тли [108]. Однако вопреки ожиданиям, выживаемость хлопковой тли *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae) в этом случае оказалась выше. Вместе с тем питание черемуховой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) (Hemiptera: Aphididae) на листовых дисках пшеницы, выращенной при обычной и повышенной концентрации  $CO_2$ , обнаружило лишь незначитель-

ный эффект последнего варианта [109], как и на тлю *Cepigilleta betulaefoliae* Granovsky (Hemiptera: Aphididae) на березе [110]. Видимо, далеко не случайно, что на березе повышенная концентрация  $CO_2$  не снижала, а увеличивала устьичную проводимость при повышенной концентрации  $CO_2$  [111], что является достаточно аномальным событием. В связи с этим заслуживает внимания факт стимулирования роста популяции соевой тли на листьях сои при повышенной концентрации  $CO_2$ , которое полностью нивелируется при выравнивании температуры листьев в контроле и опыте [112]. Хотя повышенная концентрация  $CO_2$  изменяет целый ряд химических и структурных показателей растений, влияющих на фитофагов, а также увеличивает температуру листьев, косвенный эффект на температуру листьев еще недостаточно осознан исследователями.

Что касается агротехнических мероприятий, высокие дозы азотных удобрений часто стимулируют распространение вредителей-насекомых, снижая, в частности, содержание танинов в листьях древесных пород и практически оказывая слабое влияние на содержание других фенольных соединений. В аналогичных условиях отмечены также случаи снижения концентраций производных фенилпропаноидов с вариацией содержания отдельных групп вторичных метаболитов [113]. Заслуживает внимания перераспределение пула защитных метаболитов между надземной и подземной сферой растений на высоком агрофоне [114]. Вместе с тем эффекты высокого азотного фона на содержание вторичных метаболитов в растениях определяются спецификой органа (ткани) и взаимосвязью агрофона и других факторов окружающей среды, таких как влагообеспеченность [114] и концентрация  $O_3$  [115, 116].

## ВЫДЕЛЕНИЕ БИОГЕННЫХ ГАЗООБРАЗНЫХ ВЕЩЕСТВ РАСТЕНИЯМИ

Изменение климата влияет на индуцированное вредителями выделение газообразных соединений растениями, влияющее на защитные реакции последних. Растения могут выделять в качестве биогенных газообразных веществ (БГВ) в стрессовых условиях около 10% вновь ассимилированного углерода [117]. Эти соединения (изопрен, терпены, карбонилы, органические кислоты, серосодержащие и бензеноидные компоненты, метиловые эфиры фитогормонов) играют важную роль в качестве посредников в антагонистических и мутуалистических взаимодействиях растений и вредителей. Обнаружены мутанты кукурузы с дефектами в выделении из тканей терпенов в ответ на атаку вредителей [78]. Абиотические стрессоры, включая факторы изменения

климата, могут влиять на реакцию растений на биотические взаимодействия через выделение БГВ, модифицируя таким образом пути взаимодействия вредителя с растением-хозяином [118, 119]. В то время как влияние повышенных температур, ограниченной водообеспеченности и атмосферных загрязнителей по отдельности на эмиссию БГВ растениями не вызывает сомнений, гораздо меньше понимания эффекта одновременного действия указанного сочетания факторов. Например, если даже небольшое повышение температуры может вызвать достаточно быстрое и сильное увеличение эмиссии газов из листьев кукурузы, одновременное участие в данной системе вредителя оказывает на растения аддитивный эффект [120]. При этом эффект взаимодействия показателя количества особей на растении с температурой воздуха на выделение монотерпенов оказывается весьма значимым, хотя последнее и не сохраняется на длительный период.

Водный стресс также влияет на эмиссию газов, причем предварительное действие искомого стрессора может усилить индуцированное атакой вредителей выделение БГВ, обеспечивая таким образом бóльшую устойчивость к ним растений [121]. Кроме того, одновременная атака вредителей на фоне действия водного стресса повышает привлекательность листьев кормовых бобов для наездника *Trissolcus basalis* Wollaston (Hymenoptera: Scelionidae) [122] или, напротив, вызывает отпугивание паразитоидов на хлопчатнике [123]. Эффект непосредственно стресса или репаративного периода на связанную с вредителями эмиссию монотерпенов может сохраниться достаточно длительный период, что показано на сосне съедобной [124]. Эмиссия БГВ чувствительна к повышению температуры, но мало данных о реакции на увеличение концентрации  $\text{CO}_2$  [125, 126]. Согласно моделям, повышение температуры может оказать более существенное влияние на синтез БГВ, чем повышение концентрации  $\text{CO}_2$  [127]. При обогащении  $\text{CO}_2$  образование изопрена снижается, а других БГВ – увеличивается [128]. Повышение концентрации  $\text{CO}_2$  снижает устьичную проводимость листьев, и это может внести определенный вклад в снижение выделения из них газообразных соединений. Повышенная концентрация  $\text{CO}_2$  на фоне атаки вредителей ингибирует выделение изопреноидов [129, 130], в то время как эмиссия других вторичных газообразных соединений усиливается [131], повышая таким образом устойчивость растений к вредителям. Хотя повышенная концентрация  $\text{CO}_2$ , потепление и засуха являются главными факторами изменения климата, их интерактивный эффект на систему растение–вредитель остается малоизученным.

Обогащение воздуха  $\text{O}_3$  повышает восприимчивость растений к процессу яйцекладки насекомых-вредителей [132]. При этом женские особи в ходе этого процесса не реагировали на различия в эмиссии газов, обусловленные повреждением вредителями. В условиях повышенной концентрации  $\text{O}_3$  привлечение гусениц капустной моли на поврежденную вредителем белокачанную капусту снизилось в результате разрушения терпеноидов, а также репеллентных свойств продуктов их окисления [133]. Интересно, что только озон (без вредителя) не индуцировал выделение вторичных БГВ растениями горчицы черной [134]. Однако поедание ее листьев капустной белянкой *Pieris brassicae* (L.) (Lepidoptera: Pieridae) сразу после экспозиции в атмосфере озона усилило эмиссию заметно сильнее, чем только поедание вредителем. Что касается паразитоидов, их также привлекали больше именно растения в варианте “озон + вредитель”.

Уровень азотного питания может оказать на выделение БГВ из листьев позитивное, негативное или нейтральное влияние [135]. При этом умеренный агрофон усиливал эмиссию монотерпена, а низкий и избыточный, напротив, снижали и, соответственно, уменьшали привлечение паразитоидов [123]. Повышенный азотный фон на фоне сильного загрязнения атмосферы озоном увеличивал выделение нескольких монотерпенов и общих секвитерпенов у сосны, причем конечный эффект определялся присутствием вредителя [81]. Вместе с тем в аналогичных условиях выделение БГВ из листьев клевера снижалось [115].

#### ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ В СИСТЕМЕ “РАСТЕНИЕ–ФИТОФАГ”

Повышение концентрации  $\text{CO}_2$  и связанное с этим увеличение содержания углеводов в листьях [2] оказывает непосредственное влияние на пищевые предпочтения вредных насекомых и соответственно динамику развития популяций в агрофитоценозах. Увеличение концентрации углеводов повышает запасы липидов, что снижает адаптивный потенциал, а белка – сокращает продолжительность жизненного цикла насекомых [136]. Кроме того, повышенное соотношение С : N в листьях ведет к компенсаторному потреблению большей листовой массы некоторыми листогрызущими насекомыми [137] и увеличивает популяцию тли благодаря лучшему обеспечению бактериальных эндосимбионтов питательными веществами [138]. В этих условиях потребляется в среднем на 14% больше массы листьев  $\text{C}_3$  растений для поддержания даже меньшей скорости роста вредителя, чем при нормальной концентрации  $\text{CO}_2$ , что соответственно оказывает большее



повреждающее воздействие на посевы [139]. Это связано с тем, что у  $C_3$ -растений в этих условиях синтезируется больше углеводов (на 23–50%) и меньше белка (на 10%), в результате чего соотношение С : N увеличивается примерно на 19% и в несколько меньшей мере – у  $C_4$ -видов растений [87]. Снижение содержания протеина, напротив, увеличивает эффективность его усвоения кузнечиками из видов луговых трав с  $C_3$ -типом метаболизма углерода [140]. В результате отмечают резкий рост популяции насекомых и даже вспышку, что снижает продуктивность экосистем [141]. Однако отмеченное компенсаторное увеличение питания относится далеко не ко всем видам насекомых и растений.

Гусеницы преимущественно предпочитают больше белка в листьях относительно углеводов (в соотношении 2 : 1 или больше), в то время как тли – в соотношении 1 : 1 или даже меньше белка, чем углеводов [138]. Однако изменения пищевых предпочтений насекомых в условиях изменения климата из-за повышения концентрации  $CO_2$  вряд ли приведут к смене вида растения-хозяина, и патогены через ряд поколений смогут адаптироваться к изменению метаболизма их постоянного растения-хозяина. Например, компенсаторное питание щавелевого листоеда *Gastroidea viridula* (DeGeer) (Coleoptera: Chrysomelidae) на щавеле, растущем при повышенной концентрации  $CO_2$ , уменьшает выживаемость и плодовитость последующих поколений, остающихся тем не менее на том же виде растений [142]. Аналогично этому, у гусениц снижается эффективность усвоения углеводов из растений, выращенных при повышенной концентрации  $CO_2$  [143]. Вместе с тем насекомым через ряд поколений удастся легко адаптироваться к высокоуглеводной листовой массе. В этих условиях нельзя исключать также влияния продуктов вторичного метаболизма на пищевые предпочтения насекомых. Например, мутанты арабидопсиса с модифицированным крахмалом отличаются содержанием глюкозинолатов [144]. Это может подчеркивать тесную связь углеводного метаболизма растений с защитной сигнальной системой в условиях изменения климата, включающего в качестве одного из факторов также увеличение температуры воздуха. Однако центральным звеном (посредником), регулирующим взаимосвязь вредителя с растением-хозяином в меняющихся условиях среды является гормональная система, влияющая, в свою очередь, на переменную пищевую ценность растений в целом, а не только соотношение С : N в листовой массе.

Повреждения листьев сои соевой совкой *Chrysodeixis includens* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae) в полевых условиях в камерах с открытым верхом

при повышенном содержании  $CO_2$  оказались намного больше, чем при нормальной концентрации  $CO_2$  [145, 146]. Японский жук предпочитает листья сои именно при высокой концентрации  $CO_2$ , и эти особи живут дольше и производят больше потомства, чем на растениях, выращенных при обычной концентрации  $CO_2$  [147]. В этих условиях тормозится синтез ингибитора фермента цистеин протеазы (CysPI) [148, 149]. Данный фермент представляет собой небольшой белок, препятствующий протеазам насекомых расщеплять белковые соединения в растительной пище с целью получения необходимых питательных веществ [150]. Другие параметры питательной ценности и привлекательности тканей – снижение оводненности, увеличение жесткости листьев, транспорт большого количества ассимилятов для синтеза фенольных компонентов также совместно участвуют в защите растений от патогенов [151]. Повышенная жесткость, коррелирующая с удельной поверхностной плотностью листьев ( $г/дм^2$ ), естественно, может снизить поедаемость листьев из-за стачивания зубцов в ротовом аппарате листогрызущих насекомых. Одновременное повышение температуры на фоне увеличения концентрации  $CO_2$  нивелирует увеличение содержания углеводов, однако содержание азота при этом снижается, как и N : C в листьях. Поскольку повышение температуры стимулирует метаболизм насекомых в сочетании со снижением концентрации азота в листьях, одновременное повышение температуры и  $CO_2$  в будущем может резко увеличить вредоносность насекомых. Частично это можно объяснить прямым действием температуры на метаболизм насекомого. Например, поедание листьев возрастает на 1% на каждый градус повышения температуры от 16 до 37°C [152, 153], резко снижаясь в последующем из-за увеличения смертности особей.

В некоторых случаях эффективность обработки инсектицидами в условиях повышенного содержания  $CO_2$  в атмосфере может быть снижена. Например, обработка посевов трансгенного риса ТТ51 против бурой рисовой цикадки инсектицидом триазофос в условиях повышенной концентрации  $CO_2$  была менее эффективна, чем в условиях естественного содержания  $CO_2$  в атмосфере [154].

Изменения климата оказывают существенное влияние на взаимосвязь паразитоида с растением-хозяином и численностью листогрызущих вредителей [155, 156]. С увеличением изменчивости климата (температура + осадки) способность паразитоида контролировать размер популяции вредителя на растении-хозяине уменьшается [157] и вероятность атак увеличивается.

Различия в оптимальных температурах развития вредителя и энтомофагов могут привести к нарушению синхронизации их развития и к резкому увеличению численности вредителя на растении-хозяине [158]. Это является примером косвенного влияния изменений климата на ситуацию, как и изменения в эффективности стратегий защиты растений (химическая защита растений, биологическая защита и т.п.) [159, 160]. Аналогично этому современные агротехнические мероприятия и изменения в землепользовании зачастую оказывают на развитие патогенов гораздо большее влияние, чем непосредственное действие изменений климата [161].

При повышенной концентрации  $\text{CO}_2$  содержание азота, а также микроэлементов – железа и цинка, в листьях  $\text{C}_3$  растений снижается [162], что ухудшает питательную ценность для фитофагов и может поменять их пищевые предпочтения [163]. В результате листогрызушим насекомым для удовлетворения своих пищевых потребностей приходится потреблять больше растительной массы [39, 164]. Повышенная концентрация  $\text{CO}_2$  может также увеличить повреждения сельскохозяйственных культур колюще-сосущими насекомыми, включая тлю, питающуюся преимущественно флоэмным соком и поэтому очень чувствительную к изменению химического состава растений в условиях меняющегося климата [165]. В целом обогащение атмосферы  $\text{CO}_2$  позитивно влияет на тлю [87], вместе с тем оказывая различное влияние на число особей в популяции, их плодовитость и выживаемость у разных видов. Это может быть связано в том числе с влиянием искомого фактора на  $\text{C}/\text{N}$  метаболизм, вторичный метаболизм растений, устьичную проводимость и температуру листьев, а также их анатомо-морфологические характеристики [166, 167]. В отличие от листогрызущих вредителей, поедающих отдельные фрагменты листьев, тля, высасывая флоэмный сок, вызывает лишь точечные повреждения тканей [168]. Тля не только извлекает пищу из растения-хозяина, но и меняет свое местоположение на листьях, чтобы избежать защитной реакции растения, или выделяет во флоэму эффекторные белки для подавления искомой реакции [169]. С целью удовлетворения своих пищевых потребностей тли могут также воздействовать на физиологические процессы в растении-хозяине, например, индуцировать изменения во вторичном метаболизме или устьичной регуляции, а также подавлять защитные реакции растений [170]. После контакта с поверхностью листа тле необходимо преодолеть защитные барьеры, включая трихомы и эпикутикулярные воски, чтобы обеспечить проникновение стилета в лист растения-хозяина. Повышенная концентрация  $\text{CO}_2$

при выращивании растений репы и клевера увеличивала плотность трихом на поверхности листа [171, 172], а у арабидопсиса и пшеницы, напротив, снижала [100, 173]. Поэтому для отбора первой пробы флоэмного сока из листьев клевера тле требуется больше времени, чем из листьев других культур.

Многие вторичные метаболиты помогают растениям противостоять атаке тли, увеличивая время, необходимое для проникновения стилета во флоэму и отбора первой порции флоэмного сока. Например, особям тли, заселяющим сорта люцерны с высоким содержанием сапонина в листьях, требуется больше времени для прохождения стилета через эпидермис и мезофилл, а также уменьшается порция всасываемого ими флоэмного сока [174]. Более того, различные фенольные соединения оказывают неодинаковое влияние на параметры их питания. Кофейная и галловые кислоты у зерновых культур, например, резко снижали время питания тлей на зерновках, а наличие катехина сокращало количество потребляемого сока. Однако, несмотря на высокое содержание танинов и фенольных соединений в листьях растения-хозяина, обыкновенная черемуховая тля *Rhopalosiphum padi* (L.) (Hemiptera: Aphididae), напротив, хорошо развивалась при повышенной концентрации  $\text{CO}_2$  [175]. Таким образом, стратегия выживания тли в отдельных случаях может позволить ей преодолеть некоторые механизмы, используемые растениями для защиты. Даже после достижения стилетом флоэмы растения могут предотвратить или уменьшить всасывание первой порции сока, содержащей углеводы, белки и аминокислоты, необходимые для растений [176]. С этой целью растения с помощью  $\text{Ca}^{2+}$ -сигнальной системы создают целый ряд защитных механизмов, тормозящих питание тли содержимым флоэмы [177] путем обеспечения непроницаемости ситовидных труб благодаря закупорке ситовидных пор отложениями каллозы и белковыми пробками [178]. Когда это произойдет, тли вынуждены будут секретировать во флоэму водянистую слюну, содержащую кальций-связывающие белки, которые противодействуют закупорке ситовидных элементов. Именно время, потраченное на секретирование (выделение) слюны в ситовидные элементы, и связанные с этим процессы удлиняют период отбора первой пробы. На эти процессы также оказывает влияние повышение концентрации  $\text{CO}_2$ , увеличивающее как биосинтез каллозы, например, у арабидопсиса [179], так и концентрацию цитозольного свободного кальция, как у коммелины [180]. Это продлевает время для преодоления тлей сопротивления флоэмы. Вместе с тем соотношение  $\text{N} : \text{C}$  во флоэмном соке небобовых культур составляет 0.1, а в листовых

тканях, потребляемых листогрызущими вредителями, – 0.8–1.5 [138]. Таким образом, пониженное содержание N во флоэмном соке может стать значимым ограничивающим фактором для роста и размножения вредителей с колюще-сосущим ротовым аппаратом. Ситуация еще больше осложняется при выращивании растений при повышенной концентрации CO<sub>2</sub>, когда в результате увеличения интенсивности фотосинтеза и, соответственно, поступления дополнительного количества сахарозы и дальнейшего разбавления флоэмного сока концентрация азотистых соединений в нем снижается еще больше. Это, в свою очередь, удлиняет предрепродуктивный период и снижает фертильность некоторых видов тли [181]. Вместе с тем хотя относительная концентрация аминокислот во флоэмном соке растений хлопчатника при повышенной концентрации CO<sub>2</sub> была меньше, чем при обычной, их содержание в организмах тли в первом случае было больше. Это связано с потреблением ими большего количества сока для удовлетворения пищевых потребностей [182]. Более того, при повышенной концентрации CO<sub>2</sub> содержание незаменимых аминокислот во флоэме, например, у листьев ячменя, увеличивается [183], особенно при дополнительной азотной подкормке растений. Что касается бобовых культур, повышение концентрации CO<sub>2</sub> обуславливало увеличение на 38% количества симбиотически фиксированного азота в сравнении с нормальной концентрацией CO<sub>2</sub>, в результате чего соотношение C/N в обоих вариантах практически не различалось [184]. При заселении люцерны гороховой тлей повышенная концентрация CO<sub>2</sub> значительно увеличила содержание аминокислот во флоэме листьев [185]. Например, повышенная концентрация CO<sub>2</sub> увеличивала содержание незаменимых аминокислот на 86% и колонизацию высокоустойчивого сорта люцерны гороховой тлей на 56% [186], а у среднеустойчивого сорта, напротив, снижала на 53 и 33% соответственно. Таким образом, в условиях изменения климата отдельные сорта могут быть более или менее устойчивы к атаке тлей [187]. Кроме того, виды тли тоже различаются по реакции на повышение концентрации CO<sub>2</sub> [188], что, в свою очередь, может оказать влияние как на внутри-, так и межвидовую конкуренцию насекомых. Заслуживают также внимания данные, согласно которым энтомофаги становятся более активными врагами тли при повышенной концентрации CO<sub>2</sub> [43, 188] и что тли становятся менее чувствительными к феромонам в этих условиях [102, 189]. Все это может усиливать негативный эффект тлей на метаболизм растения-хозяина [190].

Разные стратегии питания тлей в условиях изменяющихся факторов среды могут быть обусловлены

их одновременной адаптацией к растению и окружающей среде. Однако факторы изменения климата оказывают лишь слабое непосредственное воздействие на фитофагов, и повышенная концентрация CO<sub>2</sub> действует на тлю в том числе путем анатомо-морфологических и физиолого-биохимических изменений растения-хозяина [191].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на то, что отдельные эффекты изменения климата могут быть благоприятны для аграрного сектора России (“осевнение” сельского хозяйства) и некоторых регионов мира, в целом защита растений от вредных организмов в будущем может заметно осложниться. Это обусловлено интерактивным эффектом продолжающегося увеличения концентрации парниковых газов в атмосфере, роста температуры и возрастанием частоты и интенсивности чрезвычайных погодных ситуаций.

Адаптация технологий защиты к потеплению климата определяется, прежде всего, устойчивостью к биотическим факторам и целому ряду меняющихся одновременно абиотических стрессоров (агрофон, влагообеспеченность, новые средства защиты растений, в т.ч. биопестициды, и т.п.). В случае успешной адаптации можно было бы ожидать снижения потерь урожая, а также эмиссии парниковых газов на единицу продукции. Этой же цели служит уход от монокультуры, повышающий популяции энтомофагов для борьбы с вредителями, а также использование мозаики сортов, устойчивых как к вредным организмам, так и к неблагоприятным условиям среды.

Вариация сроков посева, внедрение новых севооборотов, применение приемов почвозащитного земледелия (нулевая/минимальная обработка и мульчирование почв) не только увеличивают связывание органического углерода в почве и биомассе, но и повышают устойчивость посевов против патогенов. Если же адаптация технологий защиты посевов реализуется отдельно от приемов, снижающих эмиссию парниковых газов в системе интегрированной защиты растений, напротив, возникает риск увеличения искомой эмиссии.

Вместе с тем трудности в прогнозировании биологических реакций фитофагов на изменение климата, в том числе их распространения и динамики популяций, делают проблематичными разработку и использование в ближайшей перспективе общих моделей для прогнозирования локальных вспышек вредителей, индуцированных изменениями климата. Это неизбежно повышает уязвимость и риски для растениеводческой отрасли, что может усугубить негативные последствия изменений климата.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2019 год / Москва: Росгидромет, 2020. 97 с.
2. Кошкин Е.И., Андреева И.В., Гусейнов Г.Г. Влияние глобальных изменений климата на продуктивность и устойчивость сельскохозяйственных культур к стрессорам // *Агрохимия*. 2019. № 12. С. 83–96.
3. Кошкин Е.И., Андреева И.В., Гусейнов Г.Г., Гусейнов К.Г., Джалилов Ф.С.-У. Реакция сорного компонента агрофитоценоза на изменение климата // *Агрохимия*. 2020. № 11. С. 83–96.
4. Игнатов А.Н., Кошкин Е.И., Андреева И.В., Гусейнов Г.Г., Гусейнов К.Г., Джалилов Ф.С.-У. Влияние глобальных изменений климата на фитопатогены и развитие болезней растений // *Агрохимия*. 2020. № 12 (в печати).
5. Urban M.C., Vocedi G., Hendry A.P. Improving the forecast for biodiversity under climate change // *Science*. 2016. V. 353. aad8466–1.
6. Pecl G.T., Araújo M.B., Bell J.D. Biodiversity redistribution under climate change: impacts on ecosystems and human wellbeing // *Science*. 2017. V. 355. eaai9214.
7. Robinet C., Roques A. Direct impacts of recent climate warming on insect populations // *Integr. Zool.* 2010. V. 5. P. 132–142.
8. Logan J.A., Régnière J., Powell J.A. Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics // *Front. Ecol. Environ.* 2003. V. 1. P. 130–137.
9. DeLucia E.H., Nability P.D., Zavala J.A. Climate change: resetting plant–insect interactions // *Plant Physiol.* 2012. V. 160. P. 1677–1685.
10. Lehmann P., Ammunét T., Barton M., Battisti A., Eigenbrode S.D., Jepsen J.U., Kalinkat G., Neuvonen S., Niemelä P., Terblanche J.S., Økland B., Björkman C. Complex responses of global insect pests to climate warming // *Front. Ecol. Environ.* 2020. V. 18(3). P. 141–150.
11. Kocmánková E., Trnka M., Eitzinger J., Formayer H., Dubrovský M., Semerádová D., Žalud Z., Juroch J., Možný M. Estimating the impact of climate change on the occurrence of selected pests in the Central European region // *Climate res.* 2010. V. 44. P. 95–105.
12. Musolin D.L. Insects in a warmer world: ecological, physiological and life-history responses of true bugs (Heteroptera) to climate change // *Global Change Biol.* 2007. V. 13. Iss. 8. P. 1565–1585.
13. Митюшев И.М., Огнев В.В., Корсунов Е.И. Южно-американская томатная моль *Tuta absoluta* Meurick – новый опасный вредитель томата в Ростовской области // *Картофель и овощи*. 2019. № 11. С. 14–17.
14. Thackeray S.J., Henrys P.A., Hemming D. Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels // *Nature*. 2016. V. 535. P. 241–245.
15. Pureswaran D.S., Roques A., Battisti A. Forest insects and climate change // *Current Forest. Report*. 2018. V. 4. P. 35–50.
16. Wan F.H., Yang N.W. Invasion and management of agricultural alien insects in China // *Annu. Rev. Entomol.* 2016. V. 61. P. 77–98.
17. Moran E.V., Alexander J.M. Evolutionary responses to global change: lessons from invasive species // *Ecol. Lett.* 2014. V. 17. P. 637–649.
18. Diamond S.E. Contemporary climate-driven range shifts: putting evolution back on the table // *Funct. Ecol.* 2018. V. 32. P. 1652–1665.
19. Thrall P.H., Oakeshott J.G., Fitt G. Evolution in agriculture: the application of evolutionary approaches to the management of biotic interactions in agro-ecosystems // *Evol. Appl.* 2010. V. 4. P. 200–215.
20. Гриценко В.В., Гусейнов К.Г., Постников А.Н., Митюшев И.М. Проблемы и достижения в защите картофеля от колорадского жука // *Картофель и овощи*. 2020. № 8. С. 27–31.
21. Zhou X., Harrington R., Woivod I.P., Perry J.N., Bale J.S., Clark S.J. Effects of temperature on aphid phenology // *Glob. Chang. Biol.* 1995. V. 1. P. 303–313.
22. Chen S., Fleischer S.J., Saunders M.C., Thomas M.B. The influence of diurnal temperature variation on degree-day accumulation and insect life history // *PLoS ONE*. 2015. V. 10. e0120772.
23. Samietz J., Stoeckli S., Hirschi M., Spirig C., Höhn H., Calanca P., Rotach M. Modelling the impact of climate change on sustainable management of the codling moth (*Cydia pomonella*) as key pest in apple // *Proc. IX IS on Modelling in Fruit Research and Orchard Management* // *Acta Hort.* 1068. ISHS 2015. P. 35–42.
24. Hatfield J.L., Boote K.J., Kimball B.A., Ziska L.H., Izaurralde R.C. Climate impacts on agriculture: implications for crop production // *Agron. J.* 2011. V. 103. Iss. 2. P. 351–370.
25. Larsen A.E., Gaines S.D., Deschênes O. Agricultural pesticide use and adverse birth outcomes in the San Joaquin Valley of California // *Nat. Commun.* 2017. V. 8. P. 302.
26. Musser F., Shelton A. The influence of post-exposure temperature on the toxicity of insecticides to *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae) // *Pest Manag. Sci.* 2005. V. 61(5). P. 508–510.
27. Ge L.-Q., Huang L.-J., Yang G.-Q., Song Q.-Sh., Stanley D., Gurr G.M., Wu J.-C. Molecular basis for insecticide-enhanced thermotolerance in the brown planthopper *Nilaparvata lugens* Stål (Hemiptera: Delphacidae) // *Mol. Ecol.* 2013. V. 22. P. 5624–5634.
28. Zalucki M.P., Shabbir A., Silva R. Estimating the economic cost of one of the world's major insect pests, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae): just how long is a piece of string? // *J. Econ. Entomol.* 2012. V. 105. P. 1115–1129.
29. Bradshaw C.J.A., Leroy B., Bellard C. Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects // *Nat. Commun.* 2016. V. 7. 12986
30. Heimpel G.E., Yang Y., Hill J.D., Ragsdale D.W. Environmental consequences of invasive species: greenhouse gas emissions of insecticide use and the role of biological control in reducing emissions // *PLoS ONE*. 2013. V. 8(8). e72293.
31. Audsley E., Stacey K., Parsons D.J., Williams A.G. Estimation of the greenhouse gas emissions from agricultural pesticide manufacture and use. Cranfield: Cranfield University, 2009. 20 p.

32. Kern M., Noleppa S., Schwarz G. Impacts of chemical crop protection applications on related CO<sub>2</sub> emissions and CO<sub>2</sub> assimilation of crops // *Pest Manag. Sci.* 2012. V. 68. Iss. 11. P. 1458–1466.
33. Lindroth R.L. Impacts of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> on forests: phytochemistry, trophic interactions, and ecosystem dynamics // *J. Chem. Ecol.* 2010. V. 36. P. 2–21.
34. Boullis A., Francis F., Verheggen F.J. Climate change and tritrophic interactions: will modifications to greenhouse gas emissions increase the vulnerability of herbivorous insects to natural enemies? // *Environ. Entomol.* 2015. V. 44(2). P. 277–286.
35. Thomson L.J., Macfadyen S., Hoffmann A.A. Predicting the effects of climate change on natural enemies of agricultural pests // *Biol. Control.* 2010. V. 52. Iss. 3. P. 296–306.
36. Iltis C., Martel G., Thiéry D. When warmer means weaker: high temperatures reduce behavioral and immune defenses of the larvae of a major grapevine pest // *J. Pest Sci.* 2018. V. 91. P. 1315–1326.
37. Klaiber J., Najar-Rodriguez A.J., Dialer E., Dorn S. Elevated carbon dioxide impairs the performance of a specialized parasitoid of an aphid host feeding on *Brassica* plants // *Biol. Control.* 2013. V. 66. P. 49–55.
38. Roth S.K., Lindroth R.L. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub>: effects on phytochemistry, insect performance and insect-parasitoid interactions // *Glob. Change Biol.* 1995. V. 1. Iss. 3. P. 173–182.
39. Sun Y., Ge F. How do aphids respond to elevated CO<sub>2</sub>? // *J. Asia-Pac. Entomol.* 2011. V. 14. P. 217–220.
40. Vuorinen T., Nerg A.M., Ibrahim M.A., Reddy G.V.P., Holopainen J.K. Emission of *Plutella xylostella*-induced compounds from cabbages grown at elevated CO<sub>2</sub> and orientation behavior of the natural enemies // *Plant Physiol.* 2004. V. 135. P. 1984–1992.
41. Sassi C. de, Tylanakis J.M. Climate change disproportionately increases herbivore over plant or parasitoid biomass // *PLoS ONE.* 2012. V. 7(7). e40557.
42. Coll M., Hughes L. Effects of elevated CO<sub>2</sub> on an insect omnivore: a test for nutritional effects mediated by host plants and prey // *Agricult. Ecosyst. Environ.* 2008. V. 123. P. 271–279.
43. Chen F.J., Ge F., Parajulee M.N. Impact of elevated CO<sub>2</sub> on tritrophic interaction of *Gossypium hirsutum*, *Aphis gossypii*, and *Leis axyridis* // *Environ. Entomol.* 2005. V. 34. P. 37–46.
44. Chen F.J., Wu G., Parajulee M.N., Ge F. Impact of elevated CO<sub>2</sub> on the third trophic level: A predator *Harmonia axyridis* and a parasitoid *Aphidius picipes* // *Biocontrol Sci. Technol.* 2007. V. 17:3. P. 313–324.
45. Grabenweger G., Hopp H., Jackel B., Balder H., Koch T., Schmolling S. Impact of poor host-parasitoid synchronisation on the parasitism of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) // *Europ. J. Entomol.* 2007. V. 104. P. 153–158.
46. Dillon M., Wang G., Huey R. Global metabolic impacts of recent climate warming // *Nature.* 2010. V. 467. P. 704–706.
47. Deutsch C.A., Tewksbury J.J., Tigchelaar M. Increase in crop losses to insect pests in a warming climate // *Science.* 2018. V. 361. P. 916–919.
48. Andrew N.R., Hill S.J., Binns M. Assessing insect responses to climate change: what are we testing for? Where should we be heading? // *Peer J.* 2013. 1.e11.
49. Rosenzweig C., Iglesias A., Yang X.B., Epstein P.R., Chivian E. Climate change and extreme weather events – implications for food production, plant diseases, and pests // *NASA Publications.* 2001. № 24.
50. Cagan L., Tancik J., Hassan S. Natural parasitism of the European corn borer eggs *Ostrinia nubilalis* Hbn. (Lep., Pyraidae) by *Trichogramma* in Slovakia – need for field releases of the natural enemy // *J. Appl. Entomol.* 1998. V. 122. P. 315–318.
51. Pasquarella V.J., Bradley B.A., Woodcock C.E. Near-real-time monitoring of insect defoliation using Landsat time series // *Forests.* 2017. V. 8. P. 275.
52. Masters G., Norgrove L. Climate change and invasive alien species // *CABI Work.* 2010. Paper 1. P. 1–30.
53. Стамо П.Д., Коваленков В.Г., Кузнецова О.В., Тюрина Н.М., Никитенко Ю.В. Саранчовых вредителей необходимо контролировать на межрегиональном уровне // *Защита и карантин раст.* 2017. № 2. С. 6–10.
54. Zavala J.A., Casteel C.L., DeLucia E.H., Berenbaum M.R. Anthropogenic increase in carbon dioxide compromises plant defense against invasive insects // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2008. V. 105. P. 5129–5133.
55. Castro J.C., Dohleman F.G., Bernacchi C.J., Long S.P. Elevated CO<sub>2</sub> significantly delays reproductive development of soybean under Free Air Concentration Enrichment (FACE) // *J. Exp. Bot.* 2009. V. 60. P. 2945–2951.
56. Zangerl A.R., Hamilton J.G., Miller T.J., Crofts A.R., Oxborough K., Berenbaum M.R., DeLucia E.H. Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes // *Proceed. Nat. Acad. Sci. USA.* 2002. V. 99. P. 1088–1091.
57. Nability P.D., Zavala J.A., DeLucia E.H. Indirect suppression of photosynthesis on individual leaves by arthropod herbivory // *Annal. Bot.* 2009. V. 103. Iss. 4. P. 655–663.
58. Peterson R.K.D., Shannon C.L., Lenssen A.W. Photosynthetic responses of legume species to leaf-mass consumption injury // *Environ. Entomol.* 2004. V. 33. Iss. 2. P. 450–456.
59. Delaney K.J., Higley L.G. An insect countermeasure impacts plant physiology: midrib vein cutting, defoliation and leaf photosynthesis // *Plant Cell Environ.* 2006. V. 29. P. 1245–1258.
60. Heng-Moss T., Macedo T., Franzen L., Baxendale F., Higley L., Sarath G. Physiological responses of resistant and susceptible buffalograsses to *Blissus occiduus* (Hemiptera: Blissidae) feeding // *J. Econom. Entomol.* 2006. V. 99. Iss. 1. P. 222–228.
61. Macedo T.B., Weaver D.K., Peterson R.K.D. Photosynthesis in wheat at the grain filling stage is altered by larval wheat stem sawfly (Hymenoptera: Cephidae) injury and reduced water availability // *J. Entomol. Sci.* 2007. V. 42(2). P. 228–238.
62. Sack L., Holbrook N.M. Leaf hydraulics // *Annual Rev. Plant Biol.* 2006. V. 57:1. P. 361–381.
63. Peterson R.K.D., Higley L.G., Haile F.J., Barri-gossi J.A.F. Mexican bean beetle (Coleoptera: Coccinellidae) injury affects photosynthesis of *Glycine max* and

- Phaseolus vulgaris* // Environ. Entomol. 1998. V. 27. P. 373–381.
64. *Berenbaum M.R., Zangerl A.R.* Facing the future of plant-insect interaction research: le retour à la “raison d’être” // Plant Physiol. 2008. V. 146(3). P. 804–811.
65. *Gog L., DeLucia E.H., Berenbaum M.R., Zangerl A.R.* Autotoxic effects of essential oils on photosynthesis in parsley, parsnip, and rough lemon // Chemoecology. 2005. V. 15. P. 115–119.
66. *Machado R.A.R., Baldwin I.T., Erb M.* Herbivory-induced jasmonates constrain plant sugar accumulation and growth by antagonizing gibberellin signaling and not by promoting secondary metabolite production // New Phytol. 2017. V. 215. P. 803–812.
67. *Guo Q., Major I.T., Howe G.A.* Resolution of growth-defense conflict: mechanistic insights from jasmonate signaling // Curr. Opin. Plant Biol. 2018. V. 44. P. 72–81.
68. *Jamieson M.A., Burkle L.A., Manson J.S., Runyon J.B., Trowbridge A.M., Zientek J.* Global change effects on plant-insect interactions: the role of phytochemistry // Curr. Opin. Insect Sci. 2017. V. 23. P. 70–80.
69. *Trowbridge A.M.* Evolutionary ecology of chemically mediated plant-insect interactions // Ecology and the Environment / Ed. Monson R. The Plant Sci. NY: Springer, 2014. V. 8. [https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7501-9\\_11](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7501-9_11)
70. *Huber M., Epping J., Schulze Gronover C., Fricke J., Aziz Z., Brillatz T., Swyers M., Köllner T.G., Vogel H., Hammerbacher A., Triebwasser-Freese D., Robert C.A.M., Verhoeven K., Preite V., Gershenson J., Erb M.* A latex metabolite benefits plant fitness under root herbivore attack // PLoS Biol. 2016. V. 14: e1002332.
71. *Zhang L., Kawaguchi R., Morikawa-Ichinose T., Allahham A., Kim S.-J., Maruyama-Nakashita A.* Sulfur deficiency-induced glucosinolate catabolism attributed to two  $\beta$ -glucosidases, BGLU28 and BGLU30, is required for plant growth maintenance under sulfur deficiency // Plant Cell Physiol. 2020. V. 61. P. 803–813.
72. *Stahl E., Hilfiker O., Reymond P.* Plant-arthropod interactions: who is the winner? // Plant J. 2018. V. 93. P. 703–728.
73. *Zagrobelyny M., de Castro É.C.P., Möller B.L., Bak S.* Cyanogenesis in Arthropods: From chemical warfare to nuptial gifts // Insects. 2018. № 9.
74. *Hu L., Mateo P., Ye M., Zhang X., Berset J.D., Handrick V., Radisch D., Grabe V., Köllner T.G., Gershenson J., Robert C.A.M., Erb M.* Plant iron acquisition strategy exploited by an insect herbivore // Science. 2018. V. 361. P. 694–697.
75. *Veyrat N., Robert C.A.M., Turlings T.C.J., Erb M.* Herbivore intoxication as a potential primary function of an inducible volatile plant signal // J. Ecol. 2016. V. 104. P. 591–1050.
76. *Wetzel W.C., Kharouba H.M., Robinson M., Holyoak M., Karban R.* Variability in plant nutrients reduces insect herbivore performance // Nature. 2016. V. 539. P. 425–427.
77. *Zhao Y.H., Jia X., Wang W.K., Liu T., Huang S.P., Yang M.Y.* Growth under elevated air temperature alters secondary metabolites in *Robinia pseudoacacia* L. seedlings in Cd- and Pb-contaminated soils // Sci. Total. Environ. 2016. V. 565. P. 586–594.
78. *Erb M., Kliebenstein D.J.* Plant secondary metabolites as defenses, regulators, and primary metabolites: the blurred functional trichotomy // Plant Physiol. 2020. 00433.2020.
79. *Couture J.J., Serbin S.P., Townsend P.A.* Elevated temperature and periodic water stress alter growth and quality of common milkweed (*Asclepias syriaca*) and monarch (*Danaus plexippus*) larval performance // Arthropod-Plant Interact. 2015. V. 9. P. 149–161.
80. *Dyer L.A., Richards L.A., Short S.A., Dodson C.D.* Effects of CO<sub>2</sub> and temperature on tritrophic interactions // PLoS ONE. 2013. V. 8(4): e62528.
81. *Kivimäenpää M., Ghimire R.P., Sutinen S.* Increases in volatile organic compound emissions of Scots pine in response to elevated ozone and warming are modified by herbivory and soil nitrogen availability // Europ. J. Forest Res. 2016. V. 135. P. 343–360.
82. *Jamieson M.A., Schwartzberg E.G., Raffa K.F., Reich P.B., Lindroth R.L.* Experimental climate warming alters aspen and birch phytochemistry and performance traits for an outbreak insect herbivore // Global Change Biol. 2015. V. 21. P. 2698–2710.
83. *Huttunen L., Niemelä P., Julkunen-Tiitto R.* Does defoliation induce chemical and morphological defenses in the leaves of silver birch seedlings under changing climate? // Chemoecology. 2008. V. 18. P. 85–98.
84. *Lemoine N.P., Drews W.A., Burkepille D.E., Parker J.D.* Increased temperature alters feeding behavior of a generalist herbivore // Oikos. 2013. V. 122. Iss. 12. P. 1669–1678.
85. *Escobar-Bravo R., Klinkhamer P.G.L., Leiss K.A.* Interactive effects of UV-B light with abiotic factors on plant growth and chemistry, and their consequences for defense against arthropod herbivores // Front. Plant Sci. 2017. V. 8. P. 278.
86. *Pineda A., Pangesti N., Soler R., van Dam N.M., van Loon J.J.A., Dicke M.* Negative impact of drought stress on a generalist leaf chewer and a phloem feeder is associated with, but not explained by an increase in herbivore-induced indole glucosinolates // Environ. Exp. Bot. 2016. V. 123. P. 88–97.
87. *Robinson E.A., Ryan G.D., Newman J.A.* A meta-analytical review of the effects of elevated CO<sub>2</sub> on plant-arthropod interactions highlights the importance of interacting environmental and biological variables // New Phytol. 2012. V. 194. P. 321–336.
88. *Valkama E., Koricheva J., Oksanen E.* Effects of elevated O<sub>3</sub>, alone and in combination with elevated CO<sub>2</sub>, on tree leaf chemistry and insect herbivore performance: a meta-analysis // Global Change Biol. 2007. V. 13. Iss. 1. P. 184–201.
89. *Ode P.J., Johnson S.N., Moore B.D.* Atmospheric change and induced plant secondary metabolites – are we reshaping the building blocks of multi-trophic interactions? // Current Opinion Insect. Sci. 2014. V. 5. Iss. 1. P. 57–65.
90. *Haukioja E., Ossipov V., Lempa K.* Interactive effects of leaf maturation and phenolics on consumption and growth of geometrid moth // Entomol. Exp. Appl. 2002. V. 104. P. 125–136.
91. *Haviola S., Kapari L., Ossipov V., Rantala M., Ruuhola T., Haukioja E.* Foliar phenolics are differently associ-

- ated with *Epirrita autumnata* growth and immunocompetence // J. Chem. Ecol. 2007. V. 33. P. 1013–1023.
92. Orr W.C., Sohal R.S. Extension of life-span by overexpression of superoxide dismutase and catalase in *Drosophila melanogaster* // Science. 1994. V. 263. P. 1128–1130.
  93. Ruuhola T., Tikkanen O.P., Tahvanainen J. Differences in host use efficiency of larvae of a generalist moth, *Operophtera brumata* on three chemical divergent *Salix* species // J. Chem. Ecol. 2001. V. 27. P. 1595–1615.
  94. Ghasemzadeh A., Jaafar H., Rahmat A. Elevated carbon dioxide increases contents of flavonoids and phenolic compounds, and antioxidant activities in Malaysian young ginger (*Zingiber officinale* Roscoe) varieties // Molecules. 2010. V. 15. P. 7907–7922.
  95. O'Neill B.F., Zangerl A.R., Dermody O., Bilgin D.D., Casteel C.L. Impact of elevated levels of atmospheric CO<sub>2</sub> and herbivory on flavonoids of soybean (*Glycine max* Linnaeus) // J. Chem. Ecol. 2010. V. 36. P. 35–45.
  96. Walters D.R. Plant defense: warding off attack by pathogens, herbivores, and parasitic plants. Chichester, UK: Wiley-Blackwell, 2011. 236 p.
  97. Vanette R.L., Hunter M.D. Genetic variation in the expression of defense phenotype may mediate evolutionary adaptation of *Asclepias syriaca* to elevated CO<sub>2</sub> // Glob. Change Biol. 2011. V. 17. P. 1277–1288.
  98. Karowe D.N., Siemens D.S., Mitchell-Olds T. Species-specific response of glucosinolate content to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> // J. Chem. Ecol. 1997. V. 23. P. 2569–2582.
  99. Bidart-Bouzat M., Imeh-Nathaniel A. Global change effects on plant chemical defenses against insect herbivores // J. Integr. Plant Biol. 2008. V. 50. P. 1339–1354.
  100. Bidart-Bouzat M.G., Mithen R., Berenbaum M.R. Elevated CO<sub>2</sub> influences herbivory-induced defense responses of *Arabidopsis thaliana* // Oecologia. 2005. V. 145. P. 415–424.
  101. Schonhof I., Klaring H.P., Krumbein A., Schreiner M. Interaction between atmospheric CO<sub>2</sub> and glucosinolates in broccoli // J. Chem. Ecol. 2007. V. 33. P. 105–114.
  102. Awmack C., Harrington R., Leather S. Host plant effects on the performance of the aphid *Aulacorthum solani* (Kalt.) (Homoptera: Aphididae) at ambient and elevated CO<sub>2</sub> // Glob. Change Biol. 1997. V. 3. P. 545–549.
  103. Li Z., Liu T., Xiao N., Li J., Chen F. Effects of elevated CO<sub>2</sub> on the interspecific competition between two sympatric species of *Aphis gossypii* and *Bemisia tabaci* fed on transgenic Bt cotton // Insect Sci. 2001. V. 18. P. 426–434.
  104. Bezemer T., Knight K., Newington J., Jones T. How general are aphid responses to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>? // Ann. Entomol. Soc. Am. 1999. V. 92. P. 724–730.
  105. Newman J., Gibson D., Parsons A., Thornley J. How predictable are aphid population responses to elevated CO<sub>2</sub>? // J. Anim. Ecol. 2003. V. 72. P. 556–566.
  106. Himanen S.J., Nissinen A., Dong W., Nerg A., Stewart C.N. Interactions of elevated carbon dioxide and temperature with aphid feeding on transgenic oilseed rape: Are *Bacillus thuringiensis* (Bt) plants more susceptible to nontarget herbivores in future climate? // Glob. Change Biol. 2008. V. 14. P. 1437–1454.
  107. Hulle M., Coeurd'Acier A., Bankhead-Dronnet S., Harrington R. Aphids in the face of global changes // C. R. Biol. 2010. V. 333. P. 497–503.
  108. Gao F., Zhu S., Sun Y., Du L., Parajulee M. Interactive effects of elevated CO<sub>2</sub> and cotton cultivar on tri-trophic interaction of *Gossypium hirsutum*, *Aphis gossypii*, and *Propylaea japonica* // Environ. Entomol. 2008. V. 37. P. 29–37.
  109. Sun Y.C., Chen F.J., Feng G. Elevated CO<sub>2</sub> changes interspecific competition among three species of wheat aphids: *Sitobion avenae*, *Rhopalosiphum padi*, and *Schizaphis graminum* // Environ. Entomol. 2009. V. 38. P. 26–34.
  110. Awmack C., Harrington R., Lindroth R. Aphid individual performance may not predict population responses to elevated CO<sub>2</sub> or O<sub>3</sub> // Glob. Change Biol. 2004. V. 10. P. 1414–1423.
  111. Uddling J., Teclaw R.M., Pregitzer K.S., Ellsworth D.S. Leaf and canopy conductance in aspen and aspen-birch forests under free-air enrichment of carbon dioxide and ozone // Tree Physiol. 2009. V. 29. P. 1367–1380.
  112. O'Neill B.F., Zangerl A.R., DeLucia E.H., Casteel C., Zavala J.A., Berenbaum M.R. Leaf temperature of soybean grown under elevated CO<sub>2</sub> increases *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae) population growth // Insect Sci. 2011. V. 18. P. 419–425.
  113. Throop H., Lerdau M. Effects of nitrogen deposition on insect herbivory: implications for community and ecosystem processes // Ecosystems. 2004. V. 7. P. 109–133.
  114. Jamieson M.A., Trowbridge A.M., Raffa K.F., Lindroth R.L. Consequences of climate warming and altered precipitation patterns for plant-insect and multi-trophic interactions // Plant Physiol. 2012. V. 160(4). P. 1719–1727.
  115. Llusia J., Bermejo-Bermejo V., Calvete-Sogo H., Peñuelas J. Decreased rates of terpene emissions in *Ornithopus compressus* L. and *Trifolium striatum* L. by ozone exposure and nitrogen fertilization // Environ. Pollut. 2014. V. 194. P. 69–77.
  116. Carriero G., Brunetti C., Fares S., Hayes F., Hoshika Y., Mills G., Tattini M., Paoletti E. BVOC responses to real-life nitrogen fertilization and ozone exposure in silver birch // Environ. Pollut. 2016. V. 213. P. 988–995.
  117. Peñuelas J., Llusia J. BVOCs: plant defense against climate warming? // Trends Plant Sci. 2003. V. 8. Iss. 3. P. 105–109.
  118. Holopainen J.K., Gershenson J. Multiple stress factors and the emission of plant VOCs // Trends Plant Sci. 2010. V. 15. Iss. 3. P. 176–184.
  119. Holopainen J.K., Nerg A.-M., Blande J.D. Multitrophic signalling in polluted atmospheres // Biology, Controls and Models of Tree Volatile Organic Compound Emissions. Dordrecht: Springer Netherlands, 2013. P. 285–314.
  120. Gouinguéné S.P., Turlings T.C.J. The effects of abiotic factors on induced volatile emissions in corn plants // Plant Physiol. 2002. V. 129(3). P. 1296–1307.
  121. Copolovici L., Kännaste A., Rimmel T., Niinemets Ü. Volatile organic compound emissions from *Alnus glutinosa*



- nosa under interacting drought and herbivory stresses // *Environ. Exp. Bot.* 2014. V. 100. P. 55–63.
122. Salerno G., Frati F., Marino G. Effects of water stress on emission of volatile organic compounds by *Vicia faba*, and consequences for attraction of the egg parasitoid *Trissolcus basalidis* // *J. Pest. Sci.* 2017. V. 90. P. 635–647.
  123. Olson D.M., Lewis W.J., Cortesero F.M., Rains G.C., Potter T. Nitrogen and water affect direct and indirect plant systemic induced defense in cotton // *Biol. Control.* 2009. V. 49. Iss. 3. P. 239–244.
  124. Burkle L.A., Runyon J.B. The smell of environmental change: using floral scent to explain shifts in pollinator attraction // *Appl. Plant Sci.* 2017. V. 5. Iss. 6. 1600123.
  125. Yuan J.S., Himanen S.J., Holopainen J.K., Chen F., Steward C.N.Jr. Smelling global climate change: mitigation of function for plant volatile organic compounds // *Trends Ecol. Evol.* 2009. V. 24. P. 323–331.
  126. Peñuelas J. Staudt M. BVOCs and global change // *Trends Plant Sci.* 2010. V. 15. P. 133–144.
  127. Heald C.L., Wilkinson M.J., Monson R.K., Alo C.A., Want G.L., Guenther A. Response of isoprene emissions to ambient CO<sub>2</sub> changes and implications for global budgets // *Glob. Change Biol.* 2009. V. 15. P. 1127–1140.
  128. Loreto F., Fischbach R.J., Schnitzler J.P., Ciccioli P., Brancaleoni E. Monoterpene emission and monoterpene synthase activities in the Mediterranean evergreen oak *Quercus ilex* L. grown at elevated CO<sub>2</sub> concentrations // *Glob. Change Biol.* 2001. V. 7. P. 709–717.
  129. Trowbridge A.M., Asensio D., Eller A.S.D., Way D.A., Wilkinson M.J. Contribution of various carbon sources toward isoprene biosynthesis in poplar leaves mediated by altered atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations // *PLoS ONE.* 2012. V. 7(2). e32387.
  130. Calfapietra C., Fares S., Manes F., Morani A., Sgrigna G., Loreto F. Role of biogenic volatile organic compounds (BVOC) emitted by urban trees on ozone concentration in cities: a review // *Environ. Pollut.* 2013. V. 183. P. 71–80.
  131. Ballhorn D.J., Schmitt I., Fankhauser J.D., Katagiri F., Pfanz H. CO<sub>2</sub>-mediated changes of plant traits and their effects on herbivores are determined by leaf age // *Ecol. Entomol.* 2011. V. 36. Iss. 1. P. 1–13.
  132. Girón-Calva P.S., Li T., Blande J.D. Plant-plant interactions affect the susceptibility of plants to oviposition by pests but are disrupted by ozone pollution // *Agricult. Ecosyst. Environ.* 2016. V. 233. P. 352–360.
  133. Li T., Blande J., Holopainen J. Atmospheric transformation of plant volatiles disrupts host plant finding // *Sci. Rep.* 2016. V. 6. 33851.
  134. Khaling E., Li T., Holopainen J.K. Elevated ozone modulates herbivore-induced volatile emissions of *Brassica nigra* and alters a tritrophic interaction // *J. Chem. Ecol.* 2016. V. 42. P. 368–381.
  135. Chen Y., Olson D.M., Ruberson J.R. Effects of nitrogen fertilization on tritrophic interactions // *Arthropod-Plant Interact.* 2010. V. 4. P. 81–94.
  136. Lee K.P., Simpson S.J., Clissold F.J., Brooks R., Ballard J.W.O. Lifespan and reproduction in *Drosophila*: new insights from nutritional geometry // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2008. V. 105. P. 2498–2503.
  137. Johnson S.N., McNicol J.W. Elevated CO<sub>2</sub> and aboveground-belowground herbivory by the clover root weevil // *Oecologia.* 2009. V. 162. P. 209–216.
  138. Behmer S.T. Insect herbivore nutrient regulation // *Annu. Rev. Entomol.* 2009. V. 54. P. 165–187.
  139. Cornelissen T. Climate change and its effects on terrestrial insects and herbivory patterns // *Neotrop. Entomol.* 2011. V. 40. P. 155–163.
  140. Barbehenn R.V., Karowe D.N., Chen Z. Performance of a generalist grasshopper on a C<sub>3</sub> and a C<sub>4</sub> grass: compensation for the effects of elevated CO<sub>2</sub> on plant nutritional quality // *Oecologia.* 2004. V. 140. P. 96–103.
  141. Cease A.J., Elser J.J., Ford C.F., Hao S., Harrison J.F. Heavy livestock grazing promotes locust outbreaks by lowering plant nitrogen content // *Science.* 2012. V. 335. P. 467–469.
  142. Brooks G.L., Whittaker J.B. Responses of multiple generations of *Gastrophysa viridula*, feeding on *Rumex obtusifolius*, to elevated CO<sub>2</sub> // *Glob. Change Biol.* 1995. V. 4. P. 63–75.
  143. Barbehenn R.V., Karowe D.N., Chen Z. Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on the nutritional ecology of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grass-feeding caterpillars // *Oecologia.* 2004. V. 140. P. 86–95.
  144. Tang J.Y. Effects of herbivory on plant and insect growth / PhD thesis. Univ. Ill., Urbana, 1999. 121 p.
  145. Hamilton J.G., Dermody O., Aldea M., Zangerl A.R., Rogers A., Berenbaum M.R. Anthropogenic changes in troposphere composition increase susceptibility of soybean to insect herbivory // *Environ. Entomol.* 2005. V. 34. P. 479–485.
  146. Dermody O., O'Neill B., Zangerl A., Berenbaum M., DeLucia E.H. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> on leaf damage and insect abundance in a soybean agroecosystem // *Arthropod Plant Interact.* 2008. V. 2. P. 125–135.
  147. O'Neill B.F., Zangerl A.R., DeLucia E.H., Berenbaum M.R. Longevity and fecundity of Japanese beetle (*Popillia japonica*) on foliage grown under elevated carbon dioxide // *Environ. Entomol.* 2008. V. 37. P. 601–607.
  148. Casteel C.L., O'Neill B.F., Zavala J.A., Bilgin D.D., Berenbaum M.R., DeLucia E.H. Transcriptional profiling reveals elevated CO<sub>2</sub> and elevated O<sub>3</sub> alter resistance of soybean (*Glycine max*) to Japanese beetles (*Popillia japonica*) // *Plant Cell Environ.* 2008. V. 31. P. 419–434.
  149. Zavala J.A., Casteel C.L., Nabity P.D., Berenbaum M.R., DeLucia E.H. Role of cysteine proteinase inhibitors in preference of Japanese beetles (*Popillia japonica*) for soybean (*Glycine max*) leaves of different ages and grown under elevated CO<sub>2</sub> // *Oecologia.* 2009. V. 161. P. 35–41.
  150. Chen M.S. Inducible direct plant defenses against insect herbivores: a review // *Insect. Sci.* 2008. V. 15. P. 101–114.
  151. Ainsworth E.A., Davey P.P., Bernacchi C.J., Dermody O.C., Heaton E.A., Moore D.J., Morgan P.B., Naidu S.L., Yoo Ra H., Zhu X., Curtis P.S., Long S.P. A metaanalysis of elevated (CO<sub>2</sub>) effects on soybean (*Glycine max*) physiology, growth and yield // *Global Change Biol.* 2002. V. 8. P. 695–709.



152. Clark A., Fraser K.P.P. Why does metabolism scale with temperature? // *Function. Ecol.* 2004. V. 18. P. 243–251.
153. Dingha B.N., Appel A.G., Vogt J.T. Effects of temperature on the metabolic rates of insecticide resistant and susceptible German cockroaches, *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera: Blattellidae) // *Midsouth Entomol.* 2009. V. 2. P. 17–27.
154. Ge L.-Q., Wua J.-C., Sun Yu-Ch., Fang Ou., Ge F. Effects of triazophos on biochemical substances of transgenic Bt rice and its nontarget pest *Nilaparvata lugens* Stål under elevated CO<sub>2</sub> // *Pes. Biochem. Physiol.* 2013. 107. P. 188–199.
155. Facey S.F., Ellsworth D.S., Johnson S.N., Staley J.T., Wright D.J. Upsetting the order: how climate and atmospheric change affects herbivore-enemy interactions // *Current Opinion Insect Sci.* 2014. V. 5. Issue. 1. P. 66–74.
156. Andrew N.R., Hill S.J. Effect of climate change on insect pest management // *Environmental pest management: challenges for agronomists, ecologists, economists and policymakers* / Eds. Coll M., Wajnberg E. John Wiley & Sons Ltd., 2017. P. 197–223.
157. Stireman J.O., Dyer L.A., Janzen D. Climatic unpredictability and parasitism of caterpillars: Implications of global warming // *Proceed. Nat. Acad. Sci.* 2005. V. 102(48). P. 17384–17387.
158. Furlong M.J., Zalucki M.P. Climate change and biological control: the consequences of increasing temperatures on host-parasitoid interactions // *Current Opinion Insect Sci.* 2017. V. 20. P. 39–44.
159. Barzman M., Bärberi P., Birch A.N.E., Boonekamp P., Dachbrodt-Saaydeh S., Graf B. Eight principles of integrated pest management // *Agron. Sustain. Dev.* 2015. V. 35(4). 17 p.
160. Lamichhane J.R., Barzman M., Boonij K., Boonekamp P., Desneux D., Huber L., Kudsk P., Langrell S., Rainadass A., Ricci P., Sarah J.-L., Messean A. Diversification of current plant protection strategies to mitigate climate change effects / 18<sup>th</sup> Inter. Plant Protect. Congr., 2015. 38 p.
161. Cock M.J.W., Biesmeijer J.C., Cannon R.J.C., Gerard P., Gillespie D., Jimenez J.J., Lavelle P.M., Raina S.K. The implications of climate change for positive contributions of invertebrates to world agriculture // *CAB Reviews.* 2013. V. 8(028). P. 1–48.
162. Bloom A.J., Burger M., Asensio J.S.R., Cousins A.B. Carbon dioxide enrichment inhibits nitrate assimilation in wheat and *Arabidopsis* // *Science.* 2010. V. 328. P. 899–903.
163. Myers S.S., Zanolatti A., Kloog I., Huybers P., Leakey A.D.B., Bloom A.J. Increasing CO<sub>2</sub> threatens human nutrition // *Nature.* 2014. V. 510. P. 139–143.
164. Sun Y., Guo H., Ge F. Plant-aphid interactions under elevated CO<sub>2</sub>: some cues from aphid feeding behavior // *Front. Plant Sci.* 2016. V. 7. Art. 202. 10 p.
165. Pritchard J., Griffiths B., Hunt E.J. Can the plant-mediated impacts on aphids of elevated CO<sub>2</sub> and drought be predicted? // *Glob. Chang. Biol.* 2007. V. 13. P. 1616–1629.
166. Ainsworth E.A., Rogers A., Vodkin L.O., Walter A., Schurr U. The effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration on soybean gene expression. An analysis of growing and mature leaves // *Plant Physiol.* 2006. V. 142. P. 135–147.
167. May P., Liao W., Wu Y., Shuai B., McCombie W.R., Zhang M.Q. The effects of carbon dioxide and temperature on microRNA expression in *Arabidopsis* development // *Nat. Commun.* 2013. 4:2145.
168. Jaouannet M., Rodriguez P.A., Thorpe P., Lenoir C.J., MacLeod R., Escudero Martinez C. Plant immunity in plant-aphid interactions // *Front. Plant Sci.* 2014. 5:663.
169. Hogenhout S.A., Bos J.I. Effector proteins that modulate plant-insect interactions // *Cur. Opin. Plant Biol.* 2011. V. 14. P. 422–428.
170. Giordanengo P., Brunissen L., Rusterucci C., Vincent C., Van Bel A., Dinant S. Compatible plant-aphid interactions: how aphids manipulate plant response // *C. R. Biol.* 2010. V. 333. P. 516–523.
171. Karowe D.N., Grubb C. Elevated CO<sub>2</sub> increases constitutive phenolics and trichomes, but decreases inducibility of phenolics in *Brassica rapa* (Brassicaceae) // *J. Chem. Ecol.* 2011. V. 37. P. 1332–1340.
172. Guo H., Sun Y., Li Y., Liu X., Wang P., Zhu-Salzman K. Elevated CO<sub>2</sub> alters the feeding behavior of the pea aphid by modifying the physical and chemical resistance of *Medicago truncatula* // *Plant Cell Environ.* 2014. V. 37. P. 2158–2168.
173. Lake J.A., Wade R.N. Plant-pathogen interactions and elevated CO<sub>2</sub>: morphological changes in favour of pathogens // *J. Exp. Bot.* 2009. V. 60. P. 3123–3131.
174. Goławska S. Deterrence and toxicity of plant saponins for the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* Harris // *J. Chem. Ecol.* 2007. V. 33. P. 1598–1606.
175. Zhang J., Xing G.M., Liao J.X., Hou Z.D., Wang G.X., Wang Y.F. Effects of different atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations and soil moistures on the populations of bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi*) feeding on spring wheat // *Eur. J. Entomol.* 2003. V. 100. P. 521–530.
176. Gündüz E.A., Douglas A.E. Symbiotic bacteria enable insect touse a nutritionally inadequate diet // *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2009. V. 276. P. 987–991.
177. Will T., Furch A.C., Zimmermann M.R. How phloem-feeding insects face the challenge of phloem-located defenses // *Front. Plant Sci.* 2013. 4:336.
178. Furch A.C.U., Hafke J.B., Schulz A., van Bel A.J.E. Ca<sup>2+</sup> mediated remote control of reversible sieve tube occlusion in *Vicia faba* // *J. Exp. Bot.* 2007. V. 58. P. 2827–2838.
179. Li P., Ainsworth E.A., Leakey A.D., Ulanov A., Lozovaya V., Ort D.R. *Arabidopsis* transcript and metabolite profiles: ecotype-specific responses to open air elevated [CO<sub>2</sub>] // *Plant Cell Environ.* 2008. V. 31. P. 1673–1687.
180. Webb A.A.R., McAinsh M.R., Mansfield T.A., Hetherington A.M. Carbon dioxide induces increases in guard cell cytosolic free calcium // *Plant J.* 1996. V. 9. P. 297–304.
181. Dáder B., Fereres A., Moreno A., Trebicki P. Elevated CO<sub>2</sub> impacts bell pepper growth with consequences to *Myzus persicae* life history, feeding behavior and virus transmission ability // *Sci. Rep.* 2016. 6:19120.

182. Sun Y.C., Jing B.B., Ge F. Response of amino acid changes in *Aphis gossypii* (Glover) to elevated CO<sub>2</sub> levels // J. Appl. Entomol. 2009. V. 133. P. 189–197.
183. Ryan G.D., Sylvester E.V.A., Shelp B.J., Newman J.A. Towards an understanding of how phloem amino acid composition shapes elevated CO<sub>2</sub> induced changes in aphid population dynamics // Ecol. Entomol. 2015. V. 40. P. 247–257.
184. Lam S.K., Chen D., Norton R., Armstrong R. Does phosphorus stimulate the effect of elevated [CO<sub>2</sub>] on growth and symbiotic nitrogen fixation of grain and pasture legumes? // Crop Pasture Sci. 2012. V. 63. P. 53–62.
185. Guo H., Sun Y., Li Y., Tong B., Harris M., Zhu-Salzman K. Pea aphid promotes amino acid metabolism both in *Medicago truncatula* and bacteriocytes to favor aphid population growth under elevated CO<sub>2</sub> // Glob. Change Biol. 2013. V. 19. P. 3210–3223.
186. Johnson S.N., Ryalls J.M.W., Karley A.J. Global climate change and crop resistance to aphids: contrasting responses of lucerne genotypes to elevated atmospheric carbon dioxide // Ann. Appl. Biol. 2014. V. 165. P. 62–72.
187. McKenzie S.W., Hentley W.T., Hails R.S., Jones T.H., Vanbergen A.J., Johnson S.N. Global climate change and above–belowground insect herbivore interactions // Front. Plant Sci. 2013. 4:412.
188. Percy K.E., Awmack C.S., Lindroth R.L., Kubiske M.E., Kopper B.J., Isebrands J.G. Altered performance of forest pests under atmospheres enriched by CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> // Nature. 2002. V. 420. P. 403–407.
189. Mondor E.B., Tremblay M.N., Awmack C.S., Lindroth R.L. Altered genotypic and phenotypic frequencies of aphid populations under enriched CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> atmospheres // Glob. Change Biol. 2005. V. 11. P. 1990–1996.
190. Hentley W.T., Vanbergen A.J., Hails R.S., Jones T.H., Johnson S.N. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> impairs aphid escape responses to predators and conspecific alarm signals // J. Chem. Ecol. 2014. V. 40. P. 1110–1114.
191. Yin J., Sun Y., Wu G., Ge F. Effects of elevated CO<sub>2</sub> associated with maize on multiple generations of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* // Entomol. Exp. Appl. 2010. V. 136. P. 12–20.

## Specific Aspects of the Plant and Phytophage Interactions in Agroecosystems under Climate Change

E. I. Koshkin<sup>a</sup>, I. V. Andreeva<sup>a,#</sup>, G. G. Guseinov<sup>b</sup>, K. G. Guseinov<sup>c</sup>,  
F. S.-U. Dzhililov<sup>a</sup>, and I. M. Mityushev<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Russian State Agrarian University—Moscow Timiryazev Agricultural Academy  
Timiryazevskaya ul. 49, Moscow 127550, Russia

<sup>b</sup> Group of Companies HH group, road Khyrdalan–Binagadi  
34N, AZ1102 Baku, Republic of Azerbaijan

<sup>c</sup> Institute of Crop Protection and Industrial Crops  
Aziza Alieva str. 91, AZ1100 Ganja, Republic of Azerbaijan

<sup>#</sup> E-mail: i.andreeva@rgau-msha.ru

Effects of the global climate change factors (temperature, carbon dioxide and ozone concentrations, moisture supply) in various combinations on the modification of the relationships between plants and pests in agroecosystems. Possible climate change adaptation ways of the plant protection strategies for controlling pests are analyzed.

**Key words:** climate change, pests, phytophages, crop protection from pests, insecticides, secondary plant metabolites, biogenic gaseous substances.