

# GLASILO BILJNE ZAŠTITE

GODINA XX

RUJAN - LISTOPAD

BROJ 5

**Marija MANDUŠIĆ<sup>1</sup>, Ivana MAJIĆ<sup>2</sup>**<sup>1</sup> Institut za jadranske kulture i melioraciju krša<sup>2</sup> Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Fakultet agrobiotehničkih znanosti Osijek

marija.mandusic@krs.hr

## POTENCIJAL ISKORIŠTAVANJA PRIRODNE OTPORNOSTI BILJAKA NA POLJOPRIVREDNE ŠTETNIKE

### SAŽETAK

Biljke se brane od napada herbivora različitim mehanizmima. Poljoprivredne kulture posjeduju različite anatomske - morfološke strukture koje predstavljaju fizikalno - kemijske prepreke za napad štetnika. Također, proizvode neiscrpan broj metabolita te posjeduju ogroman rezervoar potencijalno obrambenih kemijskih spojeva, od kojih su mnogi opisani u kontekstu interakcije biljaka s drugim organizmima. Mehanizmi obrane bilo da su inducirani napadom ili konstitutivni, mogu djelovati izravno ili neizravno na napad herbivora. Međutim kako bi obrana biljke bila uspješna mehanizmi djeluju kao mreža isprepletenih složenih odgovora ovisno o biljnoj vrsti i herbivoru. U radu su prikazane posljednje spoznaje o obrambenim odgovorima i otpornosti poljoprivrednih kultura prema štetnicima.

### UVOD

Kako bi se zaštitile od napada herbivora biljke su prilagodile svoje obrambene mehanizme. Evolucija kopnenih biljaka usko je povezana s evolucijom kukaca, što je rezultiralo razvojem obrambenog sustava biljaka protiv herbivornih kukaca, a istovremeno su se kukci prilagodili novim uvjetima svojih domaćina. Biljke su razvile i obrambene mehanizme usmjerene na obranu od kralježnjaka, poput ptica i sisavaca. Početkom 1920-tih, Reginald Henry Painter, američki entomolog i agronom, proučavao je interakcije biljaka i kukaca te se smatra pionikom u istraživanju otpornosti (rezistentnosti) biljaka prema kukcima. Prvu knjigu ove tematike *Insect resistance in crop plants*, Painter je objavio 1951. godine u kojoj je opisao tri načina obrane biljke od kukaca. Desetljećima je to bila ključna literatura za tu temu. Danas u tražilici Google Scholar uz ključne riječi *plant + defense + against + insect + herbivory* pronaći ćemo oko 56300

rezultata (<https://scholar.google.hr>). Mehanizmi kojima biljke komuniciraju sa susjednim biljkama, simbiontima, patogenima, herbivorima i prirodnim neprijateljima još uvijek nisu u potpunosti razjašnjeni. Interdisciplinarnim pristupom nastoji se objasniti način na koji biljke komuniciraju s okolinom. Obrambeni mehanizmi biljke izravno utječu na uspješnost proizvodnje kultiviranih biljaka, odnosno utječu na učinkovitost mjera integrirane zaštite biljaka od štetnika. Obilježja obrane biljaka od herbivora uglavnom su bila zanemarena tijekom oplemenjivanja i kultiviranja divljih biljnih vrsta, što je rezultiralo stvaranjem osjetljivih genotipova biljnih vrsta koje se danas uzgajaju. Zbog problematike vezane uz ograničenu primjenu kemijskih sredstava za zaštitu bilja u programima zaštite biljaka od štetnika, zaštitari i oplemenjivači se suočavaju s izazovom „vraćanja” mehanizama otpornosti otkrivenih u divljim biljkama u elitne kultivare. U ovom preglednom radu opisati ćemo najznačajnije mehanizme obrane biljke od kukaca, štetnika poljoprivrednih kultura.

### IZRAVNA I NEIZRAVNA OTPORNOST BILJAKA

Biljke su razvile morfološki specijalizirana tkiva koja služe u obrani od herbivora, ili stvaraju obrambene kemijske spojeve. Mehanizam otpornosti biljke prilagođen je biologiji kukaca, kao što su npr. način ishrane, kretanje, osjetljivost na podražaje iz okoline (vizualni, zvučni, mirisni, taktilni), reproduktivna sposobnost i dužina životnog ciklusa. Kukci komuniciraju s biljkama bez kontakta tj. na daljinu, pri kontaktu s površinom biljke i/ili nakon prodiranja kukca u biljne organe. Painter (1951.) je definirao tri mehanizama otpornosti biljke: ne-preferencija ili antiksenoza, antibioza i tolerantnost. Kogan i Ortman su termin ne-preferencija, preimenovali u antiksenoza. Antiksenoza je niz osobina biljke kojima utječe na ponašanje herbivora bilo da ih ne privlači ili odbija. Antiksenoza u prostornom smislu djeluje dok herbivor još nije ostvario kontakt s domaćinom i najčešće je kemijske prirode. Kod herbivora koji najvažnije podražaje ostvaruju osjetilom vida, antiksenožno djelovanje biljke može biti kemijske i morfološke prirode. Antibioza je štetni učinak biljke domaćina na biologiju kukca (preživljavanje, razvoj i razmnožavanje) nakon ostvarenog kontakta s domaćinom. Antibioza i antiksenoza temelje se na biokemijskim i morfološkim osobinama biljke. Tolerantnost je sposobnost biljke da podnese oštećenja herbivora tako da se agronomski prinosi ili kvaliteta smanje u manjoj mjeri nego kod manje tolerantnih biljaka. Trihotomne definicije otpornosti biljaka danas se smatraju nepotpunima, jer ne obuhvaćaju nove spoznaje o mehanizmima otpornosti biljaka, a kategorije antiksenoze i antibioze dvosmislene su i nejasno razgraničene u praksi (Stout 2013.; 2014.). Svrstavanje pojedinog mehanizma otpornosti biljke u jednu od predloženih kategorija je vrlo teško, jer reakcija

.....

biljaka na herbivorne kukce često uključuje kombinaciju antibioze, antiksenoze i/ili tolerantnosti. Mehanizmi otpornosti poput emisije hlapivih spojeva kod biljaka izazvanih nakon ishrane herbivora, a koji privlače parazitoide ne mogu se jednoznačno svrstati u nijednu od ove tri kategorije. Stoga se koristi nova dihotomna shema, s glavnom podjelom na: otpornost (osobine biljaka koje ograničavaju potencijal oštećenja biljke) i tolerantnost (osobine biljaka koje utječu na potencijal smanjenja gubitaka prinosa). Mehanizam otpornosti biljaka je dalje podijeljen u potkategorije izravne/neizravne i konstitutivne/inducirane otpornosti (Stout, 2013.; 2014.).

Izravna obrana podrazumijeva razvijene fizičke barijere kod biljaka ili stvaranje spojeva koji imaju negativan učinak na herbivore, dok neizravna obrana biljke odnosi se na privlačenje prirodnih neprijatelja kako bi smanjile napad herbivora (Fürstenberg-Hägg i sur., 2013.). Obrambeni mehanizmi biljke, bilo da su izravni ili neizravni, klasificiraju se kao konstitutivna i inducirana obrana. Konstitutivna obrana uvijek je prisutna u biljci i ne ovisi o napadu herbivora. Za razliku od konstitutivnih obrana, prednost induciranih obrana je u tome što ih biljka stvara samo kada je to potrebno odnosno kada je napadnuta. Inducirane obrane potencijalno su „jeftinije“ za metabolizam biljke, pogotovo kada je aktivnost herbivora varijabilna, a još jedna prednost je što je kreirana prema osobinama herbivora (Pappas i sur., 2017.). Inducirana obrana uključuje sekundarne metabolite, kao i morfološke i fiziološke promjene. Inducirani odgovori mogu biti lokalizirani u oštećenom tkivu ili sistemski stečeni u neoštećenom tkivu. Mogu se pojaviti brzo nakon napada, što je od iznimnog značaja jer smanjuje naknadne napade i oštećenja, ili s značajnim zakašnjenjem. Predstavljaju važan čimbenik u suzbijanju štetnika u poljoprivredi i iskorišteni su za regulaciju populacije kukaca. Inducirana obrana je važna i za ublažavanje stresa biljaka nakon oštećenja. Biljke se fenotipski mogu prilagoditi štetnicima što smanjuje mogućnost prilagodbe štetnika na sekundarne metabolite (Agrawal, 2011., War i sur., 2012.). Biljke s visokom varijabilnošću u obrambenim sekundarnim metabolitima pokazuju bolja obrambena svojstva u usporedbi s onima s umjerenom varijabilnošću (War i sur., 2011.; Ballhorn i sur., 2008.).

### **MORFOLOŠKE ZNAČAJKE BILJKE VAŽNE U OBRANI OD NAPADA HERBIVORA**

Biljke posjeduju različite anatomske - morfološke strukture koje predstavljaju fizikalno - kemijske prepreke za napad herbivora. Morfološke karakteristike biljke poput bodlji, dlaka i/ili formiranja voštane kutikule kao i mikroskopske promjene u debljini stanične stjenke prva su linija obrane biljke od herbivora. Ovi mehanizmi zahtijevaju velike količine resursa za njihovu proizvodnju i teško ih je mobilizirati stoga su uglavnom konstitutivni, iako neki od njih mogu biti i inducirani napadom herbivora (Fürstenberg-Hägg i sur., 2013.).

### **Uloga biljnih voskova u obrani biljke od herbivora**

Kutikularni voskovi su lipidi koji predstavljaju hidrofobnu komponentu biljne kutikule. Kutikula može biti impregnirana intrakutikularnim voskom ili se voskovi mogu transportirati kroz kutikulu i taložiti na površini - epikutikularni voskovi. Epikutikularni voskovi u višim biljkama prekrivaju sve nadzemne organe biljke i obično tvore relativno glatke dvodimenzionalne ili trodimenzionalne strukture. Budući da se epikutikularni voskovi nalaze između biljne kutikule i okoliša, njihova je uloga višestruka: pridonose poboljšanju mehaničke stabilnosti površine, utječu na transpiraciju i izmjenu plinova te mogu utjecati na regulaciju površinske temperature. Važno je istaknuti kako prekrivanje biljnih organa voskom štiti biljku od napada kukaca umanjujući sposobnost kukaca da se pričvršćuju na površinu biljke (Gorb i Gorb, 2017.). Na glatkim biljnim površinama, bez voska kukci stvaraju snažne sile prljanja za biljku, dok na površinama prekrivenim trodimenzionalnim voskovima gotovo je uvijek primijećeno slabo pričvršćivanje i višestruko smanjenje sile (Rutledge i Eigenbrode, 2003.; Gorb i sur., 2008.). Prljanje kukaca na biljku ne ovisi samo o prisutnosti trodimenzionalnog voska, već i o veličini i gustoći kristala ili raspodjeli pojedinih kristala (Gorb i sur., 2008.; 2014.). Epikutikularni vosak biljke *Brassica oleracea* L. var. *Capitata* ima negativan utjecaj na kupusnog buhača (*Phyllotreta* spp.), crvenu kupusnu stjenicu (*Eurydema ventrale*) i duhanovog resičara (*Thrips tabaci*) u uzgoju (Žnidarčič i sur., 2008.). Ovipozicija štetnika može značajno utjecati na promjene i sastav epikutikularnih voskova. Tako ovipozicija kupusnog bijelca (*Pieris brassicae*) na uročnjak (*Arabidopsis thaliana*) inducira promjene u sastavu epikutikularnih voskova, povećavajući količinu masnih kiselina tetratriakontanske kiseline, istovremeno smanjujući količinu tetrakozanske kiseline. Ove promjene potiču neizravne mehanizme obrane biljke privlačenjem parazitskih osica *Trichogramma brassicae*, parazitoida jajašaca *P. brassicae* (Blenn i sur., 2012.).

### **Uloga biljnih dlaka u obrani biljke od herbivora**

Biljne dlake možemo uočiti na površini svih biljnih organa, na lišću, stabljici i plodovima. Različitog su oblika i veličine, ali se obično dijele u dvije skupine, žljezdaste i ne žljezdaste. Prisutnost biljnih dlaka utječe na izbor biljke domaćina. Gustoća dlaka negativno utječe na ovipoziciju i hranjenje štetnika (War i sur., 2012.). Osim toga, negativno utječe i na kretanje kukaca na površini biljke, čime se umanjuje njihov pristup epidermi lista. Biljne dlake uglavnom se smatraju konstitutivnom obranom biljke, iako je zabilježeno formiranje dlaka kao inducirani odgovor na oštećenja uzrokovana ishranom kukaca (Agrawal, 1999.). Povećanje gustoće dlaka kao odgovor na oštećenja nakon napada kukaca može se uočiti samo u listovima koji se razvijaju tijekom ili nakon napada kukaca, budući da se gustoća dlaka postojećih listova ne mijenja (Agrawal i sur., 2009.). Oštećenje listova vrbe (*Salix cinerea*) ishranom štetnika

*Phratora vulgaris* i drugim kornjašima rezultira povećanjem gustoće dlaka u novim listovima koji su se razvili nakon napada štetnika (Dalín i Björkman, 2003.; Björkman i Ahrné, 2005.). Povećanje gustoće dlaka nakon oštećenja kukaca zabilježena je i kod nekih korova (*Lepidium virginicum* i *Raphanus raphanistrum*) (Agrawal, 1999.). To povećanje u gustoći dlaka kao mehanizam obrane biljaka najčešće je od 25 do 100%, a zabilježeno je kod nekih biljnih vrsta i od 500 do 1000%. Očekivane promjene u gustoći dlaka nakon oštećenja od kukaca javljaju se unutar jednog dana ili tjedna (Agrawal, 1999.; Dalín i Björkman, 2003.; Björkman i Ahrné, 2005.). Nadalje, promjene u udjelu žljezdastih i ne-žljezdanih dlaka također su potaknute hranjenjem herbivora (Agrawal, 1999.). Xing i sur. (2017.) utvrdili su da dlake na grahu (*Phaseolus vulgaris*) imobiliziraju usni ustroj, noge i leglicu lisnog minera (*Liriomyza trifolii*) što umanjuje sposobnost štetnika da se hrani, kreće i odlaže jaja.

#### **Uloga debljine i tvrdoće lista u obrani biljke od herbivora**

Važne komponente mehaničke obrane biljke od herbivora su debljina i tvrdoća lista. Tvrdoća lista ima značajnu ulogu u obrani biljke od kukaca jer ometa prodiranje usnog ustroja za bodenje i sisanje, te povećava trošenje mandibule kod kukaca s usnim ustrojem za griženje i žvakanje (Roitberg i sur., 2005.; Clissold, 2007.). Kako bi izbjegli negativan utjecaj tvrdoće i debljine lista herbivori se hrane mlađim listovima, iako mlađi listovi sadrže više razine kemijske obrane (Read i Stokes, 2006.). Istraživanjem pet različitih kultivara kukurza (*Zea mays*) zabilježene su značajne negativne korelacije između tvrdoće lista i šteta nastalih prilikom hranjenja *Ostrinia nubilalis* (Bergvinson i sur., 1994.). Santiago i sur. (2013) istražili su utjecaj sastava primarne i sekundarne stanične stijenke kukuruza na otpornost prema štetnicima i bolestima. Navode kako neke od komponenti stanične stijenke, poput lignina, imaju važnu ulogu u otpornosti kukuruza na štetnike i bolesti. Sinteza lignina inducirana napadom herbivora ili patogena, utječe na plodnost biljojeda ili umanjuje rast patogena (Johnson i sur., 2009.). U jednoj od prvih studija u prirodnim ekosustavima, McNaughton i Tarrant (1983.) predložili su ulogu silicija u obrani biljke od herbivora. Utvrdili su da su oštećene biljke akumulirale više silicija od neoštećenih biljaka. Silicijska obrana biljke očituje se u vidu fitolita ili drugih amorfnih modifikacija silicijevog dioksida u lišću, bodljama ili dlačicama na površini lista (Hartley i sur., 2015.; Strömberg i sur., 2016.). Ove strukture čine lišće žilavim i abrazivnim što odbija biljojede od hranjenja (Massey i Hartley, 2006.; 2009.). Utjecaja silicija na kukce herbivore istraživala je nekolicina autora (Massey i sur., 2006.; Massey i Hartley, 2009.; Reynolds i sur., 2009.; Keeping i sur., 2014.). Tvrdoća lista ima utjecaj i na oviopoziciju kukaca, prirodnih neprijatelja. Na mekšim listovima peralgonije (*Pelargonium peltatum*) zabilježen je veći broj odloženih jaja grabežljive stjenice (*Macrolophus caliginosus*), dok su tvrdi listovi s vrijednostima izmjerenim na

pentometru iznad 0,2 N imali manji broj odloženih jaja (Constant i sur., 1996.). U obrani biljke od herbivora važnu ulogu ima i debljina lista. Zajedno s razinom dušika i sadržajem vode, debljina lista rajčice i donje epiderme utječu na preživljavanje cvjetnog štitastog moljca (*Trialeurodes vaporariorum*) (Jauset i sur., 2000.). Debljina plojke lista pozitivno je korelirala s brojem odloženih jaja i odraslih oblika *Bemisia tabaci* u različitim kultivarima patlidžana (Hasanuzzaman i sur., 2016.). Prema autorima, tanji listovi su manje sočni stoga i slabije privlačni *B. tabaci*. Zabilježeni su slični rezultati o pozitivnoj korelaciji debljine lista i brojnosti štitastih moljaca na drugim biljnim vrstama primjerice kod zlatnog graha *Vigna radiate* (L.) (Lakshminarayan i sur., 2008.), crnog graha *Vigna mungo* (Taggar i Gill, 2012.) i krastavca *Cucumis sativus* (Shibuya i sur., 2009.). Suprotno navedenom, Ayyasamy i Baskaran (2005.) su izvijestili da je debljina lista negativno povezana s pojavom *B. tabaci* na patlidžanu. Hasanuzzaman i suradnici (2016.) uz pozitivnu korelaciju debljine lista i brojnosti *B. tabaci* su zabilježili i veliku privlačnost pojedinih kultivara s tanjim lišćem za *B. tabaci*, što objašnjavaju utjecajem drugih morfoloških karakteristika lista poput gustoće i duljine dlaka.

#### KEMIJSKI SPOJEVI U OBRANI BILJKE OD HERBIVORA

Biljke proizvode mnoštvo metabolita te posjeduju ogroman rezervoar potencijalno obrambenih spojeva, od kojih su mnogi opisani u kontekstu interakcije biljaka s drugim organizmima. Metabolizam biljke dijelimo na primarni i sekundarni. Pod primarnim metabolizmom podrazumijevaju se metaboličke aktivnosti esencijalne za rast i razvoj biljke. Procesi i spojevi primarnog metabolizma su univerzalni, uniformni, konzervativni i nužni za funkcioniranje biljke. Suprotno primarnom, sekundarni metabolizam se odnosi na kemijsku interakciju između organizama i njihove okoline. Kako je ranije navedeno sekundarni metaboliti mogu biti konstitutivni, pohranjeni kao neaktivni oblici ili inducirani kao odgovor na napad herbivora ili patogena (War i sur., 2012.). Sekundarni biljni metaboliti dijele se na tri velike skupine: fenole, terpene te spojeve s dušikom (alkaloide, glukozinolate i cijanohidrate). Navedni, ali i drugi sekundarni metabolit uključeni su u složeni arsenal kemijske obrane biljke od herbivora (Howe i Jander, 2008.). Obrana biljke od herbivora uključuje promjene u transmembranskom potencijalu neposredno nakon oštećenja biljnog tkiva, a slijede ih promjene u unutar staničnoj koncentraciji  $Ca^{2+}$  i stvaranju  $H_2O_2$ . Kinaze, fitohormoni tj. jasmonska kiselina, etilen, salicilna kiselina i dušikov oksid mogu se otkriti u roku od nekoliko minuta nakon napada kukaca. Nakon otprilike sat vremena, aktiviraju se geni, što u konačnici dovodi do metaboličkih promjenama (Fürstenberg-Hägg i sur., 2013.).

## Fenoli

Fenoli predstavljaju veliku skupinu sekundarnih metabolita. Sastoje se od jednog ili više aromatskih prstena koji posjeduju jednu ili više hidroksilnih grupa. Mogu se podijeliti u dvije kategorije. Prva kategorija sastoji se od topljivih spojeva poput flavonoida, kinona, fenilpropanoida koji se mogu otkriti u vakuoli biljnih stanica, a druga kategorija sastoji se od netopljivih spojeva poput lignina, kondenziranih tanina i hidroksilcimetne kiseline koji se mogu otkriti u staničnoj stijenci (Dai i Mumper, 2010.; Pereira i sur., 2009.). Fenolni spojevi u biljkama imaju višestruke funkcije, ali ovdje je stavljen naglasak na obrambene funkcije fenolnih spojeva protiv herbivornih kukaca. Biljke se pojačanom sintezom pojedinih fenolnih spojeva koji djeluju odbijajuće, inhibitorno ili toksično brane od napada herbivornih kukaca (Zhang i sur., 2017.). Primjer iskorištavanja ovog obrambenog mehanizma je sijanje sorti pšenice koje sadrže fenole pa su manje privlačne za lisne uši (*Rhopalosiphum padi*) (Leszczynski i sur., 1985.). Listovi jagode (*Fragaria x ananassa*) sadrže fenole na bazi katehina koji pružaju otpornost na korpivinu grinju (*Tetranychus urticae*), jer se fenoli kovalentno vežu na probavne enzime grinja i inaktiviraju ih (Luczynski i sur., 1990.). Zabilježen je dulji razvoj ličinki, kraće razmnožavanje, smanjena plodnost i smanjena populacija lisnih uši na biljkama lucerne koje sadrže visoke razine fenola (Goławska i Łukasik 2009.). Luan i sur. (2013) izvijestili su da se sadržaj terpena ( $\alpha$ -cedren i  $\beta$ -cedren) povećava u biljkama duhana napadnutim s *Bemisia tabaci* MEAM1. Također su izvijestili kako povišene razine terpena kroz egzogene primjene značajno smanjuju preživljavanje i plodnost oslraslih kukaca. Ishrana štetnika *Spodoptera litura* na biljkama pamuka (*Gossypium hirsutum*) rezultirala je povećanim koncentracijama ukupnih fenola i proteina te smanjenim količinama ugljikohidrata i aminokiselina. Zabilježene su razlike u povećanim koncentracijama galne kiseline, katehina i kofeinske kiseline. Nakon provedenih biotestova hranjenja *S. litura* ovim spojevima otkriveni su aktivirani detoksikacijski enzimi u crijevima kukaca, uključujući  $\beta$ -glukozidazu, karboksil esterazu i glutation-S-transferazu što ukazuje na toksičnost ovih spojeva (Usha Rani i Pratyusha, 2013.). Nedavne studije ukazuju na prilagodbu kukaca na biljnu obrnu putem fenolnih spojeva. Genetskom transformacijom biljaka rajčice tj. utišavanjem BtPMT1 gena koji omogućuje štitastim moljcima da neutraliziraju fenolne glukozid, smanjena je sposobnost detoksikacije *B. tabaci*. Ovaj gen kukac preuzima od biljke domaćina i koristi ga za neutralizaciju toksičnih fenolnih spojeva (Xia i sur., 2021.). Ovim istraživanjima potvrđuje se paralelna evolucija biljaka i kukaca, ali i otvaraju mogućnosti za primjenu genetski alata u zaštiti bilja.

## Alkaloidi

Alkaloidi predstavljaju značajnu skupinu sekundarnih ectarite raznolike i složene ectarit. To su organski spojevi koji u svojim strukturama sadrže atom ectarit, koji uzrokuju alkalnost ovih spojeva. Atomi dušika obično su smješteni u prstenastom (cikličkom) sustavu (Kurek, 2019.). Na temelju njihove ectarit dijelimo ih u različite klase poput indola, kinolina, izokinolina, pirolidina, piridina, pirolizidina, tropana, terpenoida i steroida. Dok je drugi sustav klasifikacije povezan s porodicama biljnih vrsta u ectar se nalaze ovi spojevi. Biljke iz porodice Solanaceae, Papaveraceae, Apocynaceae i Ranunculaceae bogate su alkaloidima, a više od 3000 alkaloida poznato je u preko 4000 biljnih vrsta (Kurek, 2019.). Većina alkaloida su fiziološki aktivni spojevi i njihova uloga u prirodi može biti višestruka, pozitivna ili negativna, ovisno o interakcijama u ectar se promatra njihovo djelovanje. Ekološka uloga alkaloida vidljiva je iz njihovog sudjelovanja u interakcijama biljka-herbivor, biljka-parazit, biljka-patogen i biljka-biljka (Goyal, 2013.). Mnogi alkaloidi djeluju toksično ili repelentno na herbivore ecta taj način štite biljku od napada. Utječu na različite metaboličke sustave herbivora; primjerice mogu utjecati na ectar i na taj način mijenjati različite fiziološke procese; neki se interkaliraju s nukleinskim kiselinama, čime inhibiraju sintezu i popravak DNA; a drugi imaju snažne učinke na živčani sustav (Wink i sur., 1998.). Alkaloidi često potječu od istog biogenog prekursora kao i neurotransmitori i strukturno ih oponašaju. Jedan od najbolje proučenih primjera je nikotin. Nikotin i njegovi srodni spojevi pokazuju toksičnost vezanjem na nikotinski acetilkolin receptor u živčanom sustavu kukca. Vezanje inducira konformacijski pomak receptora koji omogućuje priljev kationa u stanicu, remeteći funkciju živčanog sustava (Ihara i sur., 2017). U poljskim istraživanjima transgeničnih biljaka duhana *Nicotiana ectarit* kod kojih je inhibirano stvaranje nikotina bile su češće napadnute, u usporedbi s divljim biljkama. Ovime se dokazuje učinkovito djelovanje nikotina u obrani biljke duhana te autori ističu vrijednost transgenih tehnika za ekološka istraživanja (Steppuhn i sur. 2004.). Nedavne studije ukazuju na ulogu alkaloida tropana u otpornosti biljke *Datura stramonium* prema herbivorima (Castillo i sur., 2014; Bustos-Segura i sur. 2014; Miranda-Pérez i sur. 2016) i na to da utjecaj alkaloida u otpornosti biljke ovisi i o vrsti herbivora (specijalisti ili ectarite) (Castillo i sur. 2014.). Pirolizidinski alkaloidi glavni su obrambeni spojevi biljaka iz roda *Senecio*. Leiss i sur. (2009.) izvijestili su kako je otpornost hibrida *Senecio* na *Frankliniella occidentalis* između ostalog povezana i s koncentracijom pirolizidinskih alkaloida. Štetnost *F. occidentalis* negativno je korelirana s koncentracijom pirolizidinskih alkaloida i u lišću *S. jacobaea*. Također zabilježene su i razlike u učincima pirolizidinskih ectaritea pet polifagnih štetnika (Macel i sur., 2005.). Zbog učinkovitog djelovanja alkaloida i njihove primjene u poljoprivredi ili drugim granama industrije znanstvenici



nastoje dizajnirati i sintetizirati sve više i više polusintetskih i sintetskih alkaloida dobivenih iz prirodnih izvora te ih implementirati u praksi.

### Glukozinolati

Glukozinolati predstavljaju grupu složenih kemijskih spojeva. Po kemijskoj strukturi su  $\beta$ -tioglukozid-N-hidroksisulfati, kod kojih su sulfatna skupina i glukoza vezane na aglukon koji se sintetizira iz aminokiselina. Međusobno se razlikuju po strukturi promjenjivog bočnog lanca i dijele se na alifatske, aromatske i indolne glukozinolate (Mithen, 2001.; Hopkins i sur., 2009.). U prirodi je utvrđeno najmanje 120 različitih glukozinolata, uglavnom u biljnim vrstama iz porodice Brassicaceae, ali nalazimo ih u preko 16 botanički različitih biljnih porodica (Fahey i sur., 2001.; Hopkins i sur., 2009.). Glukozinolati su stabilni i biološki neaktivni spojevi koji utječu na otpornost biljaka prema herbivorima. Međutim, njihova obrambena svojstva pojačavaju se hidrolizom glukozinolata. Nakon oštećenja biljnog tkiva od strane herbivora dolazi do kontakta enzima mirozinaze i glukozinolata što dovodi do hidrolize te ovisno o strukturi glukozinolata nastaje niz biološki aktivnih produkata kao što su ectar, izotiocijanati, oksazolidintioni (Elbaz i sur., 2012.; Hopkins i sur., 2009.). Nastale produkte reakcije karakterizira čitav niz bioloških svojstava. Nastali produkti mogu djelovati antinutritivno i/ili repelentno, inhibirati rast ili djelovati toksično prema velikom broju polifagnih kukaca (Halkier i Gershenson, 2006.). Kroz evoluciju, neki kukci su se specijalizirali i prilagodili biljkama koje sadrže glukozinolate te u tom slučaju glukozinolati i produkti hidrolize djeluju kao signal koji ih privlači, stimulirajući njihovo hranjenje ili ovipoziciju (Mithen, 2001.). Poznati su primjeri gusjenice reda Lepidoptera, *Pieris rapae* ili *Plutella xylostella* koje određenim biokemijskim prilagodbama zaobilaze stvaranje toksičnih izotiocijanata. Za razliku navedenih, polifagne gusjenica istog reda primjerice *Trichoplusia ni* ili *Mamestra brassicae* nemaju razvijen mehanizam prilagodbe na glukozinolate (Schramm i sur., 2012.). Biljke porodice Brassicaceae sadrže nekoliko kemijskih skupina sekundarnih ectarite potencijalno važnih za industrijsku primjenu, ali znanstveno istraživački interesi pretežno su usmjereni na istraživanje glukozinolata (Avato i sur., 2015.). Sadržaj glukozinolata u kupusnjačama negativno utječe na odabir biljke domaćina i razvoj štitastih moljaca (Elbaz i sur., 2012.). Prijavljena je i različita osjetljivost sorti kupusa na napad *Mamestra brassicae*. Lokalne sorte su za razliku od komercijalnih hibrida su osjetljivije na napad štetnika što autori povezuju s nižim sadržajem glukozinolata u istraživanim lokalnim sortama (Cartea i sur., 2010.). Prepoznat je i iskorišten pozitivan učinak primjene biljaka bogatih glukozinolatima u biofumigaciji tla. Biofumigantni potencijal biljaka Brassicaceae potvrđen je u suzbijanju žičnjaka (*Agriotes brevis*, *Agriotes sordidus* i *Agriotes ustulatus*) u kontroliranim uvjetima laboratorija kao i u poljskim uvjetima nakon precizne inkorporacije biljnih dijelova (Furlan i sur.,

2010.). Visoka smrtnost ličinki žičnjaka zabilježena je kod tretmana sa sjemenom *Brassica carinata* za razliku od tretmana s usitnjenim cijelim biljkama *B. juncea*. Danas su komercijalno dostupni gotovi proizvodi od gorušice za biofumigaciju tla u obliku peleta (npr. Proizvod Biofence, Triumph Italia), međutim potreban je oprez prilikom primjene zbog moguće pojave fitotoksičnosti.

### NEIZRAVNA OBRANA BILJKE

Lučenjem hlapivih spojeva, ekstrafloralnog nektara, osiguravanjem hrane i mjesta za razmnožavanje ili sklonište biljke privlače druge organizme kako bi smanjile napad herbivora. Neizravna obrana biljke od herbivora može biti konstitutivna ili inducirana nakon ishrane štetnika. Inducirane neizravne obrane u posljednje vrijeme dobivaju sve veću pozornost te su proučavane na genetskoj, biokemijskoj, fiziološkoj i ekološkoj razini (War i sur., 2012; Fürstenberg-Hägg i sur., 2013.). Biljne hlapive tvari koje se luče nakon napada herbivora igraju važnu ulogu u obrani biljaka privlačeći prirodne neprijatelje štetnika ili djelujući kao repelenti hranjenja i/ili ovipozicije. Specifične hlapive kombinacije karakteristične su za svaku interakciju kukaca i biljaka, uključujući prirodne neprijatelje i susjedne biljke. Također, hlapive tvari koje biljka ispušta razlikuju se ovisno o vrsti biljke, herbivora kao i o stupnju razvoja biljke/herbivora. Ovisno o načinima hranjenja štetnika, aktiviraju se različiti obrambeni signalni putevi koji potiču proizvodnju specifičnih hlapivih spojeva. Osim biljnih hlapljivih tvari koje se oslobađaju iz nadzemnih dijelova biljke, utvrđeno je i da korijen oslobađa različite hlapive sastojke koji štite biljku od podzemnih herbivora djelujući antimikrobno i antiherbivorno, a također privlačeći prirodne neprijatelje kukca (War i sur., 2012.). Primjerice, korijenje *Zea mays* napadnuto ličinkama *Diabrotica virgifera* oslobađa seskviterpen l- $\beta$ -kariofilen, kao i male količine  $\alpha$ -humulena i kariofilen oksida (Rasmann i sur., 2005.). S druge strane, lišće kukuruza napadnuto *S. littoralis* ili *Euscelidius variegatus* izlučivalo je preko 30 različitih spojeva, uključujući hlapive spojeve zelenog lista, homo-, mono- i seskviterpeni, pri čemu su l- $\beta$ -farneseni i l- $\alpha$ -bergamoten najdominantniji (Erb i sur., 2010.). Studije su pokazale da grabežljivci hlapive organske spojeve, posebno terpenoide, povezuju s prisutnošću plijena (Mumm i sur., 2003.). Na primjer l- $\beta$ -farnesene i l- $\alpha$ -bergamoten koji se oslobađaju iz biljaka *Z. mays* napadnut *S. littoralis* privlače parazitnu glistu *Cotesia marginiventris* (Cresson). Transgenična ekspresija herbivorno induciranih gena terpensinteza TPS10, odgovornog za stvaranje ovih seskviterpena u *A. thaliana*, dala je isti rezultat (Schnee i sur., 2006.). Ekstrafloralni ectar pojavljuje se u više od 70 biljnih vrsta koje obuhvaćaju kritosjemenjače, golosjemenjače i papratnjače, što ukazuje da je evolucijski drevniji od cvjetnog nektara. Za razliku od cvjetnog nektara koji se koristi za privlačenje oprašivača, ekstrafloralni ectar se izlučuje na lišću i izbojcima kako

bi privukao grabežljivce i parazitoide, ali raspravljalo se i o njegovoj odbijajućoj funkciji. Primjeri usjeva koji nose ekstrafloralni ectar su *Gossypium herbaceum*, *Anacardium occidentale*, *Passiflora* spp., *Ricinus communis*, *Prunus* spp., te većina leguminoza. Ekstrafloralni ectar čine šećer (90%), ali i aminokiseline, lipidi, proteini, antioksidansi, mineralnih hranjivi sastojci i bioaktivni prirodni proizvodi kao što su alkaloidi, fenoli i hlapivi organski spojevi. Međutim, sastavi se vrlo razlikuju među vrstama, pa čak i između različitih vrsta nektara unutar iste biljne vrste. Iako ekstrafloralni ectar sadrži bioaktivne prirodne proizvode, nije uvijek toksičan, a ekstrafloralni ectar toksičan za jednu vrstu kukca možda neće utjecati na drugu. Proizvodnja ekstrafloralnog nektra povećava se pri hranjenju herbivora, a smanjuje se u njihovom odsustvu. Također, izlučivanje ekstrafloralnog nektra se povećava kao odgovor na hlapive organske spojeve iz biljaka oštećenih herbivorima (Fürstenberg-Hägg i sur., 2013.).

### ZAKLJUČAK

Biljke su tijekom evolucije, radi opstanka, razvile optimalnu strategiju kako bi dovele u ravnotežu različita funkcionalna svojstva, poput rasta, obrane, oplodnje i širenja. Strategiju su razvile prema uspješnosti interakcija s živim i neživim organizmima. Klimatske promjene utječu na uspješnost ovih evolucijskih procesa, pa je ubrzana invazija kukaca na nova staništa. Kao rezultat toga, biljka ima kratak period prilagodbe, a ishod interakcija biljaka i kukaca postao je manje predvidiv u postojećim i u novim sustavima biljaka i kukaca. Ovim radom smo nastojali prikazati trenutne spoznaje o funkcioniranju obrambenog sustava biljaka prema poljoprivrednim štetnicima. Prikazali smo značaj morfolologije biljaka te fitokemikalija koje utječu na ponašanje kukaca (npr. odabir biljke hraniteljici), kao i potrebu za utvrđivanjem sličnosti i razlika u kemiji kod potencijalnih novih i kroz povijest već potvrđenih biljki domaćina. Kvalitativne i kvantitativne razlike u fitokemikalijama indikatori su otpornih i osjetljivih biljnih vrsta. U uvjetima klimatskih promjena, takve spoznaje su nužne kako bi oplemenjivači u što kraćem roku mogli procjeniti i stvoriti novi, otporniji sortiment, a poljoprivrednicima bi se omogućio dodatni alat u zaštiti biljaka koji je ekološki prihvatljiv. Radi potpunog razumijevanja interakcije biljke s poljoprivrednim štetnicima potrebna su dodatna istraživanja. Zabilježene su značajne razlike u odgovoru biljaka iste vrste nakon napada štetnika, iako su biljke bile morfološki potpuno jednake, pa je potrebno odrediti kemotipske varijacije biljaka. Rezultati budućih istraživanja trebaju omogućiti realnije predviđanje odgovora biljke pri napadu poljoprivrednih štetnika.

### LITERATURA

**Agrawal, A. A.** (1999.). Induced responses to herbivory in wild radish: Effects on several herbivores and plant fitness. *Ecology*, 80 (5), 1713–1723.

**Agrawal, A. A.** (2011.). Current trends in the evolutionary ecology of plant defence. *Functional Ecology*, 25 (2), 420–432.

**Agrawal, A.A., Fishbein, M., Jetter R., Salminen J.P., Goldstein J.B., Freitag A.E., Sparks J.P.** (2009.). Phylogenetic ecology of leaf surface traits in the milkweeds (*Asclepias* spp.): Chemistry, ecophysiology, and insect behavior. *New Phytol*, 183 (3), 848–867.

Avato, P., Argentieri, M.P. (2015.). Brassicaceae: a rich source of health improving phytochemicals. *Phytochemistry Reviews*, 14, 1019-1033.

**Ayyasamy, R., Baskaran, P.** (2005.). Influence of certain leaf characters of brinjal accessions with incidence of *Bemisia tabaci*. *Journal of Food, Agriculture and Environment*, 3, 333-334.

**Ballhorn, D.J., Schiwy, S., Jensen, M., Heil, M.** (2008.). Quantitative variability of direct chemical defense in primary and secondary leaves of lima bean (*Phaseolus lunatus*) and consequences for a natural herbivore. *Journal of Chemical Ecology*, 34 (10), 1298-1301.

**Bergvinson, D. J., Arnason, J. T., Hamilton, R., I., Mihm, J. A., Jewell, D. C.** (1994.). Determining leaf toughness and its role in maize resistance to the European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Economic Entomology*, 87 (6), 1743–1748.

**Björkman, C., Ahrné, K.** (2005.). Influence of leaf trichome density on the efficiency of two polyphagous insect predators. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 115 (1), 179-186.

**Blenn, B., Bandoly, M., Küffner, A., Otte, T., Geiselhardt, S., Fatouros, N. E., Hilker, M.** (2012.). Insect egg deposition induces indirect defense and epicuticular wax changes in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Chemical Ecology*, 38 (7), 882–892.

**Bustos-Segura, C., Fornoni, J., Núñez-Farfán, J.** (2014.). Evolutionary changes in plant tolerance against herbivory through a resurrection experiment. *Journal of Evolutionary Biology*, 27 (3), 488–496.

**Cartea, M.E., Francisco, M., Lema, M., Soengas, P., Velasco, P.** (2010.). Resistance of cabbage (*Brassica oleracea capitata* Group) crops to *Mamestra brassicae*. *Journal of Economic Entomology* 103 (5), 1866-1874.

**Castillo, G., Cruz, L.L., Tapia-López, R., Olmedo-Vicente, E., Carmona, D., Anaya-Lang, A.L., Fornoni, J., Andraca-Gómez, G., Valverde, P.L., Núñez-Farfán, J.** (2014.). Selection mosaic exerted by specialist and generalist herbivores on chemical and physical defense of *Datura stramonium*. *PLoS ONE* 9 (7), 102478.

**Clissold, F.J.** (2007.). The Biomechanics of Chewing and Plant Fracture: Mechanisms and Implications Advances. *Insect Physiology*, 34, 317-372

**Clissold, F.J., Sanson, G.D., Read, J., Simpson, S.J.** (2009.). Gross vs. net income: How plant toughness affects performance of an insect herbivore. *Ecological Society of America*, 90 (12), 3393-3405.

**Constant, B., Grenier, S., Febvay, G., Bonnot, G.** (1996.). Host plant hardness in oviposition of *Macrolophus caliginosus* (Hemiptera: Miridae). *Journal of Economic Entomology*, 89 (6), 1446–1452.

**Dai, J., Mumper, R. J.** (2010.). Plant phenolics: Extraction, analysis and their antioxidant and anticancer properties. *Molecules*, 15 (10), 7313-7352.

**Dalin, P., Björkman, C.** (2003.). Adult beetle grazing induces willow trichome defence against subsequent larval feeding, *Oecologia*. *Oecologia*, 134 (1), 112–118.

.....  
**Elbaz, M., Halon, E., Malka, O., Malitsky, S., Blum, E., Aharoni, A., Morin, S.** (2012.). Asymmetric adaptation to indolic and aliphatic glucosinolates in the B and Q sibling species of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Molecular Ecology*, 21, 4533-4546.

**Erb, M., Foresti, N., Turlings, T. C. J.** (2010.). A tritrophic signal that attracts parasitoids to host-damaged plants withstands disruption by non-host herbivores. *BMC Plant Biology*, 10, 247.

**Fahey, J.W., Zalcman, A.T., Talalay, P.** (2001.). The chemical diversity and distribution of glucosinolates and isothiocyanates among plants. *Phytochemistry*, 56 (1), 5-51.

**Furlan, L., Bonetto, C., Finotto, A., Lazzeri, L., Malaguti, L., Patalano, G., and W. Parker** (2010.). The efficacy of biofumigant meals and plants to control wireworm populations. *Ind. Crops Prod.*, 31, 245-254.

**Fürstenberg-Hägg, J., Zagrobelny, M., Bak, S.** (2013.). Plant defense against insect herbivores. *International journal of molecular sciences*, 14 (5), 10242–10297.

**Goławska S, Łukasik I.** (2009.). Acceptance of low-saponin lines of alfalfa with varied phenolic concentrations by pea aphid (Homoptera: Aphididae). *Biologia*, 64, 377-382.

**Gorb, E. V., Gorb, S. N.** (2017.). Anti-adhesive effects of plant wax coverage on insect attachment', *Journal of experimental botany*, 68 (19), 5323–5337.

**Gorb, E., Voigt, D., Eigenbrode, S.D., Gorb, S.** (2008.). Attachment force of the beetle *Cryptolaemus montrouzieri* (Coleoptera, Coccinellidae) on leaflet surfaces of mutants of the pea *Pisum sativum* (Fabaceae) with regular and reduced wax coverage. *Arthropod-Plant Interactions*, 2, 247–259.

**Gorb, E.; Böhm, S.; Jacky, N.; Maier, L.-P.; Dening, K.; Pechook, S.; Pokroy, B.; Gorb, S. Beilstein J.** (2014.). Insect attachment on crystalline bioinspired wax surfaces formed by alkanes of varying chain lengths. *Beilstein J. Nanotechnol*, 5, 1031–1041.

**Goyal, S.** (2013.). Ecological Role of Alkaloids. In: Ramawat K., Mérillon JM. (eds) *Natural Products*. Springer, Berlin, Heidelberg, 149-171. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-22144-6\\_98](https://doi.org/10.1007/978-3-642-22144-6_98)

**Halkier, B. A., Gershenzon, J.** (2006.). Biology and biochemistry of glucosinolates. *Annual Review of Plant Biology*, 57, 303-333.

**Hartley, S.E., Fitt, R.N., McLamon, E.L., Wade, R.N.** (2015.). Defending the leaf surface: intra- and inter-specific differences in silicon deposition in grasses in response to damage and silicon supply. *Frontiers in Plant Science*, 6, 35.

**Hasanuzzaman, A. T. M., Islam, Md. N., Zhang, Y., Zhang, C.Y., Liu, T.X.** (2016.). Leaf Morphological Characters Can Be a Factor for Intra-Varietal Preference of Whitefly *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) among Eggplant Varieties. *PLOS ONE*, 11 (4), e0153880.

**Hopkins, R. J., van Dam, N. M., van Loon, J. J. A.** (2009.). Role of glucosinolates in insect-plant relationships and multitrophic interactions. *Annual Review of Entomology*, 54, 57-83.

**Howe, G. A., Jander, G.** (2008.). Plant Immunity to Insect Herbivores. *Annual Review of Plant Biology*, 59 (1), 41-66.

[https://scholar.google.hr/scholar?hl=hr&as\\_sdt=0%2C5&q=plant+defense+against+insect+herbivory&btnG=](https://scholar.google.hr/scholar?hl=hr&as_sdt=0%2C5&q=plant+defense+against+insect+herbivory&btnG=) (pristupljeno: 05. Ožujka 2021).

**Ihara, M., Buckingham, S.D., Matsuda, K., Sattelle, D.B.** (2017.). Modes of action,

resistance and toxicity of insecticides targeting nicotinic acetylcholine receptors. *Curr. Med. Chem.*, 24, 2925-2934.

**Jauset, A.M., Sarasúa, M.J., Avilla, J., Albajes, R.** (2000.). Effect of nitrogen fertilization level applied to tomato on the greenhouse whitefly. *Crop Protection*, 19 (4), 255–261.

**Johnson, M.T.J., Smith, S.D., Rausher, M.D.** (2009.). Plant sex and the evolution of plant defenses against herbivores. *Proc Natl Acad Sci U S A.*, 106, 18079-84.

**Keeping, M.G., Miles, N., Sewpersad, C.** (2014.). Silicon reduces impact of plant nitrogen in promoting stalk borer (*Eldana saccharina*) but not sugarcane thrips (*Fulmekiola serrata*) infestations in sugarcane. *Frontiers in Plant Science*, 5, 289.

**Kurek, J.** (2019.). Introductory Chapter: Alkaloids – Their Importance in Nature and for Human Life, *Alkaloids – Their Importance in Nature and Human Life*, Joanna Kurek, IntechOpen, DOI: 10.5772/intechopen.85400

**Lakshminarayan, S., Singh, P.S., Mishra, D.S.** (2008.). Relationship between whitefly population, YMV disease and morphological parameters of green gram germplasm. *Environ Ecol* 26, 978-982.

**Leiss, K, A., Choi, Y.H., Abdel-Farid, I.B., Verpoorte, R., Klinkhamer, P.G. L.** (2009.). NMR metabolomics of thrips (*Frankliniella occidentalis*) resistance in *Senecio* hybrids. *Journal of Chemical Ecology*, 35, 219-229.

**Leszczyński, B., Warchoń, J., Niraz, S.** (1985.). The influence of phenolic compounds on the preference of winter wheat cultivars by cereal aphids. *International Journal of Tropical Insect Science*, 6, 157–158.

**Luan, J.B., Yao, D.M., Zhang, T., Walling, L.L., Yang, M., Wang, Y.J., Liu, S.S.** (2013.). Suppression of terpenoid synthesis in plants by a virus promotes its mutualism with vectors. *Ecol Lett.*, 16, 390–398.

**Luczynski, A., Isman, M. B., Raworth, D. A.** (1990.). Strawberry Foliar Phenolics and Their Relationship to Development of the Twospotted Spider Mite. *Journal of Economic Entomology*, 83 (2), 557–563.

**Macel, M., Bruinsma, M., Dijkstra, S.M., Ooijendijk, T., Niemeyer, H.M., Klinkhamer, P.G.L.** (2005.). Differences in effects of pyrrolizidine alkaloids on five generalist insect herbivore species. *J Chem Ecol* 31, 1493-1508.

**Massey, F.P., Ennos, A.R., Hartley, S.E.** (2006.). Silica in grasses as a defence against insect herbivores: contrasting effects on folivores and a phloem feeder. *Journal of Animal Ecology*, 75, 595-603.

**Massey, F.P., Hartley, S.E.** (2006.). Experimental demonstration of the antiherbivore effects of silica in grasses: impacts on foliage digestibility and vole growth rates. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 273, 2299-2304.

**Massey, F.P., Hartley, S.E.** (2009.). Physical defences wear you down: progressive and irreversible impacts of silica on insect herbivores. *Journal of Animal Ecology*, 78, 281-291.

**McNaughton, S. J., Tarrant, J. L.** (1983.). Grass leaf silicification: Natural selection for an inducible defense against herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 80 (3), 790–791.

**Miranda-Pérez, A., Castillo, G., Hernández-Cumplido, J., Valverde, P.L., Borbolla, M., Cruz, L.L., Tapia-López, R., Fornoni, J., Flores-Ortiz, C.M., Núñez-Farfán, J.** (2016.). Natural selection drives chemical resistance of *Datura stramonium*. *PeerJ*, 4, e1898.

- Mithen, R.** (2001.). Glucosinolates – biochemistry, genetics and biological activity. *Plant Growth Regulation* 34, 91-103.
- Mumm, R., Schrank, K., Wegener, R., Schulz, S., Hilker, M.** (2003.). Chemical analysis of volatiles emitted by *Pinus sylvestris* after induction by insect oviposition. *Journal of Chemical Ecology*, 29 (5), 1235-1252.
- Pappas, M.L., Broekgaarden, C., Broufas, G.D., Kant, M.R., Messelink, G.J., Steppuhn, A., Wäckers, F., van Dam, N.M.** (2017.). Induced plant defences in biological control of arthropod pests: a double-edged sword. *Pest Management Science*, 73 (9), 1780-1788.
- Pereira, D., Valentão, P., Pereira, J., Andrade, P.** (2009.). Phenolics: From chemistry to biology. *Molecules*, 14 (6), 2202-2211.
- Rasmann, S., Köllner, T.G., Degenhardt, J., Hiltbold, I., Toepfer, S., Kuhlmann, U., Gershenson, J., Turlings, T.C.J.** (2005.). Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature*, 434, 732–737.
- Read, J., Stokes, A.** (2006.). Plant biomechanics in an ecological context. *American Journal of Botany*, 93 (10), 1546-1565.
- Reynolds, O.L.; Keeping, M.G.; Meyer, J.H.** (2009.). Silicon-augmented resistance of plants to herbivorous insects: a review. *The Annals of Applied Biology*, 155, 171-186.
- Roitberg, B.D., Gillespie, D.R., Quiring, D.M.J., Alma, C.R., Jener, W.H., Perry, J., Peterson, J.H., Salomon, M., VanLaerhoven, S.** (2005.). The cost of being an omnivore: mandible wear from plant feeding in a true bug. *Naturwissenschaften*, 92, 431–434.
- Rutledge, C. E., Eigenbrode, S. D.** (2003.). Epicuticular wax on pea plants decreases instantaneous search rate of *Hippodamia convergens* larvae and reduces attachment to leaf surfaces. *Canadian Entomologist*, 135 (1), 93-101.
- Schnee, C., Köllner, T.G., Held, M., Turlings, T.C.J., Gershenson, J., Degenhardt, J.** (2006.). The products of a single maize sesquiterpene synthase form a volatile defense signal that attracts natural enemies of maize herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103 (4), 1129-1134.
- Schramm, K., Giddings Vassão, D., Reichelt, M., Gershenson, J., Wittstock, U.** (2012.). Metabolism of glucosinolate-derived isothiocyanates to glutathione conjugates in generalist lepidopteran herbivores, *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 42 (3), 174-182.
- Shibuya, T., Hirai, N., Sakamoto, Y., Komuro, J.** (2009.) Effects of morphological characteristics of *Cucumis sativus* seedlings grown at different vapor pressure deficits on initial colonization of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *J Econ Entomol*, 102, 2265-2267.
- Steppuhn, A., Gase, K., Krock, B., Halitschke, R., Baldwin, I.T.** (2004.). Nicotine's defensive function in nature. *PLOS Biology* 2 (10): e382.
- Stout, M. J.** (2013.). Reevaluating the conceptual framework for applied research on host-plant resistance. *Insect Science*, 20 (3), 263-272.
- Stout, M. J.** (2014.). Host-Plant Resistance in Pest Management. *Integrated Pest Management: Current Concepts and Ecological Perspective*, Elsevier, 1-21.
- Strömberg, C., Di Stilio, V., Song, Z.** (2016.). Functions of phytoliths in vascular plants: an evolutionary perspective. *Functional Ecology*, 30, 1286-1297.
- Taggar, G.K, Gill, R.S.** (2012.). Preference of whitefly, *Bemisia tabaci*, towards black gram genotypes: Role of morphological leaf characteristics. *Phytoparasitica*, 40, 461-474.

**Usha Rani, P., Pratyusha, S.** (2013.). Defensive role of *Gossypium hirsutum* L. anti-oxidative enzymes and phenolic acids in response to *Spodoptera litura* F. feeding. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 16, 131-136.

**War, A.R., Paulraj, M.G., Ahmad, T., Buhroo, A.A., Hussain, B., Ignacimuthu, S., Sharma, H.C.** (2012.). Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling and Behavior*, 7 (10), 1306-1320.

**War, A.R., Paulraj, M.G., War, M.Y., Ignacimuthu, S.** (2011.). Jasmonic acid-mediated induced resistance in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) against *Helicoverpa armigera* (Hubner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Plant Growth Regulation*, 30 (4), 512-523.

**Wink, M., Schmeller, T., Latz-Brüning, B.** (1998.). Modes of action of allelochemical alkaloids: Interaction with neuroreceptors, DNA, and other molecular targets. *Journal of Chemical Ecology*, 24 (11), 1881-1937.

**Xia, J., Guo, Z., Yang, Z., Han, H., Wang, S., Xu, H., Yang, X., Yang, F., Wu, Q., Xie, W., Zhou, X., Dermauw, W., Turlings, T.C.J., Zhang, Y.** (2021.). Whitefly hijacks a plant detoxification gene that neutralizes plant toxins. *Cell*, 184 (7), 1693-1705.

**Xing, Z., Liu, Y., Cai, W., Huang, X., Wu, S., Lei, Z.** (2017.). Efficiency of Trichome-Based Plant Defense in *Phaseolus vulgaris* Depends on Insect Behavior, Plant Ontogeny, and Structure. *Frontiers in Plant Science*, 8, 2006.

**Zhang, X., Sun, X., Zhao, H., Xue, M., Wang, D.** (2017.). Phenolic compounds induced by *Bemisia tabaci* and *Trialeurodes vaporariorum* in *Nicotiana tabacum* L. and their relationship with the salicylic acid signaling pathway. *Arthropod-Plant Interactions*, 11, 659-667.

**Žnidarčič, D., Valič, N., Trdan, S.** (2008.). Epicuticular wax content in the leaves of cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*) as a mechanical barrier against three insect pests. *Acta Agriculturae Slovenica*, 91 (2), 361-370.

**Pregledni rad**